



## MARINE BIOLOGICAL LABORATORY.

---

Received

Accession No.

Given by

Place,

---

**\*\*No book or pamphlet is to be removed from the Laboratory without the permission of the Trustees.**









# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

ABTHEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER THIERE.

---

HERAUSGEGEBEN

VON

**PROF. DR. J. W. SPENDEL**

IN GIESSEN.

---

NEUNZEHNTER BAND.

MIT 25 TAFELN UND 85 ABBILDUNGEN IM TEXT.



J E N A ,  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1904.

---

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

---

1606



# Inhalt.

---

## Heft I.

(Ausgegeben am 19. Dezember 1903.)

	Seite
GUENTHER, KONRAD, Ueber den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Mit Tafel 1 . . . . .	1
LIVANOW, N., Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. Hierzu Tafel 2—6 . . . . .	29
GROSS, J., Ueber das Palmén'sche Organ der Ephemeriden. Hierzu Tafel 7 und 3 Abbildungen im Text . . . . .	91
VERSLUYS, J., jr., Entwicklung der Columella auris bei den Lacer-tiliern. Ein Beitrag zur Kenntniss der schalleitenden Apparate und des Zungenbeinbogens bei den Sauropsiden. Hierzu Tafel 8—11 und 10 Abbildungen im Text . . . . .	107

## Heft II.

(Ausgegeben am 3. Februar 1904.)

BOENNINGHAUS, GEORG, Das Ohr des Zahnwales, zugleich ein Beitrag zur Theorie der Schalleitung. Hierzu Tafel 12 u. 13 und 28 Abbildungen im Text . . . . .	189
---	-----

## Heft III und IV.

(Ausgegeben am 26. Mai 1904.)

DRÜNER, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. II. Theil. Hierzu Tafel 14—25 und 44 Abbildungen im Text . . . . .	361
---	-----

---



# Ueber den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung.

Von

Dr. Konrad Guenther, Freiburg i. B.

---

Mit Tafel 1.

## I. Einleitung und Untersuchungsmethoden.

Das Interesse am Nucleolus in reifenden Eiern hat in letzter Zeit wieder sehr zugenommen, seitdem ihm von einigen Forschern, deren Zahl von Jahr zu Jahr wächst, wieder eine Rolle zugewiesen ist, die ihn zu einem wichtigen Bestandtheil des thierischen Eies macht. So ist denn das Ansehen des Keimflecks bei diesen Gelehrten wieder auf eine Höhe gelangt, die derjenigen ähnlich ist, auf der er schon zweimal gestanden hat, bei seiner Entdeckung nämlich und in O. HERTWIG's (16) Arbeit über die Befruchtung des Seeigeleies. Als man dann die Behauptung des letzt genannten Forschers, dass sich aus dem Nucleolus des reifenden der bleibende Kern des befruchtungsfähigen Eies entwickle, als unrichtig erkannt hatte, suchte man sich verschiedene Deutungen über seine Function zurecht zu legen, ich erwähne nur die HÄCKER'sche (11, 12) Kernsecrettheorie, welche ihr Wesentliches darin hat, dass sie im Nucleolus ein vergängliches Neben-erzeugniß des Stoffwechsels, ein Abspaltungsproduct, erblickt. Diese Ansicht wird auch heute noch von vielen Autoren getheilt, so von MONTGOMERY (27), der uns einen sehr ausführlichen zusammenfassenden Bericht bezüglich des Thatbestandes über die Nucleolen gegeben hat. Gerade im Gegensatz zu der Theorie von HÄCKER sind nun die am Anfang erwähnten neuern Arbeiten erschienen, die vom Nucleolus die Chromosomen herleiten. Einen gewissen Abschluss für diese Untersuchungen hat R. HERTWIG (19) in seiner neuerdings erschienenen Studie „Die Protozoen und die Zelltheorie“ zu bringen versucht, indem er der Nucleolarsubstanz die wichtige Rolle der Organisation des Chromatins zuweist.

Da alle diese letzt genannten Untersuchungen aber grosse Lücken aufweisen, welche die betreffenden Autoren selbst zugeben, so wandte auch ich mich einer ähnlichen Arbeit zu, indem ich, damals auf dem Boden der Kernsecrettheorie stehend, eins der Hauptbeweismittel HÄCKER's (11, 12) für seine Theorie, nämlich das Fortbestehen des Nucleolus nach der Bildung der Richtungskörper, zum Gegenstand einer Studie machte. Ich wählte dazu die reifen Ovarien von *Strongylocentrotus lividus* und *Psammechinus microtuberculatus*, weil bei diesen Seeigeln die Richtungstheilung ja schon im Ovarium stattfindet. Das Material, in Sublimat fixirt, brachte mir Herr Dr. PETRUNKEWITSCH diesen Frühling aus Rovigno mit, doch lieferten nur die Eier des letzt genannten Thieres klare Bilder; diese waren aber um so schöner. Da sich meine Ansicht, die ich mir beim Betrachten des Vergehens des Nucleolus bildete, immer mehr änderte, beschloss ich, um eine einheitliche Anschauung zu gewinnen, auch sein Entstehen zu verfolgen, und verwandte zu diesem Zwecke unreife und reife Ovarien von *Holothuria tubulosa* in allen Stadien, die mir Herr Inspector KOSSEL aus Rovigno, nachdem er sie auch in Sublimat fixirt hatte, zusandte. Den beiden Herren bin ich für ihre Liebenswürdigkeit dankbar.

Das Material habe ich in Paraffin eingebettet und die zu dicken Schnitte nicht mit Eiweiss-Glycerin, sondern nur mit Wasser auf den Objectträger gebracht. Von Färbungsmethoden habe ich die aller- verschiedensten angewandt, doch erwiesen sich nur wenige als vortheilhaft; so konnte ich auch mit der LISI'schen Berlinerblau-Methode keine besonders schönen Bilder erhalten. Als am besten erwies sich für die Seeigeleier das HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylin-Verfahren, sowie ein 24stündiges Färben mit Boraxkarmin, bei welcher letztern Methode ich die schönsten und klarsten Bilder erhielt. Eine gewisse Differenzirung versuchte ich hierbei durch nachträgliches Behandeln mit BÖHMER'schem Hämatoxylin hervorzubringen, wobei bloss der Nucleolus seine leuchtend rothe Farbe behielt, alles andere aber einen bläulichen Schimmer bekam; die sonstigen Doppel- und Dreifachfärbungs-Methoden dagegen erwiesen sich als unzweckmässig.

Ganz anders verhielten sich die Holothurieneier. Wohl gab auch bei diesen das Boraxkarmin annehmbare Bilder, aber das HEIDENHAIN'sche Verfahren war hier durchaus unangebracht, denn das nach dem Färben mit Hämatoxylin angewandte Differenziren mit der Eisensalzlösung wirkte nur einseitig, indem es die Farbe ungleichmässig auszog, so dass oft die eine Hälfte eines Eies noch stark gefärbt, die andere aber schon sehr verblasst war. Die schönsten Bilder gab mir

hier ein 5 Minuten langes Färben mit BÖHMER's Hämatoxylin und ein nachfolgendes  $\frac{1}{4}$ stündliches Behandeln mit salzsaurem Eosin. Diese Methode färbte zwar nicht immer doppelt, verlieh aber dem Ganzen eine angenehme violette Tingirung, die stellenweise so gut differenzirt war, dass alles blass und nur der Nucleolus schön gefärbt war. Während ich die Seeigeleier-Schnitte mit ZEISS'scher apochromatischer Immersion bei einer Vergrößerung von 1000 betrachten konnte, reichte diese für die so winzig kleinen Oocyten der Holothurien nicht aus, ich wandte für diese eine 1500malige Vergrößerung an, wobei dann das Tageslicht trotz ABBÉ'schem Beleuchtungsapparat nicht ausreichte und ich eine Petroleum-Mikroskopir Lampe zu Hülfe nehmen musste, eine Procedur, die für das Auge sehr angreifend war. Zu den Zeichnungen verwandte ich den ABBÉ'schen Zeichenapparat, wodurch das Grössenverhältniss der Bilder ein der Wirklichkeit entsprechenderes wurde.

## II. Die Bildung des Nucleolus.

In den allerjüngsten und kleinsten Endblindschläuchen der Ovarien von *Holothuria tubulosa* sieht man als Wandbeleg winzig kleine Zellchen, deren Grenzen nicht deutlich zu erkennen sind, deren Kerne aber um so schärfer hervortreten. Es sind dies die jungen Oocyten (Eimutterzellen) und die Follikelzellen. Ueber letztere sowie über den Bau der Ovarien der Seewalzen findet man bei HAMANN (83) Näheres; hier will ich nur soviel mittheilen, dass die Follikelzellen später von der reifenden Oocyte hervorgehoben werden, um dann wie ein Kranz dieselbe zu umgeben. Im Anfang sehen sich beide Arten von Zellen sehr ähnlich, wenn auch bei den Follikelzellen eine dichtere Anhäufung des Chromatins den Kern dunkler macht und sie dadurch von den differenzirten Kernen der Oocyten unterscheidet, wie es Fig. 1 zeigt, wo die Kerne *a* und *b* zu je einer Follikelzelle gehören, deren Grenzen aber hier, wie überhaupt auf dem ganzen Bilde, nicht hervortreten. Dieser eben angeführte Unterschied ist aber nicht so fundamental, wie es scheinen mag, denn im Anfang zeigen auch die Oocyten eine ähnlich dichte Concentrirung des Chromatins, und so deutet auch diese Wahrnehmung darauf hin, dass die Follikelzellen nur zurückgebliebene Eizellen sind, die auf ihrer frühen Entwicklungsstufe beharren. In der That sehen auch die Follikelzellen am grössten Ovarialei noch ganz so aus wie die jüngsten Oocyten und nehmen höchstens das Aussehen an, das die jungen Eier in Fig. 1 haben. Wir verlassen aber nun erstere, um uns den letztern zuzuwenden.

Wir haben also in Fig. 1 6 junge Oocyten vor uns, in denen das Kerngerüst (sie sind mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt) gut zu sehen ist. Dieses ist in allen nicht mit Buchstaben versehenen Eiern ziemlich gleichmässig im Kern vertheilt; es finden sich hellere und dunklere Stellen, die als Liniin und Chromatin zu deuten sind. Etwas anders verhalten sich die Eier *c* und *d*. Hier hat sich das Kernplasma an die Membran des Kerns angelegt und lässt so in der Mitte eine Stelle frei, die besonders bei *c* gut zu erkennen ist. Bei diesem letztern Eikern bemerken wir auch schon ein weiteres Stadium der Entwicklung; es hat sich nämlich an einer Stelle das Keimplasma besonders verdichtet und eine dreieckige Gestalt angenommen. Um jedoch gerade dieses Stadium deutlicher zu verfolgen, wenden wir uns jetzt zu Fig. 2, die eine Oocyte darstellt, welche auf dieselbe Weise wie Fig. 1 gefärbt ist. Das junge Ei ist in seiner Entwicklung schon weiter vorgerückt, die Eimembran ist deutlich zu erkennen, und in dem Eiplasma nehmen wir die bekannte wabige Structur wahr. Der Kern zeigt in seiner Mitte den durch das Auseinanderweichen des Kerngerüsts gebildeten freien Raum, der drei grosse Zipfel und einen kleinen aussendet, und rechts ist auch hier wieder die Verdichtung und Anhäufung des Kernplasmas zu sehen. Bei den nächsten Figuren habe ich die Wabenstructur des Eiplasmas, die in Fig. 2 genau ausgeführt wurde, nur angedeutet. In Fig. 3 haben wir eine wesentliche Veränderung vor uns. Die Zusammenziehung des Kerngerüsts ist hier an der einen Stelle noch weiter vorgerückt, und die Anhäufung desselben sendet drei Spitzen aus. Diese drei Spitzen stellen angeschnittene Verbindungsstränge der Anhäufung mit dem gegenüber liegenden Wandbelag vor, eine Erscheinung, die wir auch bei den nächsten Bildern noch wahrnehmen werden. Sie erklärt sich aus der Entstehung der Anhäufung von selbst, denn bei der flüssigen Natur des Kernplasmas kann der sich zusammenziehende Haufen nicht sofort von dem zurückbleibenden Plasma sich loslösen, sondern muss noch lange mit ihm durch einen Plasmastrang zusammenhängen. Wichtiger für uns als diese Erscheinung ist aber etwas Neues, nämlich das Auftreten einer Vacuole in der Mitte der Plasmaanhäufung. Diese stellt sich wie ein Tropfen einer bei unserm Präparat bläulich gefärbten Flüssigkeit dar, die dadurch sofort ins Auge fällt, dass sie das Licht anders bricht als ihre Umgebung. Die bläuliche Farbe ist genau dieselbe wie die des Kernsafts in den Eiern von Fig. 1, sowie auch in dem dreizipfigen freien Mittelraum von Fig. 2, obgleich sie hier schon nicht mehr von derselben Intensität ist. Ueberhaupt nimmt diese in den allmählich grösser

werdenden Kernen der Oocyten immer mehr ab, so dass der Kernsaft ein verdünnteres Aussehen gewinnt, bis er in den spätern Stadien, z. B. Fig. 7 und folgenden, absolut farblos geworden ist. Die Vacuole dagegen behält stets ihr intensives Blau, das erst in Fig. 9 und 10 einer andern Färbung Platz macht, auf die ich später zu sprechen kommen werde. Aus der Aehnlichkeit der Färbung zwischen dem Kernsaft der kleinsten Oocyten und der Vacuole könnte man schliessen, dass der erstere in Gestalt von Tröpfchen in die Plasmanhäufung hineindringe, und ein Bild, wie es Fig. 6 zeigt, scheint dies zu bestätigen, denn wir sehen hier verschiedene Vacuolen im wandständigen Kernplasma gebildet; dennoch neige ich einer andern Ansicht zu. Ich glaube, dass unsere Vacuole eine Ausscheidung des Plasmahaufens darstellt, denn erstens hat der Kernsaft, wie oben gesagt, gerade in der Zeit der Vacuolenbildung schon eine bedeutend blässere Färbung als die Vacuole, zweitens stellt Fig. 6 schon ein späteres Stadium der Entwicklung dar, und drittens habe ich in dem Plasmahaufen immer nur eine Vacuole gesehen, die von grösster Kleinheit an allmählich wuchs; das kann aber höchstens durch Tröpfchen von der allerkleinsten Art, die der Plasmahaufen selbst ausscheidet, geschehen. Dass dieses Secret fundamental verschieden ist von dem Kernsaft, will ich hiermit nicht behaupten, noch auch, dass die Vacuolenflüssigkeit als ein neues Stoffwechselproduct ausgeschieden wird. Im Gegentheil glaube ich, dass das sich zusammendrängende Kerngerüst, innig verbunden mit dem ursprünglichen Kernsaft, denselben nun wieder in seinem Innern ausscheidet und auf diese Weise einen Reservekernsaft bildet, der von der Verdünnung ausgeschlossen ist, also gerade die färbbaren Bestandtheile des Kernsafts beibehält. Wir werden in unserm letzten Capitel auf diesen Punkt noch eingehen und wenden uns jetzt dem nächsten Stadium der heranwachsenden Oocyte zu. ✓

In Fig. 4 haben wir ein mit Boraxkarmin gefärbtes Präparat vor uns. Das Kerngerüst ist ganz dunkelroth, der mittlere Kernsaft hellrosa und die Vacuole mittelroth und stark lichtbrechend. Die letztere ist auch bedeutend grösser geworden und hat sich ganz abgerundet. Die Neigung hierzu zeigt auch das sie umgebende Kernplasma, doch hängt es noch durch einige Stränge mit dem andern Theil des Kernwandbelegs zusammen. Im weitem Verlauf der Entwicklung greift nun diese Abrundung immer mehr um sich, bis dieselbe schliesslich in Fig. 6 und 7 vollständig erreicht ist. In diesen Abbildungen haben wir schon einen vollständigen Nucleolus vor uns, der das Bild einer dunklen Hohlkugel mit hellem Inhalt bietet. In Fig. 5 ist die Ab-

rundung schon nahezu erreicht, nur wenige Stränge verbinden noch den frühern Plasmahaufen mit dem andern Wandbeleg, doch verschwinden auch sie in den folgenden Figuren. In Fig. 5 hat die Vacuole ihren grössten Umfang gewonnen; auch schon bei 500facher Vergrösserung ist sie als stark lichtbrechend zu erkennen.

Der Kernplasmahaufen, durch Zusammenballen aus dem Kerngerüst entstanden, hat sich also nun zur Aussenkapsel des Nucleolus abgerundet. Wenn wir noch einmal von Fig. 1 an seine Entstehung verfolgen, sehen wir, das von Anfang an zwei Bestandtheile in ihm sich finden, nämlich hell und dunkel tingirte, also Linin und Chromatin. Dieses letztere scheint ihm dann auf den Plasmabrücken immer noch zuzuwandern, wie auf Fig. 5 ersichtlich, doch mag auch nach seiner Abrundung noch Chromatin in ihn hineindringen. Wenigstens sind in Fig. 7 wohl noch einige dunkle Partien im Kernwandbeleg zu sehen, aber keine Spur mehr davon findet sich in den Figg. 8—11. Hier ist allein der Nucleolus intensiv gefärbt, alles andere äusserst blass. Dennoch glaube ich, dass das meiste Chromatin in die Aussenkapsel wandert, wenn diese noch nicht abgerundet ist, denn gerade in diesem Stadium habe ich nur sehr selten dunklere Stellen im Kernwandbeleg gefunden, und so wird wohl in dieser Hinsicht Fig. 7 eine Ausnahmestellung einnehmen.

Wir haben hiermit einen gewissen Abschnitt in der Bildung des Nucleolus erreicht, nämlich die Bildung der Aussenkapsel mit der Innenvacuole, die aus einem grossen Flüssigkeitstropfen besteht, wie wir gesehen haben; von jetzt an beginnt ein neues Stadium der Entwicklung, nämlich die Auftheilung der Vacuole und die Auflockerung der Aussenkapsel. Sehen wir, wie dieselbe vor sich geht.

### III. Die Veränderungen im Nucleolus.

Schon in Fig. 5 sehen wir von der Aussenkapsel einen kleinen Faden in die Vacuole hineinragen. Stellen wir uns vor, dass von der gegenüber liegenden Seite ihm ein eben solcher Strang flächenhaft entgegenwächst, so haben wir die Vacuole in zwei Theile zerlegt vor uns, oder besser, aus dem einen Tropfen sind zwei geworden. Dieses Stadium stellt Fig. 7 dar. Der Process greift nun immer weiter um sich, immer mehr werden die Tropfen zerlegt, in Fig. 8 sind es schon viele, noch mehr in Fig. 9, und in Fig. 10 haben wir eine ungeheure Anzahl solcher kleiner Tropfen vor uns. Diese Zerlegung geschieht nicht gleichmässig, grössere und kleinere Tropfen wechseln, wie es aus Fig. 8 und 9 ersichtlich ist. Da aber schliesslich bei einer be-



stimmten Grösse die Theilung aufhört, erhalten wir schliesslich, wie in Fig. 10, ein durchaus gleichmässiges Bild, das noch dadurch eine beinahe mathematische Genauigkeit annimmt, dass die Tröpfchen sich in concentrischen Kreisen anzuordnen scheinen, so dass wir das regelmässigste Wabenwerk vor uns haben, bei dem die Grenzstellen von drei oder mehr Tröpfchen, wie bei jedem Wabenwerk, als dunkle Punkte auffallen. Diese Regelmässigkeit hat aber meiner Ansicht nach ihren Grund nur darin, dass die Tröpfchen, weil sie von derselben Grösse sind, sich nicht anders verhalten können.

So gestalteter Nucleolen habe ich in meinen Präparaten sehr viele, sie sind auch schon von andern Autoren gesehen worden, in ähnlicher Weise neuerdings auch von HARTMANN (14) bei Seesternen. Der Nucleolus ist nun, wie aus den Bildern hervorgeht, die alle bei derselben Vergrösserung gezeichnet sind, immer umfangreicher geworden, und die ihn erfüllende Flüssigkeit nimmt nun bei den Doppelfärbungen Hämatoxylin-Eosin einen mehr röthlichen Ton an, sei es, dass ihre chemische Beschaffenheit durch regen Stoffwechsel sich ändert, sei es, dass sie noch aus dem Kernsaft neue Flüssigkeit aufnimmt; vielleicht wirkt auch beides zusammen. Ausserhalb des Nucleolus ist nun alles Färbare verschwunden, und das Linin hat sich zu einem Gerüst angeordnet und so den frühern centralen Raum verdrängt. In der nun folgenden Fig. 11 (in dieser Abbildung ist, weil die Oocyte unterdessen zu beträchtlich herangewachsen ist, nur der Kern gezeichnet, der Eikörper selbst angedeutet, ebenso in Fig. 13) ist die Färbung so schön differenzirt, dass das ganze Ei und der Kern vollständig farblos sind, nur der Nucleolus herrlich dunkelviolet, und das spricht in meinen Präparaten am meisten dafür, dass alles Chromatin in diesem Stadium im Nucleolus sitzt, denn die auf demselben Schnitt daneben liegenden Oocyten im Stadium von Fig. 1 oder die Follikelzellen haben einen ebenso schön gefärbten ganzen Kern, so dass man bei oberflächlicher Betrachtung geneigt ist, ohne weiteres den Nucleolus, wie ihn Fig. 11 zeigt, mit jenen ganzen Kernen zu identificiren, denn auf dem ganzen Präparat sind nur die Kerne der kleinsten Oocyten und Nucleolen der grossen Oocyten gefärbt.

Wir treten aber mit Fig. 11 wieder in ein neues Stadium des Nucleolus ein und können den eben beschriebenen Vorgang als die Auflockerung der Aussenkapsel bezeichnen und damit abschliessen.

Nachdem das Nucleolarplasma, wie ich es nennen will (es besteht aus Linin und Chromatin), sich nun in einem so feinen Wabenwerk

vertheilt hat, beginnt es sich wieder an gewissen Stellen zu concentriren. In der Mitte des Wabenwerks tritt eine Verdunklung ein, wie es Fig. 11 und 12a zeigen, die immer mehr um sich greift, bis schliesslich meist nur eine Randlage des hellrothen Wabenwerks nachbleibt. Ziemlich gleichzeitig beginnt sich am Aussenrande des Nucleolus eine dunkle Schicht von homogener Substanz abzulagern, in der man eine concentrische schwache Streifung angedeutet finden kann. Diese Schicht kann sich gleichmässig um den Nucleolus herumlegen, wie in Fig. 11, oder auch nur an einer Seite (Fig. 12a) ihm kappenförmig aufliegen. Wir erhalten dann ein Bild, wie es schon von einer ganzen Reihe von Autoren gesehen worden ist, wenn wir uns nämlich die Reste des Wabenwerks wegdenken. In Fig. 12a sehen wir ein weiteres Stadium; hier hat die Verdunklung das Wabenwerk in der Mitte ziemlich verschwinden lassen, und ebenso sind nach links, nach der Kappe zu gerichtet, die Vacuolen dunkler geworden, während sie rechts um so heller hervortreten. Wir werden uns über diesen Vorgang noch im letzten Theil klar zu werden versuchen, jetzt wollen wir nur den weitem Schwund des Wabenwerks verfolgen. Dieser geht schnell vor sich, sei es, dass die Aussenwaben, wie in Fig. 12a, abgestossen, sei es, dass sie, wie in Fig. 12b, im Innern verdunkelt werden. Ich neige zu der letztern Ansicht, denn ich habe viele Bilder wie Fig. 12b, und zwar in verschiedenen Stadien, in welchen allmählich immer weniger Waben sichtbar werden, bis zuletzt der Nucleolus nur eine homogene, dunkel gefärbte Masse darstellt.

Damit haben wir wieder ein Stadium der Entwicklung des Nucleolus verlassen, nämlich den Höhepunkt derselben, und wir können den eben verfolgten Process die Verdunklung des Nucleolus nennen. Von nun an wächst der Nucleolus nicht mehr, zeigt aber bei unserm Object noch keine wesentliche Veränderung, wenigstens äusserlich. Da bei diesem Capitel unser bisheriges Object zur Klärung der Verhältnisse nicht ausreicht, so werden wir in ihm uns unserm zweiten Material, den Ovarien von *Psammechinus microtuberculatus*, zuwenden. Es handelt sich nämlich jetzt um

#### IV. Die Chromatinabgabe des Nucleolus.

Während wir in Fig. 11 gesehen haben, wie ausser dem Nucleolus nichts Färbbares im Eikern vorhanden war, treten in den nun folgenden Stadien nach und nach immer mehr Chromatinfäden auf; zuerst in der Nähe des Nucleolus am häufigsten, vertheilen sie sich später im Plasma. In Fig. 13 haben wir ein solches Bild, zugleich

sehen wir aber hier, wie ein Chromatinfaden aus der rechten Seite des Nucleolus mit Zurücklassung einer Vacuole heraustritt. Gerade diese Vacuole, so glaube ich, spricht für das Auswandern des Chromatinfadens vom Nucleolus, ich habe ähnlicher Bilder mehrere gefunden. Immerhin werden solche Bilder etwas Problematisches an sich haben, und das ist der Grund, weshalb ich nicht mehr solcher Abbildungen gezeichnet habe. Ausserdem hat ja HARTMANN (14) beim Ei des Seesterns eine grosse Anzahl recht überzeugender Bilder gegeben, die denselben Vorgang beweisen sollen, und bei seinem Object lagen die Verhältnisse bedeutend günstiger, da hier das Chromatin vom Nucleolus erst im Moment der ersten Richtungstheilung abgegeben wird, wobei der Nucleolus sich nach der Spindel zuspitzt und bei seiner Durchsichtigkeit das Heraustreten des Chromatins leichter erkennen lässt. Leider konnte ich gerade den Richtungstheilungsvorgang bei den Holothuriern nicht beobachten, da die Polkörper dieser Thiere erst im Seewasser abgeschürt werden und mir nur conservirte Ovarien zur Verfügung standen. Um den Vorgang aber dennoch mit Rücksicht auf unsern Nucleolus kennen zu lernen, müssen wir uns den Seeegelleiern zuwenden, zuvor aber will ich noch die Betrachtung der Holothurieneier bis zu einem Abschluss bringen, nämlich bis zu der Oocyte, die reif genug ist, um aus dem Ovarium hinauszutreten.

In Fig. 14 gebe ich ein solches Stadium, das mit BÖHMERS Hämatoxylin einfach dunkelblau gefärbt ist; ich habe diese Figur wegen ihrer Grösse nur bei 500facher Vergrösserung gezeichnet, denn wir sehen hier auch bei dieser alles Wesentliche. Der Kern mit seinem hellen Linin zeigt das Chromatin in Fadenform und in grosser Zahl peripher angeordnet, der Nucleolus, immer noch sehr gross, ist dunkel und von keiner auffallenden Structur. Es entsteht nun die Frage: Warum ist der Nucleolus nicht kleiner geworden, da doch ein wesentlicher Bestandtheil von ihm, nämlich das Chromatin, genommen ist? Darauf habe ich folgende Antwort: Wie wir in Fig. 13 gesehen haben, hat der Chromatinfaden bei seiner Auswanderung eine kleine Vacuole zurückgelassen, und wenn nun in diese der Kernsaft eintritt, so ist an Raum nichts verloren. In der That sieht man derartige kleine Vacuolen oft, auch in Fig. 13 ist noch eine an der linken untern Seite zu vermerken. So mag der Platz jedes ausgetretenen Chromatinfadens durch Kernsaft wieder ausgefüllt werden, und da der Nucleolus als ein dunkler Tropfen aufzufassen ist, so wird die Kernsaftvacuole auch durch Vermischung mit der vorhandenen Flüssigkeit bald verdunkelt werden und nicht mehr sichtbar sein, darüber will

ich aber erst später ausführlicher berichten. Die Auflösung des Nucleolus findet erst beim Platzen der Kernmembran durch Hinzutreten des Eizellsaftes statt, das werde ich aber beim Seeigeli nachzuweisen haben, und so schliesse ich hiermit die Untersuchung über die reifenden Oocyten der Holothurien.

In den Ovarien von *Psammechinus microtuberculatus* habe ich die jüngsten Oocyten nicht finden können. Auch am innern Ende der Ovarien waren die Eier nicht mehr allzu weit vor der Reifungstheilung; diese selbst erfolgte in einem kurzen Abschnitt des Eierstocks, so dass ich etwa nur 200 Schnitte erhielt, in denen sehr viele Eier die Richtungskörperbildungen zeigten; der nachfolgende grösste Abschnitt des Ovars wies fast nur Eier mit befruchtungsfähigem Kern auf, und nur zurückgebliebene Eier am Rande zeigten das grosse Keimbläschen. Bei den Holothurien dagegen bot ein Ovarium die verschiedensten Stadien dar, die sich schon äusserlich durch dicke und dünne Eischläuche kennzeichneten.

Ueber die Chromatinabgabe des Nucleolus bei Seeigeln habe ich Folgendes zu berichten: Die Nucleolen vor der Reifungstheilung stellen sich in zwei Arten dar, die beide in gleicher Häufigkeit vorkommen und die ich in Fig. 15a und b abgebildet habe. Ich schicke voraus, dass ich alle Bilder vom Seeigeli auch bei derselben Vergrösserung gezeichnet, die aber nur 1000 beträgt; daraus kann man sehen, um wie viel grösser die Nucleolen hier als bei den Holothurien sind. Die Keimflecke von den nun kommenden Figuren, mit Boraxkarmin gefärbt, weisen eine helle und eine dunkle Partie auf. Bei Fig. 15a sitzt die helle in der dunklen in ungleichmässig vertheilten Tröpfchen, bei Fig. 15b hat sie sich zu einer grossen Vacuole zusammengezogen, die auf der einen Seite einen dickern Rand der dunklen Substanz nachlässt, der auch einige Tröpfchen der hellen eingelagert sind. Beide Bilder sind schon oft bei den verschiedensten Thieren gesehen worden.

Ich bin der Ansicht, dass das Chromatin, wenigsten im Wesentlichen, auch hier schon den Nucleolus verlassen hat; in welcher Weise dieses hier auswandert, scheint aus Fig. 16 hervorzugehen. Das Bild, auch mit Boraxkarmin gefärbt, ist combinirt aus 2 Schnitten durch dasselbe Ei, und wir haben hier schon den Anfang der Strahlung vor uns. Im Keimbläschen ist noch der unverändert grosse, hufeisenförmige Nucleolus zu sehen. Besonders an seiner offenen Stelle liegen runde, dunkelroth gefärbte Kügelchen, die ich für Chromosomen halte, welche ihre runde Gestalt dadurch erhalten haben, dass sie noch in

einem Tropfen der Nucleolarflüssigkeit eingelagert sind. Solche Kugeln sind häufig zu finden, so auch in Fig. 17, und oft nehmen sie schon eine Form an, die der definitiven Chromosomen durchaus ähnlich ist, so in Fig. 16 die dritte von links oben und in Fig. 17 die rechts gelegene. Zur genauern Untersuchung der Frage der Chromatinabgabe erweist sich aber auch das Seeigeli als nicht allzu vortheilhaft; ich hoffe, in spätern Untersuchungen hierfür geeigneteres Material zu finden, und gehe denn zum letzten Stadium des Nucleolus über, von dem ich genauere Daten liefern kann.

### V. Die Auflösung des Nucleolus.

Zunächst ein paar Worte noch über die Beschaffenheit des Keimflecks vor seiner Auflösung und über seine beiden Substanzen. Ich werde später noch meine Ansichten über die dunkle Masse mittheilen, in Betreff deren ich zwei Deutungen für möglich halte, nämlich erstens, dass das Chromatin im Nucleolus sich einem regen Stoffwechsel unterzieht, und als Product dieses Stoffwechsels, also als Abspaltungsproduct, würde dann die dunkle Partie aufzufassen sein; zweitens aber wäre auch die Vorstellung nicht von der Hand zu weisen, dass sie überschüssiges Chromatin vorstellt. Die helle Flüssigkeit dagegen spreche ich als die Reste der ursprünglich gebildeten ersten Vacuole an, wie wir sie in den jüngsten Oocyten der Holothurien gesehen haben. Diese ist gleichwerthig mit dem Plastrin der Autoren. Dabei können wir dann für die verschiedenen Formen der Nucleolen einen einheitlichen Standpunkt gewinnen. Bei den Holothurien mag das Stoffwechselproduct in einer flüssigen Form ausgeschieden werden, das gleichmässig den ganzen Nucleolus durchsetzt und erstens also schon in der Nucleolarflüssigkeit aufgegangen ist, zweitens aber sich auch leicht mit dem hinzutretenden Kernsaft mengt, so dass dieser, der in die vom auswandernden Chromatin frei gelassenen Lücken in Gestalt von Vacuolen eintritt, wie wir bei Betrachtung von Fig. 14 aus einander gesetzt haben, bald dunkel gefärbt wird und der Nucleolus seine homogene Beschaffenheit beibehält. Beim Seeigel mag ein festeres Abspaltungsproduct vorliegen, das sich mit dem hinzutretenden Kernsaft nicht so leicht mengt, ebenso wie es sich mit der ursprünglichen Nucleolarflüssigkeit nicht vermischt hat, denn natürlich muss auch hier, da dem Nucleolus Substanz durch Verlust des Chromatins genommen ist, er selbst aber sich augenscheinlich nicht verkleinert hat, Kernsaft hineingedrungen sein, der sich mit der Nucleolarflüssigkeit mischt und sie verdünnt, ganz wie bei der sich vergrößernden Oocyte der ur-

sprünglich dunkle Zellsaft durch Verdünnung heller geworden ist. Bei einem solchen Mischungsprocess können die „Vacuolen“, welche ja als Tropfen zu denken sind, zusammenfliessen und eine grosse Vacuole bilden, wie in Fig. 15b abgebildet ist, oder sie können als verhältnissmässig gleich grosse Gebilde auftreten. Auch kann es geschehen, dass der neu hineindringende Kernsaft eine grosse Vacuole für sich bildet und die Nucleolarflüssigkeit sich unverdünnt in Tropfen eingelagert am Rande erhält, weil die Mischung der beiden Flüssigkeiten gerade im Moment der Fixirung noch nicht vollendet war. So könnte auch die grosse Vacuole in Fig. 15a, die nicht gefärbt ist, nur aus Kernsaft bestehen, und in die untere Vacuole ist ein Tropfen desselben wohl eingedrungen, hat sich aber noch nicht mit der Nucleolarflüssigkeit gemengt, so dass wir beide scharf abgesetzt gegen einander vorfinden.

So wird denn gerade durch unsere Annahme die sich so oft vorfindende Verschiedenartigkeit der Nucleolen erklärt. Ueber ähnliche Verhältnisse von Flüssigkeiten zum Nucleolus finden wir übrigens bei RHUMBLER (30) eine genaue Auseinandersetzung. Auch ALBRECHT (1. u. 2) ist der Ansicht, dass der Nucleolus als Tropfen aufzufassen sei, und was das erste Auftreten des Keimflecks betrifft, so stellt sich KORSCHOLT (22) ebenso denselben in flüssiger Form vor, wenn er auch mit MONTGOMERY (27) der Ansicht ist, dass er ausserhalb des Kerns gebildet wird und von hier aus flüssig in jenen hineinwandert.

Wir wenden uns zu einer zweiten Frage: Was ist das Agens, das das Auflösen des Nucleolus bewirkt? Zur Beantwortung dieser Frage verweise ich auf die Figg. 16 und 17. Beide stellen Eier von Seeigeln dar, mit Boraxkarmin gefärbt. Dabei scheint Fig. 16 ein vorgerückteres Stadium vorzustellen, denn hier ist schon der Anfang der Strahlung ausgebildet, während in Fig. 17 noch keine Spur von ihr — auch auf den Nebenschnitten nicht — zu sehen ist. Dennoch fällt es auf, dass in Fig. 16 der Nucleolus an Grösse noch nichts verloren hat, während er in Fig. 17 schon beträchtlich geschwunden ist. Ich erkläre dies nun dadurch, dass ich darauf aufmerksam mache, dass in Fig. 16 die Kernmembran noch vollständig vorhanden ist, während sie in Fig. 17 bis auf wenige Reste auf der linken Seite geschwunden ist. In diesem Unterschied und in dem dadurch bedingten Hereindringen des Zellsaftes vom Eiplasma sehe ich das auflösende Moment. Meistens tritt zuerst die Strahlung auf, dann verschwindet die Kernmembran, und mit ihr verkleinert sich der Nucleolus; um so beweisender ist dann ein solches Bild wie Fig. 17, wo die Kernmembran

gewisser Maassen zu früh aufgelöst wird und nun auch sofort der Nucleolus verkümmert. Uebrigens hält auch MATHEWS (37) die Auflösung der Kernmembran für einen wichtigen Vorgang bei der Theilung.

In welcher Weise nun das Schwinden des Nucleolus vor sich geht, darüber belehren uns Fig. 18 und 19. Beide Figuren, nach der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Methode behandelt, stellen Eier dar, in denen die Chromosomen sich schon zur Richtungsspindel eingeordnet haben. Die noch immer vorhandenen, aber beträchtlich kleiner gewordenen Nucleolen sehen ganz verschieden aus, aber ich brauche nur auf Fig. 15a und b hinzuweisen, um sofort den Grund dafür klar zu legen. In Fig. 15 sind die beiden verschiedenen Arten von Nucleolen dargestellt, die sich in Seeigeleiern finden, und ich suchte oben ihre dennoch einheitliche Zusammensetzung zu erklären. Löst sich nun ein Keimfleck auf, wie ihn Fig. 15a darstellt, so erhalten wir ein Bild wie in Fig. 19, dagegen ist der Nucleolus in Fig. 18 ein Rest des in Fig. 15b dargestellten. Fig. 19 habe ich mit Hülfe des Zeichenapparats mit möglichster Genauigkeit dargestellt. Oben sieht man die Richtungsspindel in grosser Deutlichkeit, dann den Rest des Kerns, der sich, trotzdem ihm die Membran fehlt, immer noch deutlich vom Eiplasma abhebt, und ferner kann man erkennen, wie in ihm die Lininfäden zur Spindel hingezogen werden. Auf den Lininfäden, oft nicht allzu leicht von ihnen zu unterscheiden, liegen die Chromosomen, und ebenso geht der Nucleolus direct in dieselben über, was erstens seine flüssige Natur beweist, zweitens aber die Möglichkeit nahe legt, dass die Chromosomen auf dem Wege der Lininfäden ihn verlassen.

Um uns nun noch nach den letzten Resten des Nucleolus umzusehen, wenden wir uns zu Fig. 20a. Hier haben wir die letzten Ueberbleibsel eines Nucleolus von Fig. 15a vor uns, dessen vorhergehendes Aussehen in Fig. 19 abgebildet ist. Das Präparat ist, wie auch Fig. 20b, mit Boraxkarmin gefärbt. Die rosa Flüssigkeit ist vollständig geschwunden, und die dunkle Masse ist nur als eine Gitterkugel noch sichtbar. Zwischen Fig. 19 und 20a könnte noch als Zwischenstadium derselben Art des Nucleolus Fig. 17 dienen, das Wesentliche der Auflösung besteht eben darin, dass allmählich die dunkle Masse resorbirt wird, nachdem schon vorher die helle immer mehr verschwunden ist. Aehnlich verläuft auch der Schwund des Nucleolus von der Gestalt von Fig. 15b und Fig. 18. Hier bleibt als Rest noch ein immer kleiner werdendes Hufeisen, bis auch dieses verschwindet. Ich habe ein solches Bild, da es uns nichts Neues bietet, nicht gegeben, dagegen möchte ich auf eine aus-

nahmsweise Erscheinung aufmerksam machen, die ich in Fig. 20b abgebildet habe und die ich auch als die Reste eines zuletzt genannten Nucleolus ansehe. Hier ist nämlich im Gegentheil zuerst die dunkle Masse geschwunden, und Reste der rosa Flüssigkeit finden sich noch vor, in denen die Chromosomen liegen und von denen sie (auf Nebenschnitten) mittels der Lininfäden dem Innern der Spindel zuwandern.

Ich erkläre diese Verhältnisse nun folgendermaassen. Ich glaube, dass auch hier, wie in Fig. 17, die Kernmembran zu früh geschwunden ist und die Strahlung sich schon gebildet hat, bevor die Chromosomen den Nucleolus verlassen haben. Durch diese Verhältnisse bedingt, mag dann die dunkle Substanz sich früher gelöst haben als die helle, die noch in inniger Verbindung mit den Chromosomen stand. Auch dieses Bild spricht ausserdem sehr für die Hervorwanderung der Chromosomen aus dem Nucleolus.

Damit verlassen wir unsern beschreibenden Theil und wollen nun zum Schluss sehen, in wie weit die hier beschriebenen Verhältnisse mit denen von andern Autoren übereinstimmen, wie wir dieselben deuten und wie wir diese mit den schon vorhandenen Nucleolustheorien in Einklang zu bringen suchen.

## VI. Die Function und Bedeutung des Nucleolus.

Meine Ansicht auf Grund der vorliegenden Untersuchung und ihres Vergleichs mit den schon vorhandenen Nucleolusforschungen ist folgende:

Der Nucleolus des reifenden Eies entsteht als eine Ausscheidung des Kerngerüsts in Gestalt eines oder mehrerer Tropfen. An diesen (sc. diese) legt sich das chromatinhaltige Kernplasma an, um dann mit ihm auf dem Wege der Durchdringung in innige Berührung zu treten. Nach einiger Zeit wandert aus dem so entstandenen Gebilde das Chromatin wieder aus und vertheilt sich im Kerngerüst, oder es verschiebt seine Auswanderung bis zur Bildung der Richtungsspindel und tritt dann direct in Gestalt der Chromosomen auf, die sich in ersterer anordnen. In beiden Fällen wird meistens ein Restkörper (Metanucleolus HÄCKER) hinterlassen, der entweder als Stoffwechselproduct oder als überschüssiges Chromatin aufzufassen ist und der sofort aufgelöst wird oder längere Zeit persistiren kann.

Mit dieser Auffassung lassen sich nun die meisten der vorhandenen Thatsachen in Einklang bringen. Zunächst lernen wir verstehen, warum bei ganz nahe verwandten Thieren ein oder mehrere Nucleolen vorkommen. So hat unsere Holothurie einen Nucleolus, dagegen *Cucu-*



*maria* nach CUÉNOT (5) viele periphere, ebenso hat *Caudina arenata* nach GEROULD (8) zahlreiche Keimflecke, die sich an der Kernmembran bilden. Die beiden Typen HÄCKER's (12), der Echinodermentypus mit einem Nucleolus und der Vertebratentypus mit zahlreichen, fallen nun unter einen Gesichtspunkt, denn da es nur darauf ankommt, dass das Chromatin in den Nucleolartropfen einwandert (darüber werden wir noch weiter unten reden), so ist es nicht von wesentlicher Bedeutung, ob es sich dabei ganz in einen Tropfen sammendrängt oder ob es dieses Einwandern getrennt, an verschiedenen Stellen des Eies und in verschiedenen Tropfen, besorgt.

Ueber die mannigfachen Arten der Nucleolen habe ich schon oben Einiges gesagt, ich habe dort die vacuolenreichen, zweifarbigen Kernkörper der Seeigel und die homogenen der Seewalzen unter einen Gesichtspunkt zu bringen versucht. Verschiedene Autoren, R. HERTWIG (20), CARNOY (4) und viele Andere, unterscheiden nun zwischen Plastinnucleolen und Chromatin(Nuclein)nucleolen. Besonders scharf und charakteristisch ist dieser Unterschied wieder in WILSON's (36) neuer Arbeit bei Eiern desselben Seeigels, nur auf zweierlei Weise mit Lösungen behandelt, hervorgetreten. In dem einen Falle nämlich zerfällt der Nucleolus in einen dunklen Haufen (es geht das deutlich aus den Abbildungen hervor), der dann direct die Chromosomen bildet, im andern Falle kommen diese aus dem Kernnetz, und der blasse Nucleolus verschwindet allmählich ohne jede Beziehung zu ihnen. Mit Hilfe vorliegender Arbeit glaube ich diese merkwürdige Erscheinung folgendermaassen aufklären zu können. In dem ersten Falle haben wir es mit einem Nucleolus zu thun, in dem das Chromatin noch drin sitzt (etwa unsere Figg. 10, 11 oder 12), dabei mag dann die Lösung die Bildung der Spindel beschleunigen, so dass das Chromatin nicht Zeit hat, aus dem Nucleolus langsam auszuwandern und sich im Kernnetz anzulagern, sondern sich direct zur Bildung der Theilungsfigur anschicken muss, wie das nach den Beobachtungen HARTMANN's (14) am Seesternei die Regel ist. Der zweite Fall WILSON's würde ein etwas älteres Stadium der Eireifung vorstellen, in dem das Chromatin den Nucleolus schon verlassen hatte, bevor die Lösung einwirkte. Hier konnte also die Richtungkörperbildung normal vor sich gehen, und der hier bleibende Metanucleolus war deshalb von so blasser Farbe, weil er bloss aus der ursprünglichen Nucleolarflüssigkeit (dem Plastin) mit wahrscheinlicher Verdünnung durch den Kernsaft besteht. Was aus dem Abspaltungsproduct (resp. dem überschüssigen Chromatin) geworden ist, kann ich natürlich nicht entscheiden. Entweder gelangt

es bei jenem Seeigel in einer Weise zur Abscheidung, wie ich es bei den Holothurien beschrieben habe, nur dass es sich nicht so dunkel färbt, oder es ist durch die einwirkende Solution gelöst worden. Für die Klärung der Hauptfrage ist dies ja auch nicht von allzu grosser Wichtigkeit.

Jetzt können wir auch den Unterschied zwischen Plastinnucleolen und Chromatinnucleolen verstehen. Der abgeschiedene Flüssigkeitstropfen (Fig. 3, 4) vor seiner Durchsetzung mit Chromatin ist als Plastinnucleolus aufzufassen, in manchen Fällen auch der Metanucleolus. Wenn wir uns vorstellen, dass der Plasmahaufen, der diesen Tropfen absondert, sich nicht um ihn herumballt und abrundet, so dass der Tropfen scheinbar frei im Kerngerüst liegt, so haben wir einen reinen Plastinnucleolus vor uns. Ein eben solcher Vorgang, ich sage das nur anhangsweise, könnte bei den Körperzellen stattfinden, und das wäre mithin die Brücke zwischen diesen Nucleolen und dem wahren Keimfleck, mit dem wir uns hier ausschliesslich beschäftigt haben. Ein Tropfen gleicht dem andern, daher die Aehnlichkeit der verschiedenen Nucleolen. In den Körperzellen wird der Tropfen zu einem Zwecke ausgeschieden, über welchen ich ebenso wenig wie über die chemische Beschaffenheit des Tropfens hier etwas sagen kann, im Keimbläschen dagegen dazu, dass das Chromatin in ihn hineinwandere.

Von diesem Excurs kehren wir aber wieder zu unserm Keimfleck zurück. Solche eben beschriebenen, frei im Kernnetz herumtreibenden Nucleolen scheint es in den reifenden Eiern der verschiedenen Thiere wohl vielfach zu geben, so gehören auch die vielen Nucleolen des Vertebratentypus dazu, doch werden auch diese meistens an der Kernmembran, ganz wie bei unserm Object, ausgeschieden. Meistens aber haben sie kein langes Bestehen, bald legt sich Kernplasma um sie herum, rundet sich ab, und es entstehen auf diese Weise die so oft schon beschriebenen zweitheiligen Nucleolen, wie sie besonders deutlich bei Mollusken und Spinnen auftreten. In interessanter Weise kann ich nun die Befunde von OBR'S (29) ausführlicher Arbeit heranziehen, der diesen Vorgang genau beschrieben hat. Auch er hat in den jüngsten Eiern von *Helix pomatia* eine wandständige Lagerung des chromatinhaltigen Kernplasmas beobachtet, aber schon sehr früh einen oder mehrere Nucleolen. Diese färbten sich durchaus anders als alle andern Kernbestandtheile. Somit würde dieser Befund gegen meine oben ausgesprochene Vermuthung sprechen, dass der Nucleolartropfen gewissermaassen reservirter, unverdünnter Kernsaft ist, doch lege ich so wie so auf diesen Punkt keinen besondern

Werth, da eine solche Frage doch nur auf chemischem Wege zu lösen ist.

Nach OBST's Abbildungen könnte es wohl sein, dass seine Nucleolen auch Ausscheidungsproducte des Kernplasmas sind; sehr erinnern besonders seine Bilder von *Epeira diademata* an die meinigen, hier ist sogar der Plasmahaufen zu finden, und der Vorgang scheint dem bei den Holothurien beschriebenen sehr ähnlich zu sein, man vergleiche nur seine figg. 37 und 40 mit den meinigen. Jedenfalls erscheinen seine Nucleolen als Tropfen, sie wachsen durch Zusammenfließen unter einander, und nun ist der Vorgang der Chromatinanlagerung sehr deutlich. Dieses legt sich nämlich prachtvoll differenzirt an den Nucleolus an und dringt in ihn hinein, ein Vorgang, den OBST auch an seinen sonstigen Objecten (andern Mollusken und Spinnen) verfolgen konnte. Bei *Epeira* legt es sich kreisförmig um den Nucleolus herum, und OBST glaubt sogar auch die Aussensubstanz als zähflüssiger als die innere ansprechen zu müssen. Es würde zu weit führen, in jeder Einzelheit auf die Uebereinstimmung seiner mit meinen Befunden einzugehen, nur so viel, dass auch OBST sagt, er glaube, dass (bei *Helix pomatia*) das Chromatin in feinsten Partikelchen in den Keimfleck übergehe, im Uebrigen aber ist er der Ansicht, dass der Nucleolus nicht bei Ausbildung der Chromosomen verwendet wird.

Wir haben also gesehen, dass diese zweitheiligen Nucleolen aus der Nucleolarflüssigkeit (Plastin) und herum- oder angelagertem oder dieselbe durchdringendem Kernplasma mit Chromatin bestehen, sie stellen also Plastin-Chromatin-Nucleolen vor. Diese scheinen nun, wie ja auch aus unserer Betrachtung ersichtlich, die häufigsten in reifenden Eiern zu sein, oder, richtiger gesagt, auf ihrem Stadium beharrt der Keimfleck am längsten.

Was die reinen Chromatinnucleolen betrifft, so scheinen sie sehr selten zu sein. Ein Keimfleck, der bei Bildung der Richtungsspindel seine ganze Substanz für die Chromosomen hergiebt, ohne einen Restkörper zu hinterlassen, würde einen solchen reinen Chromatinnucleolus vorstellen. Einen derartigen Fall hatten wir bei WILSON (36) vor uns, doch werden wir es hier wohl nicht mit normalen Erscheinungen zu thun haben, denn bei den Thieren, wo der Nucleolus erst bei der Spindelbildung sein Chromatin entlässt, bleibt doch meist ein Restkörper, wie HARTMANN (14) gezeigt hat. Diesen letztern aber könnte man als einen reinen Chromatinnucleolus auffassen, wenn man seine Substanz als überschüssiges Chromatin ansieht. So würde man meine

Fig. 20a, wo jeder Rest der Nucleolarflüssigkeit geschwunden ist, wohl als Chromatinnucleolus deuten können.

Wenn uns über die Einwanderung des Chromatins in das Plastin nicht allzu viel Angaben zu Gebote standen, so giebt es für seine Auswanderung um so mehr Belege. Hierhin gehören die Angaben von R. HERTWIG (21), BÖHMIG (3), WILSON (36), HARTMANN (14), GOLDSCHMIDT (9), GARDINER (7), und man kann auch die Befunde von MUNSON (28) und GRIFFIN (10) als hierzu passend dazulegen. Ein Bild von dem Letztern nämlich zeigt bei der Spindel eines Echiuroiden, wie der Nucleolus sich nach dieser hin auszieht und einen chromosom-ähnlichen Fortsatz ihr zusendet. MUNSON (28) beobachtete bei *Limulus*, wie, als das Chromatin an Färbbarkeit abnahm, der Nucleolus in demselben Maasse an Tingirungsfähigkeit zunahm und sich wie das Chromatin färbte. Er erhielt Bilder, die den meinigen sehr ähnlich sind, sogar das Maschenwerk im Nucleolus, ähnlich dem Chromatinnetzwerk des ganzen Kerns, konnte er beobachten (meine Fig. 11). So kommt er zu dem Schluss, dass der Nucleolus aus einer Substanz, ähnlich dem Chromatin, einer ähnlich dem Linin und einer ähnlich Dotterkugeln bestehe, diese letztern dürften wohl das auswandernde Chromatin einschliessen, ähnlich wie bei meiner Fig. 16.

Interessant sind die Resultate von GARDINER (7). Bei *Polychoerus caudatus*, einer Planarie, erscheint der Nucleolus als ein dicker Faden, der dann im selben Maasse an Grösse und Affinität zu den Farben abnimmt, als das Kernnetz in denselben Eigenschaften zunimmt. Dann zerfällt der Keimfleck in Stücke, und GARDINER glaubt, dass von diesen das Chromatin herkomme. GOLDSCHMIDT (9) beobachtete ferner, wie bei den reifenden Eiern von *Polystomum integerrimum* der Nucleolus in Stücke zerfiel, an denen sich dann kleine Fäden zeigten, die der Autor für Chromosomen hielt. Auch an Gregarinen hat MARSHALL (25) ein Zerfallen der Nucleolen in das Chromatin beobachtet, und am bekanntesten dürfte R. HERTWIG's (21) Arbeit über *Actinosphaerium* sein, worin der Autor auch die Nucleolarsubstanz als Substrat anspricht, in der das Chromatin eingelagert ist. So erklärt auch schon R. HERTWIG die Zweitheiligkeit anderer thierischer Nucleoli in der Weise, dass er sich hier für die Localisirung des Chromatins an eine bestimmte Stelle ausspricht. Zum Schluss erwähne ich noch einmal die Arbeiten von CARNOY u. LEBRUN (4), welche die Chromatinabgabe aus vielen Nucleolen bei Amphibieneiern beschrieben haben.

Aus allen diesen Thatsachen geht nun hervor, dass der Nucleolus die verschiedensten Wege einschlägt, um das Chromatin austreten zu

lassen, es kommt ihm offenbar dabei nur darauf an, dass es austritt, aber nicht, wie und wann es ihn verlässt. Dieses „Wann“ ist für die Beobachtung des Vorgangs am günstigsten, wenn dieser, wie bei HARTMANN'S (14) *Asterias glacialis*, erst bei der Spindelbildung stattfindet, so wie denn auch gerade seine Bilder sehr überzeugend sind. Ueber seine Arbeit habe ich jedoch schon des Oeftern gesprochen, ich möchte jetzt nur noch eine gewisse Unpräcision erwähnen, die sich bei ihm und noch Andern findet. HARTMANN redet nämlich davon, dass die Chromosomen aus dem Nucleolus entstehen, hat aber meiner Ansicht nach nur nachgewiesen, dass sie von ihm abgegeben werden. Denn er könnte das Erstere nur dann behaupten, wenn er nachgewiesen hätte, dass der Nucleolus als ein Gebilde sui generis entstände, in dem sich nun durch mannigfache Processe wirklich die Chromosomen entwickelten. Somit widersprechen seine und andere Angaben durchaus nicht, wie er es behauptet, der Individualität und qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen im Sinne WEISMANN'S (33). In unserer Arbeit haben wir noch dazu gesehen, dass das Chromatin vor Bildung des Nucleolus da war und bloss in ihn hineintrat und ihn wieder verliess, dabei konnte es sehr gut individualisirt sein. So sehen wir denn, dass unsere ganze Vorstellung von der Vererbung und ihren Trägern in keiner Weise ins Wanken gerathen ist, und es ist gewiss mit Freude zu begrüßen, dass diese Theorie, die uns die verschiedensten Lebensvorgänge erklärt und unter einen Gesichtspunkt bringt, nun nicht durch neue Deutungen in Frage gestellt wird.

Wir wenden uns nun der HÄCKER'schen (11 u. 12) Kernsecrettheorie zu und sehen, in wie weit diese sich mit unsern Ergebnissen vereinbaren lässt. Zunächst kann sie für alle Nucleolen der Körperzellen bestehen bleiben, aber auch für den Keimfleck ist sie in mancher Hinsicht zu verwenden. Denn wenn man die eine meiner Deutungsmöglichkeiten annimmt, dass der Metanucleolus ein Stoffwechselproduct darstellt, so ist eben dieses auch als Abspaltungsproduct im Sinne HÄCKER'S aufzufassen. Auch er verlässt dann als Kernsecret entweder in gelöster oder ungelöster Form den Kern, um dann langsam zu vergehen. Ich will hierbei nicht auf die vielen persistirenden Metanucleolen, wie sie von verschiedenen Forschern, HÄCKER (12), FOL (6), WHEELER (34, 35), MEAD (26), OBST (29) und Andern beschrieben worden sind, eingehen, es würde mich das zu weit führen, auch kommt es für unsere Auseinandersetzung nicht in Betracht, wo und wann der Restkörper aufgelöst wird. Für das auflösende Agens, so sagte ich

schon oben, halte ich den Zellsaft, und es wird von der Beschaffenheit des Metanucleolus abhängen, ob jener sein Werk langsam oder schnell besorgt. Wichtiger ist die Frage: Was thut das Chromatin im Nucleolus? Dieser wollen wir uns jetzt zum Schluss zuwenden.

Die Frage zu entscheiden, ist mir natürlich unmöglich, theils weil gerade in diesem Stadium die Verhältnisse im reifenden Ei zu schwer zu studiren sind, theils weil die chemische Natur derselben noch nicht ergründet werden kann, theils weil noch zu wenig Vergleichsmaterial vorliegt. Auf die zwei Hauptdeutungsmöglichkeiten aber habe ich schon mehrfach hingewiesen. Die eine davon war, dass wir uns vorstellten, dass das Chromatin in die Nucleolarflüssigkeit hineinwandere, um sich in derselben einem regen Stoffwechsel zu unterziehen, als dessen Abspaltungsproduct der Restkörper zu betrachten war. Denn es ist wohl möglich, dass das Chromatin, bevor es sich zur Anordnung in der Richtungsspindel anschickt, noch einer besondern Ernährung und Klärung bedarf.

Bevor wir uns nun der zweiten Deutung zuwenden, will ich über eine Arbeit von SCHAUDINN (32) berichten, die über die Theilung von Foraminiferen handelt, wobei sich der Kern einer Veränderung unterzieht, die wegen ihrer grossen Aehnlichkeit mit den hier beschriebenen Vorgängen von grösstem Interesse ist. Bei *Calcituba* nämlich sind die durch Zerfall eines grössern Kerns entstandenen Tochterkerne homogen, und das Chromatin verdeckt die anatomische Substanz. Von aussen wandern nun Flüssigkeitströpfchen in das Gebilde hinein und lockern dasselbe so auf, dass es sich nun abrundet. Der Nucleolus meiner Fig. 8 ist dem SCHAUDINN'schen Bild ganz entsprechend. Dieser Vorgang spielt sich nun in der Weise weiter ab, wie es auch in meinen Abbildungen zu sehen ist, und es entsteht eine Maschenkugel, die mit meinem Nucleolus auf Fig. 10 zum Verwechseln ähnlich ist. Nun sondert sich das Chromatin bei SCHAUDINN in der Mitte und wandert von hier an den Rand (siehe meine Fig. 11). Es entstehen aus diesem chromatische Brocken, die aus dem Gebilde austreten und wieder ganze Kerne darstellen.

So haben wir hier beinahe denselben Vorgang wie beim Nucleolus des reifenden Holothurieneies, nur der Anfang ist ein wenig anders, aber doch nicht principiell unterschieden. Denn es ist von keiner grossen Wichtigkeit, ob das Kernplasma sich, wie bei unserm Object, an den einen Nucleolartropfen anlegt und dann in ihn hineindringt oder ob viele Nucleolartropfen sich an das Kernplasma anlegen und in dasselbe hineindringen. Das Endresultat ist in beiden Fällen ein

Nucleolus unserer Fig. 8, der daher auch durchaus der SCHAUDINN'schen bezüglichen Abbildung entspricht. Der Hauptunterschied ist nur der, dass bei uns bei der Chromatinabgabe nur einzelne Chromatinfäden entlassen werden, bei SCHAUDINN aber sind es wieder Kerne.

Es handelt sich in dieser angeführten Arbeit offenbar um eine gleichmässige Vertheilung des Chromatins; könnte nun dasselbe nicht auch in unserm Falle stattfinden? Ich sagte am Anfang, dass die Nucleolarflüssigkeit sehr dem ursprünglichen Kernsaft ähnele, aber selbst wenn sie auch von einer andern chemischen Beschaffenheit wäre, so könnte es immerhin möglich sein, dass es ihr hauptsächlicher Zweck ist, dem Chromatin einen freien Raum zu gewähren, um dann wieder auszutreten, gleich einer Armee, die vor dem Sturm sich noch einmal zusammenzieht, um dann in wohlgeordneten Marschkolonnen den Streit zu beginnen. Denn im Kern kann das Chromatin wegen der engmaschigen Structur des Kerngerüsts (man sehe daraufhin meine Figg. 11 und 13 an) nicht so viel Raum zum Ordnen haben, wie in dem klaren Tropfen des Nucleolus. Im Raume des Keimflecks mögen auch die gereckten Chromatinfäden zu den Chromosomen zusammengedrückt werden, wenigstens in den Fällen, wo sie als solche den Nucleolus verlassen.

An dieser Stelle möchte ich nun noch eine Arbeit von HENKING (15) über die Samenbildung von *Pyrrhocoris* erwähnen, der bei seinem Object Verhältnisse beschreibt, die wir hier wohl verwerthen können. Hier tritt nämlich der dunkel gefärbte Nucleolus gleich nach der Theilung der Spermatogonien in einer Bucht des zusammengedrängten Chromatins auf. In seinem Innern konnte HENKING keinen besondern Vorgang beobachten, er blieb homogen dunkel und ähnelte schliesslich so einem Chromatinbrocken, dass er nicht mehr von den andern zu unterscheiden war. Nun ist es zwar möglich, dass der von uns geschilderte Vorgang sich im Nucleolus schon vorher abgespielt hat, aber noch mehr scheint mir hier ein anderes Verfahren der Natur wahrscheinlich. HENKING sagt, dass gewisser Maassen der ganze Kern in einer hellen Vacuole liege, sogar ohne durch eine Membran von dem Zelleib getrennt zu sein, und wir sehen innerhalb dieser Vacuole einen ähnlichen Vorgang sich abspielen wie bei unserm Nucleolus oder bei SCHAUDINN's Object. Auch hier bildet das Chromatin ein Maschenwerk, welches die ganze Vacuole durchsetzt, dann zieht es sich in der Mitte zusammen, um darauf in Gestalt der Chromosomen wieder aus einander zu wandern und sich zur Spindel anzuordnen. So ist es wohl möglich, dass hier eine vom Kerngerüst ausgeschiedene Vacuole als freier

Spielraum für Anordnung des Chromatins nicht nöthig ist, da gewisser Maassen der ganze Kern diesen Raum selbst darstellt, er lässt dem Chromatin genug Platz, da er nicht ein so engmaschiges Liningerüst einschliesst wie der bei den Oocyten, ja in diesem Stadium sogar wenig oder gar kein Liningerüst besitzt. Und hier mag der Nucleolus stets als Metanucleolus aufzufassen sein, also als echtes Abspaltungsproduct oder überschüssiges Chromatin. Aehnliche Verhältnisse beschreibt auch O. HERTWIG (17) bei *Ascaris*, und so finden wir vielleicht auf diese Weise einen Anhaltspunkt, der uns die analogen Verhältnisse im reifenden Sperma verstehen lässt. Denn natürlich muss sich im Sperma ein ähnlicher Vorgang abspielen wie im Ei, das verlangt unsere heutige Vorstellung von der Ei- und Spermazelle. Dass aber diese Deutung absolut fest steht und auf alle Spermatocyten anwendbar ist, will ich nicht behaupten, obgleich mir auch bei Betrachtung der bezüglichen Bilder aus andern Arbeiten immer das massige, gedrängte Chromatin im saftreichen Kern aufgefallen ist. Ich hoffe, selbst die Verhältnisse beim Sperma nachzuprüfen, um dann zu sehen, ob ich auch diese in mein Schema einreihen kann. Zum Schluss nur noch ein paar Worte über die schon erwähnte R. HERTWIG'sche neue Arbeit: „Die Protozoen und die Zelltheorie“.

R. HERTWIG spricht in dieser Arbeit folgende Ansicht über den Nucleolus aus: „Das aus dem Protoplasma stammende Chromatin wird in der Nucleolarmasse condensirt und dadurch organisirt. Zur Bildung von Chromosomen ist ein bestimmtes Quantum Nucleolarsubstanz nöthig. Der sich ergebende Ueberschuss wird in den Nucleoli festgelegt.“

Von dieser Zusammenfassung seiner genau aus einander gesetzten neuen Theorie lasse ich die ersten 5 Worte unberücksichtigt, da ihre Discutirung nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehört. Dagegen haben wir wohl gesehen, dass das Chromatin in der Nucleolarsubstanz condensirt wird; ob dasselbe aber dadurch auch organisirt wird, wird, abgesehen von andern Erwägungen, durch meine Befunde dadurch zweifelhaft gemacht, dass bei den Holothuriern das Chromatin ja in der Form von Fäden in den Nucleolus hineintritt und ihn in ähnlicher Beschaffenheit wieder verlässt. Dass ferner „zur Bildung von Chromosomen ein bestimmtes Quantum von Nucleolarsubstanz nöthig ist“, haben wir auch gesehen, wenn wir uns diesen Vorgang auch in anderer Weise vorstellten; was aber den „daraus sich ergebenden Ueberschuss“ betrifft, „der sich in den Nucleoli festlegt“, so können wir diese Auffassung mit unsern Befunden nicht vereinen. Denn ausser dem ersten Auftreten der Nucleolarflüssigkeit, von der wir aber gerade gesehen



haben, dass sie vor der Chromatineinwanderung vorhanden war, ist in unserm Keimfleck immer Chromatin enthalten, und auch wenn wir den Metanucleolus unserer Fig. 20a als reines Abspaltungsproduct betrachten, so ist dieses jeden Falls von der ursprünglich vorhandenen Nucleolarsubstanz wesentlich verschieden. Somit scheint mir immer noch die obige Deutung die wahrscheinlichste:

Der Nucleolus stellt einen vom Kerngerüst aus-  
geschiedenen Tropfen dar, in den das Chromatin hinein-  
dringt, um sich in ihm zu sondern und für seine Thei-  
lung zu ordnen. Dabei kann es immerhin mit der Nu-  
cleolarflüssigkeit auch einen regen Stoffwechsel ein-  
gehen.

### Literaturverzeichnis.

In der Literaturangabe sind nur die Arbeiten genannt, die im Text berücksichtigt wurden. Mit einer genauern Aufzählung würde ich nur MONTGOMERY (27) wiederholen.

- 1) ALBRECHT, Untersuchungen zur Structur des Seeigeleies, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, 1898, Heft 3.
- 2) —, Der physikalische Bau des Nucleolus in normalen und pathologischen Zuständen, in: *Ergebn. allgem. Pathol. path. Anat.*, Jg. 6, 1901.
- 3) BÖHMIG, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 64, 1898.
- 4) CARNOY et LEBRUN, La cytodierèse de l'œuf, la vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, in: *La Cellule*, V. 12, 1897, und V. 14, 1898.
- 5) CUÉNOT, Notes sur les Echinodermes, in: *Zool. Anz.*, V. 15, 1892.
- 6) FOL, Sur le commencement de l'hénogénie chez divers animaux, in: *Arch. Zool. exp.*, V. 6, 1877.
- 7) GARDINER, The growth of the ovum, formation of the polar bodies and the fertilization in *Polychoerus caudatus*, in: *J. Morphol.*, V. 15, 1899.
- 8) GEROULD, The anatomy and histology of *Caudina arenata*, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, V. 29, No. 3, 1896.
- 9) GOLDSCHMIDT, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zelltheilung von *Polystomum integerrimum*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 71, 1902.
- 10) GRIFFIN, Studies of the maturation, fertilization and cleavage of *Thalassema* and *Zirphaea*, in: *J. Morphol.*, V. 15, 1899.
- 11) HÄCKER, Die Vorstadien der Eireifung, in: *Arch. mikrosk. Anat.* V. 45, 1895.
- 12) —, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.
- 13) HAMANN, Beiträge zur Histologie der Echinodermen, Holothurien, Jena 1899.

- 14) HARTMANN, Studien am thierischen Ei, I., in: Zool. Jahrb., V. 15, Anat., 1902.
- 15) HENKING, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. II. Ueber Spermatogenese etc. bei *Pyrrhocoris apterus*, in: Z. wiss. Zool., V. 51, 1891.
- 16) HERTWIG, O., Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, in: Morphol. Jahrb., V. 1, 3 und 4, 1876—1878.
- 17) —, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 36, 1890.
- 18) —, Zelle und Gewebe, Jena 1892.
- 19) HERTWIG, R., Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Arch. Protistenkde., V. 1, 1902.
- 20) —, Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies, in: Festschr. GEGENBAUR, V. 2.
- 21) —, Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichhorni*, in: Abh. Bayr. Akad. Wiss., math.-phys. Cl., V. 19.
- 22) KORSCHULT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat., 1891.
- 23) —, Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: Z. wiss. Zool., V. 60, 1895.
- 24) LIST, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 12, 1896.
- 25) MARSHALL, Beiträge zur Kenntniss der Gregarinen, in: Arch. Naturg., Jg. 59, V. 1, 1893.
- 26) MEAD, Centrosomes in the Annelid egg, in: J. Morphol., V. 14, 1898.
- 27) MONTGOMERY, Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus, *ibid.* V. 15, 1899.
- 28) MUNSON, The ovarian egg of *Limulus*, *ibid.* V. 15, 1899.
- 29) OBST, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoideen, in: Z. wiss. Zool., V. 66, 1899.
- 30) RHUMBLER, Ueber Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen), *ibid.* V. 56, 1893.
- 31) RÜCKERT, Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei den Selachiern, in: Anat. Anz., V. 7, 1892.
- 32) SCHAUDINN, Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung, in: Biol. Ctrbl., V. 14, 1894.
- 33) WEISMANN, Vorträge über Descendenztheorie, Jena 1902.
- 34) WHEELER, The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of *Myzostoma glabrum* LEUCKART, in: J. Morphol., V. 10, 1895.

- 35) WHEELER, The maturation, fecundation and early cleavage of *Myzostoma glabrum* LEUCK., in: Arch. Biol., V. 15, 1898.
- 36) WILSON, Experimental studies in cytology, I., in: Arch. Entw.-Mech., V. 12, 1901.
- 37) WILSON-MATHEWS, Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg, in: J. Morphol., V. 10, 1895.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 1.

---

Fig. 1—14, ausser Fig. 12. Reifende Ovarialeier von *Holothuria tubulosa*.

Fig. 16—20. Reifende Ovarialeier von *Psammechinus microtuberculatus*.

Fig. 1. Jüngste Oocyten von *Holothuria tubulosa* mit ungleichmässig vertheiltem Kernnetz.

Fig. 2. Eine ältere Oocyte, bei der sich das Kernplasma rechts ansammelt.

Fig. 3. Eine noch ältere Oocyte, bei der in der Kernplasmaansammlung eine Vacuole auftritt.

Fig. 4. Eine noch ältere Oocyte mit vergrößerter Vacuole und beginnender Abrundung des Plasmahaufens.

Fig. 5. Ein weiteres Stadium mit grosser Vacuole und nahezu abgerundeten Plasmahaufen.

Fig. 6. Eine reifende Oocyte, die mehrfache Vacuolisirung des Kernplasmas zeigend.

Fig. 7. Ein an Fig. 5 anschliessendes Stadium. Der Plasmahaufen hat sich ganz abgerundet, die Vacuole ist schon zweigetheilt. So ist hier schon ein richtiger Nucleolus vorhanden.

Fig. 8. Ein weiteres Stadium. Auftheilung der Vacuole in viele.

Fig. 9. Weitere Auftheilung der Vacuole.

Fig. 10. Ein weiteres Stadium. Regelmässiges Maschenwerk des Nucleolus.

Fig. 11. Kern einer noch ältern Oocyte. Beim Nucleolus Verdunklung in der Mitte des Maschenwerks und am Rande desselben.

Fig. 12a u. b. 2 Nucleolen einer Oocyte, die in ihrer Entwicklung an Fig. 11 anschliesst. Verschwinden der letzten Reste des Vacuolenwerks.

Fig. 13. Kern einer noch ältern Oocyte. Auftreten der Chromatinfäden. Austreten eines derselben aus dem Nucleolus mit Hinterlassung einer Vacuole.

Fig. 14. Eine fast reife Oocyte bei schwächerer Vergrößerung. Nucleolus unreducirt, Chromatinfäden wandständig angelagert.

Fig. 15a u. b. Zwei Arten von Nucleolen aus der reifenden Oocyte von *Psammechinus microtuberculatus*.

Fig. 16. Bildung der Strahlung der ersten Richtungsspindel. Kernmembran vorhanden, Nucleolus unverkleinert. Im Kernnetz liegen dunkle Kugeln, die wohl die Chromosomen vorstellen, die noch in der Nucleolarflüssigkeit eingebettet sind.

Fig. 17. Kernmembran gelöst, Strahlung noch nicht vorhanden, dennoch wesentliche Verkleinerung des Nucleolus.

Fig. 18. Erste Richtungsspindel mit Chromosomen und verkleinertem Nucleolus nach dem Schema von Fig. 15b.

Fig. 19. Erste Richtungsspindel mit den Chromosomen, die auf den Lininfäden liegen, ebenso wie der Nucleolus, der wesentlich verkleinert ist, aber noch die Gestalt von Fig. 15a aufweist.

Fig. 20a. Erste Richtungsspindel mit dem letzten Rest eines Nucleolus von Fig. 15a und 19.

Fig. 20b. Erste Richtungsspindel mit zum Haupttheil geschwundenem Nucleolus, von dem nur noch die Flüssigkeit übrig ist, in der die Chromosomen liegen, die aber zum Theil schon zur Spindel hingezogen werden.

# Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen.

Von

**N. Livanow.**

(Aus dem zootomischen Institut der Universität zu Kasan.)

---

Hierzu Tafel 2—6.

## I. Das Neuro- und Myosomit der Hirudineen.

Wie sich der Begriff vom Somit der Hirudineen historisch entwickelt hat, ist bis zum Jahre 1887 bei S. APÁTHY (1888, p. 166—167) dargestellt. Ohne daher dies zu wiederholen, wende ich mich direct zu den spätern Arbeiten über diese Frage.

S. APÁTHY (1888) nimmt an, dass ein jedes Somit des Körpers durch die Anwesenheit eines Nervenganglions charakterisirt ist, und stellt auch die Vertheilung der Sinnesorgane in demselben durchaus zutreffend dar; er hat aber eine genauere Bestimmung des Neurosomits nicht gegeben, was sich aus dem Thema seiner Arbeit, nämlich der Analyse der äussern Körperform, erklärt.

C. WHITMAN (1892) behandelt darauf die Metamerie von *Glossosiphonia (Clepsine) hollensis* WHITM., und hier finden wir zuerst eine zutreffende Darlegung der Thatsachen über das Neurosomit und die Neuromerie. C. BRISTOL (1898) setzte WHITMAN'S Untersuchungen fort, indem er die Neuromerie bei *Herpobdella (Nepheleis) lateralis* SAY studirte, und machte viele detaillirte Angaben über das Neurosomit dieses Wurms.

Auf Grund seiner Untersuchungen über *Microbdella biannulata* MOORE wies sodann P. MOORE (1900) und ganz unabhängig von ihm, auf Grund der Arbeiten seiner Vorgänger, W. CASTLE (1900) darauf hin, dass die bis dahin angenommene Begrenzung des Somits derjenigen des Neuromers keineswegs entspreche; sie corrigirten die Vorstellung vom Hirudineensomit, indem sie dasselbe mit den Grenzen des Neurosomits in Einklang brachten.

Die so ausgearbeitete Vorstellung vom Neurosomit legte ich meinen Untersuchungen zu Grunde, deren Zweck ein möglichst allseitiges Studium sowohl des Neurosomits und der Neuromerie als auch des Myosomits und der Myomerie war.

Meine Beschreibung beginne ich mit den Arten, welche ich zur Basis meiner Studien genommen habe, nämlich *Hirudo medicinalis* L. und *Haemopsis sanguisuga* BERGM. (*Aulastoma gulo* M.-T.), den Vertretern unserer einheimischen Hirudiniden.

### *Hirudo medicinalis* und *Haemopsis sanguisuga*.

Da das Ganglion der Bauchkette schon von verschiedenen Autoren sowohl für *Hirudo* als auch für andere Hirudineen beschrieben ist, so will ich hier nur die wichtigsten Thatsachen über seinen Bau kurz anführen.

Vorn und hinten setzt sich die Masse des Ganglions unmittelbar in die Connective fort und giebt seitlich je 2 Nerven ab. Der innere Abschnitt des Ganglions (LEYDIG's Punktsubstanz) enthält die Nervenfasern, welche in die Neuroglia eingebettet sind. Diese fasrige Centralmasse wird von einer dünnen Membran des Bindegewebsneurilemms, die sich von der allgemeinen Neurilemmscheide des Ganglions abtrennt, von aussen überzogen. Die Masse der Nervenfasern stellt eine unmittelbare Fortsetzung der Connectivstämme im Ganglion vor, aber diese Stämme sind hier durch eine grosse Zahl von Nervenbündeln, welche in zwei Gruppen angeordnet erscheinen, mit einander verbunden (Taf. 2, Fig. 1). Die eine Gruppe der Querbündel liegt im vordern Abschnitt des Ganglions, die andere im hintern. Das Centrum des Ganglions enthält keine Querbündel, und hier bildet sich ein Hohlraum in Form einer Pyramide, welche einerseits von den Längsstämmen der Connective, andererseits von den die letztern verbindenden vordern und hintern Querbündeln abgegrenzt ist. Selbstverständlich ist die Basis der hohlen Pyramide nach der Bauchseite des Ganglions gewendet. Der FAIVRE'sche Mediannerv, welcher zusammen mit den lateralen Stämmen der Connective in das Ganglion eintritt, durchdringt das letztere; dabei verliert er seine Selbständigkeit nur an den Stellen seiner Berührung mit den vordern und hintern Querfasergruppen, wo seine Verbindung mit der centralen Fasermasse stattfindet. In den Ebenen der Querbündel treten auch die Wurzeln der Nerven aus der fasrigen Centralmasse des Ganglions nach beiden Seiten aus. (Taf. 2, Fig. 2).



Als einzige zelligen Elemente der centralen Fasermasse erscheinen, abgesehen von den kleinen mesenchymatösen Zellen („Wanderzellen“, APÁTHY's, 1897), 2 Gliazellen<sup>1)</sup> [„mediane Sternzellen“ APÁTHY's, 1897], (Taf. 2, Fig. 1), welche in der ventralen Medianrinne hinter einander, also die eine unter der vordern, die andere unter der hintern Querfasergruppe, eingelagert sind. Diese Zellen befinden sich unmittelbar unter der Neurilemmscheide der centralen Fasermasse. Ihre Fortsätze dringen zwischen die Nervenfasern ein, wo sie in feinste Fibrillen zerfallen.

An der Peripherie des Ganglions, die centrale Fasermasse bedeckend, befinden sich die Ganglienzellen, welche in die letztere ihre Fortsätze senden. Nur der mittlere Abschnitt der Rückenseite ist von Ganglienzellen frei, und hier liegen 2 Muskelzellen, von welchen die eine rechts, die andere links von der Medianlinie zwischen den Neurilemmschichten durch das ganze Ganglion verlaufen (Taf. 2, Fig. 3). Auch APÁTHY (1897) erwähnt diese Elemente als Muskelzellen. SIMON u. THIRY (1895) betrachten sie irrthümlich als multipolare Ganglienzellen; ihr Irrthum ist eine Folge der von ihnen angewandten Methode, nämlich der Chromsilberimprägation ohne genügende Nachprüfung mit andern histologischen Methoden. Aehnlich hält auch G. RETZIUS (1891) diese Muskelzellen für 2 Nervenbündel. Wie bekannt, erhält sich die Farbe bei der intravitalen Färbung mit Methylenblau ausser in Nerven-elementen auch noch in manchen andern Zellen, obgleich in verschiedenem Grade; daher sehen wir, dass RETZIUS die bezeichneten Muskelzellen, zum Unterschied von den andern sich stärker färbenden und wirklichen Nervenbündeln, als die „hellen“ Bündel bezeichnet.

Die Ganglienzellen liegen an der Peripherie des Ganglions, bestimmte Gruppen, sog. Packete bildend. Jedes Packet hat seine besondere Hülle von Neuroglia, welche von einer multipolaren Gliazelle („Sternzelle der Ganglienzellenpacketete“ APÁTHY's, 1897) ausgeschieden ist. Diese Zelle liegt gewöhnlich in der Mitte der entsprechenden Gruppe. Ausserdem ist jedes Packet durch die Neurilemmschicht von den anliegenden Ganglienzellenpacketeten und von der centralen Fasermasse des Ganglions getrennt. Eine dicke Neurilemmscheide bedeckt auch die ganze Peripherie des Ganglions, wobei sie mit allen be-

1) In dieser Beschreibung gebrauche ich die Nomenclatur der Nervensystemzellen, wie sie von APÁTHY (1897) vorgeschlagen ist, ohne die Frage nach ihrer wirklichen Bedeutung damit lösen zu wollen. Was die feinste Structur der Nervensystemelemente betrifft, so werde ich diese Frage nur beiläufig berühren, da sie nicht eigentlich zum Thema der vorliegenden Arbeit gehört.

schriebenen Neurilemmsschichten in unmittelbarer Verbindung steht. In jedem Ganglion der Bauchkette sind 6 Ganglienzellenpackete vorhanden: 4 laterale und 2 mediane („vorderes und hinteres Seitenpaket links, vorderes und hinteres Medianpaket, vorderes und hinteres Seitenpaket rechts“ nach ΑΡΑΤΗΥ, 1897). Ihre gegenseitigen Lagebeziehungen sind folgende. An der Stelle des Uebergangs der Connective in die centrale Fasermasse beginnend, enden die vordern Seitenpackete gleich hinter der Wurzel des Vordernervs, so dass der letztere, mit allen seinen Hüllen sich in dieses Packet eindrückend, es durchdringt (Taf. 2, Fig. 2). Von unten tritt das vordere mediane Packet in der Form eines Keils zwischen den beschriebenen seitlichen ein. Auf Frontalschnitten dieses Packets sieht man eine Art Dreieck, welches mit seiner Spitze dem vordern Connectiv zugewandt ist. Die Basis dieses Dreiecks stellt eine gerade Linie dar, welche vom Raume zwischen den Nerven auf der einen Seite zu demselben Punkte auf der andern verläuft. Die Ganglienzellenfortsätze, welche diesem Packet angehören, füllen den oben erwähnten pyramidenartigen Hohlraum zwischen den Connectivstämmen und Querbündelgruppen des Ganglions aus (Taf. 2, Fig. 1). Das in Frontalansicht als ein Oval erscheinende hintere Medianpaket liegt unmittelbar dem vordern Medianpaket an, und sein grösserer Durchmesser verläuft der Basis des letztern parallel. Die hintern Seitenpackete nehmen die hintere Hälfte der Seitenoberfläche des Ganglions ein und berühren sich so sowohl mit dem entsprechenden vordern Seitenpaket als auch mit den beiden medianen. In dieses Packet von unten oder von der Seite sich eindrückend, verläuft der hintere Nerv des Ganglions (Taf. 2, Fig. 2). Betrachten wir das Ganglion von oben, so bemerken wir nur die lateralen Ganglienzellenpackete, während die medianen unsichtbar sind. Wie erwähnt, erreichen die Seitenpackete nicht die Längsmedianrinne des Ganglions, und hier ist die centrale Fasermasse des letztern von Ganglienzellen frei.

In Bezug auf die Zahl der Ganglienzellenpackete im Ganglion sind die Angaben der verschiedenen Autoren abweichend. E. HERMANN (1875) zählte 7 Gruppen. Er theilt nämlich das vordere Medianpaket in 2, die „vordere ventrale“ und „mittlere ventrale“ Gruppe; jedoch sind sie „nicht durch ein Neurilemmseptum, sondern nur durch das hier stärker entwickelte, körnig-fibrilläre Zwischengewebe“ getrennt, d. h. mit andern Worten, de facto existirt eine Theilung des vordern Medianpackets nicht. Ausserdem beschreibt HERMANN noch eine paarige „dorsale“ Gruppe, welche seitlich nicht differenzirt sei. Sie könne als besondere Gruppe aufgefasst werden, weil sie ihre

Ganglienzellenfortsätze anders und unabhängig von den Seitenpacketzellen abgiebt. Endlich vereinigt HERMANN das vordere und hintere Seitenpacket zu einer „seitlichen ventralen“ Gruppe. Diese Angaben HERMANN's beruhen einfach auf einer ungenügenden Vorstellung vom Ganglienzellenpacket, welches jetzt als ein Complex von Ganglienzellen aufgefasst wird, die von einer besondern, gut entwickelten und von einer Gliazelle ausgehenden Neurogliahülle umschlossen sind.

W. VIGNAL (1883) fand im Ganglion nur 3 Gruppen, 2 laterale und 1 mediane. Diese Eintheilung ist ein wenig künstlich, weil sie nur darauf begründet ist, dass die Fortsätze der Ganglienzellen in die Centralmasse des Ganglions an 3 bestimmten Stellen, nämlich in einer länglichen ventralen Rinne und beiderseits lateral, eindringen und weil das Factum der Eintheilung einer jeden dieser Gruppen in 2 fest bestimmte Ganglienzellencomplexe dabei ignorirt wird.

Während R. LEUCKART (1894) für die Glossosiphoniden 6 Ganglienzellenpackete annimmt, zählt er bei *Hirudo* 8, indem er die 2 überzähligen Gruppen aus den Zellen, welche jederseits zwischen den Nervenwurzeln gelegen sind, bildet. Als Grund für diese Eintheilung dienten ihm die dorso-ventralen queren Neurilemmfalten, je 2 von jeder Seite des Ganglions; andere Forscher jedoch fanden nur eine solche Falte, und thatsächlich ist nur eine Neurilemmfalte vorhanden, welche das vordere Seitenpacket vom hintern abtheilt (Taf. 2, Fig. 2). G. RETZIUS (1891) behauptet, an der Dorsalseite 8 Zellenpackete gefunden zu haben, nämlich 2 kleine mediane in den Grübchen vorn und hinten von der centralen Fasermasse und 3 Paar laterale (ein Paar vor den Nervenwurzeln, das zweite zwischen ihnen und das dritte hinter ihnen), und ausserdem alle Zellen, welche im Ganglion ventral liegen, in eine Gruppe vereinigt. Diese RETZIUS'sche Eintheilung beruht jedoch nicht auf exacter Untersuchung des Baues, sondern ist einfach auf der topographischen Stellung der Ganglienzellen begründet, wie er sie an Präparaten, die in toto mit Methylenblau gefärbt waren, beobachtet hat.

R. SAINT-LOUP (1883), PH. FRANÇOIS (1886), S. APÁTHY (1897) geben durchaus richtige Beschreibungen der Ganglienzellenpackete.

Diese hauptsächlich topographische Skizze des Centralnervensystems des Somits von *Hirudo medicinalis* beschliessend, will ich noch ein paar Worte über die Connective hinzufügen. Sie sind von 2 mächtigen Faserstämmen gebildet, von welchen jeder zwischen 2 benachbarten Ganglien je eine Zelle („Connectivzelle“ APÁTHY's, 1897) in der Mitte seines Verlaufs hat. Ausserdem befindet sich in den Connectiven ein

schwach entwickeltes medianes Nervenbündel, der sog. „FAIVRE'sche“ Nerv, welcher ventral von den seitlichen Connectivstämmen verläuft und bisweilen mit ihnen anastomosirt<sup>1)</sup> (Taf. 2, Fig. 4).

Von jedem Ganglion der Bauchkette von *Hirudo* gehen nach der Peripherie, wie gesagt, jederseits je 2 Nerven ab (Taf. 2, Fig. 2; Taf. 4, Fig. 24). Zwischen diesen Nerven, dicht bei ihrem Austritt aus den Seitenpacketen, liegt je eine der grossen sog. LEYDIG'schen Zellen, die ihre Fortsätze sowohl in den vordern als in den hintern Nerven senden. Eine scheinbare Ausnahme bildet das vorletzte Ganglion der Bauchkette, indem es jederseits nur je einen Nerven abgibt. Doch zeigt uns die nähere Untersuchung, dass auch dieser Nerv wie alle andern auf jeder Seite je ein Paar Wurzeln hat, welche sich aber bald zu einem Stamm vereinigen. Auf diese Thatsache hatte schon HERMANN (1875) hingewiesen.

Anfangs liegt der vordere und der hintere Nerv im innern Mesenchym des Körpers, und beide verlaufen in demselben Ringe des Somits, in welchem auch das Ganglion sich befindet (Taf. 4, Fig. 24). Bei dem 6. Längsmuskelbände (von der ventralen Medianlinie des Körpers gerechnet) treten sie in die Längsmusculatur ein und kehren in das innere Mesenchym des Körpers nicht mehr zurück (Taf. 4, Fig. 25 u. 26; Taf. 5, Fig. 28). Kurz davor sendet der hintere Nerv nach oben einen grossen Zweig, den dorsalen Nerven des Somits, lenkt darauf nach hinten ab und tritt in den auf das Ganglion folgenden Ring ein.

Im ersten Abschnitt ihres Verlaufs, d. h. im innern Mesenchym, geben die Nerven sehr wenige und kleine Zweige zu den Muskeln ab, aber gleich beim Eintritt in die Längsmusculatur theilen sie sich in ihre Hauptzweige. Vorher sendet der vordere Nerv einen unbedeutenden Vereinigungszweig zu dem hintern (Taf. 4, Fig. 24 u. 25; Taf. 5, Fig. 28). Hier an der Stelle seiner Abzweigung liegt eine kleine, schon von verschiedenen Autoren beschriebene Ganglienzellengruppe (VIGNAL's [1883] „Lateralganglion“). Diese Gruppe stellt eine Ansammlung von 5—10 Zellen vor, die zwischen die Nervenfasern eingelagert sind und keine eigenen Hüllen besitzen. Aehnliche Ganglienzellen trifft man nicht selten einzeln in den peripheren Nerven an. Der Vereinigungszweig verläuft im innern Mesenchym, giebt einzelne Nervenfasern zu den Muskeln

1) In den Connectivfasern und in den Seitennerven des Ganglions habe ich bei Bearbeitung nach der APÁTHY'schen Goldmethode oder mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin sowie auch einfach mit Hämalaunfärbung sehr klare Bilder des Verlaufs der einzelnen Nervenfibrillen erhalten, die den Abbildungen APÁTHY's ähnlich sind.

und dringt in den hintern Nerven kurz vor dem Eintritt des letztern in die Längsmuskelschicht ein.

Nachdem der vordere Nerv diesen Zweig abgegeben hat, theilt er sich in 2 Stämme, von denen der eine die bisherige Richtung beibehält und jenen Ring des Somits, in welchem das betreffende Bauchganglion liegt, innervirt (Taf. 4, Fig. 24 u. 25). Dagegen biegt der andere nach vorn, um die 2 Ringe, welche sich vor dem Ringe des Ganglions befinden, zu innerviren (Taf. 4, Fig. 24, 26 u. 27). Der hintere Nerv versorgt mit seinen Zweigen die beiden auf das Ganglion folgenden Ringe (Taf. 5, Fig. 28 u. 29).

So sehen wir, dass das Neuomer von *Hirudo* von 5 Ringen gebildet ist, von denen der mittlere, d. h. der 3., das Bauchmarksganglion enthält. Allein bis in die letzte Zeit betrachtete man diesen Ring als den 1. im betreffenden Somit. Dieser Eintheilungsweise legte man nur jene Thatsache zu Grunde, dass dieser Ring äusserlich seinem Aussehen nach leicht zu unterscheiden ist, indem er die charakteristischen Sinnesorgane trägt und unmittelbar auf die äussern Oeffnungen der Nephridien folgt.

Schon aus den Arbeiten WHITMAN'S (1892) und BRISTOL'S (1898) geht hervor, dass bei einer solchen Ansicht von den Grenzen eines Somits das Neuomer demselben keineswegs entspricht. MOORE (1900) und, von ihm unabhängig, CASTLE (1900) machten auf diese Thatsache aufmerksam und corrigirten die Auffassung vom Somit in der Weise, dass sie die Grenzen des letztern mit denjenigen des Neuomers identificirten. Ausser der Segmentirung des Nervensystems spricht für die Richtigkeit dieser Ansicht auch die Lage anderer Organe im Somit; in dieser Beziehung werden hier einige Bemerkungen am Platze sein.

Nach dem Nervensystem ist die Metamerie am deutlichsten im Bau des Darmes und der Nephridien von *Hirudo* ausgedrückt. Die Aussackungen des Darmes beginnen bei dieser Form jedes Mal in 2 Ringen, dem 1. und 2. des Neuomers, die vor dem Ringe des Ganglions, nämlich dem 3., gelegen sind, und setzen sich sowohl durch den letztern als auch durch die beiden darauf folgenden, also den 4. und 5. Ring, fort, um hier ihre Ende zu finden. Dem zu Folge stimmt die Metamerie des Darmes von *Hirudo* mit der Neuomerie vollkommen überein; dagegen widerspricht sie der üblichen Ansicht von der Umgrenzung des Somits, welche als 1. Ring denjenigen annimmt, der das Ganglion enthält.

Nicht so klar ist die Sache bei den Nephridien. Zwar sind auch sie streng metamer, doch stimmt diese Nephromerie mit der Neuromerie nicht überein. Der Nephridialtrichter liegt nämlich stets in dem auf das Ganglion folgenden, also 4. Ringe, während der zugehörige Nierenschlauch mit seinen Windungen 3 Ringe einnimmt, den 5. des betreffenden Neuromers und den 1. und 2. des folgenden; die äussere Mündung endlich befindet sich im 2. Ringe nahe der Querfurche, welche den Ring des Ganglions von dem vorbegehenden trennt. Ein derartiges Verhalten des Nephridialsystems könnte als ein wesentliches Argument für die Richtigkeit der üblichen Umgrenzung des Somits erscheinen, in Wirklichkeit aber lässt es gerade umgekehrt die Unhaltbarkeit jener Ansicht besonders scharf hervortreten und bestätigt die Richtigkeit der Umgrenzung des Somits gemäss den Grenzen des Neuromers. In seiner Darstellung der Nierenentwicklung von *Hirudo* sagt O. BÜRGER (1894), dass „die Trichterzellen an der hintern Grenze der jungen Seitenhöhlen liegen“, und weiter, dass „die Trichterzelle fortwährend kleinere Zellen hervorsprosst, die sich ihr hinten anlegen und einen Zellenwulst, der sich alsbald in einen dicken Zellenstrang nach hinten auszieht, erzeugen. Der Zellenstrang wächst durch das hintere, der Trichterzelle befindliche Septum hindurch und an der nach hinten folgenden Seitenhöhle entlang und drängt sich später so tief in dieselbe hinein, dass er sie in eine vordere und hintere Kammer zerlegt.“ Seine Abbildungen (fig. 21, 23, 37 u. 38) lassen uns in dieser Hinsicht nichts Besseres wünschen.

Hieraus folgt, dass je ein Nephridialtrichter und der kleine ihm anliegende Theil des betreffenden Nierenschlauchs zu einem Somit, der übrige, grössere Theil desselben Nephridiums dagegen zum folgenden Somit gehören, und weiter, dass der Nephroporus nahe der Mitte seines Somits sich befindet. Daher kann eben die Nephromerie mit der Neuromerie nicht übereinstimmen und darf man noch viel weniger die Grenzen des Somits mit denjenigen des Nephridiums identificiren.

In der weitern Beschreibung werde ich also im Somit den Ring des Ganglions als den 3., die 2 vor ihm liegenden als den 1. und 2. und die 2 auf ihm folgenden als den 4. und 5. Ring bezeichnen.

Kehren wir nun zu den peripheren Nerven des Somits von *Hirudo* zurück.

Als eine unmittelbare Fortsetzung des vordern Nerven des Ganglions erscheint der Nerv des 3. Ringes in jedem Somit (Taf. 4, Fig. 24 u. 25). Nachdem dieser Nerv bei dem 6. Längsmuskelband (von der Medianlinie des Körpers gerechnet) in die ventrale Längs-

musculatur des Körpers eingedrungen ist, verläuft er in den Längsmuskeln, die letztern in 2 Schichten, eine obere und untere, theilend, zur Seitenlinie. So gelangt dieser Nerv zum lateralen Muskelband, geht an dem letztern von innen vorbei und biegt darauf nach der Dorsalseite ab, wobei er das äussere dorsale Längsmuskelband schräg durchsetzt. Weiter verläuft er schon dorsal zu der Medianlinie des Körpers an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur. Indessen erreicht er die Medianlinie nicht, indem er allmählich dünner wird und endlich am 3. Muskelbande (von der dorsalen Medianlinie des Körpers gerechnet) in feine Endzweige zerfällt.

Der Nerv des 3. Ringes innervirt hauptsächlich das Integument und die Sinnesorgane in dem betreffenden Ringe. Er sendet 3 besonders starke ventrale Zweige am 6. und 9. ventralen (von der Medianlinie des Körpers gerechnet) und vor dem lateralen Muskelband, sowie auch 2 eben solche Zweige auf der Rückenseite am 14. und 12. Dorsalband aus. Ausserdem giebt er 3 Nervenbündel zum 2. Ringe des Somits am 9. und 13. ventralen und unter dem lateralen Muskelband ab. An der Rückenseite des Ringes wird er durch 3 anscheinliche Bündel des Dorsalnervs seines Somits verstärkt, deren Fasern die Sinnesorgane und das Integument des Rückens versorgen. Hier giebt der letztere Nerv 2 grosse Zweige zum Integument am 2. und 9. Längsmuskelband ab. Die schwächern, zum Integument gehenden Nervenäste gebe ich hier nicht an, da ihr Verhalten aus den Abbildungen ersichtlich ist.

Was den Bau anbetrifft, so stellt der Nerv des 3. Ringes sowohl in Bezug auf seine Fasern, die hauptsächlich sensitiv sind, als auch in Bezug auf die Ganglienzellen, welche ihm eingelagert sind, nichts Besonderes vor.

Viel mannigfaltiger erscheinen die Beziehungen der Nerven im 2. und 4. Ringe des Somits.

Nachdem sich der vorderste Nerv des Somits vom Nerven des 3. Ringes abgesondert hat, durchsetzt er sogleich die Längsmusculatur, das 6. und 7. (von der Medianlinie des Körpers gerechnet) Muskelband der letztern schräg durchziehend (Taf. 4, Fig. 24 u. 26). Weiter verläuft er an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur zur Seitenlinie hin. In diesem Abschnitt seines Verlaufs, d. h. ventral, bekommt dieser Nerv 3 ihn verstärkende Zweige vom Nerven des 3. Ringes und giebt am 6. Muskelband ein starkes Nervenbündel für die Innervation der ventralen Mediantheile seines Ringes, sowie am 7. und 9. Muskelband noch 2 Nervenzweige zum 1. Ringe des Somits

ab. Nach Abgabe eines eben solchen Zweiges zum 1. Ringe unter dem lateralen Muskelband wendet sich der bezeichnete Nerv der Rückenseite zu, und hier geht noch ein Nervenbündel am 3. Längsmuskelband (von der Seitenlinie des Körpers gerechnet) zum 1. Ringe ab. Dorsal verläuft der Nerv des 2. Ringes an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur, hier am 3., 6. und 9. Muskelband (von der Medianlinie des Körpers gerechnet) 3 Zweige von dem Dorsalnerven des Somits bekommend, bis er die Medianlinie des Körpers erreicht, um sich dort endlich mit dem entsprechenden Nerven der andern Seite zu vereinigen.

Auf diese Weise bildet sich ein fast vollständiger Nervenring an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur im 2. Ringe des Somits. Fügt man nun die Theile des vordern Nerven hinzu, welche sich im 6. und 7. Längsmuskelband des 2. Ringes und im innern Mesenchym sowohl des 2. als auch des 3. Ringes befinden und durch das vordere Querbündel der centralen Fasermasse des Ganglions mit einander vereinigt sind, so erhält man einen vollen Nervenring im vordern Theile des Somits.

Dieser Nervenring steht in engeren Beziehungen zu besondern Längsmuskelsträngen (Taf. 4, Fig. 24 u. 26), welche sich an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur befinden. Ventral zwischen dem 7. und 8., 8. und 9. Längsmuskelband (von der Medianlinie des Körpers gerechnet), ferner seitlich über dem lateralen und dorsal zwischen dem 9. und 8., 7. und 6. Bande liegen jederseits 5 Längsmuskelbündel, welche zwar ziemlich schwach entwickelt, von den angrenzenden Längsmuskelbändern aber doch ganz deutlich zu unterscheiden sind (Taf. 2, Fig. 5, 7—9). Sie ziehen, ähnlich wie die gewöhnlichen Längsmuskelbänder, ohne Unterbrechung fast durch die ganze Länge des Körpers. Peripher in diesen Bündeln, näher an ihrer Aussenseite, finden wir immer eine Muskelzelle, welche die Eigenenthümlichkeit im Vergleich mit den benachbarten hat, dass ihr den Kern enthaltender Abschnitt stets streng metamer im 1. Ringe des betreffenden Somits liegt. An dieser Stelle verschwindet die fibrillär-contractile Schicht gewöhnlich im äussern, der Haut zugewendeten Theile des Zellkörpers und erhält sich nur an dessen innerer Seite. Folglich verliert hier die Muskelzelle ihre für die Hirudineen charakteristische Structur, indem die Muskelfibrillen dem kernhaltigen Zelltheil seitlich angelagert erscheinen (Taf. 2, Fig. 6). Aehnliche Muskelzellen fand ich bei *Hirudo* nur noch in den dorso-ventralen Muskeln des Mundnapfs. Nur durch die bezeichneten longitudinalen Muskelzellen,



welche jederseits ein besonderes System von 5 Längsmuskelsträngen bilden, stehen die obigen 5 Muskelbündel mit dem vordern Ringnerven des Somits in Verbindung.

Diese Thatsache beschrieb zuerst C. BRISTOL (1898) für *Herpobdella (Nephele) lateralis* SAY, obgleich seine Darstellung unvollständig und nicht ganz richtig ist, wovon weiter unten die Rede sein wird. Seiner Auffassung nach sollen dies nämlich keine Muskelzellen, sondern Längsnerven sein. Ohne die Arbeit BRISTOL's zu kennen, fand ich bei *Hirudo* das beschriebene System von Längsmuskelsträngen und hielt dasselbe Anfangs ebenfalls für einen Theil des Nervensystems. Die weitem Untersuchungen aber, besonders an andern Arten von Hirudineen, überzeugten mich bald von meinem Fehler, welcher mehr durch die intime Verbindung der Muskelzellen der Längsstränge mit den Nerven als durch ihre Structur verursacht war.

Dieses System, das zum Nerven des 3. Ringes gar keine Beziehung hat, steht in folgender Weise mit dem Ringnerven in Verbindung. Indem die Muskelzelle des Längsstrangs sich dem Ringnerven nähert, umhüllt sie sich mit einer mehrschichtigen Bindegewebsscheide und wird so von den übrigen Muskelzellen des Bündels isolirt (Taf. 2, Fig. 5). Im äussern Theil der Bindegewebsscheide kann man noch ausserdem einige kleine Muskelzellen bemerken. Diese Hülle verdickt sich allmählich und geht in das Neurilemm des Ringnerven direct über. Sie stellt eigentlich überhaupt nur eine Fortsetzung der Nervenhülle auf den Längsmuskelstrang hin vor, da wir auf der ganzen übrigen Ausdehnung des letztern keine derartige Scheide finden (Taf. 2, Fig. 6). Die Längsmuskelfaser selbst spaltet sich unmittelbar vor dem Ringnerven in viele kleine Zweige, welche weiter in zwei Richtungen verlaufen: während der eine Theil derselben innerhalb der Neurilemmscheide über dem Ringnerven hinweggeht und dort in eben solche Zweige des jenseits des Ringnerven gelegenen Längsmuskelstrangs übergeht, treten die andern in den Ringnerven ein, unter dessen Elementen sie sich nur mit den „grossen Nervenschläuchen“ ΑΡΑΤΗΥ's vereinigen (Taf. 2, Fig. 5, 7—10).

Sehr interessante Beschreibungen der Endverzweigungen der letztern im Bauchganglion haben G. RETZIUS (1891) und S. ΑΡΑΤΗΥ (1897) gegeben; nach der Peripherie hin aber sind die grossen Nervenschläuche nicht verfolgt worden. Darüber haben wir nur eine kurze Bemerkung ΑΡΑΤΗΥ's (1897), dass ihre Nervenkerne seitlich gelegen sind, und die von BRISTOL (1898) ausgesprochenen Vermuthungen.

Im vordern Nerven verlaufen 3 grosse Nervenschläuche vom

Ganglion aus, und sie alle treten, den Nerven des 3. Ringes bei Seite lassend, in den Ringnerven des 2. Ringes ein. Dort, wo der letztere sich dem innern ventralen Längsmuskelstrang annähert, flacht sich der eine — der grösste von den 3 grossen Nervenschläuchen — ab und wird zugleich breiter (Taf. 2, Fig. 5). In diesen flachen und breiten Abschnitt gehen nun die schon beschriebenen Zweige des Längsstrangs über, welche sowohl von vorn, d. h. von der vordern Längsmuskelzelle, als auch von hinten, also von der hintern Zelle herkommen<sup>1)</sup>. Die oben erwähnten Muskelfasern, welche mit den Längssträngen zusammen in dieselbe Bindegewebsseide eingelagert sind, gehen über die Stelle der Vereinigung der letztern mit den grossen Schläuchen hinweg, indem sie sich hier nur etwas verdünnen, sich aber nicht unterbrechen. In der Nachbarschaft kann man oft 1—2 Ganglienzellen sehen, die im Ringnerv eingelagert sind.

Dasselbe Bild wiederholt sich überall, wo der Ringnerv des 2. Ringes von einem Längsmuskelstrang durchkreuzt wird (Taf. 2, Fig. 9).

Nachdem der grosse Nervenschlauch den innern ventralen Längsstrang passiert hat, verläuft er, sein gewöhnliches Aussehen wieder annehmend, im Ringnerven zum äussern ventralen Längsstrang (Taf. 2, Fig. 5). Zwischen dem letztern und dem 8. Längsmuskelband (von der Medianlinie des Körpers gerechnet) liegt ihm eine bipolare, sehr typische Nervenzelle an (Taf. 4, Fig. 26), deren proximaler Fortsatz den eben bezeichneten grossen Nervenschlauch vorstellt. Ihr distaler Fortsatz, welcher ebenfalls als ein grosser Nervenschlauch erscheint, verläuft bis zur Durchkreuzung mit dem äussern ventralen Längsstrang, wo dieser Schlauch, auch die beschriebenen Beziehungen aufweisend, endet. Etwas ganz Aehnliches finden wir am mittlern (nach seiner Grösse) Nervenschlauch (Taf. 2, Fig. 11), welcher die dorsalen Längsstränge durchkreuzt. Die zugehörige bipolare Nervenzelle befindet sich am 9. Längsmuskelbande (Taf. 4, Fig. 26). Ihr distaler Fortsatz bildet den grossen Nervenschlauch, welcher zum innern dorsalen Längsmuskelstrang zieht und hier endigt; dagegen verläuft der proximale Fortsatz stets im Ringnerven und erreicht so das Ganglion der Bauchkette. Als eine Abweichung vom

1) An den nach der Methode ΑΡΑΤΗΥ's vergoldeten Präparaten kann man sehen, dass die Nervenfasern an dieser Stelle aus einander weichen und einige kleine Aeste nach den Seiten absenden. Das ist dennoch zu wenig, um die feinsten Wechselbeziehungen der grossen Nervenschläuche und der Längsmuskelstränge aufzuklären. Hämalaun und HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin geben auch ähnliche Bilder.

beschriebenen Verhalten erscheinen die Beziehungen des grossen Nervenschlauchs, welcher seiner Grösse nach der kleinste von dreien ist (Taf. 2, Fig. 11). Er durchkreuzt den lateralen Längsmuskelstrang und stellt nämlich den Fortsatz von einer unipolaren Nervenzelle vor, die dem Ringnerven seitlich über dem lateralen Längsmuskelstrang aufliegt (Taf. 2, Fig. 9). In Bezug sowohl auf ihren Bau als auch auf das Verhalten ihres in das Ganglion der Bauchkette gehenden Fortsatzes finden wir nichts Abweichendes.

Zum Schluss der Beschreibung dieses Ringnerven wäre noch zu erwähnen, dass ausser den aufgezählten Elementen noch eine besondere Zelle unter dem lateralen Längsmuskelband ihm eingelagert ist. Und zwar ist es eine bipolare Zelle mit sich dunkel färbendem Plasma, einem hellen Kerne und sehr grossem Nucleolus. Ihre Fortsätze, welche die circuläre Muskelfaser des vordern Ringnerven bilden, haben eine volle Aehnlichkeit mit den für Hirudineen typischen Muskeln (Taf. 2, Fig. 11); doch der kernhaltige Theil dieser Zelle erscheint fast ohne fibrillär-contractile Schicht an der Peripherie.

Der 1. Ring des Somits hat für seine Innervation keinen besondern Nerven, sondern wird ventral von den Zweigen des vordern Ringnerven seines Somits, dorsal aber von den Aesten des Dorsalnerven desselben Somits innervirt (Taf. 4, Fig. 24 u. 27). Der mediane Bauchtheil erhält seine Nerven vom Zweige des vordern Ringnerven, welcher den ventralen Medianabschnitt des 2. Ringes versorgt. Andere Nervenzweige desselben Ringnerven treten in den 1. Ring am 7. und 9. ventralen (von der Medianlinie des Körpers gerechnet), unter dem lateralen und am 3. (von der Seitenlinie gerechnet) dorsalen Längsmuskelband ein und verlaufen hauptsächlich in den Schichten der Diagonal- und Ringmusculatur. Einen ähnlichen Verlauf haben auch die dorsalen Nervenzweige, welche am 3., 6. und 9. (von der Medianlinie gerechnet) dorsalen Muskelband in den 1. Ring des Somits eindringen.

Nur in diesem Ringe befinden sich die kernhaltigen Theile der 5 Längsmuskelstränge, was für ihn charakteristisch ist. Die Längsstränge stehen hier mit den Nerven in keiner Verbindung.

Auf solche Weise zeigt der 1. Ring des Somits in Bezug auf seine Innervirung einen unselbständigen Charakter und befindet sich in directer Abhängigkeit von den Nerven des 2. Ringes.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung des hinteren Nerven, welcher den 4. und 5. Ring des Somits innervirt (Taf. 4, Fig. 24). Bei seinem Eintritt in die Längsmusculatur giebt er einen grossen Zweig

ab (Taf. 5, Fig. 28), welcher die Muskeln und das Integument des medianen Bauchtheils im 4. Ringe versorgt. Nachdem der bezeichnete Nerv am 6. Längsmuskelbände in die ventrale Längsmusculatur des Körpers eingedrungen ist, verläuft er in den Längsmuskeln, die letztern in eine obere und untere Schicht theilend, zur Seitenlinie. Ein ähnliches Verhalten in seinem Verlauf sahen wir schon beim Nerven, welcher den 3. Ring des Somits ventral innervirt. Am lateralen Längsmuskelband geht der Nerv des 4. Ringes von aussen vorbei und wendet sich darauf dorsalwärts, wo er schon an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur zur Medianlinie des Körpers verläuft. Hier vereinigt er sich mit dem entsprechenden Nerven der andern Seite und bildet auf diese Weise einen fast vollen Nervenring im 4. Ringe des Somits, ähnlich wie der Nerv des 2. Ringes. Fügt man noch die Theile des hintern Nerven hinzu, welche im 3. Ringe verlaufen und durch das hintere Querbündel der centralen Fasermasse des Ganglions mit einander vereinigt sind, so erscheint der Ring vollständig geschlossen. Der letztere ist dem Nervenring, welcher vom vordern Ringnerven im 2. Ringe des Somits gebildet wird, fast ganz gleich.

Im ventralen Abschnitt seines Verlaufs giebt der Nerv des 4. Ringes einige, darunter 3—4 stärkere Zweige, zum Integument und 3 ansehnliche Nervenbündel zum 5. Ringe, welche letztere am 7. und 9., sowie unter dem lateralen Längsmuskelband abgehen. Dorsal verstärkt er sich am 3., 6. und 9. Längsmuskelband durch 3 Zweige des Dorsalnerven seines Somits und sendet gleichzeitig 4—5 ansehnliche Aeste zum Integument ab.

Der bezeichnete Nerv durchkreuzt nur den lateralen und die beiden dorsalen Längsmuskelstränge (Taf. 2, Fig. 10). Dem entsprechend findet man an ihm 3 unipolare Nervenzellen, 2 dorsale, jede median vom betreffenden Längsmuskelstrang, und eine laterale über dem lateralen Strang (Taf. 5, Fig. 28). Ihre Beziehungen zu den betreffenden grossen Nervenschläuchen sind dieselben, wie wir sie am Ringnerven des 2. Ringes des Somits bei Beschreibung der unipolaren lateralen Nervenzelle gesehen haben. Ein Unterschied besteht nur darin, dass der von der innern dorsalen Nervenzelle abgehende grosse Nervenschlauch gleich nach der Durchkreuzung des Längsstrangs in den hier eintretenden Zweig des Dorsalnerven übergeht (Taf. 2, Fig. 12) und so in den proximalen Abschnitt des hintern Nerven eindringt. Dagegen verlaufen die grossen Nervenschläuche der äussern dorsalen und lateralen Nervenzellen zum Ganglion im hintern Ringnerven des Somits.

Somit erscheint als eine Eigenthümlichkeit dieses Nerven, welche

für ihn im Gegensatz zum vordern Ringnerven des Somits charakteristisch ist, der beschriebene Ersatz einer dorsalen bipolaren Nervenzelle der grossen Schläuche durch 2 unipolare, ausserdem das Fehlen der Durchkreuzung des äussern ventralen Längsmuskelstrangs und die Art der Verbindung mit dem innern Strange (Taf. 2, Fig. 8; Taf. 5, Fig. 28). Im Zwischenraum des 7. und 8. ventralen Längsmuskelbandes geht der einen grossen Nervenschlauch enthaltende Zweig vom Nerven des 4. Ringes ab. Dieser Zweig verläuft bis zu der Diagonalmuskelschicht, wo er eine Schlinge bildet und dann wieder in den ihn erzeugenden Nerven eintritt. Den untern Abschnitt der so gebildeten Schlinge durchkreuzt der innere ventrale Längsmuskelstrang, welcher auf die beschriebene Weise mit ihrem grossen Nervenschlauch in Verbindung steht. Im aufsteigenden Theil der Schlinge liegt eine bipolare Nervenzelle, deren proximaler Fortsatz den grossen Nervenschlauch der Schlinge darstellt. Ihr distaler Fortsatz theilt sich in einige Zweige, die alle in den Ringnerven eintreten und hier wahrscheinlich verschwinden. Ich sage hier „wahrscheinlich“, weil es mir nicht gelang, diese genauer zu verfolgen.

Im hintern Ringnerven beobachtet man im Gegensatz zu dem vordern, wo sich stets eine Muskelzelle befindet, keine andern Elemente als die beschriebenen.

Die Innervation des 5. Ringes des Somits weist einen unselbständigen Charakter auf, wie wir das ähnlich schon beim 1. Ringe des Somits gesehen haben (Taf. 4, Fig. 24; Taf. 5, Fig. 29). Der ventrale Mediantheil des bezeichneten Ringes erhält seinen Nerven vom Zweige im entsprechenden Abschnitt des 4. Ringes. Weiter ventral, am 7. und 9. ventralen, sowie unter dem lateralen Längsmuskelband finden wir 3 ansehnliche Zweige für das Integument, welche sich vom Ringnerven des 4. Ringes abtrennen. Die Rückenseite wird von 3, am 3., 6. und 9. Längsmuskelband abgehenden Zweigen des Dorsalnerven innervirt.

Von allen beschriebenen Nervenästen unterscheidet sich der ventrale Ast, welcher sich am 7. Längsmuskelband vom hintern Ringnerven des Somits abzweigt, durch folgende Eigenthümlichkeit. In demselben (Taf. 2, Fig. 13), verläuft einer von den grossen Nervenschläuchen des Ringnerven, und dem entsprechend findet man, dass dieser Zweig mit beiden ventralen Längsmuskelsträngen in Verbindung steht, während die übrigen Längsmuskelstränge den 5. Ring ohne jeden Zusammenhang mit den Nerven des letztern passiren. Der bezeichnete Zweig nähert sich dem innern Längsmuskelstrang und durchkreuzt den letztern auf die gewöhnliche Weise. Weiter enthält er eine bipolare

Nervenzelle der grossen Schläuche, welche ihm nach aussen vom 8. Längsmuskelband anliegt. Ihr proximaler Fortsatz stellt den grossen Nervenschlauch dieses Zweiges vor; ihr distaler Fortsatz, gleichfalls ein grosser Nervenschlauch, verläuft zur Durchkreuzung mit dem äussern ventralen Längsmuskelstrang, wo er endigt (Taf. 2, Fig. 7). So kommt ganz dasselbe Verhalten zu Stande, wie es für die entsprechende Zelle des vordern Ringnerven beschrieben ist.

Wenden wir uns nun zu den grossen Nervenschläuchen des hintern Ringnerven. S. APÁTHY (1897) schreibt, dass 3 grosse Nervenschläuche vom Ganglion der Bauchkette im hintern Ringnerven verlaufen, von denen der feinste gleich nach dem Austritt sich in 2 Aeste theilt; der eine Ast tritt darauf in den Dorsalnerven des Somits ein, während der andere Zweig seinen Weg im Ringnerven weiter fortsetzt.

Nach meinen Beobachtungen ziehen 4 grosse Nervenschläuche vom Ganglion der Bauchkette in den hintern Nerven des Somits. Der eine grosse Schlauch lenkt darauf zum Dorsalnerven des Somits ab (Taf. 2, Fig. 12), die 3 andern aber setzen ihren Weg im Ringnerven weiter fort. Der grösste von ihnen geht in den Zweig des 5. Ringes über (Taf. 2, Fig. 13); der mittlere Nervenschlauch stellt den Fortsatz der unipolaren Nervenzelle am lateralen Längsmuskelstrange vor, während der feinste als Fortsatz der unipolaren Zelle des äussern dorsalen Längsstrangs erscheint. Der grosse Nervenschlauch der Nervenschlinge des 4. Ringes ist sehr schwach ausgeprägt; seinem Aussehen nach gleicht er eher den motorischen Nervenfasern, woher auch sein Verhalten schwer zu untersuchen ist.

Die Beziehungen des Dorsalnerven waren im Allgemeinen schon bei der Darstellung der Innervation der verschiedenen Ringe des Somits beschrieben. Der ganze Verlauf dieses Nerven erscheint folgendermassen (Taf. 4, Fig. 24, 27; Taf. 5, Fig. 28 u. 29).

Nachdem er sich vom hintern Ringnerven im 3. Ringe abgesondert hat, geht er zwischen dem Darm und seinen Aussackungen nach der Rückenseite. Unter den dorsalen Längsmuskelbändern theilt sich der bezeichnete Nerv in 3 Hauptzweige. Der innere Zweig verläuft zur Medianlinie des Körpers und gelangt so bis zum 3. Längsmuskelband; der mittlere erhebt sich zum 6. Muskelband, und der äussere endlich nähert sich den Längsmuskeln am 9. Bande. Hier theilt sich jeder von diesen 3 Zweigen seinerseits in 3 Aeste. Der eine Ast versorgt den 3. Ring des Somits, der zweite den 1. und 2. und der dritte den 4. und 5. Ring. Alle diese Aeste passiren die Längsmusculatur an den bezeichneten Stellen und treten so in das

Integument ein. Die Nervenzweige des 2. und 4. Ringes geben noch in den Längsmuskeln Äste für den 1., resp. 5. Ring des Somits ab, sowie auch kleine Nervenbündel zu den Ringnerven.

In histologischer Beziehung bietet der Dorsalnerv nichts Besonderes dar. Er enthält einen grossen Nervenschlauch von der unipolaren Nervenzelle, welche, den innern dorsalen Längsmuskelstrang durchkreuzend, dem hintern Ringnerven angehört (Taf. 2, Fig. 12). Es ist noch zu bemerken, dass der Dorsalnerv in seinem aufsteigenden Abschnitt einige kleine Äste zu den dorso-ventralen Muskeln aussendet.

Am Schlusse der Beschreibung des peripheren Nervensystems von *Hirudo medicinalis* wäre noch zu erwähnen, dass je 2 Ringnerven, abgesehen vom Nervenbündel, welches im innern Mesenchym des Körpers vom vordern zum hintern Nerven eines Somits verläuft, noch durch einige Nervenzweige vereinigt sind. Solche Vereinigungsäste befinden sich sowohl zwischen den Hauptnerven desselben Somits als auch zwischen den Nerven zweier auf einander folgenden Somite. Dies kommt gewöhnlich folgendermaassen zu Stande. Von einem gegebenen Ringnerven trennt sich ein Zweig ab, welcher Anfangs in der Längsrichtung zwischen den Schichten der Längs- und Diagonalmusculatur verläuft, darauf in die Schicht der Diagonalmuskeln ablenkt, die letzte sowie auch die darauf folgende Ringmusculatur durchsetzt und endlich in subepithelialer Lage erscheint. Hier findet nun eine Verbindung mit einem ähnlichen Zweige vom benachbarten Ringnerven statt. Diese Einsenkung der Verbindungsäste unter das Epithel erlaubt uns, die beschriebene Verbindung als einen Abschnitt des allgemeinen subepithelialen Nervenplexus zu betrachten.

In Bezug auf den subepithelialen Nervenplexus möchte ich hier Folgendes hervorheben. Die Nervenzweige, welche das Integument erreichen, zerfallen unter den Zellen des Epithels in die feinsten Nervenbündel und bilden so eine Art von unregelmässigem Netze. J. HAVET (1899) konnte unter Anwendung von Chrom-Silberimprägation diesen Plexus leicht differenzieren, doch geht er in seiner Auffassung weiter, indem er denselben für einen 2. Nervenring hält, welcher den beschriebenen Ringnerven gleich sei und nur unter dem Epithel liegt. Ich habe den subepithelialen Nervenplexus selbst genau untersucht, doch konnte ich keine subepithelialen Nervenringe, sondern immer bloss einen Plexus auffinden. Als einzige Erklärung für die Angabe HAVET's erscheint mir seine Untersuchungsmethode, die überhaupt stets eine sorgfältige Nachprüfung mit andern Methoden erfordert.

Das periphere Nervensystem von *Haemopsis sanguisuga* BERGM. (*Aulastoma gulo* M.-T.) ist seinem allgemeinen Bauplane nach dem für *Hirudo* beschriebenen Typus gleich, und nur in gewissen Einzelheiten weist dieser Blutegel einige Abweichungen auf.

So unterscheidet sich der vordere Nerv des Somits vom entsprechenden Gebilde von *Hirudo* nur durch den Zweig, welcher den 3. Ring innerviert (Taf. 5, Fig. 30). Dieser Zweig ist hier nicht besonders stark, und dadurch verliert die äussere Aehnlichkeit mit den Ringnerven. Bei *Haemopsis* verläuft er ventral im innern Mesenchym des Körpers bis zum 10. Längsmuskelband (von der Medianlinie gerechnet), darauf, ins Mesenchym ziemlich fern von den Längsmuskeln eindringend, erhebt er sich zur Rückenseite und durchsetzt die Längsmusculatur am 3. Muskelband (von der Laterallinie des Körpers gerechnet). Im Integument zerfällt der bezeichnete Nerv in seine feinsten Nervenfasern. Auf seinem Wege im Mesenchym giebt er ventral am 5. und 7. Längsmuskelband (von der Medianlinie gerechnet) 2 grössere Zweige zum Integument seines Ringes; 2 eben solche Zweige theilen sich von ihm im aufsteigenden Abschnitt seines Verlaufs ab, von welchen der eine unter dem äussern ventralen Längsmuskelband, der andere über dem äussern dorsalen das Integument erreicht. Beim Eintritt in die Längsmusculatur liefert endlich der Nerv des 3. Ringes noch einen Zweig, welcher Anfangs zur Medianlinie des Körpers geht, darauf die Längsmuskeln schräg durchsetzt und etwas vor dem äussern dorsalen Längsmuskelstrang in das Integument eindringt. Der übrige und relativ grössere Abschnitt der Rückenseite des 3. Ringes ist vom Dorsalnerven des Somits, also von 3 seinen Zweigen, innerviert.

Während bei *Hirudo* die Zweige des Dorsalnerven als verstärkende Nervenbündel für den Nerven des 3. Ringes erscheinen, sind sie bei *Haemopsis* ganz selbständig, und der Nerv des 3. Ringes selbst stellt hier einen sensitiven Zweig für den ventralen und lateralen Abschnitt des Ringes vor. Dieselbe Rolle spielt nun auch der Dorsalnerv für die Rückenseite.

Der hintere Ringnerv von *Haemopsis* durchsetzt auf seinem Wege vom 9. Muskelband schräg die ventrale Längsmusculatur, unter dem 12. Längsmuskelband erreicht er die Diagonalmuskelschicht und erhebt sich darauf, zum zweiten Mal die Längsmuskeln schräg durchdringend, zur Rückenseite, wo er über dem lateralen Längsmuskelband zwischen der Längs- und Diagonalmusculatur eintritt (Taf. 5, Fig. 31). Der weitere Verlauf des bezeichneten Nerven ist ein solcher,



wie er für *Hirudo* beschrieben worden ist. So sehen wir, dass dieser Nerv von *Haemopis* dem vordern Ringnerven seinem Verlauf nach ein wenig näher steht als bei *Hirudo*. Ausserdem ist die Nervenschlinge des 4. Ringes für den innern ventralen Längsmuskelstrang bei *Haemopis* anders gebildet, indem ihre beiden Abschnitte nach verschiedenen Seiten schräg aufsteigen und die Nervenzelle der grossen Schläuche ganz am Ende des distalen Abschnitts liegt. In manchen Fällen befindet sich diese Zelle schon im Ringnerven dicht hinter dem Eintritt der Nervenschlinge. Als eine Besonderheit in der Lage der Zellen der grossen Nervenschläuche erscheint die Thatsache, dass die innere und äussere dorsale Nervenzelle im 4. Ringe von der Durchkreuzungsstelle mit den Längsmuskelsträngen ein wenig entfernt liegt, also nicht gleich medianwärts von ihr wie bei *Hirudo*. Die innere von ihnen zeichnet sich durch ansehnliche Grösse aus, dagegen ist die äussere sehr schwach entwickelt. Das System der 5 Längsmuskelstränge unterscheidet sich in seinem Bau von dem für *Hirudo* beschriebenen eigentlich nicht, nur dass alle Elemente bei *Haemopis* kleiner sind.

Wenden wir uns nun zu den Sinnesorganen, welche im gewöhnlichen Somit von *Hirudo* vorkommen. Im Epithel aller Ringe des Somits befinden sich Sinnesorgane einfachster Art, sog. Sinnesknospen („Tastkegelchen“ APÁTHY's und „non-metameric scattered sensillae“ WHITMAN's), welche regellos zerstreut liegen. Sie stellen nichts anderes als kleine Häufchen von Sinneszellen dar, deren distaler Theil über der untern Fläche der gewöhnlichen Epithelzellen hervorragt<sup>1)</sup>.

Die höher entwickelten Sinnesorgane, welche streng serial angeordnet sind, liegen in jedem 3. Ringe des Somits (Taf. 4, Fig. 24, 25; Taf. 5, Fig. 30). Diese Organe stellen nur einen Complicationsgrad der Sinnesknospen vor. Zu je einer gut entwickelten Knospe kommt nämlich eine geringe Zahl von Retinazellen hinzu und bildet so eine Art einfachstes Sehorgan. Aehnliche Organe sind bei allen Hirudineen constatirt. C. WHITMAN (1892, 1893) nennt sie „metameric sensillae“ und unterscheidet sie von den „non-metameric scattered sensillae“. S. APÁTHY (1888, 1897) und, wahrscheinlich unter dem Einfluss dieses Autors, auch B. MAIER (1892) und R. HESSE (1897) verneinen jede Verbindung zwischen den Retinazellen und Nervenknospen. Sie fassen beide als von einander ganz unabhängige und nur zuweilen zufällig ver-

1) Auf meinen schematischen Abbildungen (Taf. 4, u. 5) scheinen diese Sinnesorgane fast regelmässige Lage zu besitzen. Dies ist jedoch nur das Resultat der Schematisirung.

bundene Elemente auf, wodurch die Sensille als selbständiges Sinnesorgan von ihnen nicht anerkannt wird. R. BLANCHARD und A. KOWALEWSKY (1900) stimmen mit WHITMAN vollständig überein. Und tatsächlich befinden sich, wie schon erwähnt, die einfachen Nervenknospen in allen Ringen des Somits von *Hirudo regellos* zerstreut; die Retinazellen aber sind nur in streng bestimmter Lage und überdies immer in engster Verbindung mit einer Nervenknospe vorhanden. Ausserhalb eines solchen Complexes liegende Retinazellen konnte ich bei den Hirudineen niemals beobachten, ungeachtet der grossen Menge durchforschten Materials. Daher betrachte ich die metameren Sensillen der Hirudineen als eine besondere Art Sinnesorgane, die von den übrigen streng zu unterscheiden sind. Im Gegensatz zu den einfachen Sinnesknospen bezeichne ich nur diese Organe als Sensillen, wobei ich das Adjectivum „metamer“ als überflüssig weglasse.

Gewöhnlich wird die Lage der Sensillen durch die Längslinien des Körpers bestimmt, auf welchen sie angeordnet sind. WHITMAN (1886, 1892) unterscheidet folgende Linien: eine mediane, eine innere und eine äussere laterale und eine marginale, also dorsal 6, lateral 2 und ventral 6 Linien. APÁTHY (1888) giebt eine innere und eine äussere paramediane, eine innere und eine äussere paramarginale und eine laterale Linie an, also dorsal, resp. ventral 8 und lateral 2 Linien. R. BLANCHARD sowie W. CASTLE (1900, 1) unterscheiden eine innere, eine intermediäre und eine äussere Längslinie. E. BAYER (1898) unterscheidet „nur die Paramedian-, Paramarginal- und Marginalreihe“. Alle Autoren legten einer solchen Bestimmung der Längslinien hauptsächlich äussere Merkmale zu Grunde, und zwar die Anordnung der Pigmentflecke und der Papillen. Es erscheint mir richtiger, für diesen Zweck die allgemeine Lage der Muskeln, Nerven und Sensillen zu verwenden.

Solche Längslinien sind dorsal folgendermaassen angeordnet (Taf. 4, Fig. 24 u. 25; Taf. 5, Fig. 30). Eine Längslinie befindet sich über dem 3. Längsmuskelband, dort, wo der innere Zweig des Dorsalnerven des Somits zum Integument gelangt. Diese Linie entspricht der innern paramedianen APÁTHY's (1888), welchen Namen ich beibehalten möchte, da man sie keineswegs als Medianlinie des Körpers bezeichnen kann, wie WHITMAN es thut, dessen Bezeichnungsweise ungenau erscheint. Die folgende dorsale Längslinie liegt da, wo der mittlere Zweig des Dorsalnerven das Integument erreicht, zwischen dem 6. und 7. Längsmuskelband, und für diese ist der APÁTHY'sche Name „äussere paramediane“ Linie zutreffend, obgleich dieser Autor selbst unter

diesen Namen die nächst folgende Längslinie des Körpers bezeichnet. Hier erreicht der äussere Zweig des Dorsalnerven das Integument, und für diese Linie schlage ich die Bezeichnung „intermediäre“ vor, wie sie von R. BLANCHARD gebraucht worden ist. Die 2 folgenden Längslinien, eine innere und eine äussere paramarginale, entsprechen ihrem Namen und ihrer Lage nach denselben Linien von APÁTHY. WHITMAN's Bezeichnung „innere und äussere laterale Linie“, die den eben besprochenen Linien meistens entsprechen, gebe ich auf, weil diese Namen eine unrichtige Vorstellung hervorrufen können. Die innere paramarginale Linie liegt über dem 12., die äussere über dem 14. Längsmuskelband, wo 2 anscheinliche Nervenzweige vom Nerven des 3. Ringes zum Integument abgehen. Der Name Lateral- oder Marginallinie gehört selbstverständlich der Linie an, welche die Dorsalfläche des Körpers von der Ventralfläche trennt.

Ventral haben wir dieselben Längslinien wie dorsal, und einen Unterschied bietet nur die Lage der äussern paramedianen Linie, welche sich unter dem 5. Längsmuskelband befindet, d. h. sie verläuft im Vergleich mit der dorsalen ein wenig mehr medianwärts. Als Medianlinie endlich bezeichne ich diejenige, welche die rechte Hälfte des Körpers von der linken theilt.

Von diesen Längslinien sind die Sensillen bei *Hirudo* und *Haemopsis* auf folgenden vorhanden: ventral auf der äussern paramedianen, der intermediären und der äussern paramarginalen, dorsal auf der äussern und der innern paramarginalen, der intermediären und der innern paramedianen Linie.

Bei *Haemopsis* sind die Sensillen auf der innern paramedianen dorsalen Linie durch ein Sinnesorgan ersetzt, welches den becherförmigen Organen des Mundnapfs der Hirudineen ähnlich ist.

Bei *Hirudo* beobachtete ich in einigen Fällen die Ausbildung einer gut entwickelten Sensille auf der äussern paramarginalen dorsalen Linie des 4. Ringes des Somits (Taf. 5, Fig. 28).

### Die Glossosiphoniden.

Nach ausführlicher Beschreibung des Neurosoms bei unsern Vertretern der Hirudiniden wende ich mich nun zu den Glossosiphoniden, welche in dieser Beziehung noch sehr wenig erforscht sind, zugleich aber ein grosses Interesse darbieten.

Ich beginne mit unserm Vertreter ihrer primitivsten Gattung *Protolepsis*<sup>1)</sup>, nämlich

*Protolepsis tessellata* (O. F. MÜLLER, 1774) BRAUN, 1805.

Bei diesem Blutegel gibt uns der Centralabschnitt des Neurosoms, das Ganglion der Bauchkette, ein Beispiel von jener Einformigkeit in den wichtigsten Charakteren des Baues des Neurosoms, wie wir derselben in der weitem Beschreibung noch mehrfach begegnen werden. Die faserige Centralmasse, die eine Erweiterung der Connectivstämme im Ganglion darstellt, hat hier auch 2 Gruppen Querbündel; doch besteht hier keine so scharfe Trennung der letztern wie bei den Hirudiniden, wo sie durch einen pyramidenartigen Hohlraum bedingt wird. Diesen Raum füllen die nach verschiedenen Richtungen verlaufenden Nervenfasern aus. Unter jeder Querbündelgruppe befindet sich je eine Gliazelle, so dass 2 solche Zellen, die in der ventralen Medianrinne der Centralfasermasse des Ganglions liegen, ihre zahlreichen Fortsätze in die letztere senden.

Die Ganglienzellen bilden 6 Pakete an der Peripherie des Ganglions, 2 mediane (ein vorderes und hinteres) und 4 seitliche (je ein vorderes und hinteres auf jeder Seite). Von den Medianpaketen, welche 2 ovale ventrale Massen darstellen, befindet sich das vordere vor dem Zwischenraum zwischen Querbündeln, das hintere hinter diesem. Ihre Ganglienzellenfortsätze dringen in die faserige Centralmasse entweder vor den vordern oder hinter den hintern Querbündeln ein, je nachdem sie vom vordern oder vom hintern Packet her stammen. Die seitlichen Pakete sind von den medianen durch die vom Ganglion ausgehenden Nerven getrennt, deren Wurzeln sich nämlich nahe der Grenzlinie befinden, welche die ventrale Fläche der Centralfasermasse von der seitlichen abtheilt. Der eine, verhältnismässig schwache Nerv verläuft unter der Mitte des vordern Seitenpackets, nur etwas in dasselbe sich vorschiebend; 2 andere, viel mächtigere, fangen ein wenig höher an und liegen in den Ebenen der 2 entsprechenden Querbündelgruppen. Dadurch, dass diese 2 Nerven derartig abgehen, erscheint das vordere und hintere Seitenpaket in ihren angrenzenden Theilen von unten etwas schräg abgeschnitten.

Das Neurilemm und das Peritonealepithel, welche die äussern Scheiden des Ganglions bilden, setzten sich auf die Seitennerven fort,

1) Siehe meinen Artikel: Die Hirudineen-Gattung *Hemiclepsis* VEJD., in: Zool. Jahrb., V. 17, Syst., 1902.

die letztern zu einem Stamme vereinigend. Doch ist die Selbständigkeit aller 3 Nerven in diesem gewahrt, und sie trennen sich von einander, nachdem sie aus dem Neuralsinus in das innere Mesenchym des Körpers eingedrungen sind.

Von diesen 3 Nerven biegt sich der vordere in den 1. Ring seines Somits; der mittlere verläuft im 2. Ringe, und der hintere geht in den 3. Ring, wo er einen ansehnlichen Zweig, den Dorsalnerven des Somits, abgiebt (Taf. 5, Fig. 32).

Der vordere und der mittlere Nerv anastomosiren entweder noch während ihres Verlaufs in der gemeinsamen Neurilemmscheide oder nach ihrem Eintritt in das innere Mesenchym des Körpers. Diese Anastomose wird bald durch einen besondern Vereinigungszweig, bald durch theilweises Verschmelzen der beiden Nerven hergestellt, und nur selten findet man, dass beide Nerven ganz selbständig verlaufen, ohne eine Anastomose zu bilden. Hierbei sei das folgende interessante, relative Verhalten hervorgehoben: bei den Hirudiniden besteht, wie wir sahen, eine volle Vereinigung dieser beiden Nerven zu einem einzigen, während bei *Protoclepsis tessellata* nur eine locale Anastomose vorhanden ist, welche in manchen, allerdings seltenen Fällen ganz fehlen kann.

Bevor ich zum peripheren Nervensystem übergehe, seien noch einige Worte über die Connective gesagt.

Die mächtig entwickelten Seitenstämme derselben schliessen in der Mitte ihres Verlaufs je 2 Connectivzellen ein, welche hinter einander liegen. Selten theilen sich entweder eine dieser Zellen oder beide, und so entstehen 3 oder 4 Connectivzellen anstatt der gewöhnlichen 2. Dieses Vorkommen von 2 Connectivzellen in jedem Stamm stelle ich mit der für *Protoclepsis* sehr charakteristischen Thatsache zusammen, dass jede ihrer Muskelzellen je 2 Kerne besitzt (Taf. 3, Fig. 14). Nur selten trifft man einkernige Muskelzellen an; gewöhnlich findet man in jeder Zelle 2 hinter einander liegende Kerne. Als Uebergang erscheinen ovale oder eingeschnürte Kerne, welche in ihren beiden Hälften je einen Nucleolus besitzen; wir haben hier offenbar den Process einer amitotischen Kerntheilung vor uns (Taf. 3, Fig. 15). Und thatsächlich kann man allen Phasen derselben begegnen. Zuweilen aber findet eine weitere Theilung statt. Entweder einer oder beide Kerne, welche der Muskelzelle angehören, theilen sich noch einmal, und es entstehen so entweder ein grosser Kern und anstatt des 2. ein Paar kleinere, oder 2 Paar kleinere anstatt der 2 grossen. Denselben Process kann man auch in den Connectivzellen sehen, worauf

besonders die Thatsache hindeutet, dass zuweilen nur eine einzige Connectivzelle, jedoch mit 2 Kernen, existirt, zuweilen aber eine oder beide dieser Zellen durch 1 resp. 2 Paar kleinere Zellen ersetzt sind.

Nachdem der FAIVRE'sche Mediannerv sich von den Querbündeln der fasrigen Centralmasse des Ganglions abgesondert hat, erhebt er sich sehr bald, um in den Connectiven schon dorsal zwischen den Seitenstämmen seinen Verlauf zu nehmen, zuweilen mit dem einen oder andern derselben anastomosirend. Solche zelligen Elemente, wie die Connectivzellen der Seitenstämmen, fehlen ihm ganz.

Wenden wir uns nun zu den Nerven des Bauchganglions. Alle 3 verlassen am 5. Längsmuskelband das innere Mesenchym des Körpers und kehren nirgends mehr in dieses zurück (Taf. 6, Fig. 33, 35 u. 36). Zwischen dem 5. und 6. Längsmuskelband dringen die Nerven bis zur Diagonalmuskelschicht vor, ziehen weiter zur Laterallinie und verlaufen dorsal, wo sie auf der ganzen Strecke sich an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur befinden. An der Durchtrittsstelle durch die Längsmuskeln lenkt sowohl der vordere als auch der hintere Nerv von der Mitte des 2. Ringes schon so weit ab, dass der eine von ihnen sich im hintern Abschnitt des 1. Ringes seines Somits, der andere aber im vordern Abschnitt des 3. Ringes befindet (Taf. 5, Fig. 32). Dieselbe Lage behalten sie in ihrem weitern Verlauf bei.

Von den im innern Mesenchym sich abtrennenden Nervenzweigen erwähne ich nur die Innervationszweige des mittlern Abschnitts der Bauchseite, welche sich in jedem Ringe vom entsprechenden Nerven zwischen dem 4. und 5. Längsmuskelband zur Diagonalmusculatur hin abtrennen (Taf. 6, Fig. 33, u. 36). Ausserdem theilt sich noch ein Zweig vom mittlern Nerven ab, welcher über die ventralen Längsmuskelbänder hinweg zur Laterallinie des Körpers gelangt (Taf. 5, Fig. 32; Taf. 6, Fig. 35). Nach kurzem Verlauf im mittlern Ringe theilt er sich dichotomisch, und der eine von den so gebildeten Aesten lenkt in den 1., der andere in den 3. Ring seines Somits ein.

Ungeachtet dessen, dass der 1. Nerv des Somits, wie schon erwähnt war, bei seinem Austritt aus dem Ganglion von sehr geringer Grösse ist, verläuft er dennoch an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur ventral zur Laterallinie des Körpers, erhebt sich hier dorsalwärts und zieht so zur Medianlinie, wo er in den entsprechenden Nerven der andern Seite übergeht (Taf. 6, Fig. 33). Auf solche Weise erscheint er als ein Ringnerv, welcher den für *Hirudo* beschriebenen analog ist und gemäss seiner Lage dem vordern Ringnerven des Somits

entspricht. Diese Analogie wird zur Homologie, wenn wir folgende Thatsachen in Betracht ziehen.

Der beschriebene Nerv von *Protoleipsis tessellata* wird auf seinem ganzen Verlauf an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur von einer circulären Muskelfaser begleitet. Der Zellkörper der letztern, welcher 2 Kerne einschliesst, befindet sich zwischen dem seitlichen und dem ihm benachbarten dorsalen Längsmuskelband. Während der Nerv die Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur ventral verlässt, verläuft die circuläre Muskelzelle in der bisherigen Richtung weiter, d. h. an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur bis zur Medianlinie des Körpers, und so wird ein voller Muskelring im 1. Ringe des Somits gebildet. Bei den Hirudiniden, wie wir oben gezeigt haben, ist eine ähnliche circuläre Muskelfaser in die Scheide des vordern Ringnerven eingeschlossen, hier aber verläuft sie vollständig getrennt nahe dem Nerven und erscheint somit als primitivste Phase der Entwicklung der Beziehungen im Vergleich mit den Hirudiniden.

Wir haben auf die Durchkreuzung des Ringnerven mit den Längssträngen als auf das am meisten charakteristische Merkmal desselben bei den Hirudiniden hingewiesen. Aehnliche, sich mit den Ringnerven durchkreuzende Längsmuskelstränge existiren auch bei *Protoleipsis tessellata*. Besonders scharf sind 3 solche Stränge ausgeprägt, welche in allen Beziehungen unter einander gleich erscheinen (Taf. 6, Fig. 33 u. 13). Sie liegen völlig den Diagonalmuskeln an und erscheinen dadurch von den übrigen Längsmuskeln, welche etwas weiter nach innen von der Diagonalmusculatur gelegen sind, wie abgetheilt. Ihre Lage kann folgendermaassen bestimmt werden: ventral zwischen dem 7. und 8. Längsmuskelband, lateral an der Laterallinie des Körpers, wo die Längsmusculatur fehlt, und dorsal im Zwischenraum des 7. und 8. Längsmuskelbandes.

Jeder Längsmuskelstrang ist in seinem Querschnitt entweder von einer einzigen oder von 2 Muskelzellen gebildet. Diese Zellen stehen in Verbindung mit den Ringnerven. Andere Muskelzellen, welche solche Beziehungen zu den Nerven nicht haben, sondern ein Muskelbündel mit den Längsstrangszellen bilden, wie wir bei Hirudiniden gesehen haben, existiren hier nicht (Taf. 3, Fig. 16, 17, 19 u. 20). Jede Zelle des Längsmuskelstrangs von *Protoleipsis tessellata* hat eine sehr verlängerte, an den Enden zugespitzte Form (Taf. 6, Fig. 34). Im hintern Abschnitt des 1. Ringes beginnend, verläuft sie durch das ganze entsprechende Somit, sich nach und nach verstärkend. In das folgende Somit eintretend, erreicht sie das Maximum ihrer Grösse, und hier

befinden sich im vordern Abschnitt des 1. Ringes ihre 2 Kerne. Die Anwesenheit der 2 Kerne ist, wie schon erwähnt, für die Muskelzellen von *Protoleipsis* charakteristisch. Als Abweichung vom allgemeinen Bauplan erscheint folgende Thatsache: wie bei den Hirudiniden, so fehlt auch hier die periphere contractil-fibrilläre Substanz an den Stellen, wo die Kerne liegen, fast auf der Hälfte des Umkreises der Zelle. Weiterhin verläuft die Muskelzelle des Längsstranges, wieder ihre gewöhnliche Form annehmend, und erreicht den vordern Abschnitt des 3. Ringes, wo sie, sich allmählich verjüngend, endet. Folglich ist, wenn wir einen Längsmuskelstrang vor uns haben, derselbe nur am Ende des 3. Ringes eines Somits und am Anfang des 1. Ringes des folgenden Somits von einer einzigen Muskelzelle gebildet; in seinem übrigen Verlauf besteht er aus 2 Zellen, deren Durchmesser nur in der Mitte des 2. Ringes des Somits von gleicher Grösse sind. Diese Beziehungen der Längsstrangszellen, die bei *Protoleipsis* so einfach sind, sind viel complicirter bei den Hirudiniden. Bei ihnen kommt immer eine einzige Zelle im Längsmuskelstrang vor, obgleich die Kerne streng metamer im 1. Ringe des Somits gelagert sind.

Kehren wir nun zum vordern Ringnerven von *Protoleipsis tessellata* zurück. Sich dem Längsmuskelstrang nähernd, wird er flacher und zugleich breiter (Taf. 3, Fig. 16 u. 17). Die den Nerven begleitende Muskelzelle liegt nach aussen vom letztern und verbreitert sich auch. Die Längsstrangzelle biegt um den Nerven von innen um, dabei sowohl vor als auch hinter dem letztern viele kleine Aeste nach aussen abgebend. Der eine Theil dieser Aeste verschmilzt mit dem verbreiterten Abschnitt der circulären Muskelzelle, der andere aber vereinigt sich mit dem verbreiterten Abschnitt des Ringnerven. Wir sehen also, dass der Nerv wie in einem muskulösen Ringe hinzieht, welcher von der Muskelzelle des Längsstranges, einem Theil ihrer Aeste und der verbreiterten circulären Muskelzelle gebildet erscheint. Von diesem Muskelgewölbe trennen sich einige Muskelfasern zum Integument hin ab.

Im Vergleich mit den Hirudiniden erscheint es als eine Abweichung, dass die Muskelzelle des Längsstranges in ihrem grössern Theil um den Nerven von innen unverzweigt umbiegt, während sie bei den Hirudiniden in viele kleine Aeste zerfällt und letztere sich wieder nur dann vereinigen, nachdem sie bereits um den Nerven umgebogen sind. Diese Thatsache erklärt uns, warum jeder Längsstrang der Hirudiniden immer nur von einer Zelle gebildet wird — es anastomosiren nämlich die Längsstrangzellen mit einander dort, wo sie beim Ringnerven in



kleine Aeste zerfallen. Diese Anastomosen sind bei *Protolepsis* noch nicht vorhanden.

An der Stelle der Durchkreuzung mit dem Ringnerven kann man immer auf dem Längsmuskelstrang einige motorische Nervenendigungen sehen, welche von den Nervenfasern, die sich hier vom Ringnerven abzweigen, gebildet werden <sup>1)</sup> (Taf. 3, Fig. 14).

Ausser den beschriebenen, scharf differenzirten Längsmuskelsträngen durchkreuzt der vordere Ringnerv auf typische Weise noch einige andere Stränge. Sie sind in den Längsmuskelbändern peripher eingelagert und von den Muskelzellen gebildet, welche fast ebenso gebaut erscheinen wie die übrigen Zellen der Längsmusculatur, so dass sie eine derartige Selbständigkeit wie bei den 3 beschriebenen Längssträngen nicht haben (Taf. 3, Fig. 14).

Von diesen Strängen kann man leicht 2 unterscheiden, die im 9. ventralen und 9. dorsalen Längsmuskelband liegen und deren Kerne im 1. Ringe des Somits eingelagert sind. Die übrigen Längsmuskelstränge befinden sich, von der Laterallinie des Körpers gerechnet, ventral im 3., 9. und 11., dorsal im 2., 4. und 14. Längsmuskelband (Taf. 6, Fig. 33 u. 36).

Seine Kerne liegen verschieden: in den 2 seitlichen dorsalen an der Grenze zwischen dem 1. und 3. Ringe der 2 auf einander folgenden Somite, im mittlern dorsalen und allen ventralen im 2. Ringe des Somits. Eine gewisse Unbeständigkeit der bezeichneten Längsmuskelstränge stellen die Fälle vor, in denen der vordere Ringnerv in einem Somit den Längsstrang in einem andern Längsmuskelband durchkreuzt als in dem unmittelbar angrenzenden Somit, oder die Fälle, in denen die typische Durchkreuzung in einem Somit stattfindet, während sie in einem andern ganz fehlt. Ebenso können auch die Kerne ihre beschriebene typische Lage ändern. Jedoch sind diese Abweichungen nicht häufig, während der oben beschriebene Typus sehr constant erscheint.

In meiner weitem Beschreibung werde ich die Längsmuskelstränge, entsprechend den Längslinien des Körpers, folgendermaassen bezeichnen. Ich unterscheide nämlich (Taf. 5, Fig. 32; Taf. 6, Fig. 33 u. 36): einen lateralen, einen innern und einen äussern paramarginalen dorsalen sowie ventralen, einen intermediären dorsalen sowie ventralen und einen äussern

1) In Bezug auf den histologischen Charakter der Durchkreuzung des Ringnerven mit dem Längsmuskelstrang kann ich sagen, dass sie mir als eine unmittelbare Vereinigung zwischen der Muskelzelle und dem Nerv erscheint. Doch will ich diese Frage vorläufig offen lassen.

und einen innern paramedianen dorsalen sowie ventralen Längsstrang. Somit haben wir bei *Protoleipsis tessellata*: ventral einen innern und einen äussern paramedianen, einen intermediären, einen innern und einen äussern paramarginalen, lateral einen lateralen und dorsal einen innern und einen äussern paramedianen, einen intermediären, einen innern und einen äussern paramarginalen Längsmuskelstrang. Ausserdem werde ich als Hauptstränge solche bezeichnen, welche, wie wir noch sehen werden, sowohl mit dem vordern als auch mit dem hintern Ringnerven in Verbindung stehen. Bei *Protoleipsis tessellata* sind folgende Hauptstränge vorhanden: der äussere paramediane und der intermediäre ventrale, der laterale, der innere paramediane und der intermediäre dorsale.

Schon früher erklärte ich bei den Hirudiniden, dass die grossen Nervenschläuche bei der Durchkreuzung mit den Längsmuskelsträngen eine wichtige Rolle spielen. Die diese Schläuche erzeugenden Nervenzellen befinden sich in den Ringnerven. Bei *Protoleipsis tessellata* finden wir im vordern Ringnerven 3 solche Zellen (Taf. 6, Fig. 33). Eine bipolare liegt zwischen dem äussern paramedianen und dem intermediären Längsmuskelstrang, näher dem letztern, wie es bei den Hirudiniden der Fall ist. Zum Unterschied von den Hirudiniden finden wir bei *Protoleipsis tessellata* dorsal eine unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche (Taf. 3, Fig. 16). Diese befindet sich nach innen vom innern paramedianen Längsmuskelstrang und ist von letzterm durch ein Längsmuskelband getrennt. Nach innen vom lateralen Längsmuskelstrang liegt eine bipolare Nervenzelle, von letzterm ebenso durch ein Längsmuskelband getrennt. (Taf. 3, Fig. 18). Daraus ersehen wir, dass alle 3 Nervenzellen, den grossen Schläuchen angehörig, in näherer Beziehung zu den Hauptlängssträngen stehen; dagegen befinden sich die übrigen Längsmuskelstränge von diesen Zellen weiter entfernt.

Die Beziehungen der grossen Nervenschläuche zu den verschiedenen Längsmuskelsträngen näher zu studiren, wie ich es bei *Hirudo* gethan habe, gelang mir bei *Protoleipsis tessellata* nicht.

Nahe den Nervenzellen der grossen Nervenschläuche finden wir zuweilen, besonders beim lateralen Längsmuskelstrang, 1—2 Ganglienzellen (Taf. 3, Fig. 18).

Zum Schluss der Beschreibung des vordern Ringnerven von *Protoleipsis tessellata* muss ich auf eine wesentliche Eigenthümlichkeit desselben hinweisen; alle seine Nervenbündel, abgesehen von den grossen Nervenschläuchen, sind nämlich aus motorischen Fasern gebildet. An

lückenlosen Schnittserien kann man alle vom Vordernerven abgehenden Fasern in ihrem ganzen Verlauf verfolgen bis zu den motorischen Endigungen an allen Muskelzellen, welche in der Längsmusculatur des Somits vorhanden sind. Auf solche Weise erscheinen alle Längsmuskelzellen entsprechend der Ringsrichtung des vordern Ringnerven innerviert (Taf. 3, Fig. 14).

Im Integument des 1. Ringes des Somits von *Protoclepsis tessellata* kann man nur selten schwach entwickelte, primitive Nervenknospen antreffen; demnach sind die sensitiven Nerven in diesem Ringe sehr wenig ausgebildet. Ventral werden sie durch Zweige des mittlern Nerven des Somits dargestellt, welche beim 9. und bei irgend einem von den seitlichen Längsmuskelbändern eintreten (Taf. 5, Fig. 32); dorsal sind sie durch subcutane Aeste der Zweige des Dorsalnerven gebildet, welche Zweige im 2. Ringe des Somits in das Integument eindringen.

Der mittlere Nerv des Bauchganglions von *Protoclepsis tessellata* ist im Vergleich mit dem vordern von ganz anderm Charakter (Taf. 5, Fig. 32; Taf. 6, Fig. 35). Derselbe stellt einen sehr mächtigen Nerven vor, welcher nur sensitive Nervenfasern enthält, während motorische ihm ganz fehlen. Er verläuft, anfangend vom 6. ventralen Längsmuskelband, immer an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur. Nachdem dieser Nerv sich von der Ventral- zur Dorsalseite gewandt hat, entfernt er sich von der Laterallinie des Körpers nur bis zum 4. oder 5. dorsalen Längsmuskelband, wo er sich in die feinsten Zweige auflöst. Von Zellelementen kann man in diesem Nerven zuweilen Ganglienzellen finden; charakteristisch aber erscheint die Anwesenheit eines besondern accessorischen Ganglions. Das Zustandekommen dieses Ganglions geschieht auf folgende Weise: ein Zweig vom mittlern Nerven trennt sich nämlich im Zwischenraum vor dem Längsmuskelband ab, welcher den intermediären ventralen Längsmuskelstrang enthält; dieser Nervenzweig endet mit einer Gruppe von 3—5 Ganglienzellen beim Eintritt in das innere Mesenchym des Körpers, und diese stets vorhandene Zellengruppe bildet eben das accessorische Nervenganglion.

In seinem Verlauf giebt der mittlere sensitive Nerv einige Zweige zu den Sinnesorganen ab, durch deren besondere Entwicklung sich der mittlere Ring des Somits auszeichnet. Ventral nahe der Stelle, wo der Nerv sich den Diagonalmuskeln nähert, sowie auch ein wenig nach aussen vom intermediären Längsmuskelstrang liegen 2 Nervenknospen, welche gut entwickelt und mit besondern Muskelzellen versehen sind, die sich rings um die Knospen am Integument befestigen. Durch

Contraction dieser Zellen entstehen die Integumentpapillen, die also am Gipfel mit einer Sinnesknospe versehen sind. Ihre Lage wird von der äussern paramedianen und der intermediären Linie des Körpers bestimmt. Eben solche mit einer Sinnesknospe versehene Papillen befinden sich auf der äussern Paramarginallinie. Auf der innern Paramarginallinie liegen gut entwickelte Sensillen, welche eben solche papillare Muskelzellen haben. Auf der äussern und innern dorsalen Paramarginallinie kommen eben solche Sensillen vor, welche durch Endzweige des sensitiven Nerven versorgt sind. Einfache Sinnesknospen befinden sich auf der Laterallinie des Körpers.

Ausgenommen die Innervation der Sinnesorgane des 2. Ringes, giebt der sensitive Nerv auch sensitive Zweige in den 1. und 3. Ring des Somits ab. Diese Zweige trennen sich vom Hauptnerven folgendermaassen (Taf. 5, Fig. 32; Taf. 6, Fig. 35): ein Zweig geht zum 3. Ringe noch während des Verlaufs des Nerven in der Längsmusculatur, hierauf 2 Paar weitere Zweige am intermediären Längsmuskelstrang und nicht fern vor der Laterallinie des Körpers, ein Paar auf der einen Seite zum 1. Ring und ein Paar auf der andern Seite zum 3. Ring.

Der übrige Abschnitt der Dorsalseite des 2. Ringes ist vom Dorsalnerven des Somits innervirt. Seine 2 Zweige verlaufen durch die Dorsallängsmusculatur zu den gut entwickelten, mit papillären Muskelzellen versehenen Sensillen auf der intermediären und der äussern paramedianen Linie. Auf der innern Paramedianlinie liegt eine Sinnesknospe, welche auch von Muskelzellen umgeben ist und durch einen besondern Zweig des Dorsalnerven versorgt wird. Aehnliche schwach entwickelte Knospen kann man auch nach innen und aussen von der intermediären Linie finden, welche von Nervenzweigen auf der intermediären und der äussern paramedianen Linie innervirt werden.

Folglich sehen wir, dass die Lage der wichtigen Sinnesorgane von *Protoclepsis tessellata* unbedingt durch dieselben Linien des Körpers bestimmt wird, welche schon früher für die Hirudiniden festgestellt waren.

Ogleich der hintere Nerv des Bauchganglions von *Protoclepsis tessellata* bei seiner Abtrennung von mittlerer Grösse erscheint, wird er in seiner Mächtigkeit, nachdem der Dorsalnerv des Somits sich von ihm beim Eintritt in das innere Mesenchym des Körpers aufgetheilt hat, doch dem vordern Ringnerven gleich (Taf. 5, Fig. 32; Taf. 6, Fig. 36). Immer an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur verlaufend, lenkt er von der Ventral- zur Dorsalseite ab, und hier vereinigt er

sich in der Medianlinie des Körpers mit dem entsprechenden Nerven der andern Seite, d. h. er stellt, wie der vordere Nerv des Somits, einen Ringnerven dar.

Doch weicht der hintere Ringnerv in seiner Beziehung zu den Längsmuskelsträngen sehr bedeutend vom vordern ab. Er durchkreuzt unmittelbar nur die Hauptstränge — den äussern paramedianen ventralen, den lateralen, den intermediären und den innern paramedianen dorsalen. In seinem histologischen Verhalten zu den Muskelzellen der Längsstränge unterscheidet er sich von den Beziehungen des vordern Ringnerven hauptsächlich dadurch, dass die circuläre Muskelfaser, welche den vordern Ringnerven begleitet, hier ganz fehlt (Taf. 3, Fig. 20). Sich dem Längsmuskelstrang nähernd, flacht der hintere Nerv sich ab und wird zugleich breiter. Mit diesem abgeflachten und verbreiterten Abschnitt liegt er der Muskelfaser des Längsstranges an, wobei letzterer nach vorn und hinten vom Nerven viele kleine Aeste abgibt, die in den abgeflachten und verbreiterten Abschnitt des Nerven eintreten, auf diese Weise eine Art Verbindung zwischen Ringnerven und Längsstrang bildend.

Den Durchkreuzungsstellen entsprechend, finden wir am hintern Ringnerven die Nervenzellen der grossen Nervenschläuche (Taf. 5, Fig. 32; Taf. 6, Fig. 36). Eine unipolare Nervenzelle liegt ventral nach aussen vom äussern paramedianen Längsmuskelstrang, getrennt von letzterm durch ein Längsmuskelband; ihr Fortsatz verläuft zum bezeichneten Längsstrang. Eine eben solche unipolare Zelle, dem lateralen Strang angehörig, befindet sich auf dem Ringnerven dorsal vom lateralen Strang, getrennt von diesem durch ein Längsmuskelband (Taf. 3, Fig. 21). Endlich findet sich auch für den innern paramedianen Längsstrang eine unipolare Nervenzelle, median von ihm gelegen und durch ein Längsmuskelband von ihm getrennt (Taf. 3, Fig. 19). Jedoch verlässt der Fortsatz dieser Zelle den Ringnerven und tritt in den sich hier mit ihm vereinigenden Zweig des Dorsalnerven ein. Zuweilen kann man auf dem Ringnerven eine unipolare Nervenzelle für den intermediären dorsalen Längsmuskelstrang bemerken, doch ist sie gewöhnlich schwach ausgebildet und findet sich nicht immer vor. Sie liegt ein wenig median von ihrem Längsstrang. Die Verbindung des hintern Ringnerven mit dem intermediären ventralen Längsmuskelstrang ist nur selten zu beobachten. Mit den Längssträngen, welche längs den andern Linien verlaufen, steht der hintere Ringnerv in keiner Verbindung.

Der einzige grosse Nervenzweig vom hintern Ringnerven des Somits theilt sich von ihm bei seinem Eintritt an der Grenze der

Längs- und Diagonalmusculatur ab, und während der Ringnerv selbst Anfangs im vordern Abschnitt des 3. Ringes verläuft, zieht der bezeichnete Nervenzweig im hintern Abschnitt desselben Ringes parallel dem Ringnerven (Taf. 5, Fig. 32). Er endet hinter dem intermediären Längsmuskelstrang, getrennt von diesem durch 2 oder 3 Längsmuskelbänder, und stellt gleichsam eine Ergänzung des Ringnerven vor, durch welche der letztere mit den beiden ventralen Hauptsträngen in Verbindung steht. Dem beschriebenen Nervenzweig liegt eine unipolare Nervenzelle an mit T förmig sich verzweigendem Fortsatz, dessen Aeste zu beiden ventralen Hauptsträngen hinziehen, wobei das histologische Bild der Durchkreuzung mit dem schon für den hintern Ringnerven beschriebenen identisch ist. Es sei nun bemerkt, dass der distale Fortsatz der Nervenzelle, welcher zum intermediären Strange zieht, gewöhnlich sehr schwach entwickelt erscheint, ebenso wie der Nervenzweig selbst hinter diesem Strange sehr fein ist. Dagegen ist der proximale Fortsatz derselben Zelle gut entwickelt.

Eine sehr wichtige Aehnlichkeit des hintern Ringnerven mit dem vordern stellt seine rein motorische Zusammensetzung dar, ausgenommen die grossen Nervenschläuche. Er sendet Zweige zu den Längsmuskeln in seinem ganzen Verlauf, und man kann hier, natürlich auf gut gelungenen Präparaten, an jeder Zelle der Längsmusculatur motorische Nervenendigungen sehen, welche in der Ringsrichtung des hintern Ringnerven gelagert sind.

Dennoch trägt der 3. Ring des Somits in seinem Integument ziemlich viele und gut entwickelte Sinnesknospen (Taf. 5, Fig. 32; Taf. 6, Fig. 36): dorsal auf der innern und der äussern paramedianen Linie, auf der intermediären, nach innen und nach aussen von der letztern und auf der innern und der äussern paramarginalen; lateral auf der Lateralinie; ventral auf der äussern und der innern paramarginalen und auf der intermediären Linie. Alle diese Sinnesknospen, ausgenommen die lateralen und die äussern paramarginalen, sowohl ventralen als auch dorsalen, sind mit Muskelzellen versehen, welche rings um sie Bogen bilden und die Ausbildung der Papillen bedingen.

Die sensitiven Zweige zu den Sinnesorganen des 3. Ringes theilen sich nicht vom hintern Ringnerven, sondern vom mittlern Nerven des Somits ventral und vom Dorsalnerven dorsal ab. Wie schon oben beschrieben, treten die Zweige des sensitiven Nerven in den 3. Ring am 6. und 9. ventralen und nahe dem lateralen Längsmuskelband ein, wobei der letztere dieser Zweige mit dem Ringnerven in keiner

Verbindung steht. Ebenso existirt nur eine sehr schwache Verbindung, wenn sie überhaupt da ist, zwischen dem hintern Ringnerven und den Zweigen des Dorsalnerven, welche in das Integument des 3. Ringes am 3. Längsmuskelband (von der Medianlinie des Körpers gerechnet) und nahe dem innern paramedianen und dem intermediären Längsmuskelstrang eindringen.

Vergleichen wir nun die hier beschriebenen Beziehungen des hintern Ringnerven des Somits von *Protoleipsis tessellata* mit den Beziehungen, die wir bei den Hirudiniden gefunden haben, so kann man nicht nur eine augenscheinliche Aehnlichkeit bemerken, sondern auch ferner, dass *Protoleipsis tessellata* einen primitiven Typus darstellt, von welchem als Ausgangspunkt die complicirtern Beziehungen der Hirudiniden leicht abgeleitet werden können. Bei *Protoleipsis tessellata* finden wir noch keine Andeutung der Nervenschlinge des hintern Ringnerven der Hirudiniden. Dieser Nerv erscheint als ein einfacher Ringnerv, welcher in oben angegebener Beziehung dem vordern Ringnerven ähnlich ist. Der Zweig zu den ventralen Längsmuskelsträngen bei *Protoleipsis tessellata* hat keinen so ausschliesslich differenzirten Charakter, wie es bei den Hirudiniden der Fall ist, und verläuft nach der Durchkreuzung mit dem intermediären Längsstrang weiter. Die Beziehungen der Nervenzellen des hintern Ringnerven und seines Zweiges bei *Protoleipsis tessellata* sind dieselben wie bei den Hirudiniden, doch zeigt uns die Unbeständigkeit der Nervenzelle vom dorsalen intermediären Strang und die schwache Ausbildung der Vereinigung mit dem intermediären ventralen Strang ganz deutlich, dass die Vereinigung mit diesen Strängen entweder noch nicht entwickelt ist oder dass sie schon im Verschwinden ist. Dasselbe deutet auch die schwache Differenzirung der bezeichneten Stränge im Vergleich mit den übrigen Hauptsträngen an. Die Frage über die Abstammung des Zweiges zu den ventralen Längssträngen ist durch die bei *Protoleipsis tessellata* vorgefundenen Thatsachen nicht zu lösen.

Um die Beschreibung des Neurosomits von *Protoleipsis tessellata* zu vollenden, bedarf es noch der Angaben über die Beziehungen des Dorsalnerven, obgleich der letztere in seinen Hauptzweigen schon beiläufig oben dargestellt worden ist (Taf. 5, Fig. 32; Taf. 6, Fig. 35 u. 36). Nachdem der Dorsalnerv sich vom hintern Nerven des Somits abgetheilt hat, verläuft er, sich im 2. Ringe zur Dorsalseite erhebend, im innern Mesenchym zwischen dem Centralabschnitt und den blinden Ausstülpungen des Darmes. Auf diesem Wege giebt er nur kleine Nerven-

äste, vermuthlich zu den dorso-ventralen Muskeln ab. Unter der dorsalen Längsmusculatur theilt sich der Dorsalnerv in seine Hauptzweige. Anfangs geht ein Zweig ab, welcher zur intermediären Linie des Körpers in den 3. Ring des Somits zieht, darauf ein weiterer Zweig in denselben Ring, jedoch zur äussern paramedianen Linie. Letzterer giebt schon im 3. Ringe einen Ast unmittelbar unter den Längsmuskelbändern zum 3. Muskelband, d. h. zur innern Paramedianlinie ab. Der nach Abtheilung der Zweige des 3. Ringes übrig bleibende Dorsalnerv theilt sich in 2 Aeste. Der eine von ihnen verläuft zur intermediären Linie des Körpers, der andere setzt seinen Weg in früherer Richtung fort und dringt in das Integument an der äussern Paramedianlinie ein, wo er noch einen Zweig zur innern Paramedianlinie unter den Längsmuskeln sendet.

Wir sehen also, dass der Dorsalnerv im innern Mesenchym des Körpers keine besondern Zweige in den 1. Ring des Somits schickt, und, wenn solche Zweige existiren, dass es Integumentzweige sind, die sich von den Aesten des 2. Ringes abtrennen. Der 1. Ring des Somits ist nun in Betreff seiner sensitiven Nerven dem 2. und 3. Ringe nicht gleich, denn er erscheint vom 2. Ringe abhängig. Diese Thatsache ergiebt den Nachweis, das der 1. Ring in phyletischer Beziehung eine engere Verbindung mit dem 2. Ring darstellt und wahrscheinlich nur durch Abtheilung des vordern Abschnitts vom 2. Ring entstanden ist.

Bei *Protoleipsis tessellata* ist es in Folge der hier vorhandenen, relativ einfachen Beziehungen ziemlich leicht, den Grundbauplan des Neurosomits zu reconstruiren, welcher sich bei den Hirudiniden schon viel schwerer ermitteln lässt.

Das Neurosomit von *Protoleipsis tessellata* wird von 2 motorischen Nerven gebildet, dem vordern und hintern Ringnerven, welche alle Längsmuskeln des Somits entsprechend den beiden Ringgebieten innerviren, sowie von 2 sensitiven Nerven, nämlich dem mittlern Nerven des Somits, welcher die Ventralregion versorgt, und dem Dorsalnerven desselben. Die sensitiven Nerven versorgen die verschiedenen Ringe des Somits mit ihren Zweigen entweder unmittelbar oder unter Vermittlung der Ringnerven. Zu diesem Zwecke dient die unmittelbare Verbindung des vordern und mittlern Nerven im ersten Abschnitt ihres Verlaufs oder die Verbindung zwischen denselben durch den Ast, welcher im innern Mesenchym des Körpers verläuft, sowie der Zweig vom mittlern Nerven zum hintern, welcher noch vor Eintritt des



Nerven in die Längsmusculatur beginnt und an der äussern Grenze der letztern endet.

C. WHITMAN (1892) beschreibt eben solche Beziehungen der motorischen und sensitiven Nerven für *Glossosiphonia (Clepsine) hollensis* WHITM., doch für den Begriff vom Neurosomit sind sie ungenügend bearbeitet.

Vergleichen wir nun mit diesen Befunden bei *Protoclepsis tessellata* die Thatsachen, die sich bei den Hirudiniden ergeben haben, so finden wir bei den letztern denselben Bauplan, nämlich 2 hauptsächlich motorische Ringnerven im vordern und hintern Abschnitt des Somits und 2 sensitive Nerven, einen ventralen, den mittlern Nerven des Somits, und einen dorsalen, den Dorsalnerven des Somits. Die Beziehungen von *Protoclepsis tessellata* und den Hirudiniden sind, was die Innervation der Rückenseite anbetrifft, fast gleich, während die Verhältnisse auf der Bauchseite anders beschaffen sind. Bei den Hirudiniden finden wir eine Complication in so fern, als die sensitiven Bündel sowohl im vordern als auch im hintern Ringnerven eingelagert sind und hauptsächlich von den Zweigen des sensitiven Nerven her stammen. Der vordere Ringnerv erhält ebenfalls solche Bündel dadurch, dass er auf einer gewissen Strecke seines Verlaufs mit dem mittlern Nerven vereinigt ist. Am hintern Ringnerven kann als Beweis für den Besitz eines sensitiven Verbindungszweiges gelten, dass er einen Vereinigungsast noch im innern Mesenchym des Körpers vom mittlern Nerven erhält. Dieser Ast ist einem gleichen Zweige von *Protoclepsis tessellata* homolog, der nur ein wenig weiter gelegen ist.

Fast bei allen übrigen Vertretern dieser Gattung, nämlich bei *Protoclepsis meyeri*, *Protoclepsis garjaewi* und *Protoclepsis mollissima*, habe ich das Neurosomit ebenso eingehend wie bei *Protoclepsis tessellata* untersucht und überall eine grosse Einförmigkeit in seiner Zusammensetzung vorgefunden. Den Unterschied in der Lage der Nervenknospen und Sensillen, welche nur rein systematische Bedeutung hat, bei Seite lassend, will ich nur zwei Kategorien von Thatsachen anführen, die einige Schwankungen je nach den Arten darbieten. So finden sich bei allen Arten geringe Abweichungen von der für *Protoclepsis tessellata* gekennzeichneten Lage der Kerne in den Längsmuskelsträngen, ausgenommen die Hauptstränge, wo die Kerne immer im vordern Abschnitt des 1. Ringes, nahe an der Grenze zwischen denselben und dem 3. Ringe des vorhergehenden Somits, gelegen sind. In den übrigen Strängen, den ventralen innern paramedianen und innern und äussern paramarginalen, sowie in den dorsalen äussern

paramedianen und innern und äussern paramarginalen, ist dieses Verhalten kein beständiges. Bei *Protoleipsis garjaewi* z. B. liegen die Kerne aller dieser ventralen Stränge im 3. Ringe, näher oder weiter der Grenze des letztern mit den benachbarten Ringen. Die Kerne der beiden paramarginalen dorsalen Stränge befinden sich im 1. Ringe, während der Kern des äussern paramedianen dorsalen Stranges im 3. Ringe des Somits liegt. Bei dieser Art, *Protoleipsis garjaewi*, die noch einige andere primitive Merkmale besitzt, hat sich auch eine mehr ausgeprägte Gleichförmigkeit der Lage der Kerne aller Längsmuskelstränge erhalten, was bei *Protoleipsis tessellata* schon weit weniger bemerkbar ist. In der Regel befinden sich die Kerne der Längsmuskelstränge nahe der Grenze der 2 benachbarten Somite und fehlen im mittlern Ringe ganz. Doch können die Kerne von der bezeichneten Grenze in beliebiger Richtung verschoben sein.

Eine andere Erscheinung, welche ich bei der Beschreibung von *Protoleipsis tessellata* nicht erwähnt habe, ist das Vorhandensein von Gliazellen sowohl im mittlern als auch im hintern Nerven des Somits an der Stelle des Austritts desselben aus dem Ganglion. Bei *Protoleipsis meyeri*, wo die Gliazellen besonders scharf ausgeprägt sind, liegt eine jede solche Zelle über dem 3. ventralen Längsmuskelband, wobei sie ähnlich den Muskel- und Connectivzellen von *Protoleipsis* 2 Kerne enthält. Bei *Protoleipsis mollissima* befindet sich die Gliazelle des hintern Nerven gerade dort, wo der Dorsalnerv sich abtheilt, dagegen liegt die Gliazelle des mittlern Nerven näher zum Ganglion über dem 3. Längsmuskelband, ebenso wie es bei *Protoleipsis meyeri* der Fall ist. *Protoleipsis garjaewi* weist die interessante Eigenthümlichkeit auf, dass beide bezeichneten Zellen einkernig sind und vom Ganglion gleich weit entfernt, nämlich über dem 4. Längsmuskelband liegen. Folglich liegt diese Zelle beim hintern Nerven nahe der Austrittsstelle des Dorsalnerven. Auf diese Erscheinung werde ich noch bei der Beschreibung des Neurosomits von *Glossosiphonia* zurückkommen.

Wenden wir uns nun zur Gattung

### *Glossosiphonia.*

Der Centralabschnitt des Neurosomits, das Bauchganglion, hat bei den von mir untersuchten Arten *Glossosiphonia concolor* APÁTHY, *Gl. complanata* L. und *Gl. stagnalis* L. fast keine Abweichungen vom Typus *Protoleipsis* aufzuweisen. Nur bei *Glossosiphonia complanata* ist zwischen den Quernervenbündeln einer- und den Connectivstämmen

andererseits ein Hohlraum vorhanden, welcher dem beschriebenen pyramidenartigen Raum der Hirudiniden ähnlich ist.

In den seitlichen Connectivstämmen der Bauchkette befinden sich bekanntlich in jedem 2 Connectivzellen, obgleich eine solche Duplicität, wie sie für *Protolepsis* sowohl in Hinsicht der Connectivzellen als auch aller Muskelzellen charakteristisch ist, bei *Glossosiphonia* ausser in den Connectivstämmen sonst nirgends ausgeprägt erscheint. Die Muskelzellen der Glossosiphonien sind gewöhnliche, nach dem Hirudineentypus gebildete Zellen und enthalten nur einen Kern.

Von den 3 bezeichneten *Glossosiphonia*-Arten finden wir die primitivsten Structurverhältnisse des Neurosoms bei *Glossosiphonia concolor*, und deswegen will ich diese Art meiner weitem Beschreibung und Vergleichung zu Grunde legen.

Vom Bauchganglion von *Glossosiphonia concolor* entspringen je 3 Nervenwurzeln auf jeder Seite. Die vordere von ihnen, welche von unten aus zum vordern Seitenpaket hervortritt, ist ein kleiner Nerv, der sich sehr bald mit der mittlern Nervenwurzel des Ganglions vereinigt. Die letztere, welche zum vordern Seitenpaket von hinten aus vorrückt, zeichnet sich durch ihre besondere Mächtigkeit aus. Auch die hintere Wurzel stellt einen mächtigen Nerven vor, welcher sich zum hintern Seitenpaket von vorn aus vorschiebt.

Beide Nerven des Bauchganglions von *Glossosiphonia concolor* sind von einer allgemeinen Neurilemmscheide umhüllt. Innerhalb dieser behalten sie jedoch ihre Selbständigkeit bei, und nachdem sie den Neural sinus des Cöloms durchsetzt haben, verlaufen beide Nerven im innern Mesenchym des Körpers schon unabhängig von einander weiter. Ueber dem 4. ventralen Längsmuskelband befindet sich eine schwache Anastomose zwischen dem vordern und hintern Nerven. An der Abtrittsstelle der Anastomose vom vordern Nerven ist gewöhnlich eine grosse Gliazelle vorhanden, deren Körper theils auf dem vordern Nerven, theils auf der Anastomose gelegen ist; in andern Fällen liegt der ganze Zellkörper auf dem Anastomosenzweig oder endlich theilweise auch auf dem hintern Nerven. Auf diese Weise sind die Gliazellen, welche sich bei *Protolepsis garjaewi* auf dem mittlern und hintern Nerven je in der Einzahl befinden, bei *Glossosiphonia concolor* durch eine einzige mächtige Zelle ersetzt, die auf dem Anastomosenzweig liegt. Hinter der Anastomose gehen die beiden Nerven aus einander.

Hier giebt der vordere Nerv einen Zweig ab, welcher darauf in den 1. Ring des Somits eindringt, nach aussen vom 6. ventralen

Längsmuskelband die Längsmusculatur durchsetzt und weiter an der Grenze zwischen den Längs- und Diagonalmuskeln verläuft. Dieser rein motorische Nervenzweig bildet den vordern Ringnerven des Somits, indem er sich mit dem entsprechenden Nerven der andern Seite dorsal vereinigt. In seinem Verlauf an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur ist dieser Nerv von einer Muskelzelle begleitet, doch erscheint die letztere von ihm ganz unabhängig und verlässt ihn am 6. ventralen Längsmuskelband, um, in der frühern Richtung verlaufend, auf der ventralen Medianlinie mit der entsprechenden Muskelzelle der andern Seite sich zu begegnen und auf diese Weise einen vollen Muskelring zu bilden. Der vordere Ringnerv des Somits von *Glossosiphonia concolor* durchkreuzt 5 ventrale, einen lateralen und 5 dorsale Längsmuskelstränge auf typische Weise, wie es für *Protoleipsis tessellata* beschrieben worden ist.

Von den Längsmuskelsträngen sind der äussere paramediane ventrale, der laterale und der innere paramediane dorsale Strang scharf individualisirt, indem sie gesondert von den Längsmuskelbändern liegen. Dagegen sind die übrigen Längsstränge nicht derartig ausgeprägt und wie die gewöhnlichen Muskelzellen in den Längsmuskelbändern eingelagert.

Die Kerne der Hauptstränge, d. h. des äussern paramedianen und des intermediären ventral, des lateralen lateral und des innern paramedianen und des intermediären Längsmuskelstranges dorsal, befinden sich streng metamer im 1. Ring des Somits nahe seiner Grenze gegen den 3. Ring des vorhergehenden Somits. Die Kerne der übrigen Längsmuskelstränge, d. h. des innern paramedianen, des innern und des äussern paramarginalen ventral, des äussern paramarginalen und des äussern paramedianen Strangs dorsal, sind im 3. Ring nahe seiner Grenze gegen den 1. Ring des folgenden Somits gelegen; am innern paramarginalen dorsalen Strange beobachtete ich die Kerne nur im 1. Ring des Somits.

Die Nervenzellen der grossen Nervenschläuche liegen am vordern Ringnerven folgendermaassen: eine bipolare Zelle median vom intermediären ventralen Längsmuskelstrang, eine andere bipolare Zelle zusammen mit dem den Kern enthaltenden Körper der den vordern Ringnerv begleitenden Muskelzelle lateral vom innern paramarginalen dorsalen Längsmuskelstrang und endlich eine unipolare Nervenzelle median vom innern paramedianen dorsalen Strang, getrennt von letzterm durch ein Längsmuskelband.

Auf diese Weise sehen wir, dass der vordere Ringnerv des Somits von *Glossosiphonia concolor* sich nur in der Lage der lateralen Nervenzelle und der begleitenden Muskelzelle vom Typus *Protolepsis* unterscheidet, in allen übrigen Beziehungen aber ihm durchaus ähnlich ist.

Die Innervation der Sinnesknospen besorgen im 1. Ring des Somits von *Glossosiphonia concolor* dorsal diejenigen Nervenzweige, welche vom Dorsalnerven des Somits abstammen, lateral ein Nervenzweig vom ventralen sensitiven Nerven des 2. Ringes und ventral ein Zweig, welcher sich am 6. Längsmuskelband von demselben Nerven abtheilt und im 1. Ring den intermediären Längsmuskelstrang erreicht.

Nachdem der vordere Ringnerv des Somits sich vom vordern Nerven getrennt hat, setzt der grössere Theil der Nervenfasern des letztern seinen frühern Weg im 2. Ring fort und bildet so den ventralen sensitiven Nerven des Somits.

Lateral vom 6. ventralen Längsmuskelband durchdringt dieser Nerv die Längsmuskeln und verläuft weiter an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur. Auf diese Weise erreicht er die Laterallinie des Körpers und wendet sich dann zur Dorsalseite, wo er nahe dem 4. oder 5. Längsmuskelband (von der Laterallinie aus gerechnet) in seine feinsten Endzweige zerfällt. Von diesen Zweigen sind die grössten diejenigen, welche in der Nähe des 6. und 3. Längsmuskelbandes (von der Laterallinie gerechnet) abgehen und sich zum 1. resp. 3. Ringe begeben. Die Innervation der Dorsalseite des 2. Ringes besorgt der Dorsalnerv des Somits, doch werden die Nervenknospen mit den Papillen auf der lateralen, der innern und der äussern paramarginalen Linie vom ventralen sensitiven Nerven innervirt. Die vom Dorsalnerven innervirten Sensillen und Sinnesknospen mit den Papillen sind auf der innern und der äussern paramedianen, der intermediären Linie sowie nach innen und nach aussen von der letztern gelegen.

Zum Schluss der Beschreibung des ventralen sensitiven Nerven sei bemerkt, dass dieser Nerv vor dem intermediären ventralen Längsmuskelstrang einen geringen Zweig abgibt, welcher, in das innere Mesenchym des Körpers eintretend, mit einem kleinen, von 4—5 Ganglienzellen gebildeten accessorischen Ganglion endet.

Aus dieser Darstellung ergibt sich, dass der Nerv des 2. Ringes des Somits von *Glossosiphonia concolor* mit entsprechenden Nerven von *Protolepsis* ganz gleichartig ist.

Der hintere Nerv des Somits von *Glossosiphonia concolor*, zu welchem wir nun übergehen, giebt einen mächtigen Zweig, den Dorsalnerven über dem 5. ventralen Längsmuskelband ab. Diesen Nerven sowie seine Hauptzweige habe ich im Vorhergehenden bereits beiläufig beschrieben, woraus seine volle Gleichartigkeit mit dem Dorsalnerven von *Protocleipsis* ohne Weiteres ersichtlich ist.

Der in seiner Grösse dem vordern Ringnerven gleich kommende hintere Nerv durchdringt die Längsmusculatur lateral vom 6. ventralen Längsmuskelband und verläuft weiter an der Grenze der Längs- und Diagonalmuskeln, den hintern motorischen Ringnerven des Somits bildend. Er durchkreuzt auf typische Weise die Hauptlängsmuskelstränge ventral den äussern paramedianen und den intermediären, lateral den lateralen, dorsal den innern paramedianen und den intermediären. Dieser Nerv besitzt 3 unipolare Nervenzellen der grossen Nervenschläuche. Die eine liegt ventral vor dem intermediären Strang, die andere dorsal vor dem innern paramarginalen und die dritte ebenfalls dorsal median vom innern paramedianen Strang, von letzterm durch ein Längsmuskelband getrennt.

Die sensitiven Nervenzweige, welche sich zu den Sinnesknospen des Integuments des 3. Ringes begeben, theilen sich ventral von den früher beschriebenen Zweigen des mittlern sensitiven Nerven des Somits, dorsal von den Zweigen des Dorsalnerven ab.

Der hintere Ringnerv des Somits giebt nur einen ansehnlichen Zweig am 6. ventralen Längsmuskelband ab. Dieser Nervenzweig, im hintern Abschnitt des 3. Ringes ventral verlaufend, durchkreuzt auf typische Weise den äussern paramedianen und den intermediären Längsmuskelstrang und trägt vor dem letztern eine unipolare Nervenzelle.

Dieses Verhalten entspricht vollkommen dem Typus *Protocleipsis*, abgesehen von einer unipolaren Nervenzelle, welche latero-dorsal liegt und im Vergleich mit *Protocleipsis* sich 2 Längsmuskelbänder weiter von der Laterallinie des Körpers befindet.

Von den 2 andern von mir untersuchten *Glossosiphonia*-Arten unterscheidet sich *Glossosiphonia complanata* von dem bei *Gl. concolor* beschriebenen Typus sehr wenig. Die Gliazelle, welche bei *Glossosiphonia concolor* dem Anastomosenzweige zwischen dem vordern und hintern Nerven eingebettet ist, liegt bei *Gl. complanata* so, dass ihr Körper theils auf dem vordern, theils auf dem hintern Nerven sich befindet und der Kern zwischen ihnen eingelagert erscheint. Ich mache hier darauf aufmerksam, dass diese Nerven an dieser Stelle einander sehr nahe liegen. Diese Beziehungen erinnern lebhaft an

die LEYDIG'schen Zellen der Hirudiniden. Ausserdem ist die Lage der Nervenzellen nahe dem lateralen Längsmuskelstrang sowohl im vordern als auch im hintern Ringnerven eine etwas unbeständige; oft befinden sie sich lateral vom äussern paramarginalen Strang. Dem entsprechend ist die Lage des Zellkörpers der circulären Muskelfaser, welche den vordern Ringnerven begleitet, ebenso unbeständig; sie befindet sich nämlich zuweilen nicht lateral vom innern paramarginalen Längsmuskelstrang, sondern gleich medianwärts<sup>1)</sup>.

*Glossosiphonia stagnalis* L. stellt im Bau des Neurosoms einen höher entwickelten Typus dar. Sowohl der vordere als auch der hintere Ringnerv sind wie bei *Glossosiphonia concolor* gebildet, doch liegt der Zellkörper der circulären Muskelfaser am vordern Ringnerven gewöhnlich gleich medianwärts vom innern paramarginalen Längsmuskelstrang, d. h. so, wie es zuweilen bei *Glossosiphonia complanata* der Fall ist; und ausserdem befinden sich die Nervenzellen der grossen Nervenschläuche bei den lateralen Muskelsträngen lateral vom äussern paramarginalen Strang sowie bei *Glossosiphonia complanata*. Die Lage der ventralen paramarginalen Längsmuskelstränge von *Glossosiphonia stagnalis* erscheint ein wenig abweichend, da die Zahl der Längsmuskelbänder verringert ist (Taf. 6, Fig. 37); es sind nämlich vom lateralen Band bis zum intermediären Strang deren 8 vorhanden. Der äussere paramarginale Längsmuskelstrang liegt im 2. Längsmuskelband (von der Seite gerechnet) und der innere im 5. Band (auch von der Seite gerechnet).

Als wichtigste Abweichung erscheint nun der Verlauf des ventralen sensitiven Nerven des 2. Ringes; er verläuft nämlich bis zur Laterallinie im innern Mesenchym des Körpers unmittelbar über den ventralen Längsmuskeln, d. h. im Vergleich sowohl mit *Protolepsis* als auch mit *Glossosiphonia concolor* und *Gl. complanata* auf einem kürzern Wege (Taf. 6, Fig. 37). In diesem Abschnitt seines Verlaufs

1) *Glossosiphonia concolor* APÄTHY ist ihrem innern Bau nach von *Glossosiphonia complanata* L. leicht als besondere Art oder Varietät unterscheidbar. Bei der letztern sind die Papillen auf der äussern paramedianen Linie des 2. Ringes des Somits ausserordentlich mächtig entwickelt, und die Zahl der Längsmuskelbänder ist bei dieser Form dadurch vermehrt, dass die lateralen Längsmuskelbänder, welche bei *Glossosiphonia concolor* nur von 1 oder 2 Muskelzellen gebildet sind, hier ansehnliche Muskelbänder darstellen und nach aussen von ihnen sich noch schwach differenzierte Längsmuskelbündel vorfinden. In dieser Beziehung erscheinen die Formen von Baikalsee als Uebergang zwischen den typischen *Gl. complanata* und *Gl. concolor*.

giebt der sensitive Nerv einige Zweige zum Integument seines und der beiden angrenzenden Ringe: am 6. Längsmuskelbande (von der Medianlinie des Körpers gerechnet) dort, wo die Ringnerven die Längsmusculatur durchdringen, am Muskelband gleich lateral vom intermediären Strang dort, wo bei *Glossosiphonia stagnalis* der Ausführungsgang der Nephridien sich befindet, und endlich vor dem Muskelband, welches den äussern paramarginalen Längsmuskelstrang enthält. In die Grenze zwischen der Längs- und Diagonalmusculatur tritt der sensitive Nerv des 2. Ringes des Somits unter dem seitlichen ventralen Längsmuskelband ein, wo er je einen Zweig in den 1. und 3. Ring entsendet, während er selbst zur Dorsalseite sich richtet. Hier zerfällt er in seine feinsten Endzweige am 4. oder 5. Längsmuskelband (von der Laterallinie des Körpers gerechnet). Dieser Verlauf des ventralen sensitiven Nerven, welcher somit bei *Glossosiphonia stagnalis* verkürzt erscheint, liefert eine Parallele zu derjenigen Erscheinung, die wir für die Hirudiniden beschrieben haben. Aber dies hat keinen wesentlichen Einfluss auf die Innervation, da alle Integumentszweige dieses Abschnitts erhalten bleiben. Bei *Glossosiphonia stagnalis* kommt auch der von uns bei allen untersuchten Arten beschriebene Nervenzweig vor, welcher das accessorische Ganglion trägt. Dieser Zweig theilt sich vom sensitiven ventralen Nerven hinter dem äussern paramedianen Längsmuskelstrang ab und erscheint nur ein wenig kürzer als bei den übrigen *Glossosiphonia*-Arten. Das Ganglion selbst ist von 4—5 Ganglienzellen gebildet.

So sehen wir also, dass zwischen den Gattungen *Glossosiphonia* und *Protoleipsis*, welche in ihrer Organisation überhaupt einander nahe stehen, solche Arten, wie *Glossosiphonia concolor* und *Gl. complanata* in Bezug auf den Bestand des Neurosomits den Uebergang vermitteln. Doch können wir in den Grenzen dieser Gattung auf eine Complication im Bau des Neurosomits hinweisen, wie es für *Glossosiphonia stagnalis* beschrieben worden ist.

Die dritte bei uns vorhandene Gattung der Glossosiphoniden ist *Hemicleipsis* mit einem einzigen Vertreter

*Hemicleipsis marginata* O. F. MÜLLER, 1774,

deren Neurosomit ich ebenfalls eingehend untersucht habe.

Ihr Bauchganglion ist dem Typus der schon beschriebenen Glossosiphoniden ganz ähnlich. Jedoch im Gegensatz zu allen übrigen Arten dieser Familie hat *Hemicleipsis marginata* in jedem Connectivstamm zwischen 2 benachbarten Ganglien nur eine einzige, bloss mit einem



Kern versehene Connectivzelle, und dies nähert die bezeichnete Art der andern Familie der Rhynchobdelliden, nämlich den Ichthyobdelliden. Die letztern, die in jedem Connectivstamm auch nur eine einzige Connectivzelle besitzen, weisen ausserdem auch eine Uebereinstimmung im Bau vieler Muskelzellen, nämlich der Ring-, Diagonal- und Dorsoventralmuskeln auf. Diese Gleichheit erscheint mir als der Ausdruck näherer verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen den besagten Hirudineen.

Die dorso-ventrale und meist auch die circuläre und diagonale Musculatur von *Hemiclepsis marginata* wird von Zellen gebildet, welche gemäss dem allgemeinen Hirudineentypus peripher die contractilfibrilläre Schicht und central das Plasma haben. Doch fehlt die contractile Schicht an demjenigen Abschnitt ihres Zellkörpers, welcher den Kern (in den diagonalen Muskeln 2 Kerne) enthält, auf der einen Hälfte der Peripherie, so dass das Plasma als eine nackte halbkuglige Masse über dem glatten Zellcontour hervorragt, wo im Centrum der Kern liegt. Aehnliche Zellen erwähnten wir schon mehrmals im Vorhergehenden, da nämlich die Muskelzellen der Längsstränge bei allen bereits besprochenen Hirudineen einen mehr oder weniger ausgeprägten ähnlichen Charakter aufweisen. Denselben Typus zeigen meist auch die den vordern Ringnerven begleitenden Muskelzellen.

Wenden wir uns nun zur Beschreibung des Neurosoms von *Hemiclepsis marginata*. Wie bei allen Glossosiphoniden theilen sich vom Bauchganglion 3 Nervenwurzeln nach jeder Seite ab. Die schwach entwickelte vordere Wurzel verschmilzt sofort nach ihrem Austritt mit der grossen mittlern, so dass auf diese Weise ein sehr mächtiger vorderer Nerv des Somits zu Stande kommt. Der hintere Nerv bildet sich auf Kosten der Fasern der gut entwickelten hintern Wurzel.

Der weitere Verlauf der Nerven ist dem für *Protolepsis* beschriebenen ganz ähnlich. Ein geringer Nervenast, welcher sich über dem 5. ventralen Längsmuskelband vom vordern Nerven abtheilt, tritt in den 1. Ring des Somits ein und stellt seinen motorischen vordern Ringnerven vor. Er durchkreuzt die Längsmuskelstränge auf die für Glossosiphoniden typische Weise. Von diesen Strängen liegt nur der äussere paramediane ventrale, der laterale und der innere paramediane dorsale Strang von der übrigen Längsmusculatur etwas entfernt. Die Kerne dieser Stränge befinden sich im 1. Ring des Somits nahe der Furche zwischen ihm und dem 3. Ring des vorhergehenden Somits. Der intermediäre ventrale sowie dorsale Längsstrang, welcher seinen Kern ähnlich den eben beschriebenen im 1. Ring hat, erscheint schon in den Längsmuskelbändern eingelagert. Ebenso

liegen der innere paramediane ventrale, der äussere paramediane und beide paramarginalen dorsalen Stränge, welche alle die ihnen angehörigen Kerne im 3. Ring des Somits haben, sowie die beiden paramarginalen ventralen mit den Kernen im 2. Ring.

Der vordere Ringnerv ist von einer circulären Muskelfaser begleitet, deren kernhaltiger Körper über dem Längsmuskelband zwischen den beiden paramarginalen dorsalen Längssträngen eingelagert ist.

Der bezeichnete Nerv trägt gewöhnlich eine bipolare Nervenzelle des grossen Nervenschlauchs vor dem intermediären ventralen Längsmuskelstrang, eine andere eben solche lateral vom äussern paramarginalen dorsalen und eine unipolare Nervenzelle median vom innern paramedianen dorsalen Längsstrang. So sehen wir, dass die Nervenzellen ihrer Ausbildung und Lage nach dem *Protocleipsis*-Typus ähnlich sind, während der Zellkörper der den vordern Ringnerven begleitenden Muskelfaser ein wenig anders gelegen ist.

Die sensitiven Nervenzweige des 1. Ringes des Somits werden, wie es früher für die übrigen Glossosiphoniden beschrieben worden ist, ventral und lateral vom sensitiven Nerven des 2. Ringes, dorsal vom Dorsalnerven geliefert. Der sensitive ventrale Nerv des 2. Ringes des Somits verläuft an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur ähnlich wie bei den *Protoclepsinen*, *Glossosiphonia concolor* und *Gl. complanata*. Auf einem kleinen Nervenzweige trägt er ein accessorisches Nervenganglion von 4—5 Ganglienzellen, welches sich nahe dem innern Mesenchym des Körpers vor dem intermediären Längsmuskelstrang befindet.

Die ventral auf den gewöhnlichen Körperlinien gelegenen kleinen Sinnesknospen und eine auf der innern paramarginalen Linie gelegene, gut ausgebildete Sensille werden von Zweigen des bezeichneten Nerven innerviert. Dorso-lateral versorgt er mit seinen Nervenfasern eine sehr grosse Sinnesknospe, die dorsalwärts von der Laterallinie liegt und wahrscheinlich zwei verschmolzenen Nervenknospen der innern und der äussern Paramarginallinie entspricht. Eine gut entwickelte Sensille auf der intermediären dorsalen Linie und eine Sinnesknospe auf der äussern paramedianen sowie die Knospen mit den Papillen zwischen diesen Linien und die Sinnesknospe auf der innern paramedianen Linie werden von 3 Zweigen versorgt, welche der Dorsalnerv des Somits in den 2. Ring sendet.

Der hintere Nerv des Somits von *Hemicleipsis marginata* bildet, nachdem er über dem 5. ventralen Längsmuskelband einen mächtigen sensitiven Zweig, den Dorsalnerven des Somits, abgegeben hat, einen für

die Glossosiphoniden typischen hintern motorischen Ringnerven. Er durchkreuzt die Hauptlängsmuskelstränge und zwar ventral den äussern paramedianen und den intermediären, lateral den lateralen und dorsal den innern paramedianen und den intermediären Strang; doch ist die Durchkreuzung mit dem intermediären ventralen Strang gewöhnlich sehr schwach und kaum erkennbar ausgebildet oder fehlt zuweilen ganz.

Der Nervenzweig des hintern Abschnitts des 3. Ringes, welcher sich vom hintern Ringnerven zur Durchkreuzung mit den ventralen Längssträngen abtheilt, durchkreuzt in vielen Fällen den intermediären Strang nicht, indem er sich nur mit dem äussern paramedianen in Verbindung setzt und endet vor jenem mit einer unipolaren Nervenzelle der grossen Nervenschläuche; zuweilen jedoch giebt er zum intermediären Längsstrang ein unbedeutendes Nervenbündel ab. Auf dem hintern Ringnerven liegen 3 unipolare Nervenzellen der grossen Nervenschläuche, die eine median vom intermediären ventralen Längsmuskelstrang, die zweite lateral vom äussern paramarginalen dorsalen und die dritte median vom innern paramedianen dorsalen Strang, getrennt von ihm durch ein Längsmuskelband. Zuweilen befindet sich eine eben solche Zelle median vom intermediären dorsalen Strang, ebenfalls von letzterm durch ein Längsmuskelband getrennt.

Volle Identität mit *Protocepsis* finden wir in Betreff der Innervation der Sinnesknospen im 3. Ring des Somits von *Hemiclepsis marginata*, welche ventral und lateral von den Zweigen des ventralen sensitiven Nerven des 2. Ringes, dorsal aber von den Zweigen des Dorsalnerven des Somits besorgt wird. Auf solche Weise weicht das Neurosomit bei *Hemiclepsis* von demjenigen bei *Protocepsis* und *Glossosiphonia* fast gar nicht ab.

Von Ichthyobdelliden standen mir nur wenige Vertreter zu Gebote; daher kann ich nur mittheilen, dass auch diese Hirudineen in jedem Somit 2 motorische Ringnerven aufweisen, welche die gewöhnlichen Längsmuskelstränge durchkreuzen und ebenso 2 sensitive Nerven besitzen, einen ventralen und einen dorsalen.

Wenden wir uns nun zur 2. Familie der bei uns vertretenen Gnathobdelliden, den

### Herpobdelliden.

Hier begegnen wir einigen interessanten und eigenartigen Besonderheiten, welche diese Familie vor allen andern auszeichnen.

Eingehend untersuchte ich das Neurosomit von *Herpobdella*

(*Nephelis atomaria* CAR. und *H. octoculata* BERGM., welche in dieser Beziehung einander völlig gleichen.

Der Centralabschnitt des Neurosoms, das Bauchganglion, ist ebenso wie bei den Hirudiniden gebaut, d. h. dasselbe unterscheidet sich vom Ganglion der Glossosiphoniden durch die Anwesenheit des pyramidenartigen Hohlraums, welcher zwischen den Connectivstämmen und Querbündelgruppen liegt. Die Connectivstämmen enthalten je eine Connectivzelle und weichen dadurch vom Typus *Glossosiphonia* und *Protoleipsis* ab, während der Verlauf des FAIVRE'schen Mediannerven dorsal von den seitlichen Stämmen eine Aehnlichkeit mit den Rhyndelliden im Gegensatz zu den Hirudiniden darstellt. Das Vorhandensein von nur einer Connectivzelle in jedem Connectivstamm bringe ich in Parallele mit dem Bau der Muskelzellen. Die letztern erscheinen als typische Hirudineenmuskelzellen mit auf der ganzen Peripherie geschlossener fibrillär-contractiler Schicht und haben ebenfalls einen einzigen Kern, wie solches auch bei den Hirudiniden und Glossosiphoniden der Fall ist.

Vom Bauchganglion gehen jederseits je 3 Nervenwurzeln ab, von welchen die vorderste sehr schwach entwickelt ist und von unten her gegen das vordere Seitenpaket der Ganglienzellen vorrückend, letzteres durchdringt. Darauf vereinigt sich dieser Nerv sofort mit der mächtigen 2. Wurzel und bildet den vordern Nerven des Somits. Die 2. Wurzel trennt sich vom Ganglion ab, indem sie von hinten her gegen das vordere Seitenpaket vordringt. Die 3. Wurzel, welche gegen das hintere Seitenpaket von vorn oder von unten aus vordringt, stellt den hintern Nerven des Somits dar. Dieses Verhalten ist denjenigen von *Glossosiphonia* und *Hemicleipsis* ähnlich.

Der vordere Nerv ist mit dem hintern gleich nach seinem Austritt aus dem Ganglion durch eine grosse Gliazelle vereinigt. Der Zellkörper dieser Zelle, welche der sog. LEYDIG'schen von *Hirudo* durchaus entspricht, dehnt sich auf beide Nerven aus, während zwischen ihnen der Kern liegt. Somit haben wir hier ein Zwischenglied in der Entwicklungsreihe der LEYDIG'schen Zelle zwischen den Hirudiniden und Glossosiphoniden. Bei *Protoleipsis* giebt es 2 gesonderte Zellen, je eine auf dem mittlern und hintern Nerven; bei *Glossosiphonia* ist jedoch nur eine Zelle vorhanden, die auf dem Vereinigungszweig zwischen dem vordern und hintern Nerven liegt; bei *Herpobdella* findet sich eine solche Zelle nahe dem Austritt der Nerven und endlich bei *Hirudo* liegt die LEYDIG'sche Zelle unmittelbar dem Ganglion an.

Der vordere Nerv von *Herpobdella* theilt sich im innern Mesenchym des Körpers nahe dem 6. ventralen Längsmuskelband, entsprechend seinen Wurzeln, in 2 Stämme, einen unbedeutenden vordern und einen grossen hintern (Taf. 6, Fig. 38). Von ihnen lenkt der erstere zum 2. Ring des Somits ab, durchdringt die Längsmusculatur zwischen dem 6. und 7. Längsmuskelband und verläuft weiter an der Grenze der Längs- und Diagonalmuskeln, den vordern motorischen Ringnerven des Somits bildend.

Die sensitiven Nervenzweige des 2. Ringes theilen sich ventral vom Nerven des 3. Ringes, dorsal aber vom Dorsalnerv des Somits ab; diese Beziehungen sind also den für die Glossosiphoniden beschriebenen ähnlich.

Der vordere Ringnerv durchkreuzt die Längsmuskelstränge auf die für *Hirudo* beschriebene Weise. Die Lage der letztern ist folgende (Taf. 6, Fig. 38). Ventral liegt unter dem 7. Längsmuskelband der innere paramediane Strang, zwischen dem 7. und 8. der äussere paramediane, zwischen 8. und 9. der intermediäre; lateral vom vorhergehenden und von ihm durch ein Muskelband getrennt, befindet sich unter dem Längsmuskelband der innere paramarginale Strang und ein Band weiter vom letztern unter dem folgenden Muskelband (dem 4. von der Laterallinie des Körpers gerechnet) der äussere paramarginale. Dorsal liegt zwischen dem 2. und 3. Längsmuskelband, von der Seite aus gerechnet, der Längsmuskelstrang, welcher dem lateralen entspricht, 2 Bänder weiter medianwärts über dem 3. der äussere paramarginale Strang und zwischen dem 9. und 8. der innere paramarginale, welcher jedoch seinen Beziehungen nach dem intermediären der Glossosiphoniden entspricht, d. h. der Hauptstrang ist. Ueber dem 8. Muskelband befindet sich der intermediäre Strang, welchem bereits der Hauptstrangcharakter fehlt, und endlich sind auch zwischen dem 7. und 6. Band und zwischen dem 6. und 5. der äussere und der innere paramediane Längsmuskelstrang vorhanden, doch sind ihre Beziehungen im Vergleich mit denjenigen der Glossosiphoniden umgekehrt, denn es entspricht der äussere Strang dem Hauptstrang, während der innere keine solche Hauptstrangcharaktere aufweist.

Das ist eine für den Herpobdelliden typische Besonderheit, welche darauf hinweist, dass alle Längsmuskelstränge wahrscheinlich ursprünglich einen gleichen Entwicklungsgrad sowie eine gleiche Bedeutung hatten, in der Folge aber sich differenzirten, wobei einige von ihnen, die 5 Hauptstränge, schärfer entwickelt, die übrigen dagegen reducirt wurden.

Es sei hier bemerkt, dass bei *Herpobdella* ventral der äussere paramediane und der intermediäre Strang, weiter der laterale und endlich dorsal der innere paramarginale, der innere und der äussere paramediane in besondere kleine Längsmuskelbündel eingelagert sind, wie es für die Hirudiniden von uns schon beschrieben worden ist. Alle übrigen Längsmuskelstränge liegen in den gewöhnlichen Längsmuskelbändern.

Wie oben bereits erwähnt, entdeckte C. BRISTOL (1898) das System der Längsmuskelstränge bei *Herpobdella* (*Nephelis*) *lateralis* SAY, wobei er dasselbe fälschlich für einen Theil des Nervensystems hielt. Ausserdem sah er nicht alle Längsstränge. Ihm waren nur der äussere paramediane und der intermediäre ventrale, der laterale und der äussere paramarginale dorsale Längsstrang bekannt. In diesem System von Längssträngen fand BRISTOL Kerne für einen jeden Strang sowohl im 1. als auch im 3. Ringe jedes Somits. Trotz vielfacher Bemühungen, diese beiden Kerne aufzufinden, musste ich mich immer wieder davon überzeugen, dass die Kerne in den Hauptlängsmuskelsträngen von *Herpobdella* stets in der Einzahl vorhanden sind und zwar sich immer im 1. Ring befinden; ebenso liegen die Kerne der übrigen Stränge nahe der Grenze zwischen 2 benachbarten Somiten. Dieses Verhalten steht in vollem Einklang mit dem, was wir bei andern Hirudiniden gesehen haben.

Am vordern Ringnerven des Somits von *Herpobdella* liegen die Nervenzellen der grossen Nervenschläuche (Taf. 6, Fig. 38). Die eine unipolare Zelle, welche einen ziemlich langen, wahrscheinlich T förmig verzweigten Fortsatz besitzt (Taf. 3, Fig. 22), liegt vor dem intermediären ventralen Strang, und eben solch eine unipolare Zelle befindet sich dorsal über dem 7. Längsmuskelband. Median vom lateralen Strang, getrennt von ihm durch 2 Längsmuskelbänder, liegt eine bipolare Nervenzelle (Taf. 3, Fig. 23), welche im Vergleich mit den beschriebenen unipolaren ausserordentlich gross erscheint. Daneben befindet sich gewöhnlich eine unipolare Ganglienzelle, welche sehr leicht als Nervenzelle aufgefasst werden kann. Neben der bipolaren Nervenzelle der grossen Nervenschläuche entdeckt man auch den kernhaltigen Körper der circulären Muskelfaser, welche den vordern Ringnerven begleitet, jedoch ausserhalb seiner Scheiden. Hierin spricht sich eine volle Aehnlichkeit mit den Glossosiphoniden, nicht aber mit den Hirudiniden aus.

Der 1. Ring des Somits von *Herpobdella* wird von den Nerven zweigen innervirt, welche sich von den sensitiven Nerven des 2. Ringes

abtheilen. Auf solche Weise ist der 1. Ring des Somits seiner Innervation nach unselbständig, wie es auch bei den Hirudiniden der Fall ist.

In Bezug auf den vordern motorischen Ringnerven von *Herpobdella* muss ich hervorheben, dass meine Beobachtungen von den Angaben BRISTOL's in vieler Hinsicht bedeutend abweichen. Erstens sei hier bemerkt, dass *Herpobdella atomaria* und *H. octoculata* keinen vollen Nervenring haben, welcher unter dem Integument im 2. Ring des Somits ventral geschlossen wäre, und ein solcher Ring existirt wahrscheinlich auch nicht bei *Herpobdella lateralis*, wie das BRISTOL behauptet. Die Ursache dieser jedenfalls fehlerhaften Beobachtung BRISTOL's könnte vielleicht in dem Verhalten des Nervenzweigs liegen, welcher sich Behufs Innervation des ventralen Medianabschnitts der 2 vordern Ringe des Somits abtheilt. Dieser Nerv trennt sich nämlich vom vordern Nerven des Somits zuweilen zwischen dem 6. und 7. Längsmuskelband, fast sofort über den Diagonalmuskeln ab, so dass man ihn sehr leicht für eine Fortsetzung des vordern Ringnerven halten und auf diese Weise zum Schluss gelangen kann, dass sich ein voller ventral geschlossener Nervenring im 2. Ring des Somits befinde. Zweitens hat BRISTOL die Nervenzellen der grossen Nervenschläuche in anderer Lage und Zahl am vordern Ringnerven abgebildet, als ich es bei unsern Herpobdellen beobachtete. Ein Unterschied ist gewiss möglich, doch ersehe ich aus der Darstellung BRISTOL's eher Folgendes. Er bildet nämlich sowohl die Nerven- als auch Ganglienzellen in ganz gleicher Weise ab und hebt ausserdem gar keinen Unterschied zwischen dem vordern und hintern Ringnerven des Somits hervor. Daher glaube ich, dass BRISTOL seine Beschreibung des vordern Ringnerven einfach durch seine Beobachtungen am hintern Ringnerven ergänzt hat. Hierauf werden wir übrigens noch im Weiteren zurückkommen.

Der mächtige Nerv, welcher nach Abtheilung des vordern Ringnerven übrig bleibt, verläuft in der frühern Richtung weiter, d. h. im 3. Ring des Somits, und stellt den ventralen sensitiven Nerven desselben dar. Er durchkreuzt schräg das 7. Längsmuskelband, zuweilen aber auch das 8. und 9., wobei er immer nach innen von den ventralen Längsmuskelsträngen hinzieht. Weiter verläuft dieser Nerv an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur Anfangs ventral, darauf lateral und Theils auch dorsal. In seinem Verlauf giebt er Integumentzweige für die Sinnesknospen und Sensillen sowohl des 3. Ringes als auch der angrenzenden Ringe ab. Doch wird der grössere Abschnitt des Rückens in diesem Ring von einem andern Nerven, nämlich dem

Dorsalnerven des Somits, innervirt. In dieser Beziehung ist *Herpobdella* den Glossosiphoniden sowie *Haemopsis* ähnlich.

Als eine wichtige Thatsache, welche ebenfalls an die Glossosiphoniden erinnert, erscheint die Anwesenheit eines accessorischen Nervenganglions. Vom sensitiven Nerven theilt sich ein Nervenzweig median vom intermediären ventralen Längsmuskelstrang ab und dringt in das innere Mesenchym des Körpers ein, wo er sofort mit einem kleinen Ganglion endet. Dasselbe wird von 4—5 Ganglienzellen gebildet.

C. BRISTOL (1898) giebt für *Herpobdella* (*Nepheleis*) *lateralis* einen andern Verlauf des ventralen sensitiven Nerven des Somits an, nämlich über der ventralen Längsmusculatur im innern Mesenchym des Körpers. Hier hätten wir also auch in der Familie der Herpobdelliden ein gut ausgeprägtes Beispiel von einem verkürzten Verlauf des ventralen sensitiven Nerven. Diese Thatsache bringe ich in Parallele mit den für *Glossosiphonia stagnalis* und Hirudiniden beschriebenen Befunden.

Der hintere Nerv des Somits von *Herpobdella* liefert noch im 3. Ring, über dem 4. oder 5. ventralen Längsmuskelband, einen mächtigen sensitiven Zweig, den Dorsalnerven, dessen Beziehungen denjenigen, die für Hirudiniden und Glossosiphoniden beschrieben worden sind, ähnlich erscheinen. Darauf in den 4. Ring des Somits eintretend (Taf. 6, Fig. 39), giebt der hintere Nerv nahe dem 6. ventralen Längsmuskelband einen Nervenzweig zur Innervation des ventralen Medianabschnitts sowohl des 4. als auch des 5. Ringes ab. In seinem weitem Verlauf durchkreuzt der bezeichnete Nerv schräg das 7. ventrale Längsmuskelband, wobei er einen Zweig aussendet, welcher um den äussern paramedianen ventralen Längsmuskelstrang von innen umbiegt. Nach seinem Austritt aus dem 7. Längsmuskelband tritt der hintere Nerv zwischen die Längs- und Diagonalmusculatur ein, wo er, den hintern motorischen Ringnerven des Somits bildend, Anfangs ventral, darauf lateral und zuletzt dorsal verläuft. Auf typische Weise durchkreuzt der hintere Ringnerv die Hauptlängsmuskelstränge, den äussern paramedianen und den intermediären ventralen, den lateralen, den innern paramarginalen und den äussern paramedianen dorsalen. Eine unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche, wahrscheinlich mit T förmig verzweigtem Fortsatze, liegt ihm unmittelbar median vom intermediären ventralen Längsstrang an. Dorsal gleich medianwärts vom äussern paramedianen dorsalen Strang befindet sich eine unipolare Nervenzelle. Aehnlich wie beim vordern Ringnerven des Somits sehen wir endlich auch hier eine bipolare Nervenzelle der



grossen Nervenschläuche, welche sich durch ansehnliche Grösse vor den beschriebenen unipolaren auszeichnet; sie ist 2 Längsmuskelbänder weiter medianwärts vom lateralen Längsmuskelstrang gelegen.

Wenn wir nun den hintern Ringnerven des Somits von *Herpobdella* mit dem vordern vergleichen, so bemerken wir zwischen ihnen eine fast volle Identität, abgesehen von der Lage der unipolaren Nervenzelle der grossen Nervenschläuche am äussern paramedianen dorsalen Längsmuskelstrang. Letzterer Umstand hängt vom Verlauf ihres grossen Nervenschlauchs zum Bauchganglion ab; derselbe verläuft entweder im Ringnerven selbst, wie es für den vordern Ringnerven beschrieben worden ist, oder trennt sich zum Dorsalnerven ab, wie es beim hintern Ringnerven der Fall ist.

Die Innervation des Integuments im 4. und 5. Ring stammt dorsal von den Zweigen des Dorsalnerven des Somits, ventral von den Zweigen des sensitiven ventralen Nerven des 3. Ringes sowie den sensitiven Nervenbündeln ab, welche zum hintern Ringnerv vereinigt sind.

Ein besonderes Interesse bietet ein schon oben erwähnter Nervenzweig dar, welcher sich vom Ringnerven im 7. Längsmuskelband abtheilt. Nachdem dieser Zweig von innen aus den äussern paramedianen ventralen Längsmuskelstrang umgebogen ist, verläuft er weiter parallel dem Ringnerven an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur und verschwindet noch ventral nahe der Laterallinie des Körpers. Zuweilen aber kommt auch ein anderes Verhalten vor, indem sich dieser Zweig medianwärts vom intermediären ventralen Längsmuskelstrang von Neuem mit dem hintern Ringnerven vereinigt, auf solche Weise eine Art Nervenschlinge um den äussern paramedianen Strang bildend (Taf. 6, Fig. 39).

Diese Thatsache giebt uns einen bedeutungsvollen Hinweis darauf, wie die Nervenschlinge im 4. Ring der Hirudiniden etwa zu Stande gekommen sein könnte. Bei den letztern ist der Process viel weiter entwickelt; der hintere Ringnerv hat nämlich einen verkürzten Verlauf in der Längsmusculatur, steht jedoch mit den äussern paramedianen ventralen Längsmuskelstrang durch die Nervenschlinge in Verbindung. Die Verbindung mit dem intermediären ventralen Längsstrang, welche schon bei einigen Glossosiphoniden schwach ausgeprägt ist, fehlt nun den Hirudiniden ganz.

Im 5. Ring des Somits von *Herpobdella* existirt, wie es für alle andern Hirudineen typisch ist, ein Nervenzweig des hintern Ringnerven, welcher die ventralen Hauptlängsmuskelstränge durchkreuzt. Er trägt gleich median vom intermediären Längsstrang eine unipolare

Nervenzelle der grossen Nervenschläuche mit ziemlich langem, wahrscheinlich T förmig verzweigtem Fortsatz. Vom intermediären Strang verläuft dieser Zweig lateralwärts ein wenig weiter als sehr schwach ausgeprägtes Nervenbündel, wie dies für die Glossosiphoniden beschrieben worden ist.

Den bezeichneten Nervenzweig bemerkte C. BRISTOL (1898) bei *Herpobdella (Nephele) lateralis* gar nicht. Ein weiterer schon oben erwähnter Beobachtungsfehler BRISTOL'S wäre der Umstand, dass er gar keinen Unterschied zwischen dem vordern und hintern motorischen Ringnerven angiebt; in Folge dessen finden wir in seinem Schema vom vordern Ringnerven eine überflüssige Nervenzelle der grossen Nervenschläuche. Es ist die median vom äussern paramedianen dorsalen Längsmuskelstrang angegebene Zelle, welche gewiss dem Verhalten des hintern Ringnerven entnommen ist. Ueber die Nervenzellen, welche bei BRISTOL unter seinem 4. ventralen Längsmuskelband abgebildet sind, kann ich nichts Sicheres sagen, da ich an dieser Stelle solche Zellen gar nicht gesehen habe. In Bezug auf die Ausbildung des vollen Nervenrings unter dem Integument des 4. Ringes des Somits sei hier auf die für den vordern Ringnerven oben gegebenen Erklärungen hingewiesen.

Bei den Hirudiniden habe ich die Lage der Längsmuskelstränge nicht näher festgestellt. Wenn wir die bei *Herpobdella* beschriebenen Thatsachen in Betracht ziehen, so erscheint diese Frage zu complicirt, als dass man sie auf Grund des bei Glossosiphoniden vorgefundenen Verhaltens entscheiden könnte. Es ist kein Zweifel, dass die ventralen Längsstränge der Hirudiniden den ventralen Hauptsträngen der übrigen Hirudineen entsprechen, d. h. der eine den äussern paramedianen, der andere den intermediären darstellt. Ebenso ist auch der laterale Hauptlängsstrang gut ausgeprägt. Allein ob die dorsalen Stränge den gleichnamigen Hauptsträngen der Glossosiphoniden oder der Herpobdelliden entsprechen, bleibt vor der Hand ungewiss. Doch wenn wir die Beziehungen dieser Stränge der Hirudiniden zur ganzen Längsmusculatur ins Auge fassen, sowie auch die nähern Verwandtschaftsbeziehungen der Hirudiniden und Herpobdelliden berücksichtigen, so ist die Annahme zulässig, dass die dorsalen Längsmuskelstränge der Hirudiniden den Hauptsträngen der Herpobdelliden entsprechen, dass einer von ihnen den innern paramarginalen, der andere den äussern paramedianen Strang vorstellt.

---

Hier scheint es mir am Platz, noch Folgendes zu erwähnen. Während wir auf den gewöhnlichen Längsmuskeln nur ausschliesslich motorische Nervenendigungen begegnen, haben die Längsstrangmuskeln ausser eben solchen motorischen Nervenendigungen noch eine auf ganz andere Weise zu Stande kommende Verbindung mit den Nervenfasern, welche einen ganz besondern Typus darstellen.

Wie ich es eingehend beschrieben habe, stehen die Muskelzellen der Längsstränge in näherer Beziehung zu den eigenartigen Nervenzellen, deren Fortsätze die grossen Nervenschläuche darstellen. Im Bauchganglion löst sich dieser grosse Nervenschlauch in die prachtvollen feinsten Endverzweigungen auf, wie sie von S. APÁTHY (1897) und G. RETZIUS (1891) gezeichnet und beschrieben worden sind. Was für eine Function kommt nun diesen grossen Nervenschläuchen zu, und welcher Art könnten die Reize sein, die sie zu leiten haben?

Ihre Verzweigungen im Bauchganglion sind so charakteristisch, dass man sie mit vollem Recht als Endigungen sensibler Nervenfasern aufgefasst hat. Eine motorische Function ihnen zuzuschreiben, ist unmöglich, denn, abgesehen von den histologischen Beziehungen, spricht dagegen das gleichzeitige Vorhandensein gewöhnlicher motorischer Endigungen auf jedem Längsmuskelstrang. Wir haben hier offenbar ein vollständiges peripheres Neuron vor uns, welches in allen seinen Beziehungen den sensitiven peripheren Neuronen ähnlich ist, dessen distaler Fortsatz ausschliesslich mit den Längsmuskelstrangzellen in Verbindung steht und sonst keinen Zusammenhang mit andern Elementen hat. Wahrscheinlich spielen diese Gebilde im Gegensatz zu den motorischen Endigungen eine Rolle bei der Empfindung des Muskelsinnes, und nur dies kann, wie mir scheint, ihre Function sein, um so mehr als der Muskelsinn bei Thieren mit so gut entwickelter Musculatur, wie die Blutegel sie haben, jeden Falls vorhanden sein muss.

---

Indem wir nun diese Thatsachenreihe, die bei Untersuchung von Vertretern verschiedener Hirudineengattungen erhalten worden ist, resumiren, können wir den Typus reconstruiren, welcher als Ausgangspunkt der Entwicklung des Neurosoms der Hirudineen aufgefasst werden kann.

Sein Centralabschnitt ist durch das gewöhnliche Bauchganglion dargestellt, in dessen Bau eine gewisse Duplicität leicht zu erkennen ist. Seine zwei Hälften, sowohl die vordere als auch die hintere,

werden nämlich von je 3 Ganglienzellenpacketen (einem medianen und 2 seitlichen) gebildet, dem entsprechend auch die Centrafasermasse des Ganglions 2 Nervenbündelgruppen mit je einer Gliazelle darbietet. Diese Duplicität steht in vollem Einklang mit dem Verhalten, welches sich im peripheren Nervensystem des Somits bemerkbar macht. Das letztere wird von 2 hauptsächlich motorischen Ringnerven gebildet, die im vordern resp. hintern Abschnitt des Somits verlaufen. Beide Ringnerven nähern sich ventral und vereinigen sich fast mit einander in der Medianlinie des Körpers im Bauchganglion, wobei der vordere Ringnerv mit der vordern, der hintere mit der hintern Hälfte des Ganglions in näherer Beziehung steht. Die Ringnerven enthalten ausser den motorischen auch sensorische Fasern, nämlich die grossen Nervenschläuche des Muskelsinns. Die übrigen sensitiven Bündel bilden 2 Nerven, einen ventralen und einen dorsalen. Der ventrale sensitive Nerv, im mittlern Ring des Somits ventral und seitlich verlaufend, versorgt mit seinen Nervenfasern die ventrale und seitliche Oberfläche des entsprechenden Somits, während der dorsale sensitive Nerv, ebenso im mittlern Ring des Somits dorsalwärts verlaufend, die Rückenseite seines Somits innerviert. Sowohl die Ringnerven als auch der sensitive ventrale Nerv, nachdem sie beim 6. ventralen Längsmuskelband das innere Mesenchym des Körpers verlassen haben, verlaufen weiter stets an der Grenze der Längs- und Diagonalmusculatur.

Der vordere und der hintere Ringnerv sind ihrem Bau nach einander gleich. Diese Gleichheit war besonders durch Vorhandensein je einer Nervenzelle der grossen Nervenschläuche an jedem Hauptlängsmuskelstrang zu Stande gekommen, in der weitem Entwicklung aber ist sie verloren gegangen theils mit der Ausbildung der bipolaren Zellen, welche sich mit einigen Strängen verbanden, theils mit der Differenzirung bestimmter Nervenabschnitte, wie einen solchen z. B. der Zweig mit dem grossen Nervenschlauch zu den ventralen Hauptlängsmuskelsträngen im hintern Ring des Somits darstellt.

Die wichtigste Rolle im Neurosomit spielen beständig die 2 Ringnerven, dagegen erscheinen die sensitiven Nerven mehr als locale Bildungen, die in Verbindung mit einer mehr oder weniger starken Entwicklung der Sinnesorgane entstanden sind.

An diesen Typus erinnert am meisten das Nervensystem von *Protoleipsis*. *Hemicleipsis*, *Glossosiphonia concolor*, *Gl. complanata*, *Herpobdella atomaria* und *Herpobdella octoculata* stellen einen relativ nur wenig differenzirten Typus dar, während *Glossosiphonia stagnalis*, *Herpobdella lateralis* und die Hirudiniden schon eine am meisten ver-

änderte Structur des Neurosoms aufweisen. Dies kommt hauptsächlich durch die Verkürzung des Verlaufs der ventralen sensitiven Nerven, zusammen mit seiner Verlagerung ins innere Mesenchym des Körpers, und durch die Vereinigung der sensitiven und motorischen Nerven zum Ausdruck. Als Resultat des letztern Vorgangs erscheint auch der Verlauf des hintern Ringnerven der Hirudiniden im innern Mesenchym des Körpers sowie die Bildung seiner dem äussern paramedianen ventralen Strang zugewandten Nervenschlinge.

Die andere Reihe der von uns beschriebenen Thatsachen betrifft die Musculatur und die Beziehung zwischen den Muskeln und Nerven.

Bei *Hemiclepsis* finden wir einen gut ausgeprägten zweifachen Bau der Muskelzellen. Die circulären, diagonalen, dorso-ventralen und die Längsstrangmuskeln weisen einen andern Charakter auf als die übrigen Längsmuskeln. Auf solche Weise kommen zwei Muskelgruppen zu Stande, von denen die eine den mesenchymatösen Chätopodenmuskeln, die andere den cölomatichen, d. i. longitudinalen Muskeln dieser Würmer entspricht. Bei den übrigen untersuchten Gattungen sind schon alle Muskeln, sowohl die circulären, diagonalen und dorso-ventralen als auch die longitudinalen gleich, die Längsstrangmuskelzellen ausgenommen, welche stets den mehr oder minder ausgeprägten Typus dieser *Hemiclepsis*-Muskeln aufweisen.

Die Längsmuskelstränge sind der Zahl nach jederseits 11, d. h. also 22 an der ganzen Peripherie des Körpers. Sie stehen alle in Verbindung mit dem vordern Ringnerven; die 5 Hauptstränge aber sind ebenso auch mit dem hintern Ringnerven verbunden. Auf solche Weise verläuft durch den ganzen Körper ein System von Längsmuskelsträngen, welches an das von E. MEYER (1901) für *Lopadorhynchus* beschriebene und zum Theil auch von E. WOLTERECK (1902) bei *Polygordius sp.* wiedergefundene System larvaler Längsmuskeln erinnert. Der Unterschied in der Zahl der Längsmuskelstränge ist hier durchaus unwesentlich, um so mehr, als schon bei den Hirudiniden jederseits nur 5 Stränge anstatt der gewöhnlichen 11 vorkommen.

Bei der *Lopadorhynchus*-Larve ist ausser diesem System von mesenchymatösen Längsmuskeln noch ein anderes, aus circulären mesenchymatösen Muskelbündeln bestehendes vorhanden; ausserdem entspricht diesem ganzen System von Mesenchymmuskeln ein ebensolches von primitiven Nerven, die sowohl longitudinal als auch circulär verlaufen. Die Aehnlichkeit mit dem Verhalten bei den Hirudineen ist ins Auge fallend.

Ausser den Längsmuskelsträngen sind bei den letztern stets auch Muskelringe vorhanden, welche durch die den vordern Ringnerven begleitenden und mit den Längssträngen in Verbindung stehenden circulären Muskelfasern gebildet werden. Das Fehlen ähnlicher circularer Muskelfasern beim hintern Ringnerven des Somits verringert die Bedeutung der angegebenen Thatsachen gar nicht, da unsere Kenntnisse in dieser Beziehung noch sehr ungenügend sind.

In dieser Richtung weiter gehend, sehen wir, dass im Neurosomit der Hirudineen 2 Ringnerven vorhanden sind, welche in näherer Beziehung zu den Längsmuskelsträngen und zu dem Muskelring des vordern Ringnerven stehen. Diese Verbindung sowie auch die Duplicität des Bauchganglions wenden unsere Aufmerksamkeit auf die primitiven Ringnerven der *Lopadorhynchus*-Larve, wie etwa solche in ihrer weitern Entwicklung den allgemeinen Verlauf der motorischen Ringnerven des Hirudineensomits bestimmt haben konnten. Längsnervenstämme, welche den Längsmuskelsträngen entsprächen, fehlen bei Hirudineen allerdings; die Connective aber, welche, wie bei *Lopadorhynchus*, im Anschluss an das 2. ventrale Paar larvaler Längsnerven secundär entstanden sein dürften, bilden eine derart genügende Nervenverbindung, dass die Reduction aller übrigen Längsnervenstämme sehr leicht zu verstehen ist. In dem schwachen FAIVRE'schen Mediannerven aber haben wir hier vielleicht einen Hinweis auf einen Rest des medianen Paares primärer Längsnervenstämme vor uns, welche sich zu einem unpaaren Strang vereinigt und zusammen mit den Connectivstämmen von der Peripherie ins Cölom entfernt haben.

In Verbindung mit dieser Vorstellung vom Bautypus des Nervensystems der Hirudineen und der Beziehung des letztern zu den Muskeln möchte ich endlich noch auf die Anordnung der Sinnesorgane auf streng bestimmten Längslinien des Körpers hinweisen. Diese Linien entsprechen der Anordnung der Längsmuskelstränge, und eine rationelle Erklärung dieser Erscheinung, welche auf den ersten Blick sehr wunderbar ist, können wir vielleicht darin finden, dass wir uns dieselben aus gemeinsamen Neuromuskelanlagen, die auf diesen Längslinien angeordnet waren, hervorgegangen denken.

Hiermit will ich schliessen, da diese Arbeitshypothese, welche mit der Vorstellung von der Entwicklung des Nervensystems der Würmer durch Bildung eines primären subepithelialen Plexus, darauf durch weitere Differenzirung desselben in Längs- und Ringnerven und endlich durch Substitution dieser letztern bei den erwachsenen Anneliden

durch die in situ entwickelten Bauch- und Kopfnervenmassen so gut im Einklang zu stehen scheint, erst noch eine Bestätigung durch weitere eingehende vergleichend anatomische und vor allem embryologische Untersuchungen erfordert.

Am Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Prof. E. MEYER, meinen verbindlichsten Dank sowohl für seine liebenswürdige Unterstützung bei meinen Arbeiten als für seine werthvollen Rathschläge auszusprechen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- APÁTHY, S., 1888, Analyse der äussern Körperform der Hirudineen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 8.
- , 1897, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 12.
- BAYER, E., 1898, Hypodermis und neue Hautsinnesorgane der Rhynchobdelliden, in: Z. wiss. Zool., V. 64.
- BRISTOL, C. 1898, The metamerism of Nephelis, in: Journ. Morphol., V. 15.
- BÜRGER, O., 1894, Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Hirudo medicinalis* und *Aulostomum gulo*, in: Z. wiss. Zool., V. 58.
- CASTLE, W., 1900, 1. The metamerism of the Hirudinea, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., V. 35.
- , 1900, 2. Some North American fresh-water Rhynchobdellidae and their parasites, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College, V. 36, No. 2.
- FRANÇOIS, PH., 1886, Contribution à l'étude du système nerveux central des Hirudinées, in: Rev. sc., (3) V. 11.
- HAVET, J., 1900, Structure du système nerveux des Annélides *Nephelis*, *Clepsine*, *Hirudo*, *Lumbriculus*, *Lumbricus*, in: Cellule, V. 17.
- HERMANN, E., 1875, Das Centralnervensystem von *Hirudo medicinalis*, München.
- HESSE, R., 1897, Die Sehorgane der Hirudineen, in: Z. wiss. Zool., V. 62.
- KOWALEVSKY, A., 1900, Étude biologique de l'*Haementeria costata* MÜLLER, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, V. 11, No. 1, Classe Phys. Math.
- LEUCKART, R., 1894, Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, V. 1, Lief. 5, Leipzig.
- LEYDIG, F., 1864, Vom Bau des thierischen Körpers, Tübingen.
- , 1864, Tafeln zur vergleichenden Anatomie, Tübingen.

- MAIER, B., 1892, Beiträge zur Kenntniss des Hirudineenauges, in: Zool. Jahrb. V. 5, Anat.
- MEYER, E., 1901, Studien über den Körperbau der Anneliden. V. Das Mesoderm der Ringelwürmer, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 14.
- MOORE, P., 1900, A description of *Microbdella biannulata* with especial regard to the constitution of the leech somite, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, V. 6.
- RETZIUS, G., 1891, Zur Kenntniss des centralen Nervensystems der Hirudineen, in: Biol. Unters., V. 2 (N. F.).
- SAINT-LOUP, R. 1883, Sur la structure du système nerveux des Hirudinées, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 96.
- SIMON, C., et THIRY, G., 1895, Des ganglions de la chaîne nerveuse ventrale des Hirudinées, in: J. Anat. Physiol. Paris, V. 31.
- SOUKATSCHOFF, B., 1898, Contributions à l'étude du système nerveux de la *Nephele vulgaris*, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, V. 27, Lief. 4, Zool.
- VIGNAL, W., 1883, Recherches histologiques sur les centres nerveux des quelques Invertébrés, in: Arch. Zool. exp., (2) V. 1.
- WHITMAN, C., 1886, The leeches of Japan, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 26.
- , 1892, The metamerism of *Clepsine*, in: Festschr. LEUCKART, Leipzig.
- , 1893, A sketch of the structure and development of the eye of *Clepsine*, in: Zool. Jahrb., V. 6, Anat.
- WOLTERECK, E., 1902, Trochophora-Studien. I. Ueber die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den *Polygordius*-arten der Nordsee, in: Zoologica, Heft 34, V. 13, Lief. 4—6.
-



## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 2—6.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

- adst* äusserer dorsaler Längsmuskelstrang der Hirudiniden  
*agn* accessorisches Ganglion  
*apmd* äussere Paramedianlinie, sowie äusserer paramedianer Längsmuskelstrang  
*apmg* äussere Paramarginallinie, sowie äusserer paramarginaler Längsmuskelstrang  
*avst* äusserer ventraler Längsmuskelstrang der Hirudiniden  
*bg* Bauchganglion  
*bnz* bipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche  
*cm* circuläre Muskeln  
*cmz* circuläre Muskelzelle des vordern Ringnerven  
*cnc* Connectiv  
*df* distaler Fortsatz einer bipolaren Zelle der grossen Nervenschläuche  
*dlnv* Dorsalnerv  
*dm* diagonale Muskeln  
*dnzw* Zweige des Dorsalnerven  
*dr* Drüsenzellen  
*dvm* dorso-ventrale Muskeln  
*ep* Epithel des Integuments  
*evzw* Endverzweigungen des ventralen sensitiven Nerven  
*Fnv* FAIVRE'scher Mediannerv  
*glz* Gliazellen  
*gz* Ganglienzellen  
*hnp* hinteres Medianpacket der Ganglienzellen  
*hnv* hinterer Nerv des Somits der Hirudiniden  
*hnzw* Zweig mit dem grossen Nervenschlauch des hintern Ringnerven  
*hqb* hintere Querbündelgruppe des Bauchganglions  
*hsp* hinteres Seitenpacket der Ganglienzellen  
*idst* innerer dorsaler Längsmuskelstrang der Hirudiniden  
*int* intermediäre Linie sowie intermediärer Längsmuskelstrang  
*ipmd* innere Paramedianlinie sowie innerer paramedianer Längsmuskelstrang  
*ipmg* innere Paramarginallinie sowie innerer paramarginaler Längsmuskelstrang  
*iszw* sensitiver Nervenzweig im innern Mesenchym des Körpers  
*ivst* innerer ventraler Längsmuskelstrang der Hirudiniden  
*lat* Laterallinie sowie lateraler Längsmuskelstrang  
*lm* Längsmuskeln  
*lmbd* Längsmuskelbänder  
*lstz* Längsmuskelstrangzellen  
*mend* motorische Nervenendigungen  
*mnzw* Nervenzweig für den medianen Abschnitt der Ventralseite  
*mz* Muskelzelle  
*nf* Nervenfibrille  
*nr<sup>1</sup>* vorderer Nervenring des Somits  
*nr<sup>2</sup>* hinterer Nervenring des Somits  
*nrl* Neurilemmscheide

<i>nv</i> Nerv	<i>snw</i> ventraler sensitiver Nerv des Somits
<i>nz</i> unipolare Nervenzelle der grossen Nervenschläuche	<i>snzw</i> ( <i>snzw</i> <sup>1</sup> , <i>snzw</i> <sup>2</sup> , <i>snzw</i> <sup>5</sup> ) sensitiver Nervenzweig (zum 1., 2., 5. Somitring)
<i>pap</i> Papillen	<i>vmp</i> vorderes Medianpacket der Ganglienzellen
<i>pf</i> proximaler Fortsatz einer bipolaren Nervenzelle der grossen Nervenschläuche	<i>vnv</i> Vordernerv des Bauchganglions der Hirudiniden
<i>pz</i> Pigmentzellen	<i>vnz</i> Vereinigungsnervenzweig
<i>schl</i> grosser Nervenschlauch	<i>vqb</i> vordere Querbündelgruppe des Bauchganglions
<i>schlin</i> Nervenschlinge im 4. Somitring der Hirudiniden	<i>vsp</i> vorderes Seitenpacket der Ganglienzellen.
<i>scs</i> Seitenconnectivstamm	
<i>sens</i> Sensillen	
<i>sknsp</i> Sinnesknospen	

## Tafel 2.

Fig. 1. *Hirudo medicinalis*. Sagittalschnitt durch den Mediantheil des Bauchganglions. Pikrinsalpetersäure, Hämatoxylin. 200 : 1.

Fig. 2. *Hirudo medicinalis*. Sagittalschnitt durch den Seitentheil des Bauchganglions. Pikrinsalpetersäure, Hämatoxylin. 250 : 1.

Fig. 3. *Hirudo medicinalis*. Frontalschnitt durch den obersten Theil des Bauchganglions. Sublimat, Nachvergoldung nach ΑΡΑΨΗΥ. 200 : 1.

Fig. 4. *Hirudo medicinalis*. Querschnitt des Connectivs an der Stelle der Anastomose zwischen dem FAIVRE'schen Mediannerven und dem Connectivstamm. Sublimatessigsäure, Eisenhämatoxylin. 175 : 1.

Fig. 5. *Hirudo medicinalis*. Frontalschnitt durch die Durchkreuzungsstelle des vordern Ringnerven mit dem äussern ventralen Längsmuskelstrang. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin-Karmalaun. 450 : 1.

Fig. 6. *Hirudo medicinalis*. Frontalschnitt durch den innern ventralen Längsmuskelstrang. Sublimat, Nachvergoldung. 450 : 1.

Fig. 7. *Hirudo medicinalis*. Querschnitt. Nervenzweig mit dem grossen Nervenschlauch des hintern Ringnerven im 5. Somitring. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin-Karmalaun. 150 : 1.

Fig. 8. *Hirudo medicinalis*. Querschnitt. Nervenschlinge des hintern Ringnerven im 4. Somitring. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin-Karmalaun. 200 : 1.

Fig. 9. *Hirudo medicinalis*. Querschnitt. Durchkreuzung des vordern Ringnerven mit dem lateralen Längsmuskelstrang. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin-Karmalaun. 450 : 1.

Fig. 10. *Hirudo medicinalis*. Sagittalschnitt durch die Durchkreuzungsstelle des hintern Ringnerven mit dem innern dorsalen Längsmuskelstrang. Sublimatessigsäure, Hämalaun. 150 : 1.

Fig. 11. *Hirudo medicinalis*. Querschnitt des vordern Ringnerven des Somits vor dem lateralen Längsmuskelstrang. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin-Karmalaun. 800 : 1.

Fig. 12. *Hirudo medicinalis*. Querschnitt des Dorsalnerven eines Somits. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin-Karmalaun. 450 : 1.

Fig. 13. *Hirudo medicinalis*. Querschnitt durch den Nervenzweig mit dem grossen Nervenschlauch des hintern Ringnerven. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin-Karmalaun. 800 : 1.

## Tafel 3.

Fig. 14. *Protoclepsis tessellata*. Querschnitt. Der vordere Ringnerv des 1. Somitringes am intermediären dorsalen Längsmuskelstrang. Sublimat, Häkalaun in toto. 450 : 1.

Fig. 15. *Protoclepsis tessellata*. Sagittalschnitt des Integuments. Sublimatessigsäure, Häkalaun in toto. 450 : 1.

Fig. 16. *Protoclepsis tessellata*. Frontalschnitt durch die Durchkreuzungsstelle des vordern Ringnerven mit dem innern paramedianen dorsalen Längsmuskelstrang. Sublimatessigsäure, Häkalaun. 800 : 1.

Fig. 17. *Protoclepsis tessellata*. Sagittalschnitt durch die Durchkreuzung des vordern Ringnerven mit dem innern paramedianen dorsalen Längsmuskelstrang. Sublimatessigsäure, Häkalaun. 800 : 1.

Fig. 18. *Protoclepsis tessellata*. Querschnitt. Bipolare Nervenzelle des vordern Ringnerven beim lateralen Längsmuskelstrang. Sublimatessigsäure, Häkalaun. 800 : 1.

Fig. 19. *Protoclepsis tessellata*. Querschnitt. Durchkreuzung des hintern Ringnerven mit dem innern paramedianen dorsalen Längsmuskelstrang. Sublimatessigsäure, Häkalaun. 450 : 1.

Fig. 20. *Protoclepsis tessellata*. Sagittalschnitt durch die Durchkreuzungsstelle des hintern Ringnerven mit dem äussern paramedianen ventralen Längsmuskelstrang. Sublimatessigsäure, Häkalaun. 800 : 1.

Fig. 21. *Protoclepsis tessellata*. Querschnitt. Unipolare Nervenzelle des hintern Ringnerven beim lateralen Längsmuskelstrang. Sublimatessigsäure, Häkalaun. 800 : 1.

Fig. 22. *Herpobdella atomaria*. Querschnitt. Unipolare Nervenzelle zwischen dem äussern paramedianen und dem intermediären ventralen Längsmuskelsträngen am vordern Ringnerven. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin-Karmalaun. 800 : 1.

Fig. 23. *Herpobdella atomaria*. Querschnitt. Bipolare Nervenzelle des vordern Ringnerven. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin-Karmalaun. 200 : 1.

## Tafel 4.

Fig. 24. Schema des Neurosoms von *Hirudo medicinalis*.

Fig. 25. Schema der Innervation des 3. Somitringes von *Hirudo medicinalis*.

Fig. 26. Schema der Innervation des 2. Somitringes von *Hirudo medicinalis*.

Fig. 27. Schema der Innervation des 1. Somitringes von *Hirudo medicinalis*.

## Tafel 5.

Fig. 28. Schema der Innervation des 4. Somitringes von *Hirudo medicinalis*.

Fig. 29. Schema der Innervation des 5. Somitringes von *Hirudo medicinalis*.

Fig. 30. Schema der Innervation des 3. Somitringes von *Haemopsis sanguisuga*.

Fig. 31. Schema der Innervation des ventralen Abschnitts des 4. Somitringes von *Haemopsis sanguisuga*.

Fig. 32. Schema des Neurosomits von *Protoleipsis tessellata*.

## Tafel 6.

Fig. 33. Schema der Innervation des 1. Somitringes von *Protoleipsis tessellata*.

Fig. 34. Schema des äussern paramedianen ventralen Längsmuskelstranges dreier auf einander folgenden Somite von *Protoleipsis tessellata*.

Fig. 35. Schema der Innervation des 2. Somitringes von *Protoleipsis tessellata*.

Fig. 36. Schema der Innervation des 3. Somitringes von *Protoleipsis tessellata*.

Fig. 37. Schema des ventralen sensitiven Nerven des Somits von *Glossosiphonia stagnalis*.

Fig. 38. Schema des vordern Ringnerven des Somits von *Herpobdella atomaria* und *H. octoculata*.

Fig. 39. Schema des hintern Ringnerven des Somits von *Herpobdella atomaria* und *H. octoculata*.

---

Nachdruck verboten.  
Üebersetzungsrecht vorbehalten.

# Ueber das Palmén'sche Organ der Ephemeriden.

Von

Dr. J. Gross.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Giessen.)

---

Hierzu Tafel 7 und 3 Abbildungen im Text.

In seiner Arbeit „Zur Morphologie des Tracheensystems“ (1877) macht PALMÉN bei Besprechung der Tracheenäste des Kopfes des Ephemeriden folgende Angabe (l. c. p. 9, Anm. 1): „Die vier im Scheitel zusammenstossenden Aeste bilden in ihrem Kreuzpunkt einen rundlichen, aus concentrischen Chitinschichten bestehenden Körper, dessen Bedeutung ich nicht kenne.“ Er giebt dazu auf fig. 7 eine Abbildung von Kopf und Thorax der Larve von *Cloëon dipterum* L. mit dem Tracheensystem dieser Körpertheile bei schwacher Vergrößerung, welche die Lage des genannten Knotenpunktes erkennen lässt. Sonst ist dieses Gebilde, soweit mir die Literatur bekannt ist, von keinem Forscher erwähnt worden.

Bei der Anfertigung von Schnittserien durch Köpfe von Ephemeriden zum Studium des Gehirns dieser Insecten wurde ich auf den Knotenpunkt im Tracheensystem aufmerksam und konnte seine Beschaffenheit vermöge der Schnittmethode genauer untersuchen als PALMÉN, der lediglich auf Präparation oder Totaluntersuchung durchsichtiger Larven angewiesen war. Da aber auch ich, wie sich im Verlauf der Darstellung ergeben wird, nicht zu einem abschliessenden Urtheil über die Function des in Rede stehenden Gebildes gelangen konnte, so will ich es vorläufig nach seinem Entdecker das PALMÉN'sche Organ nennen, um so einen bequemen Ausdruck für die Besprechung zu haben. Am genauesten untersuchen konnte ich das Organ bei *Ephemerula vulgata* L., von welcher Art ich mir genügend zahlreiches Material verschaffen konnte. Die folgenden Angaben beziehen sich also sämmtlich auf diese Species, soweit nicht ausdrücklich andere Formen genannt sind.

Was zunächst die Lage des Organs innerhalb des Tracheensystems des Kopfs betrifft, so geht dieselbe aus Fig. A hervor. Auf dieser ist die Vertheilung der Tracheenäste aus einer Querschnittserie reconstruirt, die Darstellung daher etwas schematisch. Doch giebt die Figur die Verzweigung und Richtung der Haupttracheenäste richtig

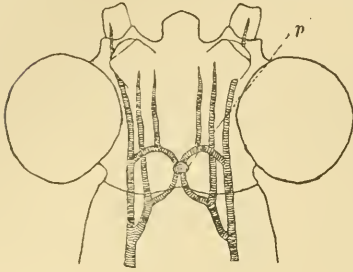


Fig. A. Kopf und Thorax von *Ephemera vulgata*. 20 : 1. p PALMÉN'sches Organ.

wieder, was für meinen Zweck genügt. Alle Seitenäste sind als für meine Untersuchung belanglos weggelassen. Wie die Figur zeigt, theilen sich die Längsstämme bereits im Prothorax in je zwei, einen äussern dorsalen und einen innern ventralen. Der äussere tritt ungetheilt in den Kopf ein und verläuft in diesem gerade nach vorn. Er versorgt hauptsächlich Augen und Antennen. Der innere Stamm giebt noch im Prothorax einen Ast ab, der nach innen und oben gegen den Scheitel verläuft. Der Hauptstamm setzt sich natürlich auch in den Kopf fort und giebt hier weitere Aeste an die bei Ephemeriden bekanntlich rudimentären Mundwerkzeuge ab. Im Kopf entsendet auch der äussere Längsstamm einen starken Ast nach innen gegen den Scheitel, der hier mit dem eben erwähnten des innern Längsstammes zusammentrifft. An dieser in der Mittellinie des Hinterkopfes belegenen Vereinigungsstelle der 4 von beiden Seiten zusammentretenden Tracheenäste liegt das PALMÉN'sche Organ (*p* in Fig. A). Die Anordnung der Tracheen im Kopf von *Ephemera vulgata* weicht im Einzelnen nicht unerheblich ab von der Beschreibung und Abbildung, welche PALMÉN für die Larve von *Cloëon dipterum* gegeben hat. In der Hauptsache jedoch, in der Bildung des Knotenpunktes durch 4 im Scheitel zusammentretende Aeste, gleichen sich die beiden Arten.

Den Bau des Organs hat PALMÉN ebenfalls, soweit es sich bei Totalansicht und geringer Vergrösserung zu erkennen giebt, richtig als den eines aus concentrischen Chitinschichten bestehenden rundlichen Körpers bezeichnet. Die Vergleichung von Schnittpräparaten in den drei Hauptrichtungen des Raumes ergiebt folgenden feinem Bau. Auf einem medianen Längsschnitt durch den Kopf gewahren wir das Organ als einen elliptischen Körper, der aus einer Anzahl concentrischer Chitinlamellen zusammengesetzt ist (Fig. 1). Die Zahl

der Lamellen beträgt bei der Imago 14, bei der Subimago 13<sup>1)</sup>. Die einzelnen Lamellen sind mit feinen, nach innen gerichteten Chitinhärchen dicht besetzt. Die innerste Schicht besteht aus zwei hinter einander gelegenen ungefähr kreisförmigen Lamellen. Ein ganz ähnliches Bild wie der Medianschnitt ergibt ein durch die Mitte des Organs gelegter Querschnitt (Fig. 2). Nur ist die Gestalt desselben etwas abweichend. Während der Längsschnitt einen ungefähr elliptischen Umriss hat, nähert sich der Querschnitt mehr der Kreisform. Auch liegt auf dem Querschnitt im Centrum nur ein Kreis. Denn wie ein Vergleich von Fig. 1 und 2 ergibt, kann bei dieser Schnittrichtung immer nur der eine der beiden centralen Kreise des Längsschnitts getroffen werden. Verfolgt man auf einer Serie von Medianschnitten das PALMÉN'sche Organ von der Mitte nach aussen, so ergeben sich folgende Veränderungen. Wählen wir einen nur durch wenige Schnittdicken von dem mittelsten getrennten Schnitt, so bemerken wir, dass das Organ jetzt scheinbar aus weniger Schichten gebildet wird. Auf dem in Fig. 3 dargestellten Schnitt sind es nur noch 10. Dabei sind die centralen Kreise bedeutend grösser geworden. Das bedeutet natürlich, dass die kleinsten, innersten der concentrischen Schichten vom Messer nicht mehr getroffen sind. Auch ergibt sich in so fern ein Unterschied, als jetzt nicht nur die innerste Schicht aus 2 einfachen, hinter einander gelegenen Kreisen besteht, sondern die centralen Hohlräume des Organs werden jetzt von 3 concentrischen Kreisen umgeben. Gehen wir noch um einige Schnittdicken nach aussen (Fig. 4), so haben wir überhaupt keine geschlossene Figur mehr vor uns, sondern wir gewahren 2 hinter einander liegende, weit offene Bogen, die mit ihren Scheitelpunkten gegen einander gerichtet sind. Jede der beiden bogenförmigen Figuren besteht aus nur wenigen — auf dem zur Abbildung ausgewählten Schnitt sind es 4 — Schichten. Betrachten wir jetzt einen etwas vor oder hinter der Mitte des Organs gelegenen Querschnitt, so erhalten wir folgendes Bild (Fig. 5). Die Zahl der concentrischen Schichten ist dieselbe geblieben. Dagegen bilden eine Anzahl der äussern Schichten keine geschlossenen Kreise mehr, sondern sind auf jeder Seite unterbrochen, so dass das ganze Organ eine un-

1) Imago und Subimago von *Ephemera vulgata* lassen sich auch auf Schnitten noch deutlich unterscheiden. Die Cuticula des Kopfs ist bei der Subimago mit zahlreichen dicht stehenden Haaren besetzt, die nur auf der Cornea der Facettenaugen und Ocellen fehlen. Der Kopf der Imago ist dagegen nackt, ein Unterschied der beiden Stände, der meines Wissens bisher noch nicht bekannt war.

gefähr sanduhrförmige Gestalt erhält. Die Figur lässt ferner deutlich erkennen, dass die äusserste Schicht sich continuirlich in die Intima der anstossenden Tracheenäste fortsetzt, auf welche sich jedoch die feinen Härchen nicht erstrecken. Ziehen wir endlich zum Vergleich noch Horizontalschnitte heran, so können wir uns hier mit der Betrachtung eines durch die Mitte des Organs gelegten Schnittes (Fig. 6) begnügen. Waren auf Fig. 5 die concentrischen Kreise auf zwei Seiten unterbrochen, so zeigen sie auf Fig. 6 vier ins Kreuz gestellte Unterbrechungen; oder man könnte vielleicht treffender sagen, die Chitinlamellen sind nur an vier Stellen in geringer Ausdehnung vorhanden, nämlich vorn und hinten, rechts und links. Der Schnitt erhält dadurch eine sehr charakteristische Gestalt, die sich am besten mit der des bekannten preussischen Ordens des „eisernen Kreuzes“ vergleichen lässt. Nur der innerste Kreis ist auch hier noch geschlossen. Was die Grössenverhältnisse des PALMÉN'schen Organs anbelangt, so habe ich durch Vergleichung verschiedener Schnittserien folgende Durchschnittswerthe gefunden: 75  $\mu$  in der Länge, 68  $\mu$  in der Höhe und 61  $\mu$  in der Breite.

Reconstruiren wir jetzt aus den besprochenen Schnittbildern das ganze Organ, so erhalten wir folgendes Gesamtbild. Ein Körper, der im Längsschnitt kurz elliptisch, im Querschnitt ungefähr kreisförmig ist, setzt sich aus 14 concentrischen, aus zartem Chitin bestehenden Schalen zusammen, die an ihrer Innenfläche mit feinen Härchen dicht besetzt sind. Das Ellipsoid ist aber kein vollkommen geschlossenes. Vielmehr ist es von vier Seiten her tief ausgehöhlt. Das Ganze ist in den Kreuzungspunkt von 4 im Scheitel des Hinterkopfs zusammen-treffenden Tracheenästen eingeschaltet, und zwar so, dass die Luft zwischen den Schalen frei circuliren kann, wenn auch durch die grosse Zahl der Härchen einigermaassen behindert. Ganz ähnlich gestaltet wie bei *Ephemera vulgata* L. fand ich das PALMÉN'sche Organ noch bei *Baëtis rhodani* PICR., *Heptagenia sulphurea* MÜLL., ferner bei den Larven einer *Caënis* sp. und einer *Chirotonetes* sp. Einige geringe Abweichungen in der Gestalt bei *Baëtis rhodani* konnte ich nicht hinreichend genau feststellen, um sie hier zu besprechen, da ich mir nicht genügend Material beschaffen konnte. PALMÉN (1877), der mehr als 20 Species von Ephemeriden untersuchte, hat das in Rede stehende Organ offenbar bei sämmtlichen gefunden, da er nicht angiebt, dass er es bei irgend einer Form vermisst hätte. Das Organ kommt also höchst wahrscheinlich allen Angehörigen der Ordnung zu. Bemerken



will ich noch, dass es in beiden Geschlechtern völlig gleich ausgebildet ist und keinerlei Unterschied erkennen lässt<sup>1)</sup>.

Bevor ich mich zu der Frage nach der Entstehung und Bedeutung des Organs wende, möchte ich noch auf die Fig. 7 und 8 hinweisen, die es bei stärkerer Vergrößerung, und zwar Fig. 7 von einer Subimago, Fig. 8 von einer Imago darstellen. Fig. 7 giebt einen nicht ganz medianen Schnitt wieder; daher sind die centralen Kreise hier schon von je 2 Lamellen begrenzt. Sonst zeigen die beiden Figuren noch das Epithel, welches das PALMÉN'sche Organ natürlich ebenso bekleidet wie alle Verzweigungen des Tracheensystems. Dasselbe enthält deutliche ovale Kerne. Dagegen sind Zellgrenzen nur höchst selten zu entdecken. Diese sind ja in dem Epithel des Tracheensystems überhaupt nur mit bestimmten Methoden gut sichtbar zu machen, zu deren Anwendung für mich kein Grund vorlag. Das Epithel, wie auch die Chitinschichten, sind durch ein fein vertheiltes Pigment ziemlich dunkel gefärbt. Fig. 8 stammt aus einer durch Chlor entpigmentirten Schnittserie. Das Epithel zeigt sich an zwei einander gegenüber liegenden Stellen (*a* und *b*) stark verdünnt. Auch die Kerne sind hier, wie besonders Fig. 8 gut erkennen lässt, platter und liegen weniger gedrängt als an den übrigen Stellen. Fig. 7, die, wie erwähnt, einen nicht völlig medianen Schnitt darstellt, lässt diese Verdünnungen nicht so deutlich erkennen. Die dünnen Stellen des Epithels sind eben nur auf kleine Flächen beschränkt und bilden nicht etwa eine ringförmige Zone um das ganze Organ, wie man aus der Betrachtung der beiden abgebildeten Längsschnitte allein vielleicht folgern könnte. Ich komme auf diese Epithelverdünnungen noch in

1) Ich möchte hier eine Bemerkung über das Zahlenverhältniss der beiden Geschlechter bei *Ephemera vulgata* einflechten, da es mir ein anderes zu sein scheint als bei andern Ephemeriden. Nach BREHM (1892) sollen auf Tausende von Männchen nur wenige Weibchen kommen. ZIMMER (1898) giebt an, dass er von *Cloëon pumilla* BURM. während eines ganzen Herbstes nur 3 oder 4 Weibchen erbeuten konnte, während er von jeder seiner Excursionen immer eine Anzahl Männchen nach Hause brachte. Bei *Ephemera vulgata* verhalten sich die Geschlechter dagegen wesentlich anders. Bei einem starken Fluge dieser Species in der Umgegend von Giessen fing ich an zwei Abenden 54 Stück, und zwar 36 Männchen und 18 Weibchen. Allerdings habe ich am zweiten Abend eine Anzahl Männchen, da ich deren schon genügend erbeutet hatte, wieder fliegen lassen. Aber auch unter Berücksichtigung dieses Umstandes wird sich die Zahl der gefangenen Weibchen zu der der Männchen wie 1 zu 3 oder mindestens wie 1 zu 4 verhalten haben.

einen besondern Zusammenhang zu sprechen. Die beiden Figuren lassen ferner erkennen, dass die Härchen auf der Innenseite der Chitinschalen aussen am längsten und stärksten sind und nach innen von Schicht zu Schicht immer kürzer und zarter werden. Dass die Gestalt des Organs auf beiden Bildern nicht nicht ganz gleich, überhaupt etwas unregelmässig ist, liegt an der bei der Conservirung nie ganz zu vermeidenden Schrumpfung der Tracheenintima. Auf denselben Umstand ist es zurückzuführen, dass an einigen Stellen, besonders auf Fig. 8, einzelne Lamellen von ihren Nachbarn weit abstehen. In frischem Zustand berühren die Härchen jeder Schicht höchst wahrscheinlich die folgende ganz oder doch nahezu ganz. Ebenso liegt wohl sicher das Epithel beim lebenden Thier der äussersten Chitinlamelle direct auf.

Was nun die Entstehungsweise des Organs anlangt, so liegt es von vorn herein nahe, sie mit den Häutungen während der Metamorphose in Zusammenhang zu bringen; und diese Annahme ist, wie ich glaube zeigen zu können, auch durchaus zutreffend. Für ihre Richtigkeit spricht, ganz abgesehen von stärkern Gründen, schon die Zahl der Schalen. Es sind, wie erwähnt, bei *Ephemera vulgata* deren 14 vorhanden. Nun wissen wir, dass die Ephemeriden bis zu ihrer definitiven Ausbildung eine ganz beträchtliche Zahl von Häutungen durchmachen müssen. TUMPEL (1901) giebt, wie aus dem Zusammenhang hervorzugehen scheint, als besonders hohe Zahl für *Cloëon rufulum* MÜLL. 19 Häutungen an. Ferner habe ich gleichfalls schon erwähnt, dass das PALMÉN'sche Organ von *Ephemera* bei der Imago eine Schicht mehr aufweist als bei der Subimago. Darauf hin angestellte Untersuchungen ergaben mir bei einer Larve von *Caënis* sp. 7 (Fig. 9), bei einer etwas ältern Larve derselben Art (Fig. 10) 9 Schichten. Es kann schon nach diesen Angaben eigentlich kein Zweifel mehr bestehen, dass die Zahl der concentrischen Chitinlamellen mit den Häutungen steigt. Ich bin aber durch einen glücklichen Zufall in der Lage, auch direct ad oculos demonstriren zu können, dass die Vergrösserung des PALMÉN'schen Organs durch Häutungen bewirkt wird. Ich besitze nämlich unter meinen Schnittserien eine durch den Kopf einer Subimago, bei welchem im Tracheensystem die Häutung bereits begonnen hat, der also gerade während des Häutungsprocesses conservirt wurde. Der bereits besprochenen Fig. 6 liegt ein Schnitt aus dieser Serie zu Grunde. Man sieht auf ihr deutlich, wie die Intima der Subimagotracheen sich bereits von der neugebildeten Wand abgehoben hat und sich schon nach Art der Exuvien zusammenfaltet.

Nur am PALMÉN'schen Organ liegen beide Schichten noch glatt auf einander. Ebenfalls nur an diesen vier Stellen ist die Intima der Imago-tracheen mit den uns bekannten feinen Härchen besetzt. Streift nun das Insect mit seiner Haut auch die Intima der Subimago-tracheen ab, so reisst diese am PALMÉN'schen Organ offenbar und bleibt hier, festgehalten von den benachbarten Schichten, zurück. Wir können uns, wie mir scheint, aus dieser einen Schnittserie ein vollkommen klares Bild von der höchst einfachen Entstehung des ganzen, anscheinend so complicirten Apparats machen. Wie ich oben, bei der Besprechung der Medianschnitte erwähnte, liegen auf solchen in der Mitte hinter einander 2 getrennte, von besondern Lamellen gebildete Kreise. Es kann also Anfangs noch keine Verbindung aller 4 sich hier nähernden Tracheenäste bestehen. Vielmehr berühren sich hier zuerst 2 Bogen, ein vorderer und ein hinterer, nur mit ihren Scheitelpunkten. Von einem bestimmten Stadium an ist dann aber die Häutung des Tracheensystems keine vollständige mehr. Vielmehr reisst die Intima jeder der beiden Tracheenbogen nahe an seinem Scheitelpunkt ab, so dass ein allerdings nur sehr kleiner Rest im Körper der Larve durch alle Stadien bis zur Imago erhalten bleibt. Ob der genannte Vorgang schon bei der ersten Häutung eintritt oder erst bei einer der folgenden, bleibt ungewiss, da es mir nicht bekannt ist, wieviel Häutungen *Ephemera vulgata* im Lauf ihres Lebens durchzumachen hat. Ebenso kann ich nicht entscheiden ob die rechten und linken Schenkel eines jeden der beiden Tracheenbogen von Anfang an mit einander in offener Communication stehen oder ob diese erst im weitem Verlauf der Entwicklung zu Stande kommt. Wie dem aber auch sei, durch das Abreissen und Zurückbleiben eines Stückes der Intima muss eine offene Communication aller 4 im Scheitel des Insects zusammentreffenden Tracheenäste bewirkt werden. Denn die Reste der ältesten Tracheenintima werden jetzt als einheitliches Gebilde von der neuen Intima umgeben, kommen also in einen Hohlraum zu liegen. Dieser muss sich, wie eine einfache Ueberlegung zeigt, bei allen spätern Häutungen erhalten, so dass die Luft zwischen den concentrischen Chitinschichten des Organs frei circuliren kann. Das ganze, gewiss eigenthümliche Gebilde existirt, soweit unsere Kenntnisse reichen, nur bei der einen Ordnung der Ephemeren oder Archipteren. Weder sein Entdecker PALMÉN, der das Tracheensystem bei Vertretern von neun Insectenordnungen untersucht hat, noch irgend einer der vielen andern Forscher, die sich mit dem Studium dieses Organsystems bei den verschiedensten Gruppen beschäftigt haben, hat ein gleiches oder

auch nur ähnliches Organ bei einem andern Insect gefunden. Das Einzige was wir von andern Vertretern der Classe ebenfalls zum Vergleich heranziehen könnten, ist das Auftreten von nach innen gerichteten Haaren oder Borsten auf der Intima der Tracheen einiger Insecten. Solche sind unter dem Namen „Stachelborsten“ zuerst von STEIN (1847) von verschiedenen Coleopteren beschrieben worden. Weiter findet sie LEYDIG (1857 u. 1859) bei *Lampyris splendidula*, *Dorcadion lineatum*, bei Angehörigen der Genera *Leptura* und *Necrophorus*. Endlich sah derselbe Forscher sie bei *Musca domestica* in den Tracheen, welche den Mastdarm umziehen. Auch GERSTÄCKER (1866–79) erwähnt ihr Vorkommen bei *Lampyris*. Besonders interessant ist dabei die Angabe LEYDIG's, dass die Borsten bei *Dorcadion*, *Leptura* und *Necrophorus* auf die Tracheen des Kopfs beschränkt sind. Sonst bieten sie aber, wie mir scheint, wenig Vergleichspunkte zu den feinen Härchen im PALMÉN'schen Organ der Ephemeriden. Ich kenne sie aus

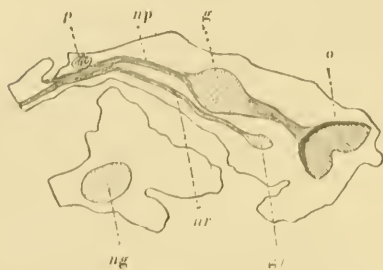


Fig. B. Längsschnitt durch den Kopf von *Ephemera vulgata*. 40 : 1. *g* Gehirn, *o* medianer Ocellus, *p* PALMÉN'sches Organ, *np* unter dem PALMÉN'schen Organ verlaufender Nerv, *nr* Nervus recurrens, *gf* Ganglion frontale, *ng* Unterschlundganglion.

eigner Anschauung nur von *Lampyris*. Hier sind sie von beträchtlicher Grösse und stehen mit grossen Zwischenräumen weit zerstreut auf der Intima der grössern Tracheenäste. Immerhin können sie zeigen, dass Haare auf der Innenfläche der Tracheen in der Classe der Insecten keine ganz vereinzelte Erscheinung sind.

Noch muss ich eines wichtigen, bisher unberücksichtigt gelassenen Umstandes gedenken. Unter dem PALMÉN'schen Organ verläuft näm-

lich bei allen 5 von mir untersuchten Ephemeridenspecies ein starker, vom Gehirn kommender Nervenstrang. Seine Lagebeziehungen ergeben sich aus Fig. B, die einen Medianschnitt durch den Kopf einer *Ephemera vulgata* bei schwacher Vergrösserung darstellt. Der erwähnte Nerv (*np*) verläuft in der Medianlinie vom Gehirn (*g*) nach hinten unter dem PALMÉN'schen Organ (*p*) hindurch und heftet sich hinter ihm an der Körperwand an. In einem Theil seines Verlaufs liegt er direct auf dem Nervus recurrens (*nr*) des unpaaren sympathischen Nervensystems. Ich habe den Nervenstrang weiter ins Gehirn verfolgt und kann über seinen Verlauf und Ursprung noch folgende Angaben machen. Er tritt auf der Ventralseite von hinten in das

Gehirn ein und theilt sich bald in 2 Aeste. Diese verlaufen dicht bei einander auf der Ventralseite des Gehirns nach vorn, steigen dann ziemlich senkrecht, noch immer sehr genähert, nach oben, entfernen sich darauf zuerst allmählich etwas von einander, biegen dann in fast rechtem Winkel nach aussen um und splintern schliesslich rechts und links in der dorsalen Ganglienzellenrinde der Protocerebronehemisphären auf. Ausser diesen beiden Wurzeln hat der genannte Nervenstrang aber noch 2. Aus den oberflächlichen Partien der gangliösen Rinde des Protocerebrons entspringt nämlich weit vorn auf jeder Seite ein, allerdings nur zartes und nur wenige Fasern umfassendes Bündel. Diese ziehen nach hinten und unten, treten aus dem Gehirn aus und münden in den Hauptstrang ein, bald nachdem dieser das Gehirn verlassen hat. Eine detaillirtere Beschreibung der Ursprungsweise der genannten 4 zu einem Nerv zusammentretenden Bündel nebst den dazu gehörigen Abbildungen behalte ich mir für eine grössere vergleichende Untersuchung über das Insectengehirn vor, mit der ich zur Zeit beschäftigt bin. Ein Stück des Nerven ist in Fig. 8 unter dem PALMÉN'schen Organ zu bemerken. Aehnlich wie das genannte Organ, so scheint auch der eben besprochene Nerv bei den allermeisten Insecten zu fehlen. Nur bei den Larven von Odonaten (*Libellula*, *Aeschna*) hat BERGER (1878) einen Nerven entdeckt, der mit dem unsern allerdings überraschende Aehnlichkeit hat. Bei der Wichtigkeit die diese Uebereinstimmung für meine Untersuchung zu haben scheint, lasse ich BERGER's Beschreibung in extenso folgen. Er sagt (l. c., p. 9): „Noch muss ich eines bisher unbekanntes Nervenpaares erwähnen, das in der Medianebene an der hintern untern Fläche des Gehirns entspringt. Man beobachtet an einem Frontalschnitt, dass aus 2 Wurzeln, welche sich sofort, nachdem sie aus dem Gehirn hervorgegangen, vereinigen, ein Nerv entspringt, der knapp an der Hinterfläche des Gehirns verlaufend, sich nach aufwärts begiebt und in mehrere Aeste theilt. Im unpaaren Theil dieses Nerven konnte ich einzelne Fasern sich kreuzen sehen. Die intracerebrale Verlaufsweise dieses Nerven ist eine höchst eigenthümliche. An Sagittalschnitten sieht man ihn nach vorn ziehen, wobei er stets an der Unterseite des Gehirns bleibt. An durch den vordersten Theil des Gehirns geführten Frontalschnitten kann man beobachten, dass nahe der Medianebene 2 Faserbündel schräg nach oben zu einem median gelegenen Theil des Rindenbeleges ziehen. Einigemal konnte ich das untere Ende des oben besprochenen Faserbündels hakenförmig umgebogen sehen, so dass ich nicht zweifeln kann, dass dieselben die Fortsetzung des median gelegenen Nervenpaares

vorstellen. Ueber das periphere Ende desselben bin ich leider zu keinem bestimmten Resultat gelangt. Der unpaare Nervenstamm theilt sich, wie ich schon erwähnte, in mehrere Aeste. Von denselben begeben sich 2 in schräger Richtung nach vorn und oben, die Hauptfasermasse des Nerven zieht aber vertical nach aufwärts und theilt sich in 4 Aeste. An dem obern Ende jedes Astes sieht man das Neurilemm sich trichterförmig erweitern und in die Matrix chitinogena übergehen. In dem Trichter liegt ein Haufen von Ganglienzellen, von denen einzelne nach oben gerichtete kurze Fortsätze erkennen liessen. Es scheint wohl zweifellos, dass dieser Nerv einem Sinnesorgan angehört. Möglich wäre es, dass er in Beziehung stände zu den in grosser Anzahl auf dem obern Kopfschild vorhandenen Hautborsten; es gelang mir jedoch nicht eine Nervenfasern zu einer Hautborste zu verfolgen.“ Wie aus den Ausführungen BERGER's hervorgeht, hat sein Nervenpaar innerhalb des Gehirns einen ganz ähnlichen Verlauf wie die beiden Aeste des Hauptstranges der von mir bei *Ephemera* entdeckten Nerven. Dass sich bei den Odonaten die beiden Aeste erst ausserhalb des Gehirns vereinigen, ist ein Unterschied von nur untergeordneter Bedeutung. Dagegen fehlen bei den Odonaten die beiden dünnen Bündel, die bei *Ephemera* noch an der Zusammensetzung des Nerven Theil nehmen. Ebenso fehlt natürlich ein dem PALMÉN'schen vergleichbares Organ, welches BERGER und den andern Autoren, welche Libellenlarven untersucht haben, besonders auch PALMÉN selbst unmöglich hätte entgehen können. Auch ist die periphere Endigung der in ihrer Ursprungsweise so ähnlichen Nerven total verschieden. Zwar heftet sich, wie oben erwähnt, der Nervenstrang auch bei den Ephemeren an die Körperwand an, aber nur vermittels seiner bindegewebigen Umhüllung. Die Nervenfasern, das lässt sich deutlich erkennen, hören fast unmittelbar hinter dem PALMÉN'schen Organ auf. Dieses Factum zwingt dem Beobachter unwillkürlich den Gedanken auf, dass der Nerv zu dem genannten Organ in Beziehung stehen müsse. Diese Vermuthung wird noch durch andere Umstände unterstützt. Gerade dort, wo der Nerv an das Organ herantritt, befindet sich die eine der verdünnten Stellen im Epithel ( $\alpha$  in Fig. 8), auf die ich weiter oben bei der Beschreibung des Organs aufmerksam machte. Auch wüsste ich nicht, welchen Functionen der Nerv sonst dienen sollte. Seitenäste giebt er während seines ganzen Verlaufs nicht ab. Auch an eine Beziehung zu dem unter ihm hinziehenden Nervus recurrens des unpaaren sympathischen Nervensystems kann nicht gedacht werden. Denn wenn auch beide Nerven sich auf eine gewisse

Strecke berühren, so bleiben sie doch immer durch das gut ausgebildete Neurilemm deutlich von einander getrennt. Auch stände es in der ganzen Classe der Insecten ohne Analogie da, dass ein zum sympathischen System gehöriger Nerv seinen Ursprung im Protocerebron hat. Da ein so starker und gut charakterisirter Nervenstrang aber doch eine Function haben muss, bleibt nichts anderes übrig, als diese in der Innervirung des PALMÉN'schen Organs zu suchen, obgleich es mir trotz Anwendung verschiedener specifischer Färbungsmethoden (Eisenhämatoxylin, Kupferhämatoxylin nach VIALLANES, Säurefuchsin) nicht gelungen ist, das Eintreten von Nervenfibrillen in das Epithel des Organs nachzuweisen.

Wenn ich mich nun zu der physiologischen Bedeutung des PALMÉN'schen Organs selbst wende, so muss ich gestehen, dass ich zu einer sichern Auffassung nicht gekommen bin. Anfangs glaubte ich, dass seine Function vielleicht mit dem Wasserleben der Larve in Zusammenhang stehe. Es fehlt ja aber allen andern im Wasser lebenden Insectenlarven, deren Tracheensystem oft und genau untersucht ist. Ich selbst habe noch die Köpfe von Larven von *Notonecta glauca*, *Culex pipiens* und einem Dytisciden untersucht, aber, wie zu erwarten war, ohne Erfolg. Doch auch andere Erwägungen zeigen, dass wir es zweifellos nicht mit einem larvalen Organ zu thun haben. Ich habe oben schon dargethan, dass dasselbe seine volle Ausbildung erst beim Uebergang zum Imagoleben erreicht. Hier kann ich noch hinzufügen, dass seine Beziehungen zu dem eben besprochenen Nerven auch erst im Subimago- oder frühestens auf den ältesten Larvenstadien eintreten. Wie Fig. C, der Längsschnitt durch den Kopf einer *Caënis*-Larve erkennen lässt, ist der Nerv von dem Organ durch einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt. Auch schien es mir, als ob bei jungen Larven in dem Strang noch gar keine nervösen Elemente vorhanden seien. Wir haben es also jeden Falls mit einem Organ zu thun, dass seine Rolle erst während des kurzen Imagolebens der Ephemeren spielt. Man könnte vielleicht meinen, dass das ganze Gebilde nur den Zweck hat, die 4 im Scheitel zusammenstossenden Tracheen-

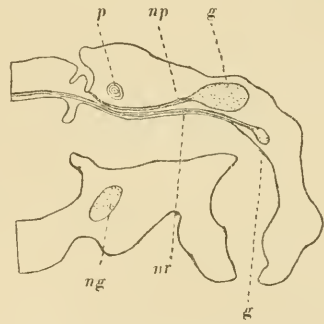


Fig. C. Längsschnitt durch den Kopf einer *Caënis*-Larve. 40 : 1. *g* Gehirn, *p* PALMÉN'sches Organ, *nr* unter dem PALMÉN'schen Organ verlaufender Nerv, *nr* Nervus recurrens, *gf* Ganglion frontale, *ng* Unterschlundganglion.

äste mit einander in offene Communication zu bringen, und dass sich seine phylogenetische Entstehungsweise in der Ontogenie auffallend deutlich erhalten habe. Dem widerspricht aber der so wahrscheinliche Zusammenhang des Gebildes mit einem starken Nerven, der den meisten andern Insecten fehlt; auch lässt sich nicht einsehen, welchen Zweck der Härchenbesatz der Tracheenintima haben sollte, der für das freie Circuliren der Luft doch höchstens ein Hemmniss abgeben könnte. Auch bliebe es dann immer noch sonderbar, warum ähnliche Gebilde bei den zahlreichen Anastomosen im Tracheensystem andrer Insecten, z. B. bei den so ähnlichen in der Mittellinie des Kopfs der *Carabus*-Arten (siehe KOLBE 1893), niemals auftreten. Warum endlich fehlen die concentrisch geschichteten Körper den Anastomosen in den übrigen Körpersegmenten der Ephemeriden selbst?

Ich glaube deshalb, dass für das räthselhafte Organ keine Erklärung gefunden werden kann ohne Berücksichtigung des Nerven. Nehmen wir aber an, dass dieser wirklich zu dem Organ gehört, so kann dieses nichts anderes sein als ein Sinnesorgan. Da es aber, wenn auch ziemlich direct unter der Hypodermis — von dieser nur durch wenig Fettkörper getrennt — doch jeden Falls im Innern des Körpers der Thiere gelegen ist, kann es von allen uns von andern Thiergruppen bekannten Sinnesfunctionen nur denen eines Gleichgewichtssinnes dienen. Es wäre also zu untersuchen, ob das Organ Eigenschaften besitzt, die auf ein Gleichgewichtsorgan schliessen lassen, und ferner, ob die Lebensweise der Ephemeriden den Besitz eines solchen Organs erklärlich erscheinen lässt. Ich will mit der Beantwortung der zweiten Frage beginnen. Wohl jedem Beobachter der freien Natur ist der so besondere und anmuthige Hochzeitsflug der Ephemeriden bekannt. Auch ist er ja oft genug beschrieben worden. „An einem stillen Mai- oder Juniabend“ sagt BREHM (1892), „gewährt es einen zauberhaften Anblick eigenthümlicher Art, diese Sylphiden im hochzeitlichen Florkleide, bestrahlt vom Golde der sinkenden Sonne, sich in den lauen Lüften wiegen zu sehen. Wie verklärte Geister steigen sie ohne sichtliche Bewegung ihrer glitzernden Flügel auf und nieder und trinken Lust und Wonne in den wenigen Stunden, welche zwischen ihrem Erscheinen und Verschwinden, ihrem Leben und Sterben liegen.“ Genauer schildert EATON (1888) den eigenthümlichen Flug der Ephemeriden, der sie, soviel mir bekannt, von allen andern Insecten unterscheidet. Er schreibt<sup>1)</sup>: „Viele kennen die gewöhnliche

1) Ich citire die Stelle in der von ZIMMER (1898) gegebenen Uebersetzung.



Flugart einiger der häufigsten Eintagsfliegen, besonders der Männchen. In Folge einer unterbrochenen Action der Flügel besteht sie in einer tanzartigen Bewegung meist senkrecht auf und nieder: ein schnelles Aufsteigen und dann ein gemächliches sich Sinkenlassen in steter Wiederholung. Der Körper wird während des Aufsteigens in einer wenig von der Senkrechten abweichenden Lage getragen, die Füße nach vorn gestreckt, die Schwanzfäden nachschleppend. *Heptagenia* (*Baëtis*), die ebenso wie ihre Verwandten, auch diese Lage, den Kopf gegen Wind gerichtet, einnimmt, nur dass die Schwanzfäden gespreizt sind, hat dadurch im Axlthal (Devon) den Namen „gelbe Aufrechte“ (Yellow Uprights) erhalten. Während des Sinkens wird der weniger steil getragene Körper getragen durch die bewegungslos halb ausgebreiteten Flügel und die ausgestreckten Schwanzfäden.“ Von der Richtigkeit dieser anziehenden Schilderungen kann sich jeder Beobachter leicht überzeugen<sup>1)</sup>. Für meine Zwecke ist das Wichtigste das so auffallende Niedersinken, das ohne jeden Flügelschlag vor sich geht, wobei die Schwanzfäden und die halb ausgebreiteten Flügel als Fallschirm dienen. Bei diesem Niedersteigen nun glaube ich, könnte ein Organ, welches das Thier über seine Gleichgewichtslage orientirt, wohl von Nutzen sein. Sehen wir also zu, ob das PALMÉN'sche Organ in seinem Bau Eigenschaften erkennen lässt, welche es ermöglichen, ihm statische Functionen zuzusprechen. Ich will natürlich nicht auf die eigenthümliche Aehnlichkeit Gewicht legen, die ein Längs- oder Querschnitt durch die Mitte des Organs mit einem Statolithen aufweist. Diese ist natürlich ganz zufällig und nur durch die concentrische Anordnung der Chitinschalen bedingt. Wichtiger erscheint mir die Lage des Organs genau in der Mittellinie des Hinterkopfs und die vier tiefen, trichterförmigen, ins Kreuz gestellten Aushöhlungen, wie sie Fig. 6 am deutlichsten zeigt. Denn diese vier nach der Mitte des Organs gerichteten Einbuchtungen liegen in vier Hauptrichtungen der Horizontalebene. Dazu kommt, dass durch die vielen concentrischen Chitinschalen mit ihrem feinen Härchenbesatz die Luftcirculation zwischen

1) Das Gesagte bezieht sich nur auf den Hochzeitsflug. Die Ephemeren sind, wie man leicht beobachten kann, auch zu ganz andern Flugweisen befähigt. Oft genug habe ich gesehen, wie aus einem tanzenden Schwarm sich plötzlich ein Theilnehmer hoch erhob und in pfeilgeschwindem Flug geradeaus in die Weite flog. Letzteres ist natürlich für die Ausbreitung der Art von grosser Bedeutung. Denn hätten die Ephemeren nur den tändelnden Hochzeitsflug, so wären sie immer an den Ort ihrer Geburt gebunden und müssten auch dort wieder ihre Eier deponiren.

den 4 zusammentretenden Tracheenästen bedeutend erschwert wird. Kommt nun das Insect beim Fallenlassen und Abwärtssteigen irgend wie aus der Gleichgewichtslage, so könnten sich in den verschiedenen Theilen des PALMÉN'schen Organs Luftdruckunterschiede bemerkbar machen, die auf den darunter verlaufenden Nerven einen Reiz ausüben könnten, welcher durch diesen dem Gehirn zugeleitet würde, um durch Vermittlung desselben, eine leichte Bewegung der Flügel oder Schwanzfäden auszulösen, die dem Thiere seine Gleichgewichtslage wiedergibt und es so am Umpurzeln verhindert. Das PALMÉN'sche Organ hätte also nach dieser Auffassung eine ähnliche Function wie die halbcirkelförmigen Canäle der Wirbelthiere, nur mit dem Unterschied, dass es nicht in den drei Richtungen des Raums, sondern nur in den wesentlichsten einer Ebene orientirt ist. Natürlich ist die ganze Deutung noch vollkommen hypothetisch und muss dies bleiben, bis es gelingt, Nervenendapparate nachzuweisen. Die Härchen auf der Innenseite der Chitinschalen können natürlich nicht als Sinneshaare in Anspruch genommen werden, da nichts für eine solche Natur derselben spricht. Man könnte meinen, der Beweis für die Richtigkeit der von mir versuchten Deutung des Organs liesse sich vielleicht durch zweckmässig angestellte Versuche erbringen. Das erscheint mir aber ziemlich 'aussichtslos. Es wäre ja gewiss nicht unmöglich, das recht oberflächlich gelegene Organ zu zerstören, nachdem man vorher seine Lage so genau festgestellt hat, dass man sie schon von aussen am lebenden Thier angeben kann. Aber ich fürchte, dieses Experiment wird nicht viel helfen. Stellt sich nach dem operativen Eingriff irgend eine Aenderung der Flugweise ein, so kann diese auch durch die Verletzung an und für sich bewirkt sein. Wir wissen aus der experimentellen Gehirnphysiologie der Vertebraten zur Genüge, in welche schwere Irrthümer man geraten kann, wenn man die Verletzung oder Zerstörung eines Organs oder Organtheils als reinen Versuch betrachtet. Während man aber bei einem Wirbelthier wohl warten kann, bis die störenden Nebeneffecte des operativen Eingriffs verschwunden sind, so scheint mir das bei einer „Eintagsfliege“ kaum möglich zu sein. Selbst ein nicht zur Begattung gelangtes Exemplar dürfte in der Gefangenschaft nur zu bald eingehen. Auch würden die Thiere wohl kaum den Hochzeitsflug aufnehmen, wenn man sie nicht in die ihnen zusagende, natürliche Umgebung und unter Artgenossen bringt. Thut man dies aber, so würden einem die Versuchsthiere gar zu leicht ent schlüpfen, nachdem sie einmal aufgestiegen sind. Ebenso wenig Erfolg verspreche ich mir von dem Versuch, die Function des Organs

durch Verkleben der in die Kopftracheen führenden Stigmen festzustellen. Aus diesen Gründen habe ich von Experimenten überhaupt abgesehen und mich entschlossen, meine eigentlich noch nicht ganz reife Untersuchung zu publiciren, in der Hoffnung, dass ein andrer Forscher vielleicht mehr Glück hat und an günstigerem Material die Räthsel zu lösen vermag, die uns das PALMÉN'sche Organ, dieses so sonderbare Gebilde, aufgiebt.

---

### Literaturverzeichniss.

---

1878. BERGER, E., Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 1.
1892. BREHM, Thierleben, 3. Aufl., Leipzig u. Wien.
1888. EATON, A. E., A revisional monograph of recent Ephemeridae or Mayflies, in: Trans. Linn. Soc. London, (2) V. 3.
- 1866-79. GERSTÄCKER, A., Die Arthropoden, in: BRONN Class. Ordn. Thierreich, V. 5, Berlin u. Heidelberg.
1893. KOLBE, H., Einführung in die Kenntniss der Insecten, Berlin.
1857. LEYDIG, F., Lehrbuch der Histologie, Frankfurt a./M.
1859. —, Zur Anatomie der Insecten, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1859.
1877. PALMÉN, J., Zur Morphologie des Tracheensystems, Leipzig.
1847. STEIN, F., Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten, in Monographien bearbeitet, 1., Berlin.
1901. TÜMPEL, R., Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach.
1898. ZIMMER, C., Die Facettenaugen der Ephemeren, in: Z. wiss. Zool., V. 63.
-

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 7.

---

Figg. 1, 3 u. 4. Längsschnitte durch das PALMÉN'sche Organ von *Ephemera vulgata*. 235 : 1.

Figg. 2 u. 5. Querschnitte durch das PALMÉN'sche Organ von *Ephemera vulgata*. 235 : 1.

Fig. 6. Horizontalschnitt durch das PALMÉN'sche Organ von *Ephemera vulgata*. 235 : 1.

Figg. 7 u. 8. Längsschnitte durch das PALMÉN'sche Organ von *Ephemera vulgata*. 680 : 1.

Figg. 9 u. 10. Längsschnitte durch das PALMÉN'sche Organ einer *Caënis*-Larve. 235 : 1.

---

# Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern.

Ein Beitrag zur Kenntniss der schalleitenden Apparate  
und des Zungenbeinbogens bei den Sauropsiden.

Von

**J. Versluys jr.,**

Assistent und Privatdocent an der Universität Amsterdam.

---

Hierzu Tafel 8—11 und 10 Abbildungen im Text.

## Inhalt.

- Einleitung.
- I. Columella auris der erwachsenen Lacertilier; Nomenclatur.
  - II. Columella auris und Labyrinthkapsel.
  - III. Otostapes und Hyostapes.
  - IV. Stapes-Extracolumellar-Gelenk.
  - V. Die Verbindung der Columella auris mit dem Zungenbeinbogen.
  - VI. Das Intercalare; der Processus dorsalis der Columella auris.
  - VII. Das dorsale Ende des Zungenbeinbogens, nachdem es von der Columella auris frei geworden ist, bis zum Zustand bei den erwachsenen Thieren; seine Verbindung mit dem Schädel.
  - VIII. Der Processus internus.
  - IX. Die Entstehung des Insertionstheils der Extracolumella.
  - X. Die Muskeln der Extracolumella.
  - XI. Der Nervus facialis (Chorda tympani) und die Columella auris.
  - XII. Kurze Schilderung der Entwicklung der Columella auris der Lacertilier.
- Anhang: Amphibianiden.
- XIII. Die Lacertilier und *Sphenodon*.
  - XIV. Die Lacertilier und die Crocodilier.
  - XV. Bemerkungen über die Columella auris der Vögel.
  - XVI. Lacertilier und Mammalia.
    - A. Intercalare.
    - B. Homologie der Gehörknöchelchen bei Sauropsiden und Säugthieren.
  - XVII. Zusammenfassendes über das dorsale Ende des Zungenbeinbogens bei Sauropsiden.  
Nachweis der citirten Schriften.  
Erklärung der Abbildungen.

### Einleitung.

Die vorliegende Arbeit ist eine Fortsetzung meiner frühern, 1898 erschienenen, über „Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhyngocephalia“. Als letztere Arbeit abgeschlossen wurde, war es mir nicht möglich, der Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen die ihr gebührende Berücksichtigung zu Theil werden zu lassen. Es war das vorliegende Thatsachenmaterial zu beschränkt, um ein sicheres Urtheil über einige der wichtigsten Fragen zu gewinnen; zu eigenen Untersuchungen fehlte mir die Zeit.

Neben PARKER's älterer Untersuchung (1880) lag damals nur C. K. HOFFMANN's kurze Darstellung der Entwicklung bei *Lacerta agilis* (1889) vor. Dazu ist in neuerer Zeit die in einigen Punkten abweichende Darstellung von KINGSLEY u. RUDDICK (1899) und KINGSLEY (1900) gekommen.

Ich habe mich nun bemüht, vor allem die Punkte zu untersuchen, deren Bestätigung wegen ihrer Bedeutung für den Vergleich mit andern Ordnungen und Classen der Vertebraten erwünscht schien. Daneben wurde auch danach gestrebt, das Bild zu vervollständigen, und andere Classen der Amnioten zum Vergleich heranzuziehen.

Das Material bestand aus verschiedenen Arten. Namentlich lagen mir ziemlich gute Reihen von Embryonen verschiedenen Alters vor von *Lacerta* (15 Serien), von *Platydictylus mauritanicus* (10 Serien) und von *Gecko verticillatus* (8 Serien); daneben einige Serien von *Hemidictylus frenatus* (4) und von *Calotes jubatus* (2).

Dieses Material sowie anderes zum Vergleich benütztes verdanke ich dem überaus freundlichen Entgegenkommen der Herren M. FÜRBRINGER, DAVIDOFF, F. MAURER, L. BOLK, FELIX, C. P. SLUITER und MAX WEBER. Allen diesen Herren spreche ich hier meinen verbindlichsten Dank aus. Namentlich den Herren M. WEBER und SLUITER bin ich für das Interesse, welches sie immer für meine Arbeit gezeigt haben, zu besonderm Dank verpflichtet.

Ich finde es nicht nöthig, eine Darlegung des jetzigen Standes der Frage nach der Homologie der Gehörknöchelchen vorzuschicken. In meiner frühern Arbeit (1898, p. 220) habe ich schon vieles darüber mitgetheilt und auch die Literatur berücksichtigt<sup>1)</sup>. Dazu hat GAUPP

1) Von L. DOLLO habe ich damals nur die Arbeit „On the malleus of the Lacertilia and the malar and quadrate bones of the Mammalia, in: Quart. J. microsc. Sc., (N. S.) V. 23, 1883“ erwähnt (VERSLUYS, 1898, p. 153, 227), in der er sich für die Homologie des Quadratum der

(1899) eine ausführliche Besprechung des Baues, der Ontogenese und der Phylogenese des schalleitenden Apparats bei den Wirbelthieren gegeben (1899), worin die Punkte, über welche die Meinungen noch aus einander gehen, in sehr klarer Weise hervorgehoben sind. Da man nun, wenn man diesen Fragen näher treten will, GAUPP'S Arbeit jeden Falls studiren muss, so sehe ich keinen Grund, hier noch ein Résumé zu geben.

### I. Die Columella auris der erwachsenen Lacertilier.

Es möge eine kurze Schilderung des Baues der Columella auris bei erwachsenen Lacertiliern vorausgeschickt werden, vor allem als Einführung in die Nomenclatur (VERSLUYS, 1898; GAUPP, 1899).

Die Columella auris besteht aus zwei Abschnitten, einem medialen Stapes und einer lateralen Extracolumella (Fig. 1 *St* und *Ext.col*). Beide sind getrennt durch eine Gelenkspalte (*Gel.St.Ext*), oder diese ist verschwunden, und dann lässt sich die Grenze nur noch dadurch bestimmen, dass der Stapes knöchern, die Extracolumella knorpelig ist, höchstens zum Theil verkalkt. Der Stapes hat einen langen, dünnen Stiel und eine oft kaum angedeutete runde oder ovale Fussplatte, welche die Fenestra ovalis verschliesst. Bei einigen Arten zeigt der Stapes am Uebergang von Stiel und Fussplatte ein Loch, durch das eine Arterie, die Arteria facialis, hindurchtritt (*L*). Die Extracolumella besteht aus einem stabförmigen Abschnitt, den ich Stiel genannt habe (Fig. 1 *St.Ex.col*), welcher die Verlängerung des Stieles des Stapes bildet, und einem im Trommelfell liegenden oder doch die Verbindung mit demselben vermittelnden Insertionstheil. Letzterer besteht immer aus einem ventralwärts und nach vorn gerichteten Abschnitt, der Pars inferior, und einer dorsalwärts und caudalwärts gerichteten Pars superior (Fig. 1 *Pars inf.* u. *Pars sup*). Daneben kommen ziemlich oft noch zwei kleine Fortsätze vor, ein nach vorn und dorsalwärts gerichteter Processus accessorius anterior und ein caudalwärts und etwas ventralwärts gerichteter Processus accessorius posterior (Fig. 1 *Proc. acc. ant* u. *Proc. acc. post*).

Sauropsiden mit der Pars zygomatica des Squamosums bei Säugethieren ausspricht. DOLLO hat sich aber später einer andern Meinung angeschlossen, nämlich dass das Quadratum dem Tympanicum der Säuger homolog sei (L. DOLLO, Nouvelle note sur le Champosaure, in: Bull. Soc. Belg. Géol. Bruxelles, V. 5, 1892, p. 182), was mir der Zeit leider entgangen war.

Der Stiel der Extracolumella sendet in der Nähe seines medialen Endes einen Fortsatz ab, der sich dem Periost des Quadratum anlegt und sich sogar bei einigen Arten entlang dem Quadratum ventralwärts ziemlich weit ausdehnt als ein zarter, sich ventralwärts verjüngender Knorpelfaden. Ich habe ihn Processus internus genannt (Fig. 1 *Proc.int.*).

Von der ventralen Spitze der Pars inferior des Insertionstheils zieht eine Sehne im Trommelfell dorsalwärts bis zum obern Ende der Pars superior. Dort nimmt die Sehne, welche immer stärker geworden ist, einen mehr medialen Verlauf (Fig. 1 *S*) und heftet sich bei einigen Lacertiliern an der vordern ventralen Fläche des Processus paroticus fest, bei andern Lacertiliern aber an einem dort befindlichen Knorpelstück. Letzteres ist meist nur ein medialer Fortsatz eines grössern Knorpelstückes, welches dem Processus paroticus lateral und vorn, ventral vom Squamosum, aufgelagert ist. Ich will diesen Knorpel, von dem die Sehne abgeht, Intercalare nennen (Fig. 1 *Int.c.*, siehe hierüber weiter unten XVI, A). Die Sehne der Extracolumella heftet sich nur dann direct am knöchernen Processus paroticus an, wenn das Intercalare fehlt oder doch rudimentär ist.

Für die ausführlichere Schilderung muss ich auf meine frühere Arbeit (1898, p. 134) verweisen.

## II. Columella auris und Labyrinthkapsel.

HOFFMANN (1889, p. 16, 17) hat bei Embryonen von *Lacerta agilis* gefunden, dass ein medialer Abschnitt der Columella auris als ein Fortsatz der Labyrinthkapsel entsteht. Er fand keine Grenze zwischen dem Blastem der Labyrinthkapsel und dem medialen Ende des Stapes.

KINGSLEY (1900, p. 215) fand dagegen bei Embryonen eines Lacertiliers, wahrscheinlich von *Sceloporus* (einem Iguaniden), Verhältnisse, die er, wie folgt, beschrieben hat: „The stapedia portion of the stroma [des Hyoidbogens] runs inward from its point of connection with the hyoid proper . . . etc. Its proximal end terminates a short distance from the labyrinth of the inner ear, its shaft lying above the lateral portion of the pharynx. Proximally it has no connection with the otic capsule, which is just beginning to be differentiated, while the stapedia tissue is much more dense.“

Das Resultat der Untersuchung meiner Präparate ist folgendes.



A. *Lacerta agilis* und *muralis*.

Bei einem sehr jungen Embryo von *Lacerta* (Embryo II; 1. Kiemen-  
spalte noch geöffnet; Blastembildung des Skelets anfangend, die Blastem-  
massen sind aber noch nicht scharf abgrenzbar) finde ich keine Grenze  
zwischen dem Blastem des Stapes und demjenigen der Labyrinthkapsel.  
Die Zellkerne liegen etwas dichter im Centrum des Blastems, woraus  
sich der Stapes entwickeln wird, aber nach dessen Rändern hin wird  
dieses Blastem weniger dicht und stimmt in Dichte und Grösse der  
Kerne mit der Anlage der Labyrinthkapsel überein, so dass es in meinen  
Präparaten (Querschnittserie der Ohrgegend; Schnittdicke  $6\ \mu$ ; Färbung  
mit Parakarmin) nicht möglich ist, beide Blastemmassen gegen ein-  
ander abzugrenzen. Bei einem andern Embryo, der offenbar noch  
etwas jünger ist (Embryo I), finde ich das Blastem der Columella auris  
eben erkennbar. In der Gegend der Labyrinthkapsel liegen die Kerne  
nur wenig dichter als im benachbarten Gebiet, wo sich kein Skelet  
bilden soll. Die Stapesbasis reicht schon so weit medialwärts wie im  
definitiven Zustand und bleibt hier nicht lateralwärts von dem Areal,  
wo sich die Gehörkapsel bildet (wie es bei Säugethierembryonen der  
Fall ist). Eine Abgrenzung des Stapes gegen die Labyrinthkapsel ist  
auch bei diesem Embryo, wo beide am Anfang ihrer Bildung stehen,  
nicht möglich. Bei einem etwas ältern Embryo von *Lacerta muralis*  
(Embryo III; Querschnitte,  $6\ \mu$  dick; die 1. Kiemen-  
spalte eben wieder geschlossen, die 2. noch geöffnet) findet sich in der Gegend, wo eine  
Grenze zwischen Stapes- und Labyrinthblastem etwa liegen müsste,  
ventral eine schmale, zellenarme Zone, dorsal aber vollständige Con-  
tinuität beider Blasteme. Ob ventral wirklich Spuren einer Grenze  
zwischen Stapes und Labyrinthkapsel vorliegen, lässt sich aus den  
Schnitten nicht sicher entnehmen.

Auch bei allen ältern Embryonen, bei welchen Stapes und Labyrinth-  
kapsel noch auf dem Blastemstadium stehen, finde ich eine Abgrenzung  
beider nicht möglich. Nur ist im Centrum der Anlage der Stapes-  
fussplatte das Blastem etwas dichter, etwas weiter vorgeschritten als  
mehr peripher und in der Labyrinthkapsel. In Fig. 2 habe ich einen  
Querschnitt der Ohrgegend von *Lacerta agilis*, Embryo IV, abgebildet  
(der Embryo war 8 Tage nach der natürlichen Eiablage abgetötet),  
in dem die Continuität der Blastemmassen deutlich hervortritt; die  
relative Dichtigkeit der Kerne wurde möglichst genau angegeben, doch  
sind die Kerne etwas zu klein gezeichnet, und es musste daher, um

den Charakter des Bildes treu wiederzugeben, die Lage der Kerne überall etwas zu dicht angegeben werden.

Für *Lacerta* finde ich also dasselbe Verhalten wie HOFFMANN, und zwar vom allerersten Anfang der Blastembildung an.

Wenn später Vorknorpelbildung auftritt (d. i. wenn die Kerne wieder merklich aus einander weichen), hat die Fussplatte des Stapes ihren eigenen Vorknorpelkern, welche in meinen Präparaten immer durch eine Blastemzone vom Vorknorpel der Labyrinthkapsel getrennt bleibt. Dieser Vorknorpelkern des Stapes entsteht später als die Vorknorpelbildung im Bereiche des Canalis semicircularis horizontalis des Labyrinths, aber früher als die Vorknorpelbildung im ventralen Bezirk der Ohrkapsel. Wenn dann der Knorpel in der Stapesbasis und der Labyrinthkapsel auftritt, sind beide getrennt durch eine breite Blastemzone. Aus diesem Blastem entwickelt sich das Bindegewebe, welches beim erwachsenen Thier den Stapes in der Fenestra ovalis befestigt.

Andere Verhältnisse finde ich aber bei Geckoniden.

#### B. *Platydactylus mauritanicus*.

Mein jüngster Embryo dieser Art (I; Querschnitte, 6  $\mu$  dick; 1. Kiemenspalte eben verschlossen) zeigt eine als dichte Blastemmasse deutlich erkennbare Columella auris. Ihr inneres Ende wird von einer Arterie, der Arteria facialis, durchbohrt, ein Verhalten, welches ich schon früher (1898, p. 186) von einigen andern Geckonidenarten beschrieben habe.

Wichtig ist nun, dass der medial von dieser Arterie liegende Abschnitt der Columella auris, aus welchem sich die Fussplatte des Stapes entwickelt, sich gegen das Blastem der Labyrinthkapsel deutlich abgrenzen lässt (Fig. 3). Es ist das Blastem der letztern im Umkreis der Stapesfussplatte erst äusserst schwach entwickelt, und dadurch liegt der mediale Abschnitt des Stapes als dichte Zellenmasse im viel zellenärmeren Gewebe der Labyrinthkapsel. Letzteres ist in den Querschnitten (Fig. 3 *Bl. O*) ventral erst durch einen schmalen Blastemstrang angedeutet, welcher deutlich etwas medial vom Stapes bleibt. Dorsal findet sich eine grössere Zellenverdichtung, welche nicht so scharf gegen den Stapes abgrenzbar ist. Aber durch die dichtere und circuläre Lage der Zellen und durch blässere Färbung von beinahe allen Zellkernen bekundet der Stapes seine Selbständigkeit gegenüber dem Skelet der Ohrkapsel.

Bei einem anscheinend nur sehr wenig ältern Embryo dieser Art (Embryo II, Querschnitte, 6  $\mu$  dick) ist das Blastem der Ohrkapsel

etwas weiter vorgeschritten, und es ist bei diesem Embryo deutlich, wie das Blastem der Labyrinthkapsel medial vom Stapes eine kontinuierliche Schicht bildet (in Fig. 3 schon angedeutet). Der Stapes liegt zwar diesem Blastem an, lässt sich aber doch durch die dichtere Lage und etwas blässere Färbung seiner Zellkerne gegen dasselbe abgrenzen. Ventral liegen die Blasteme vom Stapes und Ohrkapsel sogar etwas von einander entfernt, indem eine zellenarme Zone zwischen beiden auftritt.

Auch bei einem noch etwas ältern Embryo (Frontalschnitte) legt der Stapes sich nur gegen die Ohrkapsel an, lässt sich aber sehr gut gegen letztere abgrenzen. Das Ohrkapselblastem setzt sich auch im Bereich der spätern Fenestra ovalis als dünne Zellschicht fort (Fig. 4 *Bl. O'*).

Die Verhältnisse bei diesen Embryonen von *Platydictylus* stimmen vollständig mit dem, was KINGSLEY (1900) bei *Sceloporus* gefunden hat. Bei weiterm Wachstum kommt die Stapesbasis immer mehr in die Labyrinthwand zu liegen. Die Blastemschicht medial vom Stapes wird dabei undeutlicher und geht wahrscheinlich im Perichondrium des Stapes auf.

Der Stapes verknorpelt ohne Zusammenhang mit dem Knorpel der Ohrkapsel. Seine Verknorpelung findet etwa gleichzeitig statt mit der des dorsal von ihm liegenden Abschnittes der Ohrkapsel und früher als die Verknorpelung im ventralen Bezirk der letztern.

### C. *Gecko verticillatus*.

Die Verhältnisse dieser Art stimmen mit denen von *Platydictylus* überein. Beim jüngsten Embryo (I; 1. Kiemenspalte wieder geschlossen, die andern noch offen; der Embryo scheint mir weiter vorgeschritten als der Embryo I von *Platydictylus*, nach welchem die Fig. 3 gezeichnet wurde, aber jünger als der Embryo der Fig. 4) liegt der Stapes lateral vom Blastem der Labyrinthkapsel, letzteres zwar mit seiner ganzen medialen Fläche berührend, aber durch die grössere Dichte seines Blastems gegen das noch sehr lockere Blastem der Labyrinthkapsel deutlich abgrenzbar.

Bei einem merklich ältern Embryo vom *Gecko* (Embryo III, alle Kiemenspalten geschlossen) hat sich die dichtere Zellschicht, welche beim jüngern Embryo I derselben Art die Lagena umhüllt, schon getrennt in eine äussere dichtere Schicht, das Skeletblastem, und eine innere zellenarme Schicht embryonalen Bindegewebes. Auch hier ist der Unterschied in der Dichte der Zellen zwischen dem Ohrkapselblastem (d. i. der äussern Schicht) und dem lateral ihm an-

liegenden Stapesblastem noch nicht ganz verschwunden; der Stapes ist mit Parakarmin etwas dunkler gefärbt, und die Grenze zwischen beiden wird ziemlich scharf angegeben durch eine dichtere, durch noch etwas dunklere Färbung hervortretende Zellschicht. Dieser Embryo von *Gecko* ist erheblich weiter vorgeschritten als der Embryo von *Platy-dactylus* der Fig. 4.

Der Stapes behält auch bei der Verknorpelung seine Selbständigkeit gegenüber der Labyrinthkapsel, bleibt davon erst durch Blastem, später durch Bindegewebe getrennt.

Bei *Hemidactylus frenatus* geben die Querschnitte ein Bild, wie es in Fig. 2 von *Lacerta* abgebildet wurde. Eine Abgrenzung des Stapes gegen das Ohrkapselblastem ist nicht möglich.

Aus dem oben Mitgetheilten geht Folgendes hervor.

HOFFMANN's Angabe, dass sich bei jüngern *Lacerta*-Embryonen der Stapes nicht gegen die Ohrkapsel abgrenzen lässt, kann ich bestätigen; Aehnliches finde ich auch bei *Hemidactylus* (nur eine Serie!). Andererseits war bei *Platy-dactylus* und *Gecko* immer eine Abgrenzung möglich, wie KINGSLEY von *Sceleporus* (*Iguanidae*) beschrieben hat.

Bei *Platy-dactylus* und *Gecko* setzt sich die Ohrkapsel auch medial vom Stapes als eine kontinuierliche Blastemschicht fort, wird also auch da angelegt, wo später die Fenestra ovalis entsteht. Dies beweist aber, dass die Fussplatte des Stapes sich nicht aus diesem Theil der Ohrkapsel bildet, sondern eine von der Ohrkapsel unabhängige Skeletbildung ist. Die Unterscheidung beider ist bei diesen Arten auch erheblich leichter, indem der Stapes früher angelegt und immer weiter vorgeschritten ist als das Ohrkapselblastem. Die Continuität beider Blastemmassen bei *Lacerta* und *Hemidactylus* ist wohl vor allem Folge davon, dass beide Skeletbildungen etwa gleichzeitig erscheinen und immer gleich weit vorgeschritten sind. In Folge dessen liegen bei diesen beiden Arten zwei Blastemmassen von gleicher Dichte und Beschaffenheit in enger Berührung, so dass eine Abgrenzung nicht möglich ist. Aber daraus darf nicht auf einen genetischen Zusammenhang geschlossen werden.

Nicht unmöglich erscheint es, dass in der zarten Blastemschicht, welche die Labyrinthkapsel medial von der Stapes vervollständigt, bisweilen noch Knorpel auftritt. Bei *Platy-dactylus* und *Gecko* ist dies zwar nach meinen Präparaten kaum möglich, denn die Schicht wird hier mit zunehmendem Alter immer zarter. Aber für *Lacerta* möchte ich eine geringe Beteiligung dieser Schicht, welche hier nicht vom Stapesblastem getrennt werden kann, nicht ausschliessen; meine Prä-

parate erlauben letzteres nicht. Allerdings fand ich keinen gesonderten medialen Knorpelkern!

Durch eine solche, an sich geringe Betheiligung der Labyrinthkapsel an dem Aufbau der Fussplatte des Stapes lässt sich vielleicht der knorpelige Zusammenhang zwischen Stapes und Labyrinthkapsel erklären, welchen SCHAUMSLAND (1900, p. 834) bei vielen Embryonen von *Sphenodon* gefunden hat; vielleicht auch das Auftreten eines besondern, sehr kleinen, ganz medialen Knochencentrums in der Fussplatte des Stapes bei Crocodiliern (W. K. PARKER, 1885, p. 285, tab. 69, fig. 1, 2, 3).

Ich erwähne dies nur, um zu betonen, dass meine Präparate nur für *Gecko* und *Platydaetylus*, nicht aber für *Lacerta* und andere Sauropsiden eine Betheiligung der Labyrinthkapsel am Aufbau des Stapes ausschliessen. Wohl aber beweisen meine Präparate, dass bei *Gecko* und *Platydaetylus* die Fussplatte des Stapes ein vom Labyrinth unabhängig entstehender Skelettheil ist. Und dann wird man doch wohl gezwungen, für die Fussplatte bei allen Lacertiliern eine Entstehung ganz oder grössten Theils von der Labyrinthkapsel aus zu verneinen. Hierin schliesse ich mich KINGSLEY (1900, p. 216) an.

### III. Otostapes und Hyostapes.

Nach HOFFMANN (1889, p. 16; 1890, p. 2016) besteht die Columella auris (er nennt dieselbe Stapes) bei *Lacerta* aus zwei Abschnitten. Der eine, weitaus grösste, den er Otostapes nennt, sei ein Theil des mesoblastischen Labyrinths; der andere, viel kleinere Abschnitt, der Hyostapes, sei ein vom Hyoidbogen abgetrennter Skelettheil. Er sagt darüber (1890, p. 2017) folgendes: „Sehen wir jetzt, wie das Blastem sich verhält, welches die Grundlage bildet, aus der sich das knorpelige und knöcherne Labyrinth entwickelt. In der Gegend der Cochlea giebt dasselbe, noch bevor es irgend eine Spur von Knorpelbildung zeigt, distalwärts einen Fortsatz ab, welcher die Anlage desjenigen Theiles des Stapes bildet, den ich als Otostapes bezeichne habe. Gleichzeitig sendet der Zungenbeinbogen proximalwärts ebenfalls einen Fortsatz ab, der dem soeben genannten entgegenwächst und mit ihm verwächst, aber so, dass die Grenzen beider Stücke auch in den spätern Entwicklungsstadien noch deutlich zu sehen sind. Letztgenanntes Stück bildet nun den andern, aber viel kleinern Theil des Gehörknöchelchens, den ich ‚Hyostapes‘ genannt habe.“

Und l. c., p. 2019: „Wenn der embryonale Knorpel in Hyalinknorpel sich umgebildet hat, ist das distale Ende des Otostapes mit

dem proximalen Theil des Hyostapes wohl bereits vollständig verwachsen, aber doch so, dass das Grenzgebiet beider Theile auf Querschnitten noch sehr deutlich zu sehen ist. In noch spätern Entwicklungsstadien, wenn die erste Knochenbildung in dem knorpligen Labyrinth und in dem proximalen Theil des Otostapes aufzutreten anfängt, verschmelzen Otostapes und Hyostapes so vollständig mit einander, dass es sehr schwierig ist, die Grenze beider Theile angeben zu können.“

Bis so weit HOFFMANN.

Dieser Angabe von HOFFMANN muss ich als Ergebniss meiner Präparate gegenüberstellen, dass ich schon von den frühesten Stadien an bei *Lacerta*, schon beim Embryo II (1. Kiemenspalte noch geöffnet) mit noch ziemlich lockerer, nicht genau abgrenzbarer Blastemanlage der Columella auris, letztere als eine continuirliche Zellenverdichtung finde, mit nur wenig schwächerer Zellenanhäufung in der Mitte des Stapes. Und bei diesem Embryo ist die Blastembildung noch so wenig weit vorgeschritten, dass sie eben erst deutlich erkennbar ist; jüngere Embryonen werden kaum eine Blastemanlage der Columella auris besitzen, nur eine über die ganze Mittelohrregion ausgedehnte Zellenverdichtung. Auch bei meinem sehr jungen Embryo I von *Platy-dactylus* tritt die Columella auris als continuirliches Blastem, ohne Discontinuität, hervor (siehe Fig. 5)<sup>1)</sup>.

Ich habe nun in meinen Präparaten nach der Grenze zwischen Otostapes und Hyostapes gesucht. Dieselbe soll lateral vom Processus internus liegen. HOFFMANN (1889, p. 18) beschreibt nämlich einen knorpligen Processus otostapedis, welcher zum Quadratum geht und, wie aus seiner fig. 4, tab. 3, geschlossen werden kann, mit meinem Processus internus identisch ist. Und dieser Processus otostapedis ist ja ein Fortsatz des Otostapes.

Diese Grenze ist bei ältern Embryonen von *Lacerta agilis*, deren Columella auris schon verknorpelt ist, leicht aufzufinden als eine dünne, den hyalinen Knorpel durchtrennende Blastemscheibe (*Lacerta*, Embryo XIII, XIV). An derselben Stelle beschrieb schon früher LEYDIG (1872, p. 87, fig. 149 a) bei erwachsenen Thieren eine bisweilen auftretende Andeutung einer Trennung. Und ich selbst (1898, p. 72, fig. 59 x, tab. 5) fand bei erwachsenen Exemplaren von *Lacerta*

1) Dass in meiner Fig. 3 die Columella auris nicht weiter lateralwärts reicht, ist nur Folge davon, dass die Columella auris schräg latero-caudalwärts gerichtet ist, also auf Querschnitten des Kopfes schräg getroffen wird.

*ocellata* eine Einschnürung, wo der Stiel der Extracolumella mit ebenen Flächen getheilt werden konnte. Die Grenze zwischen Otostapes und Hyostapes bleibt also auch bei der erwachsenen *Lacerta* bestehen (siehe Fig. 1 bei *a*).

Bei jüngern Embryonen von *Lacerta*, deren Columella auris noch nicht verknorpelt ist, konnte ich aber keine Spur einer Trennung in Otostapes und Hyostapes finden. HOFFMANN'S Grenze, wie sie auf seinen figg. 7, tab. 1, 3 und 9, tab. 2, und 1, 3 und 4, tab. 3, abgebildet ist, tritt in meinen Präparaten erst bei der Verknorpelung auf, also relativ spät. Die Grenze ist kein Beweis für HOFFMANN'S 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 auris. Die Verknorpelung fängt bei der Basis des Otostapes an und schreitet von dort distalwärts bis an diese Grenze vor. Der Hyostapes verknorpelt erst später mit einem selbständigen Knorpelkern, der etwa da auftritt, wo Stiel und Insertionstheil der Extracolumella in einander übergehen, und dann medialwärts vorschreitet. Zwischen beiden Knorpelbildungen bleibt dann zuletzt die Blastemscheibe als schmale, nicht verknorpelnde Blastemschicht übrig, wodurch auch bei erwachsenen eine Trennung beider Abschnitte möglich ist (wenigstens oft).

Auch bei *Platydactylus* und *Gecko* tritt eine solche Blastemscheibe auf, der Rest einer breiten Blastemzone, welche die Knorpelkerne von Otostapes und Hyostapes trennt. Nur finde ich dieselbe hier breiter und weniger scharf als bei *Lacerta*. Bei erwachsenen Exemplaren von *Gecko* finde ich dieselbe nicht. Im Blastemstadium konnte ich auch bei diesen Geckoniden keine Grenze zwischen Otostapes und Hyostapes finden.

HOFFMANN'S Angabe, es entstehe die Columella auris von *Lacerta* aus zwei getrennt angelegten Abschnitten, welche vom Zeitpunkt ab, wo sie sich berühren, lange Zeit deutlich gegen einander abgegrenzt bleiben, ist unrichtig. Die Grenze entsteht erst spät, bei der Verknorpelung in einer vorher längere Zeit kontinuierlichen Blastemmasse; sie ist kein Beweis für einen Ursprung der Columella auris aus zwei genetisch verschiedenen Abschnitten, einem labyrinthären und einem hyoidalen.

Ich besitze nicht genügend zahlreiche Präparate, um zu behaupten, dass beim ersten Auftreten des Blastems Otostapes und Hyostapes nicht als getrennte Zellenverdichtungen angelegt werden. Dies scheint a priori sehr gut möglich; das Stadium HOFFMANN'S kann mir sehr

gut entgangen sein, wenn die Vereinigung beider Blastemmassen nur sehr bald nach ihrem ersten Auftreten stattfindet. Das Vorkommen gesonderter Knorpelkerne in Hyostapes und Otostapes könnte damit Hand in Hand gehen. Sehr scharf könnte diese Trennung allerdings bei der relativen Dichte der Zellen in der ganzen Mittelohrregion und der zuerst nur wenig dichtern Zellenanhäufung der Columella auris (*Lacerta*, Embryo I, II; *Platydictylus*, Embryo I) nicht hervortreten.

Wir konnten aber im vorigen Abschnitt beweisen, dass der Stapes als eine von der Labyrinthkapsel unabhängige Bildung betrachtet werden muss. Und dann genügt eine solche eventuelle und bald vorübergehende Discontinuität in dem Blastem der Columella auris nicht, den Stapes als einen nicht zum Zungenbeinbogen gehörigen Skelettheil zu betrachten, wo er doch schon sehr früh continuirlich damit zusammenhängt.

Es sei hier aber nochmals hervorgehoben, dass ich in meinen Präparaten keine Discontinuität gefunden habe. Auch KINGSLEY erwähnt eine solche nicht.

Ich leite aus meinen Präparaten ab, dass die Blastemscheibe zwischen Oto- und Hyostapes die Grenze darstellt zwischen zwei von je einem eigenen Centrum aus verknorpelnden Abschnitten der Columella auris; sie bezeichnet nicht das dorso-mediale Ende des Hyoidbogens; letzterer setzt sich bis in die Fenestra ovalis fort.

#### IV. Das Stapes-Extracolumellar-Gelenk.

Wie HOFFMANN (1889, p. 18) schon mitgetheilt hat, liegt die Grenze zwischen Otostapes und Hyostapes lateral von einem Fortsatz, den er Processus otostapedis genannt hat und der mit meinem Processus internus der Extracolumella (VERSLUYS, 1898, p. 144) identisch ist. Sie liegt also an einer andern Stelle als die Grenze (oder das Gelenk) zwischen dem knöchernen Stapes und der knorpeligen Extracolumella des Erwachsenen, welche ja medial von diesem Fortsatz liegt (Fig. 1 a u. *Gel. St. Ext.*). Beide sind also nicht identisch. Ein lateraler Abschnitt des Otostapes verknöchert niemals, und dieser bildet später den medialen Theil des Stieles der Extracolumella (Fig. 1 O). Es haben also Extracolumella und Stapes bei *Lacerta* nicht jede ihren eigenen Knorpelkern, sondern die Extracolumella verknorpelt theilweise vom Stapes aus, theilweise mit einem eigenen Knorpelkern (der den Hyostapes bildet).

Das Stapes-Extracolumellar-Gelenk bildet sich erst sehr spät. Ich finde noch keine Spur davon bei meinem ältesten Embryo von *Lacerta*,



bei welchem die Deckknochen schon in voller Bildung sind und auch die Verknöcherung des Quadratum schon weit vorgeschritten ist. Bei Geckoniden fehlt das Gelenk, so dass die Trennung in Stapes und Extracolumella nur durch die Verknöcherung des Stapes angegeben wird. Selbst bei meinem ältesten Embryo von *Gecko*, der in der Ohrgegend beinahe 7 mm breite Querschnitte gegeben hat, ist von einer Grenze zwischen Extracolumella und Stapes nichts zu sehen, die Columella auris ist ein continuirlicher Knorpelstab. Bei jüngern Embryonen tritt eine Blastengrenze auf, dieselbe entspricht aber der Grenze zwischen den beiden Knorpelcentren von Otostapes und Hyostapes, nicht dem fraglichen Gelenk.

Sowohl das sehr späte Auftreten der Stapes-Extracolumellar-Gelenks als die Thatsache, dass die Verknorplung beiderseits von diesem Gelenk von demselben Knorpelkern (dem des Otostapes) ausgeht, beweist zur Genüge, dass dieses Gelenk nur eine in einem einheitlichen Skeletstück entstandene secundäre Grenze darstellt.

Dass es ein altes Gelenk ist, welches die Stammformen der Reptilien, wenigstens der Lacertilier, Rhyngocephalier und Crocodilier, schon erworben hatten, macht die vergleichende Anatomie sehr wahrscheinlich (Näheres bei VERSLUYS, 1898, p. 134—138). Das späte Auftreten des Gelenks während der Ontogenese ist kein Beweis gegen diese Annahme.

## V. Die Verbindung der Columella auris mit dem Zungenbeinbogen.

Schon bei meinen jüngsten Embryonen (namentlich *Lacerta* II; anfangende, aber noch nicht scharf hervortretende Blastemmassen) ist deutlich zu erkennen, dass die Blastemmasse, welche die Anlage der Columella auris bildet, lateral nach hinten und ventralwärts abbiegt und sich continuirlich in den Zungenbeinbogen fortsetzt (Fig. 6). Bei etwas ältern Embryonen ist es möglich, die Blastemmassen annähernd gegen das umgebende Gewebe abzugrenzen und eine Abbildung der Columella auris und des Zungenbeinbogens nach den Schnittserien herzustellen (Fig. 5 *Platydictylus* I; Fig. 7 *Platydictylus* V; Fig. 8 *Lacerta* V). Es ist dann auch die Pars inferior des Insertionstheils der Extracolumella als stumpfer Auswuchs der Columella auris schon angelegt. Aus den Figuren geht hervor, dass derselbe etwas weiter lateralwärts reicht als die Stelle liegt, wo der Zungenbeinbogen von der Columella auris abbiegt. Namentlich an den Figg. 5 und 8 ist deutlich zu ersehen, wie der Zungenbeinbogen bei diesen, in der Ent-

wicklung schon etwas weiter vorgeschrittenen Embryonen nicht mehr die directe Fortsetzung der Columella auris bildet, sondern sich von hinten an die Columella auris heftet, an der Stelle, wo der Insertionstheil in den Stiel der Extracolumella übergeht.

Bei *Lacerta* bleibt diese Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Columella auris auch bei der weiteren Entwicklung ganz lateral liegen. Dies hat HOFFMANN schon beobachtet und in seiner fig. 3, tab. 3 (1889), abgebildet.

Wenn wir von dem in Fig. 8 abgebildeten Zustand (*Lacerta agilis*, Embryo V, 12 Tage nach der Eiablage getödtet) ausgehen, so finden wir für *Lacerta* folgende Umbildung der Zungenbeinbogen-Extracolumellar-Verbindung:

Beim Embryo VI (*L. agilis*, 16 Tage nach der Eiablage getödtet) ist der Zusammenhang beider noch deutlich, aber doch etwas dünner als der nächstfolgende Theil des Zungenbeinbogens (die Spitze des 1. Zungenbeinhorns). Die Verbindungsstrecke verläuft ventralwärts und etwas caudalwärts, das darauf folgende 1. Zungenbeinhorn nach vorn, ventralwärts und stark medialwärts. Ich nenne die Verbindungsstrecke Interhyale; so wird dieselbe auch bei Säugethieren genannt. Während das Interhyale aus Blastem besteht, zeigt das dorsale Ende des 1. Zungenbeinhorns schon den ersten Anfang der Knorpelbildung, indem die Zellen aus einander weichen (Vorknorpelstadium). Wo das Interhyale von der Extracolumella abbiegt, d. h. wo Stiel und Insertionstheil in einander übergehen, tritt auch eine schwache Vorknorpelbildung auf.

Beim Embryo VIII (*L. agilis*, 23 Tage nach der Eiablage getödtet) ist das Interhyale länger und dünner geworden. Es ist ein dichter, nicht scharf abgrenzbarer Zellenstrang, welcher vom Insertionstheil in der Höhe des Stieles abgeht und bis zum dorsalen Ende des 1. Zungenbeinhorns, des Zungenbeinbogens im engern Sinne, verfolgbar ist.

Beim weitem Wachstum wird nun das Interhyale ein immer längerer und zarterer Zellenstrang, der, ventro-caudalwärts verlaufend, immer Extracolumella und Zungenbeinbogen verbindet. Während der Uebergang desselben in letztern so ziemlich auf einmal stattfindet, sendet die Extracolumella jetzt einen stumpfen, knorpeligen Fortsatz dem Interhyale entgegen. Die Fig. 9 (*L. agilis*, Embryo X, Sagittalschnitte) wird den Verlauf des Interhyale verdeutlichen.

Ist die Verknorpelung der Columella auris vollzogen, so ist das Interhyale noch mehr rückgebildet.

Beim Embryo XIII ist es in ein dünnes Bindegewebsbündel umgebildet, welches von einem besondern, vorknorpiligen Fortsatz des Insertionstheils der Extracolumella abgeht und sich bis zum Zungenbeinbogen verfolgen lässt. Fängt die Verknöcherung des Articulare und des Quadratum an, dann ist das Bindegewebe schon wieder verschwunden, und es ist nur der kurze, jetzt knorplige Fortsatz des Insertionstheils übrig geblieben, von welchem das Interhyale abging (Embryo XV). Es ist dann die Gestalt der Extracolumella schon so ähnlich derjenigen der erwachsenen *Lacerta*, dass alle die Fortsätze, welche bei Erwachsenen vorkommen, sich erkennen lassen; und es stellt sich dabei heraus, dass der Fortsatz, von dem das Interhyale abgeht, der Processus accessorius posterior der ausgebildeten Columella auris ist (Fig. 1 *Proc. acc. post.*; VERSLUIS, 1898, tab. 5, fig. 59).

Das dorsale Ende des Zungenbeinbogens (des 1. Zungenbeinhorns) hat sich indessen allmählich caudalwärts verschoben und liegt in der Halsgegend, annähernd gleich hoch wie die Columella auris.

Bei *Platydictylus mauritanicus* findet beim weitem Wachstum keine Verschiebung der Hyoidbogen-Extracolumellar-Verbindung lateralwärts statt (Fig. 5, 7 u. 10). Zugleich mit der Verknorplung wächst hier der Hyoidbogen (im engern Sinne, das 1. Zungenbeinhorn) dorsalwärts empor, lateral am Interhyale vorbei. Beim Embryo VII (Fig. 11) hat dieses Wachstum schon angefangen. Das Interhyale ist hier ein stark nach aussen concav gebogener Blastemstrang, der caudalwärts und etwas medialwärts verläuft. Es findet sich in 16 auf einander folgenden Querschnitten der Serie von je 6  $\mu$  Dicke und hat also parallel der Längsaxe des Thieres eine Länge von  $\pm 0,096$  mm; der Querdurchmesser ist etwa 0,064 mm. Lateral von seinem hintern Ende, mit ihm seitlich verbunden, liegt die Spitze des Hyoidbogens, welche schon Knorpel aufweist und unter scharfer Biegung ins Blastem des Interhyale übergeht (Fig. 11). Im Interhyale tritt eine von der Extracolumella (dem Hyostapes) ausgehende Vorknorpelbildung auf, welche vom Zungenbeinhorn durch dichtes Blastem getrennt bleibt.

Beim Embryo IX von *Platydictylus* ist die Verbindung vom Interhyale mit dem Zungenbeinbogen gelöst. Das nunmehr freie caudale Ende des Interhyale wird durch eine zellenreiche Bindegewebsmasse vom Hyoidbogen getrennt. Das Interhyale ist zu einem caudalwärts und ventralwärts gerichteten Fortsatz der Extracolumella geworden, welche da abgeht, wo deren Stiel und Insertionstheil in einander übergehen. Der dorsale Endabschnitt des Hyoidbogens zeigt eine sehr scharfe Biegung medialwärts nach dem Interhyale zu. Neben dem

Interhyale ist schon der Processus accessorius posterior erkennbar. Bei *Platydictylus* ist also dieser Fortsatz kein Rest des Interhyale, wie es bei *Lacerta* der Fall war.

Bei meinem ältesten Embryo (*Platydictylus*, Embryo X; Frontalschnitte; das Trommelfell schon ziemlich dünn) ist das Interhyale ein zarter, ventral gerichteter knorplicher Fortsatz, welcher vom Stiel der Extracolumella, nicht vom Insertionstheil, abgeht.

Bei *Hemidictylus frenatus* geht aus dem Interhyale gleichfalls ein Fortsatz des Stieles der Extracolumella hervor. Dieser Fortsatz verknorpelt (Fig. 12). Da er bei jungen und erwachsenen Thieren fehlt, muss er später wieder resorbirt werden.

Die Fig. 13 giebt eine Abbildung der Columella auris von *Gecko verticillatus* (Embryo VII), von unten gesehen. Die Rückbildung des ventralen Abschnitts des Interhyale ist schon ziemlich weit vorgeschritten, der dorsale Abschnitt ist mit Ausnahme einer blastematösen Spitze verknorpelt, bildet einen Fortsatz der Extracolumella, und zwar des Hyostapes, welcher vom Stiel abgeht, mit der Pars inferior des Insertionstheils kaum zusammenhängt. Beim etwas jüngern Embryo VI, wo das Interhyale noch mit dem Zungenbeinbogen verbunden ist, geht das Interhyale bestimmt vom Stiel der Extracolumella ab (vom Hyostapes), etwas medial von dessen Uebergang in den Insertionstheil. Es scheint also die Abgangsstelle etwas variiren zu können.

Beim erheblich ältern Embryo VIII (Quadratum fängt an zu verknöchern; Breite des Kopfes in der Ohrgegend auf den Schnitten beinahe 7 mm) kann ich den Knorpelfortsatz nicht wiederfinden, ist das Interhyale also wie bei *Hemidictylus* verschwunden.

Fassen wir die Ergebnisse der Untersuchung kurz zusammen, so kommen wir zum folgenden Resultat.

Die Columella auris ist, wenn sie zuerst auftritt, nur eine medialwärts abbiegende dorsale Strecke des Zungenbeinbogens. Wenn bald darauf der Insertionstheil der Extracolumella sich bildet, geht der Zungenbeinbogen da von der Columella auris ab, wo der Insertionstheil in den Stiel der Extracolumella übergeht. Bei der Verknorpelung haben Hyoidbogen (im engern Sinne, 1. Zungenbeinhorn) und Extracolumella (Hyostapes) getrennte Knorpelkerne. Eine Verbindungsstrecke bleibt zuerst noch blastematös, differenzirt sich dadurch sowie durch geringere Stärke gegenüber den Hyoidbogen und bildet ein Interhyale. Bei ältern Embryonen verknorpelt dasselbe theilweise von der Extracolumella aus, und indem die Verbindung mit dem Zungenbeinbogen schwindet, bildet es einen Fortsatz der Extracolumella. Dieser Fort-

satz geht bei *Lacerta* vom Insertionstheil der Extracolumella ab und bildet bei den erwachsenen Thieren den Processus accessorius posterior, liegt also im Trommelfell und ist während der Ontogenese etwas lateralwärts verschoben. Bei den 3 untersuchten Arten von Geckoniden (*Gecko*, *Platydictylus*, *Hemidactylus*) geht der Fortsatz vielmehr vom Stiel der Extracolumella aus; höchstens ein kleiner Bezirk seiner Basis ist dem Insertionstheil angefügt. Der Fortsatz ist hier während der Ontogenese eher etwas medialwärts verschoben, vor allem bei *Gecko* und *Hemidactylus*. Er ist nicht identisch mit dem Processus accessorius posterior, der neben ihm besteht. Später wird er ganz zurückgebildet, denn bei erwachsenen Exemplaren von *Gecko* und *Hemidactylus* fehlt er.

Wie schon HOFFMANN (1898) für *Lacerta* hervorgehoben hat, findet bei den 4 von mir untersuchten Genera (*Lacerta*, *Gecko*, *Hemidactylus* und *Platydictylus*) also stets die Verbindung des Hyoidbogens mit der Extracolumella statt, und zwar mit dem Hyostapes, nicht mit dem lateralen Ende des Stapes. Die Extracolumella liegt nicht lateral vom Hyoidbogen, sondern sein Stiel ist ein Abschnitt von dessen medialwärts (bis in die Fenestra ovalis) verlaufendem dorsalen Theil. Nur der Insertionstheil liegt nach vorn und lateral von der Hyoidbogen-Extracolumellar-Verbindung.

KINGSLEY u. RUDDICK geben eine Abbildung der Ohrregion von einem Embryo von *Sceleporus* (1899, fig. 2), auf welcher die Stelle, wo der Hyoidbogen von der Columella auris abgeht, ziemlich weit medial liegt, nur um ein Geringes mehr lateral als ein Fortsatz, welcher sehr wahrscheinlich dem Processus internus entspricht. Weil aber die Verbindung doch nicht medial von diesem Fortsatz liegt, findet dieselbe jeden Falls nicht mit dem Stapes, sondern wie bei *Lacerta* und Geckoniden mit der Extracolumella statt. Ob sie mit dem Hyostapes oder mit dem lateralen, nicht verknöchernenden Abschnitt des Otostapes stattfindet, kann man aus der Figur nicht schliessen; im Texte (p. 220) wird die Columella auris als ein Knorpelstab beschrieben und nichts über irgend eine Gliederung gesagt, welche der Grenze zwischen Otostapes und Hyostapes entsprechen könnte. In der ausführlicheren Abhandlung von KINGSLEY (1900) wird angegeben, dass der Hyoidbogen mit dem distalen Ende des Stapes zusammenhängt (bei *Sceleporus*, p. 215, Alinea 3) und dass die Extracolumella nach vorn davon als selbständiges Skeletstück entsteht. KINGSLEY sagt p. 216: „The recognition of the extracolumella as an independent element has not been made before.“ Auch giebt er davon eine Abbildung (l. c., fig. 2) nach einem

Embryo, der anscheinend viel jünger ist als derjenige, von welchem KINGSLEY u. RUDDICK die Columella auris auf der oben besprochenen Figur (fig. 2, 1899) abgebildet haben. Letztere beweist aber, wie schon bemerkt, dass auch bei *Sceloporus* der Hyoidbogen mit der Extracolumella im Sinne von GADOW und mir selbst, nicht aber mit dem Stapes zusammenhängt. KINGSLEY hat beide Theile der Columella auris, die bei Embryonen noch nicht von einander durch Gelenk getrennt sind, in anderer Weise abgegrenzt, als es bei erwachsenen Thieren der Fall ist. Dadurch kam er zu seiner unrichtigen Angabe, es gehe der Zungenbeinbogen vom Stapes ab.

Ob bei *Sceloporus* der Hyoidbogen vom lateralen Ende des Otostapes oder vom medialen Ende des Hyostapes abgeht, kann ich aus KINGSLEY'S Angaben und Figuren nicht entscheiden. Die fig. 2 von KINGSLEY (1900) spricht aber für einen Abgang vom lateralen Ende des Otostapes. Dies wäre ein wichtiger Unterschied gegen die von mir untersuchten Lacertilier, wo die Verbindung des Zungenbeinbogens immer mit dem Hyostapes stattfindet.

## VI. Das Intercalare; der Processus dorsalis der Columella auris; GAUPP'S Processus paroticus.

Schon bei jungen Embryonen von *Lacerta* findet man einen dorsalwärts gerichteten Fortsatz der Columella auris, der lateral von der Vena capitis lateralis frei endet, etwas caudal und medial vom dorsalen Ende des Quadratum und ventral von dem Vorsprung des Schädels, aus dem sich der Processus paroticus entwickeln wird. Beim Embryo IV von *Lacerta* ist der Fortsatz als Blastem eben erkennbar (Fig. 2), beim Embryo V (Fig. 8) schon stattlich entwickelt. Bei dem jüngern Embryo III findet man lateral von der Vena capitis lateralis nur eine nicht sehr starke Zellenverdichtung, welche sich bis zur Haut erstreckt, und in dieser Zellenverdichtung entsteht dann der dorsole Fortsatz (Embryo IV). Beim Embryo II ist auch von einer Zellenverdichtung wenig zu bemerken (Fig. 6).

Ich will diesen Fortsatz weiterhin Processus dorsalis nennen. Sein Ende ist zuerst nicht scharf abgrenzbar und wächst unter Aufnahme der umgebenden Zellen bald erheblich. Dadurch bekommt der Fortsatz die Keulenform, die auf Fig. 8 abgebildet ist.

Beim Embryo VI ist der Processus dorsalis dem obern Ende des Quadratum schon viel näher gerückt, von demselben aber noch durch eine zellenarme Schicht getrennt. Zur gleichen Zeit wächst der Schädelabschnitt, welcher den Canalis semicircularis horizontalis umgiebt, lateral

von der Vena capitis lateralis ventralwärts, bildet einen Fortsatz, der beim Embryo VI noch sehr klein ist, bei ältern Embryonen aber bis caudal vom obern Ende des Processus dorsalis hinabreicht. Dieser Schädelfortsatz ist die Anlage des Processus paroticus.

Von jetzt ab (Embryo VII) kann man auch die Anlage der Sehne der Extracolumella (siehe Fig. 1) unterscheiden, zuerst als Zellenanhäufung (Blastem), worin sich bald Bindegewebsfasern differenziren. Diese Sehne nun entspringt vom Processus dorsalis, und zwar vom untern Theil der keulenförmig verdickten Endpartie desselben.

Der Processus dorsalis ist ein Fortsatz des Otostapes, und zwar von dem lateralen Abschnitt desselben, der später in die Extracolumella aufgenommen wird und nicht verknöchert. Dies zeigt erstens der Embryo XIII, wo die Grenze zwischen Otostapes und Hyostapes sichtbar wird, und zweitens geht dies mit Sicherheit daraus hervor, dass der Processus dorsalis in einer Höhe mit dem Processus internus abgeht, welcher ein Fortsatz von diesem Abschnitt des Otostapes ist.

Bei ältern Embryonen von *Lacerta* liegt der dorsale Abschnitt des Processus dorsalis zwischen dem obern Ende des Quadratum, vorn und lateral, und dem Processus paroticus, caudal medial und dorsal. Dort nimmt er immer an Masse zu, wächst namentlich in die Breite, während die untere Strecke, die Verbindung mit der Columella auris, zu einem ziemlich langen und dünnen Blastemstrang reducirt wird (Embryo X, Fig. 9). Bei den Embryonen VIII, IX und X wird der dorsale Abschnitt des Processus dorsalis noch immer durch eine Schicht weniger dichten Gewebes vom Quadratum und Processus paroticus getrennt. Da aber alle drei im Wachsthum begriffene Blastemmassen sind (auch das dorsale Ende des sonst beim Embryo X schon verknorpelten Quadratum), welche keine markirte Grenzschicht (Perichondrium) besitzen, so ist eine scharfe Grenze nicht vorhanden. Auch bei den Embryonen XI und XII ist der Processus dorsalis eine selbständige Zellenanhäufung, welche durch weniger dichtes Gewebe mit Quadratum und Processus paroticus zusammenhängt.

Beim Embryo XIII von *Lacerta* finde ich den dorsalen Theil des Processus dorsalis grössten Theils verknorpelt. Dieser Knorpel hängt nur durch ein dünnes, kurzes Ligament mit der Columella auris zusammen, welches der letzte Rest des proximalen, dünnen Abschnitts des Processus dorsalis ist. Es ist denn auch besser, diesen Knorpel, da er kein Fortsatz der Columella auris (mehr) ist, auch nicht mehr Processus dorsalis zu nennen; ich werde denselben weiter unten Inter-calare nennen (man vergleiche darüber weiter unten XVI, A).

Dieser Knorpel ist beim Embryo XIII durch eine Gelenkspalte gegen das knorpelige Quadratum abgegrenzt. Vom gleichfalls knorpeligen Processus paroticus ist das Intercalare getrennt durch eine schmale, aber deutliche Bindegewebsschicht (Fig. 14 *Int. c*). Das Intercalare vermittelt die Verbindung des Quadratoms mit dem Processus paroticus. Wie bei jüngern Embryonen der dorsale Abschnitt des Processus dorsalis, liegt der daraus hervorgegangene Knorpel zwischen jenen Skelettheilen eingefügt. Von seiner ventralen und medialen Ecke entspringt die Sehne der Extracolumella; da geht auch das Ligament zur Columella auris ab (siehe Fig. 24).

Bei der erwachsenen *Lacerta* ist das Intercalare leicht aufzufinden. Ich habe dasselbe früher folgendermaassen beschrieben (1898, p. 72): „Am Schädel inserirt sie [d. i. die Sehne der Extracolumella] an einem Knorpelstückchen, das ventral zwischen Quadratum und Processus paroticus liegt und lateral übergeht in ein viel grösseres, hyalines Knorpelstück, das auf dem Quadratum liegt, aber sehr bestimmt gegen dieses und die übrigen Schädelknochen abgegrenzt ist.“ Ich habe mich durch erneute Präparation bei *Lacerta ocellata* davon überzeugt, dass der grössere laterale Abschnitt ein unverknorpelter Theil des Quadratoms (Fig. 15 *K*) und getrennt ist vom medialen Abschnitt, welcher allein dem Intercalare entspricht (Fig. 15 *Int. c*). Die Sehne der Extracolumella entspringt noch davon (*S*). Die dorsale Fläche des Intercalare grenzt an das Squamosum sowohl bei dem erwachsenen Exemplar von *L. ocellata* wie beim Embryo VIII (*Lacerta muralis*). Beim Embryo XIII ist das Quadratum, nach vorn von seiner Verbindung mit dem Intercalare, mit seinem medialen Rande der Labyrinthkapsel in der Gegend des Canalis semicircularis horizontalis und etwas nach vorn von der Basis des Processus paroticus sehr genähert. Beim Embryo XV findet dort eine Befestigung des Quadratoms mittels Bindegewebes statt. Dazu kommt noch die Befestigung des Quadratoms am Processus paroticus und am Parietale mittels Squamosum und Paraquadratum. Bei der erwachsenen *Lacerta ocellata* liegt das Intercalare zwischen Quadratum und Processus paroticus, von ersterm durch eine Gelenkspalte getrennt, letzterm mittels Bindegewebes fest angeheftet. Verhältnissmässig ist das Intercalare hier viel kleiner als beim Embryo XV, und Quadratum und Processus paroticus berühren einander denn auch dorsal vom Intercalare mit knorpeligen Gelenkflächen.

Es kann nach meinen Präparaten nicht zweifelhaft sein, dass das Intercalare sich aus dem Processus dorsalis der Columella auris entwickelt; die ganz übereinstimmende Lage zwischen Quadratum und



Processus paroticus, lateral von der Vena capitis lateralis, der Ursprung der Extracolumellarsehne von beiden, beweisen ihre Identität.

GAUPP hat bei Embryonen von *Lacerta agilis* den Processus dorsalis zuerst gefunden (1900, p. 462) und denselben mit dem Processus paroticus des knöchernen Schädels identificirt. Er hat nämlich gefunden, dass der Fortsatz (die Knorpelpartie im Processus dorsalis) auf spätern Entwicklungsstadien continuirlich knorplig aus der Crista parotica hervorgeht. Diese Verschmelzung findet bei ältern Embryonen statt, als mir vorliegen; bei meinen ältesten Embryonen XIV und XV finde ich das Intercalare noch deutlich gegen den Processus paroticus abgegrenzt. Das Vorkommen einer Knorpelpartie bei erwachsenen Thieren genau an derselben Stelle wie das Intercalare der Embryonen beweist aber, dass nicht das ganze Intercalare in den knöchernen Processus paroticus aufgenommen wird. Wenigstens der grösste Theil bleibt knorplig. Offenbar tritt der Unterschied zwischen Intercalare und Processus paroticus, deren Grenze durch die Verschmelzung ihres Knorpels verwischt war, bei der Verknöcherung des letztern wieder hervor, indem das Intercalare unverknöchert bleibt und wieder durch eine Bindegewebsschicht vom Processus paroticus getrennt wird.

Bevor die Verschmelzung des Intercalare mit dem Processus paroticus stattfindet (Embryo XIII, XIV, XV), ist letzterer knorplig schon vorhanden, in der Lage und relativen Ausdehnung wie später der knöcherne Processus paroticus. Dass nach der Verschmelzung die Verknöcherung des Processus paroticus auch auf das Intercalare übergreift, ist nicht unmöglich. Doch wäre dann der Antheil des Intercalare an der Bildung des knöchernen Processus paroticus der erwachsenen Thiere nur ein sehr untergeordneter; das geht aus dem Grössenverhältniss beider im knorpligen Zustand hervor. Wahrscheinlich finde ich es, dass die Verknöcherung eben an der alten Grenze aufhört.

Ich komme also zu dem Schluss, dass bei *Lacerta* der Processus paroticus ein Fortsatz des Schädels ist, wie man immer gemeint hat, und dass der Processus dorsalis an dessen Bildung keinen oder nur einen geringen Antheil nimmt. Hierin muss ich von GAUPP abweichen. Der Processus dorsalis entwickelt sich unter Abschnürung von der Columella auris zu einem selbständigen Knorpelstück.

Bei einem Embryo von *Calotes jubatus*, wo die Knorpelbildung in der Columella auris eben angefangen hat, finde ich den Processus dorsalis als deutlichen Fortsatz der Columella auris (Fig. 16). Sein dorsaler Theil ist verbreitert, und im Centrum davon liegen die Zell-

kerne etwas weiter aus einander, was wohl als ein erster Anfang von Knorpelbildung zu deuten ist. Der Processus dorsalis geht gegenüber dem Processus internus ab, wie bei *Lacerta*, ist also wohl ein Fortsatz des Otostapes. Die Grenze zwischen Otostapes und Hyostapes ist nicht sicher zu erkennen, dafür ist die Knorpelbildung noch nicht weit genug vorgeschritten. Die Fig. 17 giebt eine Abbildung der Columella auris desselben Embryos, aus welcher man die Abgangsstelle des Processus dorsalis besser ersehen kann als aus Fig. 16. Der Fortsatz erreicht den Processus paroticus noch nicht; eine scharfe Abgrenzung seiner im Wachstum begriffenen Spitze ist aber nicht möglich, und zellenreiches Bindegewebe zieht von seiner Spitze zum Processus paroticus (Fig. 16). Die Sehne der Extracolumella ist schon angelegt (Fig. 17 S) und geht hier vom Processus dorsalis nahe dessen Mitte ab.

Bei einem viel ältern Embryo von *Calotes*, bei welchem der Processus paroticus schon verknöchert ist, schiebt das knorpelige Intercalare einen starken Fortsatz nach der Columella auris hin, dessen Spitze sich in ein deutliches Bindegewebsband fortsetzt, welches sich wieder an einen langen, zarten Knorpelfortsatz des medialen Theiles der Extracolumella heftet, welcher Fortsatz genau gegenüber dem Processus internus abgeht (Fig. 18). Auch beim erwachsenen *Calotes jubatus* bleibt diese Verbindung bestehen (Fig. 19 bei †). Es wird bei *Calotes* der untere Theil des Processus dorsalis umgebildet zu einem Bindegewebsbändchen, in das sich ein Knorpelfortsatz der Extracolumella erstreckt; er wird hier nicht ganz zurückgebildet, wie es bei *Lacerta* der Fall war. Diese Verbindung des Intercalare mit der Columella auris hatte ich schon früher gefunden (1898, p. 43), und die Fig. 18 ist nur eine etwas vereinfachte Copie der fig. 29 auf tab. 3 jener Arbeit.

Und dort habe ich auch von andern Agamiden das Bändchen beschrieben, nämlich von *Uromastix* (1898, p. 34) und *Agama* (p. 40). Bei *Amphibolurus* kommt es nicht vor (conform 1898, p. 39; auf p. 217 der nämlichen Arbeit, 1. Zeile von oben, ist dieses Genus unrichtig genannt worden).

Das Intercalare eines erwachsenen *Uromastix spinipes* stimmt in der Lage mit dem von *Lacerta* überein; nur reicht es nicht so weit medial und ist dagegen lateral verbreitert zu einer Knorpelplatte, welche das Trommelfell dorsocaudal etwas überdeckt. Vom Processus paroticus finde ich den Knorpel beinahe überall durch eine deutliche Bindegewebschicht getrennt; nur lateroventral finde ich kein Binde-

gewebe, es lassen sich aber Knochen und Knorpel mit ganz ebenen Flächen trennen. Von einer engern Verwachsung mit dem Processus paroticus finde ich keine Andeutung. Medial und dorsal vom Intercalare berührt das Quadratum direct das Squamosum, mittels dessen es auch wieder mit dem Processus paroticus verbunden ist (siehe VERSLUYS, 1898, fig. 23—25, tab. 3).

Fassen wir die Resultate für die Agamiden, soweit dieselben untersucht sind, zusammen, so finden wir, dass auch bei diesen Lacertiliern das Intercalare Antheil hat an der Befestigung des Quadratoms am Schädel und dass bei einigen Arten (*Agama*, *Uromastix*, *Calotes*) die Verbindung mit der Columella auris als Bindegewebsband erhalten bleibt; in dieses Band kann sich von beiden Enden ein Knorpelfortsatz erstrecken, so dass dann die ausschliesslich bindegewebige Strecke dieser Verbindung sehr kurz ist (*Calotes*, alter Embryo; bei einem erwachsenen *Agama* konnte ich, 1898, p. 40, auch einen knorpeligen Fortsatz der Extracolumella in dem Bändchen verfolgen).

Ein ähnliches Bändchen kommt bei *Phrynosoma cornutum*, einem Iguaniden, vor (VERSLUYS, 1898, p. 49).

Bei *Platydictylus mauritanicus* entsteht das Intercalare unabhängig von der Columella auris. An der Stelle, wo bei *Lacerta* und *Calotes* das keulenförmig verdickte Ende des Processus dorsalis liegt, tritt bei *Platydictylus* schon früh eine Verdichtung von Zellen auf, welche zu einer von allen andern Skeletanlagen getrennten Blastemasse wird. Mit dem latero-dorsalen Ende der Columella auris hängt dieses Blastem durch eine dichtere Zellenanhäufung zusammen (Fig. 5, Embryo I), doch ist dies nur die Anlage der Extracolumellarsehne (vgl. Embryo VI, Fig. 10, und Embryo VII, Fig. 11), und es hat diese Verbindung mit der Columella auris eine mehr laterale Lage als die Stelle, wo bei *Lacerta* der Processus dorsalis von der Extracolumella (vom Otostapes!) abgeht.

Als Ausnahme finde ich diese letztere Verbindung vom Blastem des Intercalare mit dem Blastem der Columella auris bei meinem Embryo III von *Platydictylus* (Fig. 20 †) gut entwickelt. Und dies macht es für letztere Art zur Gewissheit, dass ehemals das Intercalare aus einem Fortsatz der Extracolumella hervorging, wie jetzt noch bei *Lacerta* und Agamiden, und dass der Zusammenhang mit der Columella auris bei *Platydictylus* nur secundär fehlt.

Wenn bei *Platydictylus* mit zunehmendem Alter der Embryonen der Processus paroticus an Grösse zunimmt und sich sein laterales Ende auch ventralwärts ausdehnt, erreicht sein Blastem alsbald das

Blastem des Intercalare (Fig. 10 u. 11), und dann gehen die Ränder der beiden Blastemmassen continuirlich in einander über. Doch ist die Anlage des Intercalare noch durch seine Lage deutlich zu erkennen, so wie auch dadurch, dass seine Zellen viel dichter liegen als im Processus paroticus (Embryo VII; in Fig. 11 habe ich dies durch dichtere Punktirung des Intercalare angegeben). Dies ist eine Folge davon, dass im Processus paroticus die Zellen schon wieder aus einander weichen, der erste Anfang der Knorpelbildung, während das Intercalare noch vollständig auf dem Blastemstadium steht. Gegen das Quadratum lässt das Intercalare sich immer ziemlich gut abgrenzen; es liegt caudal von jenem und etwas nach vorn von dem ventro-lateralwärts vorwachsenden Processus paroticus. In den Sagittalschnitten des Embryos VIII ist das Intercalare eine dichte Zellenmasse (im Centrum liegen die Zellen etwas weniger dicht, der Anfang der Verknorpelung), welche zwischen Quadratum und Processus paroticus liegt, und gegen beide deutlich, wenn auch nicht in allen Schnitten gleich scharf, abgrenzbar (Fig. 21 *Int. c*).

Die Blastemmasse bei *Platydictylus* stimmt vollständig mit dem Intercalare von *Lacerta* und den Agamiden, an ihrer Identität mit diesem kann nicht gezweifelt werden. Sie hat auch ein eigenes Knorpelcentrum, die Sehne der Extracolumella entspringt von ihr, und dorsal davon entsteht das Squamosum (Fig. 21 *S'*, *Squam*). Aus dieser Fig. 21 ist auch ersichtlich, dass das kleine Intercalare nur ventral Quadratum und Processus paroticus trennt; dorsal von ihm liegt nur embryonales Bindegewebe zwischen diesen beiden Skelettheilen, theilweise auch das Squamosum. Medial vom Intercalare sind Quadratum und Processus paroticus gleichfalls durch Bindegewebe verbunden; dies ist deutlich beim Embryo IX von *Platydictylus*, wo das Intercalare schon verknorpelt ist. Dasselbe hat bei *Platydictylus* eine mehr laterale Lage als bei *Lacerta* und *Gecko*.

Bis in ein ziemlich weit vorgeschrittenes Stadium (*Gecko*, Embryo VII; *Platydictylus*, Embryo IX, beide mit Bildung von Deckknochen) finde ich das Intercalare als ein selbständiges, durch eine dichte Bindegewebsschicht vom Processus paroticus getrenntes Knorpelstück. Bei ältern Embryonen von Geckoniden findet aber eine ähnliche Verschmelzung des Intercalare mit dem Processus paroticus statt, wie GAUPP bei *Lacerta* beobachtet hat.

Bei meinem ältesten Embryo von *Platydictylus*, Embryo X, der nicht viel älter ist als Embryo IX, liegt das Intercalare, wie immer, zwischen Quadratum und Processus paroticus und ist gegen letztern

beinahe überall durch eine deutliche Bindegewebsschicht abgegrenzt, nur lateral nicht, wo das Intercalare untrennbar zusammenfliesst mit dem Processus paroticus, welcher einen kräftigen Fortsatz lateralwärts sendet (Fig. 23).

Bei meinem Embryo VIII von *Gecko* (das Quadratum verknöchert) ist die Verschmelzung eine noch ausgedehntere; es ist aber medial noch eine deutliche Grenze vorhanden, wodurch es möglich ist, das Intercalare mit Bestimmtheit zu erkennen (Fig. 22); von seiner innern stumpfen Ecke geht noch die Sehne der Extracolumella ab. Dem Processus paroticus gegenüber ist das Intercalare nur klein.

Bei einem jungen Individuum von *Hemidactylus frenatus* (V; Querschnittserie) liegt zwischen Quadratum und Processus paroticus noch ein kleines Knorpelstück. Dasselbe ist vom Quadratum durch eine Gelenkspalte getrennt; dem Processus paroticus liegt es eng an, zwischen beiden liegt aber das Periost des knöchernen Processus paroticus, dessen periphere Knochenlamelle sich continuirlich unter dem Knorpelstückchen fortsetzt. Es liegt also das Knorpelstückchen dem Processus paroticus nur eng angelagert, ist aber kein unverknöchertes Stück desselben. Die Sehne der Extracolumella entspringt sowohl vom Knochen wie vom Knorpel. Es ist denn auch nicht zweifelhaft, dass der Knorpel das Intercalare ist.

Bei erwachsenen *Gecko verticillatus* gelang es mir, unter der Lupe auch das kleine Knorpelstückchen aufzufinden. Es liegt in unmittelbarer Nähe des Ursprungs der Extracolumellarsehne vom Processus paroticus, welche mit einem kleinen Theil ihrer Fasern vom Intercalare abgeht.

Zusammenfassend können wir folgende Schlüsse ziehen:

1) Vom innern Theil der Extracolumella, dem lateralen Theil des Otostapes, ging bei den Stammformen der Lacertilia ein Fortsatz dorsal, der Processus dorsalis, ab.

2) Dessen oberer Abschnitt entwickelt sich zu einem zwischen Quadratum und Processus paroticus liegenden, von erstem durch eine Gelenkspalte getrennten Knorpelstück, dem Intercalare.

3) Dasselbe verschmilzt bei ältern Embryonen mit dem Processus paroticus, bei *Lacerta* nach GAUPP (1900) vollständig, bei *Gecko* und *Platydictylus* wenigstens zum Theil.

4) Wenn der Processus paroticus verknöchert, bleibt das Intercalare, ganz oder grössten Theils, frei davon, bildet von Neuem ein selbständiges Knorpelstück zwischen Quadratum und Processus paroticus.

5) Bei Embryonen vermittelt das Intercalare eine Zeit lang allein die Anheftung des Gelenkkopfs des Quadratum an den Processus paroticus des Schädels; später kommen dazu noch andere Verbindungen, mittels Paraquadratum und Squamosum. Unter Reduction des Intercalare kann auch theilweise eine directe Verbindung des Quadratum mit dem Processus paroticus stattfinden (*Gecko*, *Hemidactylus*). Aber bei ältern Embryonen, bei denen die Deckknochen schon deutlich hervortreten, fehlen letztere Verbindungen noch und findet die Verbindung des Quadratum mit dem Schädel nur mittels des Intercalare, also mittels eines vom Hyoidbogen herstammenden Knorpels, statt.

6) Die Verbindung des Intercalare mit der Extracolumella geht meist verloren, bleibt aber als ein Bändchen, in das sich Knorpelfortsätze erstrecken können, erhalten bei einem Theil der Agamiden und bei einem Iguaniden.

7) Der ganze oder doch der grösste Theil des Processus paroticus entsteht als ein Fortsatz der Crista parotica des Schädels. Der Antheil des Intercalare am Aufbau des knöchernen Processus paroticus ist jeden Falls ein sehr geringer. Deshalb kann ich den Processus dorsalis resp. das Intercalare nicht mit GAUPP (1900, p. 463, 519) Processus paroticus nennen. Im Uebrigen sind meine Resultate eine Bestätigung von GAUPP's Angaben (1900, p. 519).

## VII. Das dorsale Ende des Zungenbeinbogens, nachdem es von der Columella auris frei geworden ist, bis zum Zustand bei den erwachsenen Thieren, seine Verbindung mit dem Schädel.

Wenn sich die Verbindung des Interhyale mit dem Zungenbeinbogen rückgebildet hat, hat letzterer, das 1. Zungenbeinhorn, ein freies dorsales Ende (siehe V).

Bei *Lacerta*, wo das Interhyale ziemlich lang ist (Fig. 9), liegt dieses dorsale Ende dann schon caudal und ventral vom Processus paroticus in der lateralen Halswand. Das Interhyale geht hier, soweit es nicht den Processus accessorius posterior des Insertionstheils bildet, in ein dünnes Ligament über, welches sich am Zungenbeinbogen, ein wenig unterhalb dessen dorsalen Endes, festheftet; bei ältern Embryonen ist es verschwunden. Neben diesem Ligament tritt dann (Embryo XIII) ein zweites, auch sehr zartes, auf, welches genau vom dorsalen Ende des Zungenbeinbogens (hier immer im engern Sinne genommen, das 1. Zungenbeinhorn) nach vorn und dorsalwärts zieht und sich wahrscheinlich (es ist in meinen Präparaten, Embryo XIII, XIV, XV, schwer

zu verfolgen) an der seitlichen untern Ecke des Processus paroticus festheftet. Beim erwachsenen Thier besteht letzteres Band noch und heftet sich am Processus paroticus an (Fig. 15); es kommt dem Intercalare sehr nahe, heftet sich aber sehr wahrscheinlich nicht daran an, auch nicht bei den Embryonen. Es heftet sich nicht an den Knorpel auf dem Quadratum (Fig. 15 *K*), wie es in meiner vorigen Arbeit irrthümlich mitgetheilt wurde (VERSLUYS, 1898, p. 72).

Gänzlich andere Verhältnisse zeigen die Geckoniden. Es ist bei ihnen das Interhyale nur kurz, so dass die Spitze des Hyoidbogens ventral und nicht weit vom Processus paroticus liegt. Seine Spitze wächst nun (knorpelig) dorsalwärts, während die Verbindung mit dem Interhyale gelöst wird. Der Musculus stylohyoideus, der bei seinem ersten Auftreten da vom Hyoidbogen abgeht, wo dieser ins Interhyale übergeht (*Platydictylus*, Embryo VIII), entspringt von dieser dorsalwärts wachsenden Spitze des Zungenbeinbogens. Letzterer erreicht zuletzt den Processus paroticus und verbindet sich damit (*Gecko*, Embryo VIII). Dies scheint bisweilen sehr spät stattzufinden, denn bei einem jungen Exemplar von *Hemidactylus* (V; Schnittserie; Querdurchmesser des Kopfes in der Ohrgegend in den Schnitten beinahe 7 mm) hat der Zungenbeinbogen den Schädel noch nicht erreicht, ist sein dorsales Ende nur durch Bindegewebe am Processus paroticus befestigt, nicht, wie beim erwachsenen Thier, durch Knorpel.

In meiner vorigen Arbeit (1898) habe ich beschrieben, wie bei den erwachsenen Geckoniden und bei *Uroplates* der Zungenbeinbogen sich mit einer ziemlich breiten knorpeligen Endplatte an den knöchernen Processus paroticus heftet (1898, p. 215; tab. 1, fig. 5, 6, 8; tab. 2, fig. 18). Ich habe der Zeit kein Bedenken getragen, diese Endplatte ganz zum Zungenbeinbogen zu rechnen. Einerseits zeichnet sie sich gegen den Processus paroticus dadurch aus, dass sie nicht verknöchert und ihr Knorpel mit scharfer gerader Grenzlinie diesem Knochen angefügt ist, andererseits bildet sie mit dem Zungenbeinbogen eine Knorpelmasse. Die Knorpelplatte verjüngt sich ventralwärts zu einem Knorpelstab, dem Zungenbeinbogen; dort findet sich zwar eine Abgliederung, aber derselben konnte ich keine grössere Bedeutung zuschreiben, da solche Abgliederungen bei den Visceralbogen eine allgemeine Erscheinung sind und nur als secundäre Bildungen betrachtet werden können. Dies finde ich bei meinen Embryonen bestätigt; die Discontinuität ist nur eine sehr spät hervortretende Gliederung des Zungenbeinbogens.

Ich erwartete denn auch, dass diese Platte sich während der Ontogenese als eine Verbreiterung des dorsalen Endes des Zungenbein-

bogens bilden würde. Die Untersuchung hat aber ergeben, dass die Verhältnisse etwas anders, verwickelter sind.

Es ist nämlich bei meinem jungen Exemplar von *Hemidactylus* (V) schon eine Knorpelplatte als Anhang des knöchernen Processus paroticus anwesend, wiewohl das dorsale Ende des Zungenbeinbogens den Schädel noch nicht erreicht hat. Dass es wirklich die Knorpelplatte ist, geht aus der Lage und Form hervor und auch daraus, dass der Muskel, welcher bei erwachsenen Geckoniden von der Platte zur Extracolumella zieht (VERSLUYS, 1898, p. 18, 154) und welchen ich weiter *M. extracolumellaris* nennen will, auch vom fraglichen Knorpel abgeht.

Bei den Embryonen anderer Geckoniden finde ich ähnliche Verhältnisse. Der *M. extracolumellaris* geht vom Processus paroticus ab, und dieser Bezirk des Processus paroticus ist es, der zu einer Knorpelplatte auswächst. Zur gleichen Zeit verschwindet die Grenze zwischen Processus paroticus und Intercalare eben da, wo die Platte entsteht (vgl. Fig. 23). Ich kann denn auch nicht mit Bestimmtheit entscheiden, ob das Intercalare Antheil hat an der Bildung der Knorpelplatte; dies scheint mir sogar nach meinen Präparaten nicht unwahrscheinlich. Aber der *M. extracolumellaris* ist schon erkennbar zu einer Zeit, da das Intercalare noch überall vom Processus paroticus deutlich abgegrenzt ist, und entspringt dann von letzterm; und dann geht auch aus dem Ursprung dieses Muskels von der Knorpelplatte auf spätern Stadien hervor, dass der Processus paroticus an der Bildung derselben einen wichtigen Antheil hat.

Dies ist vor allem deutlich bei meinem Embryo X von *Platydictylus*. Bei diesem Embryo ist der Processus paroticus noch ganz knorplig, ohne Verknöcherung, so dass die Platte sich gegen ihn nicht scharf abgrenzen lässt; aber die Plattenform, die Lage und der Ursprung des *M. extracolumellaris* erlauben keinen Zweifel daran, dass der am meisten laterale Theil dieses Schädelfortsatzes der Knorpelplatte der erwachsenen Geckoniden entspricht (Fig. 23 *Parot. Pl.*).

Der Zungenbeinbogen heftet sich nun bei ältern Embryonen oder erst bei den jungen Thieren an dieser Knorpelplatte des Processus paroticus an.

Beim Embryo X von *Platydictylus* liegt das dorsale Ende des Zungenbeinbogens (1. Zungenbeinhorn) der Paroticusplatte schon sehr nahe, und sein dorsales Ende ist verbreitert zu zwei Fortsätzen, welche beide der Paroticusplatte sehr nahe kommen, der eine ventral und mehr medial, der andere, grössere, lateral, dorsal und mehr nach vorn zu (vereinfachte Darstellung in Fig. 28).



Bei *Gecko* (Embryo VIII) finde ich eine ähnliche Zweitheilung des Hyoidbogens, und dessen beide Fortsätze verbinden sich mit der knorpiligen Platte, welche dem knöchernen Processus paroticus lateral angefügt ist. Beim laterodorsalen Fortsatz (Fig. 29 a) bleibt die Grenze des Hyoidbogens gegen die Paroticusplatte noch durch eine dünne Bindegewebsschicht erkennbar, beim medioventralen Fortsatz (Fig. 29 b) hat aber eine Verschmelzung beider Knorpel stattgefunden. Im Centrum der Knorpelplatte entsteht dadurch ein Loch, welches wir bei den erwachsenen Thieren von *Gecko*, *Thecadactylus* und *Hemidactylus* auch noch finden (VERSLUYS, 1898). Bisweilen ist bei erwachsenen Exemplaren die laterale Umräumung des Loches unvollständig (ich fand dies bei einem jungen und einem alten Exemplar von *Gecko verticillatus* und bei *Hemidactylus frenatus*). Es hat in diesen Fällen also der laterale Fortsatz des Zungenbeinbogens (Fig. 29 a) die Paroticusplatte noch nicht erreicht. Die mediale Verbindung (Fig. 29 b) fand ich bei erwachsenen Thieren immer ohne Discontinuität.

Die Knorpelplatte, welche den Zungenbeinbogen mit dem Processus paroticus verbindet, entsteht also zum Theil aus ersterm, zum Theil von letzterm aus. Das Loch und die laterale Discontinuität ermöglichen eine Abgrenzung beider Abschnitte. Der hyoideale Abschnitt liegt ventral und lateral vom Loch, der Schädelabschnitt (die Paroticusplatte) dorsal und medial. Der Musculus stylohyoideus entspringt entweder ventral von der Platte, sogar mitunter ventral von der secundären Abgliederung (Fig. 29 c), oder vom hyoidealen Theil der Knorpelplatte. Der Musculus extracolumellaris entspringt von der vordern Fläche derselben dorso-medial vom Loch, also wie bei den Embryonen von der Paroticusplatte. Von der hintern Fläche der letztern entspringt der Musculus episterno-cleido-mastoideus; ob derselbe bei erwachsenen Thieren seinen Ursprung auch noch auf den hyoidealen Abschnitt der Platte ausdehnt, lässt sich, bei der stattfindenden Verschmelzung der beiden Abschnitte der Platte, aus meinen Präparaten nicht sicher entnehmen. Erheblich wird das dorsale Ende des Zungenbeinbogens zur Ursprungsfläche dieses Muskels nicht beitragen<sup>1)</sup>.

---

1) VERSLUYS, 1898, p. 11; M. FÜRBRINGER hat meine Angabe über den Ursprung des M. episterno-cleido-mastoideus vom dorsalen Ende des Hyoidbogens bestätigt (1900, p. 520), wohl ein Beweis, wie sehr die Paroticusplatte sich dem Zungenbeinbogen angefügt hat und ganz den Charakter eines nicht zum Processus paroticus gehörigen Skelettheils hat.

Wo kein Loch bei den erwachsenen Thieren vorkommt, ist es nicht möglich, die beiden Abschnitte der Knorpelplatte gegen einander abzugrenzen (so bei *Pachydactylus bibroni* und *Ptyodactylus lobatus*). Vielleicht wird in solchen Fällen wohl ein Loch gebildet, dasselbe wächst aber später zu; bei erwachsenen *Thecadactylus rapicaudus* fand ich (1898) das Loch wenigstens schon sehr klein. Bei den Arten, wo kein Loch vorkommt, wird die Platte doch aus einem hyoidealen und einem Schädelabschnitt gebildet werden. In dieser Hinsicht ist es von Bedeutung, dass *Uroplates* in der Knorpelplatte eine Naht zeigt, welche ein Rest der Verwachsungslinie beider Abschnitte sein könnte (VERSLUYS, 1898; tab. 2, fig. 18 habe ich in jener Arbeit dieselbe durch eine zarte Linie angegeben, im Text nicht erwähnt), zumal da der *M. episterno-cleido-mastoideus* medial, der *M. stylohyoideus* lateral und dorsal von der Naht entspringen.

Fassen wir das, was wir über die Knorpelplatte bei Geckoniden ermitteln konnten, zusammen, so ist das Wichtigste folgendes.

An der Bildung der Platte sind sowohl der Schädel als das dorsale Ende des Hyoidbogens (1. Zungenbeinhorn) beteiligt. Der Schädelabschnitt ist eine knorplig bleibende laterale Erweiterung des Processus paroticus. Vielleicht liefert auch das kleine Intercalare Material für die Bildung der Platte, welche dann aus der Vereinigung dreier verschiedenen Skelettheile entstehen würde.

Unter den Lacertiliern haben nur die *Geckonidae*, *Uroplates* und *Eublepharis* (COPE, 1892, p. 191) einen bis zum Processus paroticus emporsteigenden Zungenbeinbogen. Bei weitaus den meisten Lacertiliern liegt dessen dorsales Ende in der lateralen Halswand ohne Verbindung mit dem Processus paroticus, oder mit demselben doch nur durch ein schwaches Band verbunden, wie z. B. bei *Lacerta*.

Dass die festere Verbindung der Geckoniden und Verwandten sich nicht von dem Zustand der übrigen Lacertilier mit ihrem freien, caudalwärts verschobenen Ende ableiten lässt, ist wohl nicht fraglich. Auch die Anwesenheit eines *M. stylohyoideus* bei Geckoniden (VERSLUYS, 1898, p. 9, 127) setzt eine Befestigung des dorsalen Endes des Zungenbeinbogens bei den Vorfahren derselben voraus. Ein dorsal frei endender Zungenbeinbogen wäre nicht geeignet, mit seinem dorsalen Abschnitt als Ursprungsfläche für den *M. stylohyoideus* zu dienen, und ein solcher Zustand ist denn auch nicht bekannt.

Eine andere Frage ist diese, ob wir dann den Zustand bei *Lacerta* und andern Lacertiliern mit freien, nicht am Schädel befestigten Zungenbeinbogen vom Zustand bei den Geckoniden ableiten müssen

oder ob bei ihren Vorfahren der Zungenbeinbogen, nachdem er sich von der Columella auris gelöst hatte, direct caudalwärts verschoben wurde und bei ihren Vorfahren also ein geckonidenartiges Stadium in dieser Hinsicht gefehlt hat. Letzteres ist bei der Ontogenese von *Lacerta* der Fall; das schwache Band, welches bei diesem Genus vom Zungenbeinbogen zum Processus paroticus zieht, ist kein genügender Beweis für eine ehemalige knorpelige Verbindung dieser beiden.

Entscheidend für diese Frage sind aber für mich die Verhältnisse bei *Uromastix* (*Agamidae*). Leider konnte ich die Entwicklung dieser Art nicht untersuchen und bleibt unsere Kenntniss auf den erwachsenen Zustand beschränkt. Ich habe denselben früher (1898, p. 31, 216) beschrieben und sagte von *Uromastix spinipes* darüber p. 31 Folgendes: „Die erwähnte, am dorsocaudalen Rande des Trommelfells liegende Knorpelplatte stimmt in ihrer Lage auf dem lateralen Ende des Processus paroticus mit der dorsalen Endplatte des Zungenbeinbogens bei den Geckoniden überein; überdies geht vom freien, in der Halsgegend liegenden, dorsalen Ende des 1. Zungenbeinhorns ein Band nach vorn, das sich an einen caudalwärts gerichteten Fortsatz der Knorpelplatte auf dem Processus paroticus heftet, welches Band auf eine ehemalige engere Verbindung hinweist. Von diesem Band entspringt der Stylohyoideus, der bei *Uromastix acanthimurus*, den ich auf diesen Punkt untersuchte, wie bei *Uroplates*, von der dorsalen Knorpelplatte selbst entspringt. Diese Beziehung zum 1. Zungenbeinhorn und zum M. stylohyoideus beweist wohl, dass uns in der Platte nur ein dorsaler Theil des Zungenbeinbogens vorliegt, der bei der Verschiebung dieses Bogens caudalwärts auf dem Processus paroticus liegen blieb, gegenüber demselben aber sehr deutlich abgegrenzt ist.“

Ich meinte also für *Uromastix* ein ehemaliges Aufsteigen des Zungenbeinbogens zum Schädel annehmen zu müssen, worauf dann wieder eine Trennung folgte, indem das 1. Zungenbeinhorn caudalwärts verschoben wurde unter gleichzeitiger Rückbildung einer Strecke desselben zu dem horizontalen Bindegewebsband.

Ich kann mich dieser Deutung auch jetzt anschliessen. Namentlich der Ursprung des M. stylohyoideus macht die Homologie des Knorpelstücks mit dem hyoidealen Abschnitt der Knorpelplatte der Geckoniden sehr wahrscheinlich. Und dasselbe kann doch den Schädel nur dadurch erreichen, dass der Hyoidbogen, nachdem er sich von der Extracolumella gelöst hat, bis zum Schädel emporwächst, dabei den M. stylohyoideus mitnehmend (siehe S. 133), oder dies wenigstens auf einem frühern phylogenetischen Stadium that.

Wir müssen also ein Aufsteigen eines continuirlich knorpeligen Zungenbeinbogens voraussetzen für die gemeinsame Stammform der *Geckonidae*, *Uroplattidae*, *Eublepharidae* und der *Agamidae* (wegen *Uromastix*). Von dieser Stammform müssen aber beinahe alle Familien der Lacertilier abgeleitet werden, da die *Geckonidae* ein sehr alter Ast des Lacertilierstammes sind, ja wahrscheinlich auch die *Chamaeleontia*, welche mit *Uroplates* verwandt erscheinen (FÜRBRINGER, 1900, p. 610, 620). Und so kommen wir dazu, für alle Lacertilier (weniger sicher scheint dies nur für die sehr aberranten Amphisbäniden) eine ehemalige Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Processus paroticus anzunehmen, wie wir dieselbe jetzt noch bei Geckoniden und verwandten Arten finden<sup>1)</sup>. Später folgte dann Reduction einer Strecke des Zungenbeinbogens zu einem Bindegewebsband, während der weit-aus grösste Theil des Zungenbeinbogens caudalwärts verschoben wurde. Der *M. stylohyoideus* entsprang etwa von der Strecke, welche reducirt wurde (*Geckonidae*, *Uromastix spinipes*), verlor also die Ursprungsfäche und wurde auch rückgebildet; er ging bei beinahe allen Lacertiliern dabei ganz verloren, ist bei *Uromastix spinipes* als schwacher, vom Band entspringender Muskel erhalten; bei *U. acanthinurus* entspringt er hoch hinauf von der Knorpelplatte, dorsal von der Strecke, welche rückgebildet wird, behält einen festen Ursprung und ist denn auch nicht rudimentär.

Die Rückbildung kann, soweit ersichtlich, zu sehr verschiedenen Zeiten, mehrere Male in ähnlicher Weise stattgefunden haben (bei Chamäleonten z. B. wohl unabhängig von der Reduction bei *Agamidae*), ist also auch kein Zeichen engerer Verwandtschaft.

Die Knorpelplatte, welche bei *Uromastix* in einer mit den Geckoniden übereinstimmenden Weise dem Processus paroticus angefügt ist, setzt sich bei ersterer Art continuirlich fort in das Intercalare, welches durch das Band zur Extracolumella und durch den Ursprung der Extracolumellarsehne leicht erkennbar ist. Bei der grossen Mehrzahl der Lacertilier findet man keine so gut entwickelte Knorpelplatte, so bei *Lacerta*, wo das Band zum Zungenbeinbogen vom knöchernen Processus paroticus abgeht (siehe S. 133, Fig. 15). Bei einigen Arten ist ein am dorsocaudalen Trommelfellrand liegendes Knorpelstückchen, welches mit dem Intercalare zusammenhängt, als Homologon der Platte zu deuten, also als Rest eines dorsalen Abschnitts des Zungenbein-

1) Es sprechen hierfür auch die Crocodilia (siehe XIV) und meines Erachtens auch *Sphenodon* (XIII).

bogens (*Calotes*, Fig. 19). An der Bildung wird in einigen Fällen auch noch wohl ein nicht verknöcherner Rand des Processus paroticus Theil haben (so bei *Calotes*).

Ich habe früher (1898, p. 217) das Intercalare zum Zungenbeinbogen gerechnet wegen seines Zusammenhangs mit der Knorpelplatte auf dem Processus paroticus (*Uromastix*, *Calotes* etc.), welche ihrerseits direct mit dem Zungenbeinbogen verbunden sein kann (*Geckonidae*, *Uromastix*). Die Ontogenese zeigt nun, dass diese Auffassung modificirt werden muss. Wie oben dargelegt, entsteht das Intercalare gar nicht vom Zungenbogen (im engeren Sinne, 1. Zungenbeinhorn) aus, sondern der Zusammenhang damit ist secundär, unterbleibt sehr oft; dieser Zusammenhang berechtigt uns also nicht, das Intercalare zum Zungenbeinbogen zu rechnen. Dies muss man zwar dennoch thun, aber aus einem ganz andern Grunde, nämlich weil es (bei *Lacerta* und *Calotes*) als ein Fortsatz der Columella auris entsteht, welche letztere wieder ein Theil des Zungenbeinbogens ist (vgl. VI; siehe auch GAUPP, 1900, p. 519).

Die in diesem Abschnitt beschriebenen Vorgänge die ziemlich verwickelt sind, bringen uns dazu, für die dem Processus paroticus bei erwachsenen Lacertiliern angefügte Knorpelpartie, welche einen sehr einheitlichen Charakter hat, einen Ursprung von drei verschiedenen Skelettheilen aus anzunehmen, vom Intercalare, vom dorsalen Ende des Hyoidbogens und vom Processus paroticus des Schädels aus, welche aber gar nicht immer alle drei an deren Aufbau betheiligt sind. Dies hat etwas Befremdendes, und ich muss gestehen, dass es mich nicht wundern wird, wenn eine Untersuchung zahlreicherer Arten zu einer Modification der obigen Schilderung führen wird. Was ich gefunden habe, vermag ich aber nicht anders zu deuten.

Unverständlich ist auch, wodurch es bedingt wird, dass das Intercalare mit dem Processus paroticus während der Ontogenese verschmilzt, später wieder selbständig wird.

Die Verschmelzung des Intercalare mit dem Processus paroticus findet bei Geckonidenembryonen nur lateral statt mit der Paroticusplatte (Fig. 22, 23), während medial die Trennung in meinen Präparaten deutlich erhalten ist. Deutet dies vielleicht auf eine ehemalige Betheiligung des jetzt bei Erwachsenen selbständig bleibenden Intercalare an der Bildung jener Knorpelplatte, mit welcher das dorsale Ende des Zungenbeinbogens sich verbindet? Dies wäre ein gleicher Zusammenhang, wie er bei *Uromastix* vorkommt. Unsere Kenntniss der Lacertilier ist für eine Entscheidung nicht genügend. Die Ver-

hältnisse bei *Sphenodon* und den Crocodiliern sprechen dafür, dass die Verbindung des dorsalen Endes des Zungenbeinbogens bei den primitiven Sauropsiden mit dem Intercalare und nicht oder nicht allein mit einem knorplig bleibenden Abschnitt des Processus paroticus (Paroticusplatte) stattfand (vgl. XIII, XIV u. XVII).

Die Resultate dieser Besprechung sind folgende:

1) Wenn der Zungenbeinbogen seine Verbindung mit dem Interhyale löst, wächst er bei Geckoniden dorsalwärts und heftet sich am Processus paroticus an.

2) Bei *Lacerta* findet eine solche Verbindung niemals statt; noch bevor das Interhyale verschwunden ist, schiebt sich das dorsale Ende des Zungenbeinbogens schon caudalwärts, wobei das Interhyale zu einem langen Strang ausgezogen wird, in dem sich Bindegewebe entwickelt.

3) Letzteres muss als ein verkürzter Entwicklungsgang gedeutet werden. Die *Geckonidae*, *Uromastix*, namentlich die Ursprungsverhältnisse des *M. stylohyoideus* bei letzterm, machen es sehr wahrscheinlich, dass bei der Stammform der Lacertilia eine Verbindung des Zungenbeinbogens (1. Zungenbeinhorn) mit dem Processus paroticus stattfand, wie jetzt noch bei den *Geckonidae*. Dieses phylogenetische Stadium wäre dann in der Ontogenese von *Lacerta* unterdrückt.

4) Wenn in der Ontogenese der Zungenbeinbogen den Processus paroticus erreicht, findet eine Verschmelzung mit einer dort liegenden Knorpelplatte statt. Bei Geckoniden ist dies ein knorplig bleibender Auswuchs des Processus paroticus, an dessen Bildung aber vielleicht doch auch das Intercalare beteiligt ist. Bei *Uromastix* ist die Beteiligung des Intercalare an der Knorpelpartie leicht zu constatiren, scheint aber der Processus paroticus davon ausgeschlossen.

5) Der *M. stylohyoideus* entspringt bei jüngern Embryonen von Geckoniden zuerst vom Hyoidbogen in unmittelbarer Nähe des Interhyale. Wenn der Hyoidbogen dorsalwärts wächst, wird der Muskel mitgenommen und entspringt später viel höher hinauf, oft von der Knorpelplatte auf dem Processus paroticus.

### VIII. Der Processus internus der Extracolumella.

Der Processus internus ist ein Fortsatz der Extracolumella, der nach vorn und ventralwärts gerichtet ist (Fig. 1); er verbindet sich fest mit dem Quadratum und kann sich noch als cylindrischer Knorpelstrang entlang dem Quadratum eine Strecke weit ventralwärts in der Richtung des Unterkiefers fortsetzen.

Er fehlt bei erwachsenen Geckoniden (VERSLUYS, 1898, p. 147), und ich habe ihn auch bei den Embryonen von *Gecko*, *Platydictylus* und *Hemidactylus* vermisst<sup>1)</sup>.

Bei erwachsenen *Lacerta* ist der Processus internus gut entwickelt, und bei den Embryonen von *L. agilis* und *L. muralis* ist er denn auch leicht aufzufinden. HOFFMANN hat ihn Processus otostapedis genannt (1889, p. 18).

Bei meinen jüngsten Embryonen von *Lacerta* fehlt der Fortsatz noch. Erst beim Embryo VI ist er sicher erkennbar, beim Embryo V vielleicht eben angedeutet. Er geht etwa in der Mitte der Columella auris nach vorn ab, entsteht später als der in gleicher Höhe abgehende Processus dorsalis, auch später als der Insertionstheil der Extracolumella. Er wächst nach vorn und erreicht das Quadratum meist erst spät, wenn die Verknorpelung der Skeletanlagen schon ziemlich weit vorgeückt ist, bisweilen aber auch viel früher (z. B. bei Embryo VIII von *Lacerta*, bei welchem die Verknorpelung des Stapes eben anfängt). Es ist dann ein langer, dünner Knorpelstab (Fig. 24 *Proc.int*), der alsbald die Abplattung zeigt, die er auch bei den erwachsenen Thieren aufweist.

Weder als Knorpel noch als Blastem erstreckt er sich dem Quadratum entlang ventralwärts, wie das bei andern Lacertiliern (z. B. Agamiden, VERSLUYS, 1898, tab. 3, fig. 25, 29) der Fall ist.

Bei meinem jüngern Embryo von *Calotes*, wo die Knorpelbildung im Otostapes noch wenig vorgeschritten ist, erreicht der Processus internus das Quadratum auch noch nicht, sondern endet mit freier, nicht genau abgrenzbarer Spitze medio-caudal vom stabförmigen Körper des Quadratoms.

Wir sehen also:

- 1) dass bei Geckoniden (wenigstens bei den 3 untersuchten Arten) der Processus internus nicht mehr angelegt wird;
- 2) dass bei *Lacerta* der Fortsatz spät entsteht, bei den Embryonen niemals stärker entwickelt ist als bei den erwachsenen Thieren;
- 3) dass sein unteres Ende nicht mit dem MECKEL'schen Knorpel verbunden ist.

Die Untersuchung der erwachsenen Thiere hat mich dazu gebracht, für die Stammform aller Lacertilia das Vorkommen eines

1) Das Interhyale ist nicht damit zu verwechseln; dasselbe hat bisweilen etwas Aehnlichkeit damit, wenn man Querschnittserien durchmustert (*Hemidactylus*, vgl. Fig. 12 *Int.h*).

Processus internus anzunehmen (VERSLUYS, 1898, p. 147, 177—179). Ich sehe im Fehlen dieses Fortsatzes bei Geckoniden auch während der Ontogenese und im späten Auftreten bei *Lacerta* keinen Grund, meine Meinung zu ändern, gegenüber allem, was ich zur Zeit für dieselbe anführen konnte.

### IX. Die Entstehung des Insertionstheils der Extracolumella.

In meinen Schnittserien, auch denen durch sehr junge Embryonen, habe ich nirgends eine Andeutung einer vom Zungenbeinbogen getrennten Entstehung des Insertionstheils oder sogar der Pars inferior desselben gefunden. Immer erscheint letztere als ein Auswuchs des Stieles der Extracolumella, der da abgeht, wo letzterer ventralwärts und caudalwärts im 1. Zungenbeinhorn umbiegt. Die Pars superior des Insertionstheils ist ein von derselben Stelle abgehender, dorsal und caudal gerichteter Fortsatz, immer viel kürzer als die Pars inferior. Beide entstehen sehr früh; die Pars inferior ist nur bei meinen jüngsten Embryonen von *Lacerta* (I, II, III) noch nicht angelegt, sonst überall schon erkennbar.

KINGSLEY fand bei *Sceloporus* abweichende Verhältnisse, die er, wie folgt, beschreibt (1900, p. 215): „The stapedia portion of the stroma runs inward from its point of connection with the hyoid proper . . . Another element enters into the composition of the columella — the extracolumella — and my studies show that at first this is a discrete part. It appears at first as a slender rod of procartilage just in front of the hyoid and ventral to the tympanic cavity. Its upper end is closely related to the dorsal end of the hyoid and the distal end of the stapes . . .“

Hierin meint KINGSLEY mit „stapedial portion“ die ganze Columella auris vom Labyrinth ab bis am Uebergang ins 1. Zungenbeinhorn, den Zungenbeinbogen im engern Sinne. Da letzterer aber von der Extracolumella abgeht (vgl. V), ist sein „stapedial portion“ oder „stapes“ nicht nur dem Stapes vergleichbar, sondern enthält auch einen erheblichen Abschnitt der Extracolumella. Was KINGSLEY Extracolumella nennt, ist nur der Insertionstheil derselben. KINGSLEY'S Behauptung von einer selbständigen Entstehung der Extracolumella ist eine Folge davon, dass er die Stapes-Extracolumellargrenze zu weit lateral gesucht hat. Letztere tritt erst sehr spät auf (IV) und fehlte anscheinend bei seinen Embryonen noch.

Eine Entstehung der Extracolumella lateral und getrennt vom Hyoidbogen hat KINGSLEY für *Sceloporus* nicht bewiesen, sie wird bei



dieser Art gewiss ebenso wenig stattfinden wie bei *Lacerta*. Das ist wichtig, weil nach KINGSLEY's Deutung die Extracolumella gegenüber dem Hyoidbogen und Stapes eine ähnliche Lage einnehmen würde wie Hammer und Amboss bei Säugethieren, was eine sehr wichtige Stütze für die PETERS-GADOW'sche Hypothese über die Homologie der Gehörknöchelchen wäre. Wie aber schon gesagt, beruht diese Angabe KINGSLEY's nur auf einer unrichtigen Abgrenzung der Extracolumella gegen den Stapes.

Aus KINGSLEY's Schilderung geht nur hervor, dass er eine gesonderte Entstehung des Insertionstheils der Extracolumella oder nur von dessen Pars inferior beobachtet hat. Gänzlich frei vom Hyoidbogen scheint aber derselbe doch nicht zu entstehen, denn er giebt an, das obere Ende desselben sei „closely related to the dorsal end of the hyoid and the distal end of the stapes“. Auf seiner fig. 2 geht seine Extracolumella continuirlich in die Columella auris über, und aus seiner fig. 3 ist auch nicht ersichtlich, dass „*ex*“ kein Fortsatz ist von „*hy*“.

Ich finde denn auch in KINGSLEY's Angaben keinen genügenden Grund dafür, den Insertionstheil oder dessen Pars inferior als einen dem Hyoidbogen fremden Skelettheil zu betrachten. Meine Präparate von *Lacerta* und Geckoniden sprechen bestimmt für einen Zusammenhang mit dem Zungenbeinbogen vom Anfang an; er entsteht nur bei *Sceleporus* mehr selbständig.

Einen vom Knorpelcentrum des Hyostapes gesonderten Knorpelkern für den Insertionstheil habe ich nicht beobachtet.

Ich schliesse also, dass die Pars inferior und superior des Insertionstheils nur Fortsätze der Extracolumella sind und wie diese dem Zungenbeinbogen zugerechnet werden müssen.

## X. Die Muskeln der Extracolumella.

Einen Muskel der Extracolumella bei erwachsenen Lacertiliern habe ich früher nur bei Geckoniden gefunden und als einen Laxator tympani gedeutet (VERSLUYS, 1898, p. 18 und 154). Ich will denselben hier als *M. extracolumellaris* bezeichnen.

Die der Zeit geäußerte Vermuthung, dass er ein Derivat der Facialismusculatur ist, wird von der Ontogenese vollständig bestätigt; meine Embryonen von *Platydictylus* lassen darüber keinen Zweifel. Am ersten ist der *M. extracolumellaris* erkennbar bei Embryo VI dieser Art. Es gehen hier Muskelfasern vom Processus accessorius posterior caudalwärts, bis sie den vordern Rand der Facialismusculatur,

und zwar *C<sub>2</sub>m.d* (RUGE, 1896), erreichen und sich diesem Muskel anschliessen. Es ist deutlich zu sehen, dass kein besonderer Muskel vorliegt, sondern nur ein Bündel Fasern, welche vom vordern innern Rand der Facialismusculatur abbiegen und an der sehr nahe liegenden Extracolumella inseriren. Beim Embryo VII trennt dieses Faserbündel sich noch mehr von *C<sub>2</sub>m.d* und entspringt zum Theil vom Processus paroticus. Noch selbständiger ist der Muskel geworden bei Embryo VIII. In Fig. 21 ist er abgebildet (*M.ext*); die ventral davon gezeichneten Fasern von *C<sub>2</sub>m.d* (*M.par.md.pr*) steigen im nächst äussern Schnitt bis in die Höhe des Processus paroticus hinauf, ihr Ursprung liegt aber noch viel mehr dorsal. Aus diesen Fasern von *C<sub>2</sub>m.d* bildet sich der *M. parieto-mandibularis profundus* (VERSLUYS, 1898, p. 126), der hier schon deutlich erkennbar ist, wenn er auch ventral den Zusammenhang mit dem grossen Abschnitt des *C<sub>2</sub>m.d*, aus welchem der *M. depressor mandibulae* hervorgeht, noch nicht aufgegeben hat. Beim Embryo VII ist diese Trennung noch gar nicht angedeutet. Es ist also der *M. parieto-mandibularis profundus* die tiefste Portion von *C<sub>2</sub>m.d*, wie schon 1898, p. 8 und p. 126, von mir angegeben wurde<sup>1)</sup>. Der *M. extracolumellaris*, der sich von seinem vordern Rand abspaltet, kann als gleich tief betrachtet werden.

Der *M. extracolumellaris* erreicht im nächst innern Schnitt als der in Fig. 21 abgebildete den Processus accessorius posterior der Extracolumella; er ist gut entwickelt, kommt in 8 Schnitten von je 6  $\mu$  vor und ist in den mehr medialen Schnitten etwa doppelt so breit wie in Fig. 21.

Die Stelle, wo er vom Processus paroticus entspringt, wächst zur Paroticusplatte (siehe VII, S. 134) aus. Dies hat beim Embryo VIII vielleicht schon angefangen und ist deutlich bei Embryo X (Fig. 23, *Parot.Pl*; *M.ext*). Der *M. parieto-mandibularis profundus* schiebt sich dabei nach vorn in den hintern Rand der äussern Gehöröhle und verliert jeden Zusammenhang mit dem *M. extracolumellaris*. Die Paroticusplatte und die dorsalwärts wachsende Spitze des Zungenbeinbogens schieben sich zwischen den *M. extracolumellaris* und die übrige Facialismusculatur.

Bei andern erwachsenen Lacertiliern ist der Muskel noch nicht gefunden worden. Es gelang mir aber leicht, denselben bei *Lacerta*-Embryonen wieder zu finden.

1) Dies ist eine tiefere Portion als der von RUGE, 1896, p. 329, d, als *C<sub>2</sub>m.d profundus* bezeichnete Muskel.

Beim Embryo VII von *Lacerta agilis* reicht die Facialismusculatur weit nach vorn; ihre vordersten dorsalen Fasern fangen lateral von der Vena lateralis capitis an und heften sich am Interhyale, ja auch noch an der Pars superior des Insertionstheils an, einige Schnitte caudal von der Extracolumellarsehne.

Embryo VIII ist wichtig. Die Muskelfasern, welche an der Pars superior inseriren, haben sich hier zu einem besondern Faserbündel entwickelt, welches zwar dorsal noch nicht von der übrigen Facialismusculatur ( $C_2 m. d.$ ) abgetrennt ist, aber durch grössere Stärke des Bündels und mehr nach vorn und ventralwärts gerichtetem Faserverlauf gegen die ventralwärts und caudalwärts gerichteten Fasern des M. depressor mandibulae eine unverkennbare Selbständigkeit besitzt. Das Faserbündel hat seine Insertion an der Pars superior der Extracolumella weiter nach vorn aus gedehnt als bei Embryo VII, und seine Insertionsfläche schliesst sich direct an die der Extracolumellarsehne an.

Bei meinem jüngsten *Calotes*-Embryo finde ich ganz ähnliche Verhältnisse; ich habe das vordere Faserbündel in der Fig. 17 (*M. ext*) eingezeichnet. Es entspringt dorsal etwas caudalwärts vom Processus dorsalis der Extracolumella.

Bei ältern Embryonen von *Lacerta* ändert sich der Verlauf des Faserbündels; anstatt vorherrschend dorso-ventral, verläuft es mehr von hinten und dorsal nach vorn und ventral. Dadurch wird dasselbe gegen die dorso-ventralen Fasern des  $C_2 m. d.$  (Depressor mandibulae) immer schärfer abgegrenzt. Sehr deutlich ist dies bei Embryo XIII (*Lacerta muralis*), wie aus Fig. 24 ersichtlich. Die Fasern entspringen hier zum Theil von der untern lateralen Ecke des Processus paroticus, kommen letztern wenigstens sehr nahe. Sie bilden einen kleinen selbständigen Muskel, der sich zwar noch direct an den Depressor mandibulae anschliesst, aber eine andere Richtung seiner Fasern zeigt.

Bei den Embryonen XIV und XV von *Lacerta* entspringt der kleine Muskel zweifellos vom Processus paroticus. Einige Fasern des Depressor mandibulae entspringen gleichfalls von diesem Schädelfortsatz, und eine scharfe Trennung besteht dort zwischen den beiden Muskeln noch nicht.

Ein Vergleich mit *Platydictylus* (siehe Fig. 23 und 24) lässt keinen Zweifel an der Homologie des kleinen Muskels der *Lacerta*- und *Calotes*-Embryonen mit dem M. extracolumellaris, dem Laxator tympani der erwachsenen Geckoniden. Es ist ein Muskel, der sich am vordern Rande der Facialismusculatur differenzirt (aus  $C_2 m. d.$ ),

vom Processus paroticus zur Pars superior und dessen Processus accessorius posterior geht, also vom Schädel zum Zungenbeinbogen; er ist ein  $C_2 h. d.$  Wie  $C_2 m. d.$  liegt der *M. extracolumellaris lateral* vom Muskelast des *N. facialis*.

Dieser Muskel ist bei *Lacerta* bereits durch KILIAN gefunden, wie aus seiner Beschreibung (1890, p. 648) hervorgeht. Er nennt denselben *M. stapedius*. Er hat auch schon die Abspaltung von  $C_2 m. d.$  hervorgehoben, sowie auch das relativ späte Auftreten seiner Differenzierung.

Die Homologie des KILIAN'schen Muskels mit dem *M. laxator tympani* habe ich schon 1898 (p. 150) als möglich angegeben; doch war es wegen der Extracolumellarsehne und der kurzen Angaben KILIAN's nicht sicher zu entscheiden, ob dieser Vergleich richtig war.

Dieser Befund eines *M. extracolumellaris* bei Embryonen verschiedener Familien der Lacertilier (*Geckonidae*, *Lacertidae*, *Agamidae*) ist wichtig, weil wir hierdurch geüthigt werden, für die Stammformen der Lacertilier (neben der Extracolumellarsehne) den Besitz eines *M. extracolumellaris* anzunehmen, der jetzt bei den erwachsenen Thieren meist fehlt. Ich fand denselben nur bei den *Geckonidae* (VERSLUYS, 1898); er ist aber so klein, dass ein Uebersehen bei einigen der andern untersuchten Arten nicht ausgeschlossen werden kann; vor allem scheint es, da er doch angelegt wird, sehr gut möglich, dass er noch bei andern Lacertilern als den Geckoniden auch bei den erwachsenen Thieren vorkommt.

Ob er bei den Stammformen der Lacertilier auch als *M. laxator tympani* functionirte, scheint zweifelhaft. Diese Function kann der Muskel sehr gut erst bei den Geckoniden erworben haben.

Früher (1898, p. 159) glaubte ich mich gegen eine Homologie des *M. laxator tympani* (*M. extracolumellaris*) der Geckoniden mit dem *M. stapedius* der Crocodilier entscheiden zu müssen, weil letzterer scheinbar eine andere Function, andern Verlauf und andere Ursprungsstelle hatte. Da es sich aber herausgestellt hat, dass der Muskel bei Geckoniden auch vom Processus paroticus, nicht vom Zungenbeinbogen entspringt (siehe VII, S. 134), sein Verlauf während der Ontogenese durch das Hervorwachsen der Paroticusplatte geändert wird und seine Function als *Laxator tympani* wohl eine erst kürzlich erworbene sein kann<sup>1)</sup>, so bleibt von meinen der Zeit angeführten Gründen jetzt nichts

1) Selbstverständlich bleibt auch die Möglichkeit, dass der Muskel bei den Geckoniden doch ein *M. tensor tympani* sei, nicht ausgeschlossen.

Sicheres übrig. Ich trage denn auch kein Bedenken, mich der von KILIAN vertretenen Homologie des M. stapedius der Crocodilier mit dem Muskel der *Lacerta*-Embryonen anzuschliessen.

Die über diesen Muskel gewonnenen Resultate sind folgende:

1) Der Extracolumellarmuskel der Geckoniden kommt bei den Embryonen anderer Lacertilier vor.

2) Er ist dem von KILIAN beschriebenen M. stapedius von *Lacerta* homolog; letzterer ist also nicht homolog mit der Sehne der Extracolumella.

3) Der M. extracolumellaris der Lacertilier spaltet sich vom vordern innern Rande der dorsalen Facialismusculatur ab, aus welchem sich bei *Lacerta* (und *Calotes*) die Hauptportion des Depressor mandibulae entwickelt (siehe VERSLUYS, 1898, p. 125, 126). Bei Geckoniden entsteht aus den vordersten Fasern dieser Muskelschicht, nach Abspaltung des kleinen M. extracolumellaris, ein besonderer tiefer Muskel, der M. parieto-mandibularis profundus.

4) Der M. extracolumellaris entspringt von der ventro-lateralen Ecke des Processus paroticus.

5) Bei Geckoniden wächst dieser letztere Bezirk zur Paroticusplatte aus, mit welcher sich das dorsale Ende des 1. Zungenbeinhorns verbindet, und aus beiden entsteht dann eine Knorpelplatte, welche bei erwachsenen Thieren zwischen dem M. extracolumellaris und dem Muskelcomplex *C<sub>2</sub>m. d* liegt.

6) Der M. extracolumellaris ist dem M. stapedius der Crocodilier homolog.

---

Ich führe hier die Sehne der Extracolumella auf, weil dieselbe vielleicht aus einem umgebildeten Muskel hervorgegangen ist (siehe VERSLUYS, 1898, p. 156—158). Die Sehne tritt bei *Lacerta* ziemlich früh auf (Embryo VI) als ein durch grössere Zellendichte gegen das umgebende zellenreiche Bindegewebe hervortretender Blastemstrang. Letzterer verläuft von der Mitte des Processus dorsalis der Columella auris lateralwärts zur Pars superior des Insertionstheils. Er hat also denselben Verlauf wie die Sehne bei der erwachsenen *Lacerta*, welche ja abgeht vom Intercalare, das aus der Verknoorpelung des grössten dorsalen Abschnitts des Processus dorsalis hervorgegangen ist. Die Sehne verbindet also zwei Fortsätze der Extracolumella; davon ist

---

Ich habe die Function als M. laxator tympani nur aus dem Verlauf des Muskels erschlossen.

aber der mediale ein Fortsatz des Otostapes, der andere des Hyostapes.

Wenn die Sehne auftritt (als Blastemstrang), zeigt dieselbe keinen Zusammenhang mit der Facialismusculatur, deren vorderer Rand zuerst deutlich caudal von der Sehne bleibt (*Lacerta*, Embryo VI, VII). Beim Embryo VIII inseriren die vordersten Fasern der Facialismusculatur (diejenigen, welche die Anlage des M. extracolumellaris bilden) direct im Anschluss an die Insertion der Sehne an der Pars superior; doch bleiben beide immer deutlich getrennt, auch bei ältern Embryonen (Fig. 24). Zwischen beiden verläuft ein Seitenzweig der Vena lateralis capitis.

Der Embryo von *Calotes* zeigt keinen Unterschied gegen meine *Lacerta*-Embryonen.

Bei *Platydictylus* tritt die Sehne schon sehr früh auf. Bei Embryo III (Fig. 20 S) und VI (Fig. 10 S) ist sie schon als ein Zellenstrang erkennbar, der die Anlage des Intercalare verbindet mit der latero-dorsalen Ecke der Extracolumella (Region der Pars superior des Insertionstheils). Ja, schon beim Embryo I finde ich dort eine schwache Zellenverdichtung (Fig. 5 S). Beim Embryo VII ist die Anlage der Sehne sehr breit, entspringt zum Theil vom Processus paroticus (Fig. 11 S). Erst beim Embryo VIII fängt der Zellenstrang an faserig zu werden (Fig. 21). Bei meinem ältesten Embryo (X) von *Platydictylus* entspringt die Sehne noch deutlich vom Intercalare. Bei erwachsenen Geckoniden (*Gecko*, *Hemidactylus*) entspringt die Sehne vom Processus paroticus, aber ihrer Basis angelagert fand ich noch Reste des Intercalare.

Beweise dafür, dass wir in der Sehne einen ehemaligen Muskel sehen müssen (VERSLUYS, 1898, p. 158), bringen meine Präparate nicht. Dieselbe entsteht nicht im Zusammenhang mit der Facialismusculatur; wohl kommt letztere ihr sehr nahe.

Muskelfasern finde ich in der Sehne nicht. In allen meinen Präparaten sehe ich in derselben niemals die deutlichen, breiten, mit mehreren länglichen Kernen versehenen Fasern, welche die embryonalen Muskeln in denselben Präparaten aufweisen. Die Sehne zeigt eine viel weniger deutliche, unregelmässigere und feinere Faserung und ist auch durch Parakarmin blasser gefärbt als das Muskelgewebe.

Bei *Sphenodon* konnte SCHAUINSLAND (1900, p. 829) auch keine Muskelfasern in der Sehne auffinden.

Stellen wir die Resultate kurz zusammen, so ergibt sich:

1) Die Sehne entsteht genau so, wie sie bei erwachsenen Thieren liegt.

2) Sie entwickelt sich nicht aus der Facialismusculatur.

3) Sie entspringt bei Embryonen immer vom Intercalare, vom Processus dorsalis, also von einem Fortsatz des Otostapes, und inserirt an der Pars superior der Extracolumella, also am Hyostapes.

4) Aus dem Ursprung bei Geckonidenembryonen vom Intercalare (wie bei *Lacerta* und *Calotes*) geht hervor, dass der spätere Ursprung vom Processus paroticus secundär ist.

5) Da der *M. extracolumellaris* (*M. stapedius*, KILIAN) dem *M. stapedius* der Crocodilier homolog ist, ist die Sehne diesem Muskel der Crocodilier nicht homolog, wie HOFFMANN (*M. stapedius*, 1889, p. 20) und ich selbst (1898, p. 159) gemeint haben.

6) Beweise dafür, dass die Sehne einen frühern Muskel repräsentirt, wurden nicht aufgefunden; dies kann darum selbstverständlich doch wohl der Fall sein.

## XI. Der Nervus facialis (Chorda tympani) und die Columella auris.

Der Ramus posterior des Nervus facialis geht dorsal von der Columella auris zu seinen Muskeln. Wenn der Processus dorsalis entsteht (Abschn. VI), liegt der Nerv medial und caudal von diesem Fortsatz.

Bei Geckoniden und *Uroplates*, bei welchen der Zungenbeinbogen sich knorpelig mit dem Schädel verbindet, tritt der Nerv nach vorn von demselben zu seiner Musculatur (VERSLUYS, 1898, tab. 1, fig. 3, 4, 8). In der Ontogenese wird dies dadurch bedingt, dass der Muskelast des Facialis, nachdem er den Stapes überschritten hat, sich stark lateralwärts wendet und nach vorn vom Processus paroticus zu seinen Muskeln tritt. Das dorsalwärts bis zum Processus paroticus emporschwachsende Ende des 1. Zungenbeinhorns (Zungenbeinbogen im engern Sinne) bleibt dadurch caudal vom Muskelast des Facialis. Das dorsale Zungenbeinbogenende liegt bei Embryonen ziemlich weit caudal von der Extracolumella.

Die Chorda tympani wird, wie ich schon früher (1898, p. 179) angegeben habe, in ihrem Verlauf beeinflusst durch die Columella auris.

Dass die Chorda in den Bereich der Columella auris kommt, anstatt vom Anfang an einen mehr directen Verlauf vom Ganglion des Facialis zum Unterkiefer zu nehmen längs der vordern Trommelhöhlenwand, wird dadurch bedingt, dass sie ein Ramus posttrematicus ist, caudal von der 1. Kiemenspalte ventralwärts zieht. Bei meinem Embryo II von *Lacerta* war letztere nach aussen durchgebrochen und konnte die Chorda mit Sicherheit verfolgt werden, wie sie, von vorn

kommend, diese 1. Kiemenspalte dorsal überschreitet, hinter derselben ventralwärts zieht und dann wieder unter derselben hindurch nach vorn zur innern Seite des Unterkiefers geht. Sie kommt dabei hinter der 1. Kiemenspalte sehr weit lateral, in geringer Entfernung von der Epidermis. Die Stelle, wo die Chorda vom N. facialis abbiegt, liegt dorsal vom Stapes, der als Blastem eben erkennbar ist.

Bald folgt nun der Verschluss der 1. Kiemenöffnung, aber die Chorda verläuft dann noch caudal von der 1. Kiemenspalte, etwas medial von der Verschlussstelle.

In diesem Stadium tritt nun der Processus dorsalis der Columella auris auf, und zwar als eine Blastemverdichtung nach vorn von der Chorda tympani (*Lacerta*, IV), welche also auch um diesen Fortsatz eine Schlinge bildet. Und dadurch wird von jetzt ab ein Vorwärtschieben der Chorda verhindert. Dass dies wirklich so ist, wird auch durch den Zustand bei Geckoniden wahrscheinlich, wo beim Fehlen des Zusammenhangs zwischen Intercalare und Columella auris<sup>1)</sup> dieses Hinderniss nicht besteht und thatsächlich die Chorda bei Erwachsenen viel mehr nach vorn verläuft (VERSLUYS, 1898, p. 177).

Der Insertionstheil der Extracolumella entsteht caudal von der Chorda, und wenn später die Körperwand in dessen Umgebung zum Trommelfell umgebildet wird, liegt die Chorda auch nach vorn davon. Das Trommelfell entsteht nicht als eine Verschlussmembran der 1. Kiemenspalte, sondern caudal von letzterer; der laterale Theil der Paukenhöhle ist eine Erweiterung des medialen Theiles der 1. Kiemenspalte, welche sich caudal von der Chorda lateralwärts ausdehnt. Der laterale, nach vorn von der Chorda liegende Abschnitt der 1. Kiemenspalte, der eine Zeit lang nach aussen durchbrach, ist vollständig rückgebildet und hat keinen Antheil an der später stattfindenden Ausbildung der Paukenhöhle. Thäte sie dies, dann könnte die Chorda auch wohl schwerlich anders als caudal von der Paukenhöhle oder im Trommelfell verlaufen, jeden Falls nicht, wie sie jetzt verläuft, an der dorsalen und vordern Paukenhöhlenwand.

Dies ist nur der ontogenetische Process; wie sich in der Phylogene die Verlagerung der Chorda vollzogen hat, ist noch eine andere Frage. Bei Anuren verläuft das Homologon der Chorda bekanntlich caudal vom Trommelfell. Betrachtet man das Trommelfell der Sauropsiden als dem der Anuren nicht homolog, dann kann man die Erklärung des verschiedenen Verlaufs der Chorda in einer von Anfang

---

1) Die Verbindung tritt höchstens sehr kurze Zeit auf (VI, S. 129).



an an verschiedener Stelle stattfindenden Bildung des Trommelfells suchen. Das ist aber wohl nicht die einzig mögliche Erklärung.

Wenn, etwas später als der Processus dorsalis, der Processus internus entsteht, liegt die Chorda auch lateral von demselben. Und erreicht der Fortsatz zuletzt (meist erst bei ziemlich vorgeschrittenen Embryonen) das Quadratum, dann ist er ein Hinderniss für eine eventuelle Verschiebung der Chorda nach vorn zu.

Es kann also eine Verschiebung der ganzen Chorda tympani nach der Rückbildung des distalen Abschnitts der 1. Kiemenspalte nicht stattfinden, weil sie vom Processus dorsalis daran verhindert wird. Wenn später bei vielen Arten der Processus dorsalis proximal rückgebildet ist, ist der Processus internus schon ausgebildet und verhindert eine solche Verschiebung (VERSLUYS, 1898; *Varanus*, *Polychrus*, *Zonurus*).

Wo aus dem proximalen Abschnitt des Processus dorsalis ein Bändchen hervorgeht, welches dann bei den erwachsenen Thieren das Intercalare mit der Columella auris verbindet, geht die Chorda denn auch caudal von diesem Bändchen lateralwärts (*Draco volans*).

Nur bei den Geckoniden, wo beide Fortsätze fehlen, finden wir die Chorda tympani bei den erwachsenen Thieren an der vordern Paukenhöhlenwand weit nach vorn von der Columella auris (VERSLUYS, 1898, tab. 8, fig. 95).

Verschieden ist der Verlauf der Chorda auch noch gegenüber der Sehne der Extracolumella. Bei einigen Arten geht sie ventral von letzterer (*Chamaeleon*, *Varanus*, *Draco*, *Zonurus*, *Phrynosoma*; darauf muss auch der Verlauf bei Geckoniden zurückgeführt werden), bei den meisten Gattungen der Lacertilier dorsal davon (z. B. *Iguana*, *Tupinambis*, *Uromastix*, *Calotes* [Fig. 17 Ch] *Mabuia*, *Anguis*, *Lacerta*, *Heloderma*, *Gerrhosaurus*). Der ventrale Verlauf scheint der ursprünglichere wegen des Vorkommens bei den mehr abweichenden Familien (*Chamaeleontidae*, *Geckonidae*, *Uroplatidae*, *Varanidae* etc.) und auch bei *Sphenodon* (Rhynchocephalia). Die Chorda tympani verläuft, wie gesagt, caudal vom Processus dorsalis und kommt dadurch in unmittelbare Nähe der davon entspringenden Sehne. Wodurch aber der verschiedene Verlauf dorsal resp. ventral von derselben bedingt wird, kann ich nicht angeben (vgl. auch VERSLUYS, 1898, p. 177, 179).

Der Verlauf dorsal von der Sehne verhindert die Chorda gleichfalls, sich nach vorn zu schieben; wenn bei diesem Verlauf der Processus dorsalis und internus rückgebildet sind, kann die Chorda doch nicht den kürzern Verlauf wie bei den Geckoniden nehmen.

Dass die Chorda tympani danach strebt, den möglichst kurzen Verlauf zu nehmen, das beweisen die Geckoniden. Auch bei ihnen verläuft die Chorda zuerst caudal vom lateralen Abschnitt der 1. Kiemenspalte (*Gecko*, Embryo I).

Die in diesem Abschnitt gewonnenen Resultate über die Beeinflussung des Verlaufs der Chorda durch die Columella auris sind folgende.

Dass die Chorda bei den meisten (erwachsenen) Lacertiliern einen so erheblichen Umweg macht, ist Folge davon, dass sie ein Ramus posttrematicus des N. facialis ist. Dadurch liegt dieselbe bei Embryonen so weit caudal, dass sie ihren Verlauf lateralwärts nach hinten von dem Processus dorsalis der Extracolumella nimmt. Einen mehr directen Verlauf kann sie nur bei den Arten nehmen, wo dieser und der Processus internus rückgebildet sind.

Dass die Chorda an der dorsalen und vordern Paukenhöhlenwand verläuft, anstatt an deren hinterer und ventraler Wand, wird bedingt durch die Entstehung des lateralen Abschnitts der Paukenhöhle nicht als Erweiterung des lateralen, nach vorn von der Chorda liegenden Theiles der 1. Kiemenspalte, sondern caudal davon und caudal von der Chorda als eine lateralwärts vorschreitende Erweiterung des medialen Theiles der 1. Kiemenspalte.

Der laterale, bei jüngern Embryonen nach aussen durchbrechende Abschnitt der 1. Kiemenspalte liegt nach vorn und dorsal von der Chorda; er müsste zwischen Quadratum und Chorda liegen, wenn er bei erwachsenen Thieren nicht ganz rückgebildet wäre.

## **XII. Kurze Schilderung der Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern.**

Die Columella auris und der Zungenbeinbogen hängen schon von ihrem ersten Auftreten als Blastem an eng zusammen. Sie bilden einen Blastemstab, welcher lateral, etwas caudal von der 1. Kiemenspalte, eine ziemlich scharfe Biegung zeigt (Fig. 6); aus dem dorsalen Abschnitt entwickelt sich die Columella auris, der ventrale wird zum 1. Zungenbeinhorn, dem Zungenbeinbogen im engeren Sinne.

Eine vom Hyoidbogen gesonderte Entstehung des medialen Abschnitts der Columella auris konnte nicht gefunden werden. Ich ver füge aber nicht über genügend zahlreiche Embryonen, um eine solche selbständige Anlage des basalen Theiles des Stapes verneinen zu können. Nur verschmilzt derselbe dann jedenfalls sehr früh vollständig mit dem Blastem der übrigen Columella auris und des Zungenbeinbogens.

Aber das mediale Ende des Blastemstabes (des Stapes) lässt sich bei Geckoniden bestimmt gegen das Blastem der Labyrinthkapsel abgrenzen (Fig. 3, 4) und muss ohne Zweifel dem Zungenbeinbogen zugerechnet werden. Der Stapes entsteht nicht vom Blastem der Labyrinthkapsel aus. Auch wird der Stapes bei Geckoniden deutlich früher angelegt als letzteres; sind beide Blasteme etwa gleich weit vorgeschritten, dann kann eine Abgrenzung beider nicht mehr möglich sein (*Lacerta*, Fig. 2, 6); dies darf aber nicht als ein Beweis des genetischen Zusammenhangs dieser Skelettheile (Stapes und Labyrinthkapsel) betrachtet werden.

Aus diesem Blastem der Columella auris wachsen folgende Fortsätze hervor:

a) Der Intertionstheil der Extracolumella. Derselbe entsteht vom lateralen Ende der Columella auris aus. Die Pars inferior entsteht zuerst, ventralwärts gerichtet, nach vorn und etwas lateral vom Hyoidbogen. Eine gesonderte Entstehung wurde nicht beobachtet (Fig. 5). Die Pars superior entsteht erst später, ist lange sehr klein (Fig. 10, 11).

b) Der Processus dorsalis tritt auch früh auf als ein von der Mitte der Columella auris dorsalwärts wachsender Fortsatz (Fig. 8 *Proc. dors.*). Sein dorsaler Abschnitt liegt später zwischen Processus paroticus des Schädels und Quadratum.

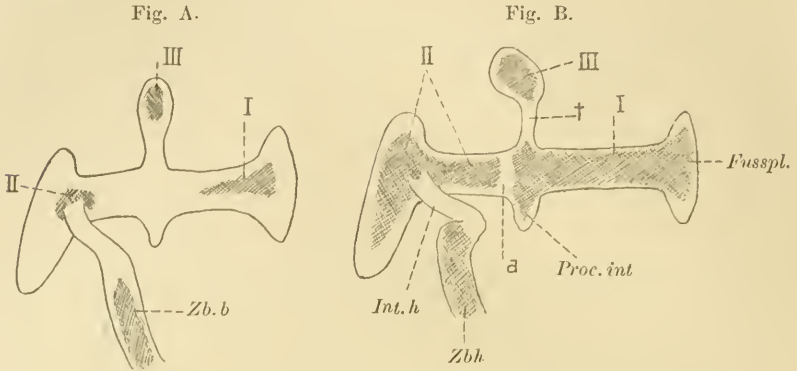
c) Der Processus internus wächst etwa aus der Mitte der Columella auris nach vorn und erreicht relativ spät das Quadratum. Den Unterkiefer erreicht der Fortsatz nicht, auch nicht als Blastem. Er liegt dorsal und nach vorn von der 1. Kiemenspalte.

Die Verknorpelung der Columella auris tritt ohne Zusammenhang mit der Knorpelbildung im 1. Zungenbeinhorn auf.

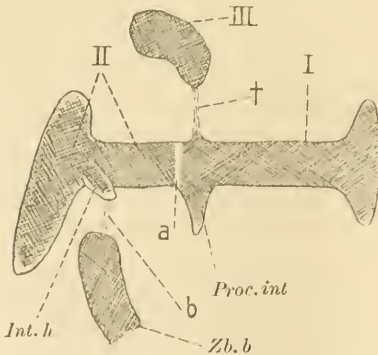
Es entsteht zuerst ein Knorpelcentrum im medialen Theil der Columella auris, da, wo Stiel und Fussplatte des Stapes zusammenkommen (Fig. A *I*). Von hier aus verknorpelt die Fussplatte des Stapes, während die Verknorpelung sich lateralwärts, an der Basis des Processus dorsalis vorbei, ausdehnt (Fig. B, bis *a*).

Deutlich später entsteht ein zweites Knorpelcentrum, da, wo Stiel und Insertionstheil der Extracolumella zusammentreffen (Fig. A *II*) und der Zungenbeinbogen abgeht. Von diesem Centrum aus dehnt die Verknorpelung sich über den ganzen Insertionstheil sowie medialwärts im Stiel der Extracolumella aus (Fig. B *II*). Die beiden Knorpelcentra *I* und *II* wachsen also einander entgegen, bis sie lateral von Processus dorsalis und Processus internus einander begegnen (Fig. B, bei *a*). Dort erhält sich bei *Lacerta* eine dünne Blastem-

scheibe; dieselbe ist die von HOFFMANN beschriebene Grenze zwischen Otostapes und Hyostapes (Fig. 1, a), welche also erst spät auftritt. Aus dem Centrum *I* geht der Otostapes, aus *II* der Hyostapes hervor (HOFFMANN).



Der Processus internus verknorpelt vom Otostapes aus (Fig. B *Proc.int*). Vom Hyostapes aus kann eine Strecke des Interhyale, der Blastemverbindung zwischen Columella auris und Zungenbeinbogen, verknorpeln. Es entsteht dadurch ein knorpliger Fortsatz der Extracolumella, welcher aber niemals den Knorpel des 1. Zungenbeinhorns erreicht (Fig. C *Int.h*). Dieser Processus interhyalis ist der Processus accessorius posterior des Insertionstheils bei der erwachsenen *Lacerta*. Bei Geckoniden



geht er mehr medial, vom Stiel der Extracolumella, ab (Fig. 12 *Int.h*), wird aber später rückgebildet.

Im Processus dorsalis tritt ein dritter Knorpelkern auf (Fig. A *III*), und zwar im distalen Abschnitt desselben, welcher dann erheblich an Grösse zunimmt. Der mediale Theil bleibt unverknorpelt, verschwindet

meist (*Lacerta* und die meisten andern Lacertilier; Fig. A, B, C †), bleibt aber bei einigen Arten als Bindegewebsband bestehen (*Calotes*). Dadurch wird der dorsale, selbständig verknoorpelnde Abschnitt des Processus dorsalis zu einem von der Columella auris getrennten, relativ beträchtlichen Knorpelstück, dem Intercalare (Fig. 1, 19). Bei den untersuchten Geckoniden fehlt von Anfang an die Verbindung des Intercalare mit der Columella auris oder tritt wenigstens nur während sehr kurzer Zeit auf (*Platydactylus*, Fig. 20 †). Die andern Lacertilier (*Lacerta*, *Calotes*) beweisen aber, dass das Intercalare als ein Abkömmling des Zungenbeinbogens (im weitern Sinne; der Columella auris) betrachtet werden muss.

Das Intercalare bildet eine Zeit lang die alleinige Verbindung des Quadratum mit dem Processus paroticus des Schädels (Fig. 14). Das Palatoquadratum kann auf diesem Stadium wohl nicht als „Autostyl“ bezeichnet werden, da seine Befestigung nur mittels eines geueisch zum Zungenbeinbogen gehörigen Knorpelstücks stattfindet.

Die Grenze des Intercalare gegen den gleichfalls knorpeligen Processus paroticus verschwindet nun vollständig (bei *Lacerta*, nach GAUPP), vielleicht bei Geckoniden nur theilweise. Wenn aber später der Processus paroticus verknöchert, tritt das Intercalare wieder als selbständiges Knorpelstück hervor (Fig. 15, 19), welches noch an der Befestigung des Quadratum am Schädel theilhaftig ist.

Ob in dieser Befestigung des Quadratum am Schädel mittels eines Fortsatzes des Hyoidbogens ein primitiver Zustand vorliegt, können erst weitere Untersuchungen begründen.

Bei erwachsenen Geckoniden ist das Intercalare grössten Theils rückgebildet.

Das Interhyale verschwindet, wodurch das dorsale Ende des 1. Zungenbeinhorn frei wird von der Columella auris. Bei *Lacerta* bleibt das 1. Zungenbeinhorn frei und verschiebt sich bald caudalwärts. Bei Geckoniden wächst das dorsale Ende des Zungenbeinbogens empor, bis es eine knorpelige Platte auf dem Processus paroticus erreicht und sich daran anheftet, wobei eine mehr oder weniger vollständige Verschmelzung der Knorpel stattfindet (Fig. D, E). Diese Knorpelplatte auf dem Processus paroticus steht wohl im Zusammenhang mit dem Intercalare, entsteht aber sicher zum grössten Theil, vielleicht ganz, vom Processus paroticus aus. Bei *Uromastix* kommt eine ähnliche Knorpelplatte vor, welche aber wahrscheinlich aus einem dorsalen Abschnitt des 1. Zungenbeinhorns und vom Intercalare gebildet wird, woran der Processus paroticus nicht theilhaftig ist.

An der Stelle, wo Otostapes und Hyostapes zusammentreffen (Fig. C a), findet sich bei der erwachsenen *Lacerta* oft eine Discontinuität im Knorpel der Extracolumella. Diese Grenze ist nicht identisch mit dem Stapes-Extracolumellargelenk,

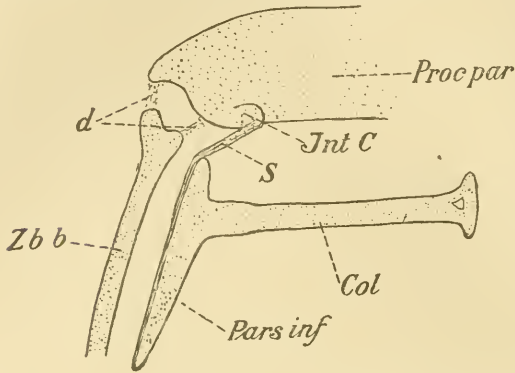


Fig. D. Anheftung des Zungenbeinbogens am Schädel bei einem Geckoniden. Erstes Auftreten der Verbindung mittels Bindegewebe (*d*). Schema.

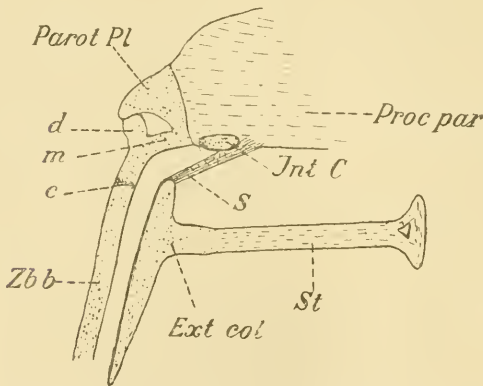


Fig. E. Wie Fig. D; die Anheftung ist vollendet. Schema. *d* latero-dorsale, *m* medio-ventrale Anheftungsstelle; zwischen beiden bleibt ein Loch; *c* Discontinuität im Knorpel des Zungenbeinbogens. Der Processus paroticus ist verknöchert mit Ausnahme der Parotidplatte (*Parot. Pl.*). Das kleine Intercalare (*Int. C.*) ist vom Processus paroticus unterscheidbar.

Extracolumellargelenk, denn letzteres liegt medial, erstere lateral vom Processus internus. Es entsteht also die Extracolumella bei *Lacerta* aus dem Hyostapes und einem distalen Abschnitt des Otostapes (Fig. 1 o). Bei Geckoniden, wo der Processus internus und dorsalis beide fehlen, ist dies nicht zu entscheiden und kann daher auf eine ähnliche Beteiligung des Otostapes an der Bildung der Extracolumella nur nach Analogie mit *Lacerta* geschlossen werden. *Calotes* stimmt mit *Lacerta* überein.

Das Stapes-Extracolumellargelenk entsteht erst sehr spät.

Ein Muskel, der dem *M. extracolumellaris* (*M. laxator tympani*) der Geckoniden homolog ist, wird auch bei andern Lacertiliern angelegt. Er entsteht durch Abspaltung von der Facialismusculatur, entspringt vom Processus paroticus und heftet sich an der Pars superior des Insertionstheils der Extracolumella oder an dessen Processus accessorius posterior an.

Die Sehne der Extracolumella entsteht nicht in Zusammenhang mit der Facialismusculatur.

#### Anhang zu XII: Die Amphisbäniden.

Diese, Embryonen von Lacertiden, Geckoniden und Agamiden entlehnte Schilderung mag in allen wesentlichen Punkten für die grosse Mehrzahl der Lacertilier zutreffend sein.

Dadurch ist aber das Vorkommen erheblich abweichender Zustände bei aberranten Lacertiliern nicht ausgeschlossen.

Ich denke dabei vor allem an die Amphisbäniden mit ihrer sehr abweichend gebauten Columella auris (VERSLUYS, 1898, p. 87; tab. 6, fig. 66, 68, 69). Bei diesen Thieren sitzt dem distalen Stapesende keine normal gebildete Extracolumella auf, sondern es geht von demselben ein sehr langer, dünner Knorpelstab nach vorn, lateral vom Quadratum und vom Unterkiefer. Da nun oben für Lacertilier festgestellt wurde, dass der Zungenbeinbogen (1. Zungenbeinhorn) von der Extracolumella abgeht, so scheint eine Homologie des Knorpelstabes mit ersterm nicht unmöglich, vor allem da sonst ein Hyoidbogen bei *Amphisbaena* fehlt. Es müsste dann die caudale Spitze des Stabes, welche gelenkig mit dem Stapes verbunden ist, als Rest der Extracolumella gedeutet werden. Man braucht hierin nicht direct einen sehr primitiven Zustand zu sehen. Die grabende Lebensweise der Amphisbäniden wird wohl zum Verlust des Trommelfells und zur Reduction des grössten Theils der Extracolumella geführt haben. Dass der Zungenbeinbogen Zeit Lebens in Verbindung mit der Columella auris bleibt, kann auch sehr gut secundär sein. Da doch beim Functionsverlust der Columella auris eine Abtrennung des 1. Zungenbeinhorns von derselben nicht mehr nöthig war, konnte dieselbe sehr gut in der Ontogenese unterbleiben, *Amphisbaena* also in dieser Beziehung auf einer embryonalen Stufe stehen bleiben. Die Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Columella auris wäre also sehr gut als Entwicklungshemmung zu erklären, vorausgesetzt, dass die Homologisirung des Knorpelstabes mit dem 1. Zungenbeinhorn richtig ist.

Ist die Zungenbeinbogen-Extracolumellarverbindung der Amphisbäniden primitiv, hat bei diesen Thieren eine Abtrennung des Zungenbeinbogens von der Columella auris noch nicht stattgefunden (während der Phylogenese), dann stehen dieselben hierdurch im Gegensatz zu allen andern bis jetzt näher untersuchten Lacertiliern und den Chamäleonten, würden als ein phylogenetisch sehr alter Seitenzweig des

Sauropsidenstammes betrachtet werden müssen. Von einer nähern Verwandtschaft mit den *Tejidae* (BOULENGER; FÜRBRINGER, 1900, p. 617, 618) oder sogar typischen Lacertiliern könnte dann keine Rede sein.

Es liegt hier eine für die Systematik der Sauropsiden sehr wichtige Frage vor.

Ich kann mich vorläufig nur der zuerst gegebenen Deutung der Verhältnisse als durch Bildungshemmung bedingt anschliessen. Sie allein steht mit der herrschenden Auffassung, wonach die Amphibäniden stark umgebildete, von typischen Lacertiliern (mit functionirendem schalleitenden Apparat) abstammende Thiere sind, in Einklang.

Vor allem ist aber abzuwarten, was eine nähere Untersuchung uns über die Homologie des Knorpelstranges mit dem 1. Zungenbeinhorn lehren wird, da dieselbe jetzt noch nicht näher begründet werden kann und nur eine Hypothese ist.

### XIII. Die Lacertilier und *Sphenodon*.

Für die Deutung der Columella auris und deren Zusammenhang mit dem Zungenbeinbogen beim erwachsenen *Sphenodon*, namentlich auch für die Frage, ob uns im Trommelfell bei allen Vertebraten eine homologe Bildung vorliegt (GAUPP, 1899, p. 1146), ist es von grösster Bedeutung, die Frage zu erledigen, ob es Vorfahren des *Sphenodon* mit functionirendem schalleitenden Apparat gegeben hat oder nicht, mit andern Worten: haben wir das Fehlen des Trommelfells bei dieser Art als durch Rückbildung bedingt zu betrachten, oder müssen wir darin eine sehr ursprüngliche, allen Vorfahren des *Sphenodon* zukommende Organisation sehen?

Dass uns hier ein rückgebildeter, ausser Function gesetzter schalleitender Apparat vorliegt, hat zuerst PETERS (1874, p. 40) ausgesprochen. Nach PETERS stammt *Sphenodon* von Reptilien ab, bei denen der Zungenbeinbogen caudal vom Trommelfell und ohne Verbindung mit dem Insertionstheil der Extracolumella bis zum Processus paroticus emporstieg.

Ich habe mich dieser Auffassung unbedingt angeschlossen (1898, p. 114). Die Stabform des Stapes, die Fussplatte desselben, das Stapes-Extracolumellargelenk, die Sehne der Extracolumella, die sehnige mittlere Schicht des Trommelfells, die geräumige Paukenhöhle, das sind alles Eigenthümlichkeiten, welche sich nur begreifen lassen bei der Annahme, *Sphenodon* habe Vorfahren gehabt, bei denen Trommelfell und Columella auris als schalleitender Apparat functionirten.



Ein wichtiger Grund für mich war auch das Vorkommen einer rudimentären äussern Ohrhöhle (VERSLUYS, 1898, p. 102); da SCHAUINSLAND deren Vorkommen aber leugnet (1900, p. 830), ist dieser Punkt zweifelhaft und kann ich mich nicht mehr zur Bestärkung meiner Ansicht darauf berufen. Bedeutungsvoll ist aber, dass die Columella auris bei den Embryonen lateralwärts bis nahe an die Epidermis reicht und nicht, wie beim erwachsenen *Sphenodon*, lateral vom M. depressor mandibulae bedeckt wird (HOWES & SWINNERTON, 1901, tab. 5, fig. 12; SCHAUINSLAND, 1900, p. 828). Es dehnt sich also dieser Muskel erst ziemlich spät über dem Trommelfellareal nach vorn aus, lässt dasselbe längere Zeit frei.

Auch haben sowohl PETERS als GADOW (1888, p. 468, Specimen C) ein Exemplar beschrieben, bei welchem der Zungenbeinbogen gar nicht vollständig mit der Extracolumella verschmolzen war, sondern demselben nur anlag und sich deutlich bis zum Schädel verfolgen liess (Fig. J, K). Die grosse Variabilität spricht dafür, dass in Umbildung begriffene Skelettheile vorliegen, und steht in Einklang mit der Auffassung, dass hier ein ziemlich recenter Functionsverlust des schallleitenden Apparats stattgefunden hat.

Ich sehe auch in den Verwandtschaftsbeziehungen von *Sphenodon* eine sehr grosse Schwierigkeit für die Auffassung, es liege hier ein Thier vor, dessen Vorfahren niemals einen functionirenden schallleitenden Apparat besessen haben. Daraus folgt nämlich erstens, dass für Amphibien, Sauropsiden und Säuger die unabhängige Entstehung des Trommelfells angenommen werden muss, unter gleichzeitiger Umbildung des dorsalen Abschnitts des Zungenbeinbogens aus indifferentem Zustand zu einer Columella auris resp. Stapes.

Diese so eigenthümliche Umbildung soll also drei Mal (oder, wenn man die Mammalia von primitiven, schon ein Trommelfell besitzenden Amphibien ableiten will, zwei Mal) stattgefunden haben. So etwas wäre nun allerdings nicht unmöglich, aber doch wenig wahrscheinlich (GAUPP, 1899, p. 1146, weist aus andern Gründen auf die Möglichkeit der dreimaligen Ausbildung des schalleitenden Apparats hin).

Aber damit sind wir noch nicht fertig mit der Ausbildung dieses Apparats. Soweit nämlich unsere Kenntniss von der Verwandtschaft der verschiedenen Sauropsiden-Typen jetzt geht, muss dann auch innerhalb der Sauropsiden die Ausbildung desselben sehr wahrscheinlich mehr als ein Mal stattgefunden haben. Nur in einem Falle wäre dies nicht nöthig, nämlich wenn der Stammbaum der Sauropsiden wäre, wie ich in der Fig. F angegeben habe, wenn man also die Rhyngo-

cephalia sich zu allererst von dem gemeinsamen Sauropsidenstamm abzweigen lässt und für die Stammform aller übrigen Sauropsiden die Entstehung eines Trommelfells annimmt, bevor die verschiedenen Ordnungen der Reptilien und die Vögel sich von dieser Stammform aus differenzirt haben (Fig. F bei A).

Sobald man aber eine der Ordnungen der Reptilien als näher mit den Rhynchocephaliern verwandt betrachtet, z. B. die Lacertilier, oder wenn man die Vögel und Chelonier als besondere, tiefere Seitenzweige

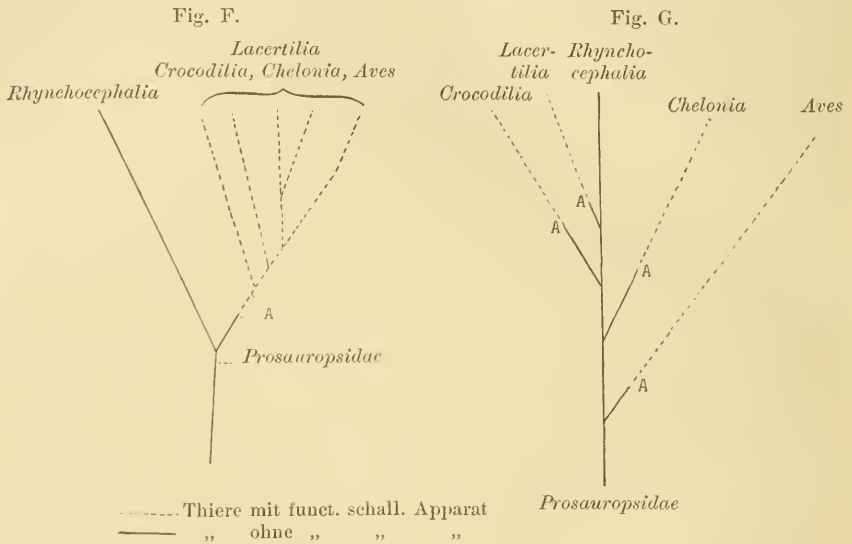


Fig. D. Schematischer Stammbaum der Sauropsiden. A Thiere, bei denen ein Trommelfell sich herausbildet, ---- Thiere mit functionirendem schalleitendem Apparat, — Thiere ohne functionirende schalleitenden Apparat.

Fig. E. Schematischer Stammbaum der Sauropsiden. Erklärung wie bei Fig. D.

des Sauropsidenstammes betrachtet, muss für jeden dieser Seitenzweige die Ausbildung eines schalleitenden Apparats aus einem *Sphenodon*-ähnlichen Zustand angenommen werden. Den extremen Fall, mit viermaliger Ausbildung eines schalleitenden Apparats, habe ich in Fig. G wiedergegeben. Selbstverständlich ist für diese Frage die Höhe, in welcher die Seitenzweige vom Stamme abgehen, gleichgültig und kann nach Belieben geändert werden. Nimmt man für Chelonier und Crocodilier eine gemeinsame Wurzel an, so kommt man zu einer dreimaligen Ausbildung des schalleitenden Apparats etc.

Die Ophidier, von welchen man wegen der engern Verwandtschaft mit den Lacertiliern wohl annehmen muss, dass der schalleitende

Apparat rückgebildet ist, habe ich fortgelassen, um die Schemata möglichst einfach zu halten. Mir scheint nun der Stammbaum der Fig. F sehr wenig wahrscheinlich. Die engere Verwandtschaft, die zwischen Lacertiliern und Rhyngocephaliern besteht (FÜRBRINGER, 1900, p. 625; HOWES & SWINNERTON, 1901, befürworten eine nähere Verwandtschaft von *Sphenodon* mit den Cheloniern, doch scheint dieselbe mir nicht richtig), und der tiefe Ursprung vom Sauropsidenstamm, welcher für die Vögel angenommen werden muss (FÜRBRINGER, 1900, p. 680), stehen mit einem solchen Stammbaum nicht in Einklang.

Eine Folge der Annahme, es sei das Fehlen eines functionirenden schalleitenden Apparats eine ursprüngliche Eigenschaft von *Sphenodon*, ist also, dass dann nicht allein bei Amphibien und Säugethieren, sondern auch zwei bis vier Mal innerhalb des Sauropsidenstammes eine Herausbildung dieses Apparats angenommen werden muss, also im ganzen vier bis sechs Mal. Oder es sind die Anschauungen vieler Forscher über den genetischen Zusammenhang der Vögel und der Reptilien, welche auch von FÜRBRINGER (1900, 1902) vertreten werden, nicht richtig.

Dem gegenüber steht die Annahme, *Sphenodon* habe sein Trommelfell durch Rückbildung verloren, und die primitiven Sauropsiden wären schon im Besitz eines functionirenden schalleitenden Apparats gewesen, meines Erachtens viel besser in Einklang mit dem, was seine ganze Organisation uns über seine Verwandtschaft lehrt.

Ich schliesse also, dass wegen einer Reihe von Einzelheiten im Bau des schalleitenden Apparats und des Vorhandenseins einer Paukenhöhle der Besitz einer functionirenden *Columella auris* und eines Trommelfells für die Vorfahren von *Sphenodon* vorausgesetzt werden muss und dass dies auch mit den Verwandtschaftsbeziehungen dieses Thieres, soweit man darüber ein Urtheil aussprechen kann, gut in Einklang steht. Es ist die Umbildung wahrscheinlich eine recente, da sonst wohl eine Rückbildung der Paukenhöhle, wie bei Ophidiern und Amphisbäniden, stattgefunden haben würde.

Diese Rückbildung des Trommelfells lässt sich leicht erklären aus der grabenden Lebensweise (NEWMAN, 1878, p. 225; auch die jungen Thiere fangen bald an zu graben, wie HOWES & SWINNERTON, 1901, p. 10, mittheilen), welche bei vielen Lacertiliern eine solche Rückbildung hervorgerufen hat. Auch verweilen die Thiere viel in und unter Wasser (NEWMAN, 1878, p. 230; BULLER, 1879, p. 350), wobei ein Trommelfell keinen Nutzen hat. Es kann also der Grund der Rückbildung in dem Uebergang des Lebens auf freiem Boden zur

grabenden und schwimmenden Lebensweise gegeben sein. *Sphenodon* ist aber gar keine typische Grabform, was auf das Recente dieser Aenderung in der Lebensweise hinweist und womit die wenig vorgeschrittene Rückbildung des schalleitenden Apparats in Einklang steht.

Ich habe schon früher (1898) eine Erklärung des Baues des schalleitenden Apparats bei *Sphenodon* zu geben versucht, welche von diesem Standpunkt ausging. Ich muss aber jetzt doch etwas an der dort gegebenen Deutung ändern, welche sich vollständig an die von PETERS (1874), BAUR (1887) und GADOW (1888) gegebene anschloss.

Ich dachte mir nämlich der Zeit die Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Extracolumella als eine neu erworbene, entstanden durch eine Verschiebung des Zungenbeinbogens nach vorn, wobei derselbe sich der Extracolumella angelegt habe und jetzt mehr oder weniger eng mit letzterer verbunden wäre. Es kommt nun aber während der Ontogenese kein Stadium vor, wo der Zungenbeinbogen nicht mehr mit der Extracolumella zusammenhängt (HOWES & SWINERTON, 1901, p. 46; SCHAUINSLAND beschreibt nur vorgeschrittenere Embryonen, bei denen die Columella auris schon verknorpelt ist). Es ist die Verbindung beider schon von Anfang an da, und dieselbe stimmt mit der bei *Lacerta*-Embryonen von HOFFMANN, von mir hier von *Lacerta*- und Geckonidenembryonen beschriebenen Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Extracolumella überein. Es bleibt also diese sehr ursprüngliche Verbindung bei *Sphenodon* Zeit Lebens bestehen. Im Lichte der oben gegebenen Betrachtungen, woraus geschlossen wurde, dass für *Sphenodon* die Rückbildung eines Trommelfells angenommen werden muss, kann ich in dem Erhaltenbleiben derselben nur eine Hemmungsbildung sehen; *Sphenodon* bleibt in dieser Beziehung auf einer embryonalen Stufe stehen. Bei seinen Vorfahren muss eine Abtrennung des Zungenbeinbogens von der Columella auris stattgefunden haben, wie sie jetzt noch bei den Lacertiliern stattfindet, da sonst das Trommelfell durch den gut entwickelten *M. stylohyoideus* zerrissen werden müsste (VERSLUYS, 1898, p. 114). Eine genügend feste Verbindung der Columella auris mit dem Schädel, um die Uebertragung des von diesem Muskel mittels des Zungenbeinbogens auf die Columella auris ausgeübten Zuges auf das doch immer zarte Trommelfell zu verhindern, kann schwerlich stattgefunden haben, solange die Columella auris noch als schalleitender Skelettheil functionirte. Während bei den Vorfahren eine Abtrennung des Zungenbeinbogens von der Extracolumella stattfand, unterbleibt dieselbe jetzt wieder.

In den Beschreibungen von SCHAUMSLAND (1900) und HOWES & SWINNERTON (1901) habe ich nichts gefunden, was gegen die hier dargelegte Auffassung spricht.

Für die Lacertilier muss als primitiv angenommen werden, dass der Zungenbeinbogen, nachdem er seine Verbindung mit der Columella auris (mittels des Interhyale) aufgegeben hatte, dorsalwärts emporwuchs, bis er den Processus paroticus und das Intercalare erreicht hatte (siehe VII, S. 136). Denken wir uns nun einen solchen primitiven Lacertilier, bei dem der Zungenbeinbogen seine Verbindung mit der Extracolumella nicht mehr aufgibt (wobei das Interhyale ausfällt), wohl aber dorsalwärts emporwächst bis zum Intercalare. Es wird dann bei einem Embryo dieses Lacertiliers, dessen Columella auris etwa so gestaltet ist, wie in Fig. 25 angegeben (vgl. Fig. 8 und 17), ein Fortsatz etwas medial von der kaum angedeuteten Pars superior des Insertionstheils aus dem Stiele der Extracolumella emporwachsen (Fig. 26 \*), bis dessen Spitze den Processus dorsalis erreicht (Fig. 27 \* erreicht †). Wenn dabei der Fortsatz \* nur nicht zu weit lateral liegt, wird die Chorda tympani eine Schlinge um denselben machen, wie sie das auch um den Processus dorsalis thut (vgl. Fig. 25–27, 8 und 17); die Chorda geht dann also caudal vom Fortsatz \*, d. i. das Homologon der dorsalen Strecke des Zungenbeinbogens bei den Geckoniden, lateralwärts und dann lateral davon nach vorn zum Quadratum und diesem entlang zum Unterkiefer.

Ich habe die Chorda tympani (*Ch. ty*) ventral von der Extracolumellarsehne (Fig. 25 *S*) verlaufen lassen, wie für Lacertilier wahrscheinlich als primitiv angenommen werden muss (diese Arbeit, S. 151; VERSLUYS, 1898, p. 179). Dann kommt aber die Chorda auch zwischen die Sehne und den Fortsatz \* zu liegen (Fig. 26, 27 *Ch. ty*); da die Sehne etwas caudal vom Stiel der Extracolumella liegt, kommt der Fortsatz \* nach vorn von derselben und wird die Chorda nach ihrem Ursprung vom Nervus facialis von hinten nach vorn erst medial von der Sehne und dann lateral vom Fortsatz \* verlaufen.

Bei Geckoniden geht der Muskelast des Nervus facialis nach vorn vom Hyoidbogen lateralwärts. Bei dem hypothetischen Embryo wird er caudal von der Spange \* verlaufen, als Folge des Emporwachsens dieses letztern so viel weiter nach vorn als der Zungenbeinbogen bei Geckoniden.

Es würde in dieser Weise bei einem erwachsenen Lacertilier ein Zustand entstehen können, wie ich ihn in Fig. 28 gezeichnet habe. Und das ist ja bis in viele Details die Form des erwachsenen *Sphenodon*,

namentlich der von HUYLEY und mir untersuchten Exemplare (Fig. 29, HUXLEY, 1869, p. 397, fig. 4).

Die Spange †, medial vom Loch *H* (Fig. 29), entspricht nach dieser Deutung dem Processus dorsalis der Extracolumella bei den Lacertaliern, der Knorpel dorsal von dieser Spange dem Intercalare (Fig. 29, *Int. c*). Mit diesem Vergleich stimmt, dass diese Spange oft einen bindegewebigen Abschnitt zeigt oder eine Discontinuität im Knorpel wie bei Agamiden (Fig. 19 †), und dass die Knorpelpartie dorsal davon ein eigenes Knorpelcentrum hat, nicht von der Columella aus verknorpelt, ganz wie das Intercalare der Lacertilier.

SCHAUINSLAND (1900, p. 835) nennt diesen Knorpel dorsal vom Loch den „Insertionstheil mit dem Quadratum“ und sagt darüber p. 836 folgendes: „Mehr als wahrscheinlich ist es mir, dass die beiden durch das runde Foramen unterbrochenen Theile dieses Insertionsstückes (also meine Spangen † und \*) auch wirklich ursprünglich zwei getrennt von einander angelegte Knorpelpartien sind, denn in manchen Fällen sah ich die Brücke, welche das Foramen gegen das Quadratum abschliesst, nicht aus Knorpel, sondern nur aus Bindegewebe bestehen.“ Das stimmt mit meiner Deutung, nach welcher eine solche getrennte Verknorpelung und secundäre Verschmelzung der Knorpelspangen \* und † erwartet werden müsste. HOWES & SWINNERTON haben eine Entstehung dieses Knorpels aus einem Stück beobachtet; wenn ich damit ihre Angaben richtig deute, würde ich hierin gegenüber SCHAUINSLAND'S Befunden einen secundären Zustand sehen müssen.

SCHAUINSLAND (1900, p. 835) beschreibt die beiden Spangen als im Anfang gegen die Extracolumella abgegrenzt, also als von eigenen Centren aus verknorpelnd. Die Spange † stimmt also darin mit dem Processus dorsalis (dem Intercalare) überein, und bei der Deutung der Spange \* als eines dorsalen Hyoidbogenabschnitts hat das Auftreten eines ihr eigenen, von der Extracolumella getrennten Knorpelcentrums nichts Befremdendes; ihre Selbständigkeit gegenüber den Hyoidbogen kann secundär sein, eine Folge der Erhaltung der Zungenbeinbogen-Extracolumellarverbindung.

Diese Selbständigkeit der Spangen † und \* gegen die Extracolumella ist auch von HOWES & SWINNERTON (1901) beobachtet worden, wie aus ihrer Textfigur 11, p. 48, ersichtlich. Diese interessante Figur gebe ich auf folgender Seite wieder (Fig. H), mit Angabe der zwei Knorpelcentren in den Spangen nach SCHAUINSLAND und mit den hier gegebenen Deutungen.

Namentlich sicher begründet scheint mir der Vergleich des „suprastapedial“ von HUXLEY (1869) und HOWES & SWINNERTON (1901), der Spange † meiner Figuren mit dem Intercalare resp. Processus dorsalis der Lacertilia. Wie das Intercalare, so liegt das „suprastapedial“ zwischen Gelenkkopf des Quadratum und Processus paroticus, ventral vom Squamosum (vergl. die figg. 10 u. 13 auf tab. 5 von HOWES & SWINNERTON mit meiner Fig. 21). Bei den Embryonen von *Sphenodon* geht auch die Sehne der Extracolumella vom „suprastapedial“ ab, wie ich aus HOWES & SWINNERTON's fig. 12, tab. 5, schliesse<sup>1)</sup>. Auch zeigt der Knorpel während der Ontogenese eine gelenkige Verbindung mit dem Gelenkkopf des Quadratum, wie sie auch beim Intercalare der Lacertilia vorkommt; das leite ich wenigstens aus dem Vergleich der fig. 12, tab. 5, von HOWES & SWINNERTON und meinen Figg. 14 und 22 ab. SCHAUINSLAND (1900, p. 832) giebt für den Embryo, den er zuerst beschreibt, auch eine gelenkige Verbindung des Knorpels mit dem Quadratum an.

Dass weder der ganze Insertionstheil am Quadratum (SCHAUINSLAND) noch die mediale Spange † dem Processus internus der

Lacertilia entsprechen, geht mit Gewissheit hervor aus der andern Lage, daraus, dass die Verknorpelung nicht von der Extracolumella ausgeht, und aus der eben dargelegten vollständigen Uebereinstimmung mit dem Intercalare, da er doch nur einem der beiden, dem Processus internus oder dem Processus dorsalis, homolog sein kann.

Der Processus internus fehlt bei *Sphenodon* vollständig.

Bei einigen Exemplaren von *Sphenodon* (PETERS, 1874, p. 44, fig. A; GADOW, 1888, fig. 11 C 2, tab. 72; die Figuren habe ich in meinen Figg. J und K copirt) liess die laterale Spange \* sich ent-

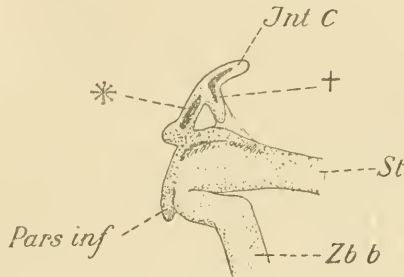


Fig. H. Extracolumella und Zungenbeinbogen bei einem Embryo von *Sphenodon*; Copie der Textfigur 11, p. 48, von HOWES & SWINNERTON (1901); Knorpelcentren der Spange \* und des Intercalare nach SCHAUINSLAND (1900).

1) Beim erwachsenen *Sphenodon* entspringt die Sehne vom Squamosum, welches medial vom Intercalare zwischen Quadratum und Processus paroticus an der dorsalen Paukenhöhlenwand hervortritt. Diese Angabe von SCHAUINSLAND kann ich bestätigen. Die Sehne geht nicht vom Processus paroticus ab, wie ich früher (1898, p. 109) in Folge zu grosser Schonung des Objects irrtümlich mitgeteilt habe.

lang den Rand der Extracolumella bis zum Zungenbeinbogen verfolgen, dadurch noch seinen genetischen Zusammenhang mit letzterm als dessen dorsalwärts emporwachsende Spitze bekundend. Interessant ist, dass nach PETERS bei seinem Exemplar die Spangen \* und † (vgl. Fig. J) dorsal vom Loch *H* nicht verbunden waren; dies kann als sekundär gedeutet werden, da die Verbindung desselben wohl ein sehr alter Zustand sein mag (vgl. VII, S. 139, und XVII).

Der Verlauf der Chorda tympani caudal und lateral von der Spange \*, also von dem dorsalwärts wachsenden Abschnitt des Hyoidbogens (1. Zungenbeinhorn), kann bedingt sein durch die Entstehung

Fig. J.

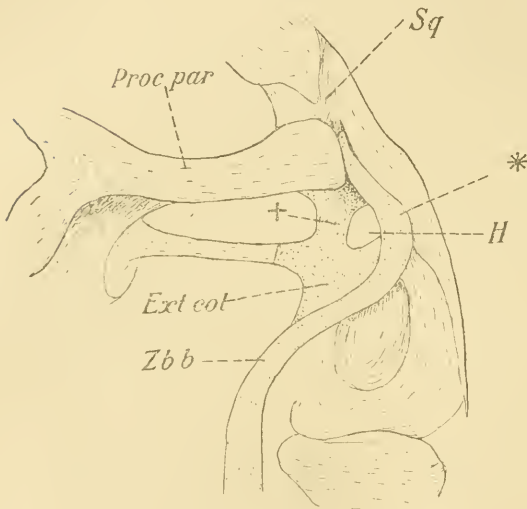


Fig. K.

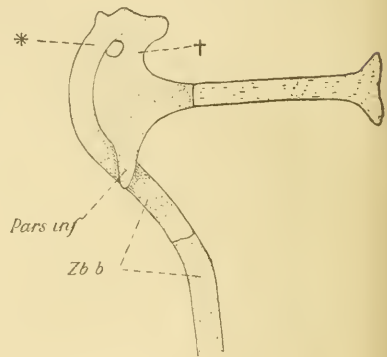


Fig. J. Rechte Columella auris von *Sphenodon*, von hinten gesehen. Copie der fig. A von PETERS (1874, p. 44). Der Zungenbeinbogen setzt sich direct in die Spange \* fort. *H* das Loch zwischen den beiden Spangen \* und †.

Fig. K. Columella auris von *Sphenodon*. Copie von GADOW's fig. 11, C 2, 1888, tab. 72.

des letztern weiter nach vorn als bei den Stammformen, was wieder Folge davon ist, dass der Zungenbeinbogen seine Verbindung mit der Extracolumella nicht aufgibt. Ich kann den Verlauf zwischen Sehne und Knorpelspanne \* hindurch nicht als primitiv betrachten, bevor Beweise dafür beigebracht werden. Jeden Falls ist der Verlauf der Chorda bei *Sphenodon* wie bei Lacertiliern dorsal vom Stiel der Extracolumella und nicht lateral vom Insertionstheil der Extracolumella im Trommelfell; das geht aus dem Verlauf ventral von der Sehne



hervor (vgl. Fig. 25, 28). Die Chorda liegt bei *Sphenodon* an der vordern dorsalen Paukenhöhlenwand und kommt nur durch die eigenthümliche Lage des dorsalen Hyoidbogenstücks \* mehr nach vorn als bei den Lacertiliern lateral von letzterm und dadurch im Bereich des Trommelfells.

GAUPP (1899, p. 1103, 1104) hat angegeben, wie man den Verlauf der Chorda bei den Lacertiliern von dem bei *Sphenodon* ableiten kann. Gegen seine Deutung lässt sich, so weit der Verlauf der Chorda allein in Betracht kommt, nichts einwenden. Die Deutung der Spange \* als dorsaler Abschnitt des Zungenbeinbogens spricht anscheinend gegen GAUPP's Ableitung, allein es ist wohl möglich, durch eine unerhebliche Modification von GAUPP's Hypothese diese Schwierigkeit zu umgehen. Aber wegen des ganz andern Standpunkts, von dem ich bei der Beurtheilung des schalleitenden Apparats bei *Sphenodon* ausgehe, kann ich mich der GAUPP'schen Ableitung vorläufig nicht anschliessen. Damit soll nicht gesagt sein, dass der Verlauf der Chorda tympani um das dorsale Ende des 1. Zungenbeinhorns herum (wobei auch der Nervus facialis dann caudal von demselben zu seinem Muskelgebiet ging) nicht primitiver ist als ein Verlauf der Chorda ganz nach vorn davon (wobei dann auch der Nervus facialis nach vorn vom Zungenbeinhorn zu seinen Muskeln zog). Nur glaube ich, wegen des Zustandes bei Geckoniden, letztern Verlauf der Chorda als denjenigen bei der unmittelbaren Stammform der Lacertilier annehmen zu müssen, und dann scheint dies auch für *Sphenodon* sehr gut möglich, denn daraus wird der jetzige Verlauf der Chorda bei letzterer Art ebenso gut hervorgehen können wie aus dem Verlauf caudal vom 1. Zungenbeinhorn. Ob der Verlauf der Chorda bei *Sphenodon* in dieser Hinsicht primitiv ist oder Folge der Rückbildung, kann also nicht entschieden werden; solange aber letzteres nicht ausgeschlossen werden kann, hat eine Ableitung des Verlaufs der Chorda bei andern Sauropsiden von dem Verlauf bei *Sphenodon* nur einen sehr hypothetischen Charakter.

Vom Verlauf der Chorda bei den Amphibien ist der Verlauf derselben bei *Sphenodon* und bei Lacertiliern gleich abweichend, denn während die Chorda bei Amphibien ventro-caudal vom Trommelfell verläuft, geht sie bei beiden letztern an der vordern und dorsalen Wand der Paukenhöhle, dorsal von der Columella auris<sup>1)</sup>.

1) Wie der Verlauf an der vordern Paukenhöhlenwand zu Stande kam, darüber wurde im Abschnitt XI einiges mitgetheilt.

Ich deute also den Bau des schalleitenden Apparats bei *Sphenodon* als theilweise embryonal und dadurch primitiv, in andern Beziehungen aber als bedingt durch ein ehemaliges Functioniren, wobei sein Bau im Allgemeinen dem der primitiven Lacertilier ähnlich war. (Wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden soll, besteht auch grosse Aehnlichkeit mit den Crocodiliern.)

Embryonal ist die Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Columella auris, das beweist der Vergleich mit Lacertilierembryonen. Als Reste aus einer Zeit, da der schalleitende Apparat functionirte, müssen die gut entwickelte Paukenhöhle, die Sehne der Extracolumella, die Form des Stapes (mit Fussplatte) und auch wohl das Stapes-Extracolumellargelenk betrachtet werden. Die Pars superior des Insertionstheils ist reducirt, die Pars inferior scheint mir zum Theil erhalten, wenn auch meist mit dem Zungenbeinbogen verschmolzen; in Fig. K ist ihre Spitze aber noch selbständig.

Als durch das Erhaltenbleiben der Zungenbeinbogen-Extracolumellarverbindung bedingt betrachte ich die Lage des dorsalen Abschnitts des 1. Zungenbeinhorns (Spange \*) so weit nach vorn; und daraus kann auch der Verlauf der Chorda erklärt werden.

Dass die Stelle, wo jetzt das 1. Zungenbeinhorn sich an die Columella auris heftet, genau dieselbe ist wie in der Zeit, wo noch eine Ablösung des 1. Zungenbeinhorns erfolgte, ist wohl schwer zu entscheiden. Ein Vergleich mit Lacertilierembryonen lässt vermuthen, dass dieselbe früher etwas mehr dorsal und vielleicht auch medial lag, aber doch mit der Extracolumella stattfand, nicht mit dem Stapes.

#### XIV. Lacertilier und Crocodilier.

Aus PARKER's Beschreibung und Abbildungen (1883) geht hervor, dass die Columella auris der Crocodilier während der spätern Entwicklungsstadien eine weitgehende Aehnlichkeit mit derjenigen der Lacertilier zeigt.

Bei den jüngsten von PARKER beschriebenen Embryonen war die Columella auris schon verknorpelt, so dass eine Schilderung der Blastemstadien bis jetzt noch ganz fehlt.

Anstatt meines frühern (1898, p. 162), nur auf die Verhältnisse bei erwachsenen Lacertiliern und auf PARKER's Schilderung der Entwicklung bei *Lacerta* (1880) gestützten Vergleichs der Columella auris bei Crocodiliern und Lacertiliern kann ich hier einen andern geben. Man vergleiche dazu meine Figg. 30 und 31 mit Fig. 8 und B (S. 154).

Die stabförmige Columella auris zeigt bei jüngern *Crocodilus*-Embryonen etwa in ihrer Mitte eine Trennungslinie im Knorpel, welche später verschwindet. Dieselbe ist der Grenze zwischen Otostapes und Hyostapes der Lacertilia gleich zu setzen (vgl. Fig. 31 *a* mit Fig. 1 *a*). Das Suprastapediale PARKER's geht dorsalwärts ab vom lateralen Ende des Otostapes (Fig. 31 *S. st*), entspricht hierin dem Processus dorsalis der Lacertilier (Fig. 8 u. Fig. B); es ist gegen die Columella auris abgegrenzt, woraus ich schliesse, dass es einen eignen Knorpelkern besitzt, wie das Intercalare der Lacertilier. Bei alten Embryonen liegt es dort, wo Quadratum und Processus paroticus sich berühren (Fig. 32). An der Anheftung des Quadratum am Schädel nimmt es, soweit aus PARKER's Arbeit hervorgeht, keinen Antheil, darin kann ich aber keinen Grund gegen seine Homologie mit dem Processus dorsalis und dem Intercalare von *Lacerta* sehen. Die Verbindung des Suprastapediale mit der Columella auris verknorpelt zwar, aber es tritt darin doch nach PARKER eine Discontinuität auf (wie bei *Sphenodon*). Später findet die Verbindung mit dem innern Ende der Extracolumella statt, eine weitere Aehnlichkeit mit dem Processus dorsalis der Lacertilier (man denke an das Bändchen der Agamiden, Fig. 19 †) <sup>1)</sup>. HUXLEY (1869, p. 397) hat die Spange † bei *Sphenodon* schon „Suprastapedial“ genannt, ein Vergleich, dem ich mich hier also anschliesse.

Eine Sehne der Extracolumella ist bei Crociliern noch nicht bekannt, kann uns bei unserm Vergleich also nicht helfen. Ich fand bei *Alligator mississippiensis* nur ein schwaches Faserbündel, welches der Insertion der Columella im Trommelfell aufgelagert ist (dem Extrastapediale, PARKER) und sich im hintern Trommelfellrand in der Nähe des Intercalare (Suprastapediale) verliert; dasselbe ist zu schwach entwickelt, um darin das Homologon der Extracolumellarsehne der Lacertilier mit Sicherheit zu erkennen.

Dem Extrastapediale PARKER's entspricht der Hyostapes von *Lacerta* (Fig. 30, 31 *E. St*). Der Insertionstheil hat eine andere Form als bei Lacertiliern; eine deutliche Pars superior und inferior sind daran nicht entwickelt.

Es bleibt nun noch der Knorpelstrang zu deuten, mittels dessen die Extracolumella mit dem hintern innern Ende des Unterkiefers verbunden ist (Fig. 30 *Ep. hy, C. hy*). Dieser Strang wurde von

1) Nach KILLIAN (1890, p. 639) ist der Knorpel des Suprastapediale bei erwachsenen Crociliern bisweilen resorbirt; ich finde ihn noch gut erhalten bei einem Exemplar von *Alligator mississippiensis* von 20 cm Kopflänge.

PETERS (1868) aufgefunden und mit dem Processus internus der Lacertilier homologisirt, von HUXLEY (1869) und PARKER (1883) als dorsaler Theil des 1. Zungenbeinhorns gedeutet. Ich habe mich früher (1898, p. 163) PETERS angeschlossen; ein Vergleich meiner Lacertilierembryonen mit PARKER's Beschreibung der Entwicklung der Columella auris bei Crocodiliern zwingt mich aber jetzt, mich PARKER's Deutung<sup>1)</sup> anzuschliessen und eine Homologie mit dem Processus internus als unrichtig zu betrachten.

Dafür sprechen folgende Gründe:

1) Der Processus internus geht vom Otostapes, der Strang der Crocodilier wie der Zungenbeinbogen der Lacertilier vom Hyostapes ab (Fig. 30, 31).

2) Der Processus internus liegt dorsal und nach vorn von der 1. Kiemenspalte, der fragliche Strang (das Ceratohyale, PARKER) caudal davon, wie aus PARKER's Beschreibung und Figuren, namentlich aus seiner fig. 1 auf tab. 63, hervorgeht.

Dazu ist es noch sehr zweifelhaft, ob der Processus internus bei den Vorfahren der Lacertilier den Unterkiefer erreichte; auf diese Verbindung war aber vor allem PETERS' Homologisirung gegründet (siehe VERSLUYS, 1898, p. 147; diese Arbeit S. 140). Ich sehe also mit PARKER im Ceratohyale nur einen Abschnitt des Zungenbeinbogens (Fig. 30 *C. hy*), dessen ventrales Ende sich in einer allerdings sehr eigenthümlichen Weise mit dem Articulare des Unterkiefers verbindet. Diese Verbindung ist eine sehr enge. Ich besitze eine Schnittserie, auf welcher eine Abgrenzung der Knorpel von Zungenbeinbogen und Articulare nicht möglich ist, wohl aber zeigt der Knorpelstrang des Zungenbeinbogens ziemlich viele unregelmässig geformte und mit Parakarmin dunkler gefärbte Zellkerne, welche im Articulare fehlen. Bei den Lacertiliern kommt der Zungenbeinbogen sehr nahe der Stelle des Unterkiefers, wo bei Crocodiliern die Verwachsung stattfindet. Bei erwachsenen Geckoniden kommt eine Befestigung des Zungenbeinbogens mittels eines Ligaments am Unterkiefer vor (VERSLUYS, 1898, p. 9, fig. 4, 8, tab. 1); aus einer solchen Befestigung kann sich der Zustand der Crocodilierembryonen entwickelt haben, vor allem durch die Reduction des ventralen Abschnitts des Zungenbeinbogens und den Verlust des Musculus stylohyoideus. Wie bei den Lacertiliern, so verknorpelt auch bei den Crocodiliern der Zungenbeinbogen (Ceratohyale).

---

1) HUXLEY's Meinung in dieser Frage ist dadurch von wenig Werth, dass er die Verbindung des Stranges mit dem Unterkiefer verneint hat.

hyale) unabhängig von der Columella auris. Das Interhyale verknorpelt theilweise von der Extracolumella aus, bildet einen Fortsatz, das Infrastapediale PARKER's, wie ein solcher auch bei Lacertiliern vorkommt (Fig. 30, 31 *Inf. St.*, Fig. 12, 13 *Int. h.*). Der darauf folgende Abschnitt des Stranges zeigt einen eigenen Knorpelkern, das Epihyale PARKER's (Fig. 30—32 *Ep. hy.*); bei Lacertiliern finde ich eine ähnliche Sonderung nicht. Noch eine weitere, sehr wichtige Uebereinstimmung mit dem Zungenbeinbogen der Lacertilier zeigt der Knorpelstrang bei reifen Embryonen der Crocodilier, indem sein dorsales Ende, das Epihyale, die knorpelige Verbindung mit dem Infrastapediale (dem Interhyale) aufgibt und mit dem Suprastapediale in engere Verbindung tritt (PETERS, 1870, Figurenerklärung; PARKER, 1883). Auch für Lacertilier haben wir ja oben eine ähnliche Umbildung der Befestigung des dorsalen Endes des 1. Zungenbeinhorns, zuerst am Interhyale, später am Intercalare (homolog dem Suprastapediale) oder doch in dessen unmittelbarer Nähe am Schädel, feststellen können (Abschn. V, VII). Die neue Verbindung wird bei den Crocodiliern nur mittels Bindegewebe gebildet, und von der alten Verbindung mit dem Infrastapediale (Interhyale), welche zuerst continuirlich knorpelig ist, bleibt auch noch ein bindegewebiger Rest übrig, aber die Verlagerung der dorsalen Spitze des Zungenbeinbogens, des Epihyale, dorsalwärts bis in unmittelbare Nähe des Suprastapediale ist doch sehr deutlich (vgl. Fig. 32 mit Fig. 30) und gleicht vollständig dem, was bei Lacertiliern geschieht.

Bei einem *Alligator mississippiensis* (junges Exemplar von 20 cm Kopflänge) finde ich das Epihyale sowohl dem Intercalare als der Extracolumella angelagert und mit beiden durch straffes Bindegewebe, welches dasselbe ganz umhüllt, fest verbunden; es liegt im hintern Trommelfellrand (siehe Fig. 32). Der Raum zwischen Processus dorsalis und Extracolumella wird durch das Epihyale zu einem Loche abgeschlossen, welches in seiner Begrenzung vollständig mit dem bei *Sphenodon* zwischen den Spangen \* und † liegenden Loch übereinstimmt (Fig. 25—28, Fig. J u. K, H). Nur besteht bei *Alligator* wahrscheinlich eine bindegewebige Grenze zwischen dem Knorpel der Extracolumella (infrastapedialer Theil) und des Epihyale, während die Verbindung beider beim erwachsenen *Sphenodon* eine continuirlich knorpelige ist. Dass bei der Deutung der Spange \* von *Sphenodon* als des dorsalen, den Zungenbeinbogen mit dem Intercalare verbindenden Abschnitts des 1. Zungenbeinbogens eine so weitgehende Uebereinstimmung mit den Crocodiliern besteht, ist seinerseits eine Bestätigung

dieser Deutung, denn an der Homologie des Epilyale mit dem dorsalen Abschnitt des Zungenbeinbogens bei Geckoniden kann nicht gezweifelt werden. Bei den Crocodiliern ist das Loch weniger vollständig als bei *Sphenodon*, und in dieser Hinsicht zeigen erstere einen *Sphenodon* mit den Lacertiliern verknüpfenden Zustand. Ich komme darauf noch weiter unten zurück (Abschn. XVII).

Ein Processus internus fehlt bei Crocodiliern.

### XV. Bemerkungen über die Columella auris der Vögel.

Man vergleiche hierüber SUSCHKIN's Arbeit (1899), worin auch die Literatur eingehend berücksichtigt ist.

Bei mehreren Vogelarten geht ein Knorpelstrang von der Extracolumella ventralwärts (Fig. 33 *Zbb*) bis in die Nähe des Unterkiefers (PETERS, 1868; HUXLEY, 1869; PARKER, 1870; GADOW, 1888) Diesen Knorpelstrang haben PETERS, GADOW und ich selbst (1898, p. 166 bis 168) mit dem Processus internus der Lacertilier homologisirt; den Zungenbeinbogen konnten wir darin nicht erkennen (auch HUXLEY nicht, 1869, p. 399). PARKER (1870, 1879) nennt den fraglichen Knorpelstrang der Vögel und den Processus internus von *Lacerta* beide Infrastapediale, betrachtet dieselben also auch als homolog.

Es wird nun aber dieser Vergleich schon dadurch zweifelhaft, dass der sehr ähnliche Knorpelstrang der Crocodilierembryonen nicht dem Processus internus, sondern dem Zungenbeinbogen entspricht. Letzteres scheint mir auch für den Knorpelstrang (Fig. 33 *Zbb*) der Vögel zutreffend; namentlich SUSCHKIN's Untersuchung (1899, p. 20 und 136) macht dies sehr wahrscheinlich. Der Knorpelstrang *Zbb* der Fig. 33 muss als sehr wahrscheinlich als dem Zungenbeinbogen der Lacertilier, des *Sphenodon* (Fig. 29 *Zbb*) und der Crocodilierembryonen (Fig. 30 *C.hy*) homolog betrachtet werden. Der Zungenbeinbogen geht dann auch bei Vögeln von der Extracolumella, nicht vom lateralen Ende des Stapes, ab.

Diese Homologisierung ist vor allem auch wichtig, weil dann bei Vögeln der Zungenbeinbogen Zeit Lebens in knorpeligem Zusammenhang mit der Columella auris bleibt, wie bei *Sphenodon*.

Ja, wahrscheinlich ist die Aehnlichkeit mit *Sphenodon* eine noch weitere. Es findet nämlich nach SUSCHKIN (1899, p. 191) bei ältern Embryonen von *Tinnunculus* (einem Tagraubvogel) ein Abschluss des zwischen Suprastapediale (Processus dorsalis) und Extrastapediale (Extracolumella) befindlichen Raumes zu einem Loche statt (Fig. 33 *H*) durch das Auftreten eines die distalen Enden beider (Fig. 33 † und

*Ext. col*) verbindenden Knorpelstabes (\* Fig. 33). Ist SUSCHKIN's Deutung der Spange † als Suprastapediale, also als Processus dorsalis, richtig, dann ist auch die laterale Spange \* von *Tinnunculus* der Spange \* von *Sphenodon* und dem Epiphyale der Crocodilier homolog. Und diese Deutung scheint mir die wahrscheinlich richtige. Eine ähnliche Deutung der Fortsätze der Vogelextracolumella hat schon früher PARKER (1876) gegeben; namentlich seine figg. 20 und 8, tab. 20, zeigen eine erhebliche Uebereinstimmung mit *Sphenodon*. HUXLEY (1869, p. 399) hat beim Huhn eine etwas andere Deutung gegeben.

Wiewohl eine nähere Untersuchung mir noch erwünscht erscheint, glaube ich doch, dass alles für die Richtigkeit der in den Bezeichnungen von PARKER und SUSCHKIN ausgedrückten Homologie der Fortsätze der Extracolumella der Vögel mit dem Infrastapediale und Suprastapediale der Crocodilier und von *Sphenodon* spricht. Und dann besteht eine sehr grosse Uebereinstimmung mit *Sphenodon* darin, dass auch bei Vögeln der Zungenbeinbogen seine Verbindung mit der Columella Zeit Lebens behält und dass dorsal der Raum zwischen Processus dorsalis und Extracolumella durch eine spät entstehende Knorpelspanne (\* der Figuren) zu einem Loche abgeschlossen wird. Diese Spange \* der Vögel entspricht dann also dem Epiphyale der Crocodilier, nicht dem Suprastapediale der letztern, wie SUSCHKIN meint (1899, p. 136). Ueber die Frage, in wie weit hier primitive Zustände vorliegen, muss ich auf den letzten Abschnitt dieser Arbeit verweisen.

Die Columella auris der Ophidier und Chelonier ist noch nicht genügend erforscht worden. Auf einen Vergleich derselben mit denjenigen der Lacertilier und Crocodilier muss ich deshalb verzichten. Verbindungen zwischen Zungenbeinbogen und Columella auris bestehen bei erwachsenen Ophidiern und Cheloniern nicht; darin schliessen diese sich den Lacertiliern an.

## XVI. Lacertilier und Mammalia.

### A. Das Intercalare.

Die erste Frage, auf die ich hier eingehen will, ist die, ob ein Homologon des Intercalare der Lacertilier, des Suprastapediale der Crocodilier, auch bei Säugethieren nachweisbar ist.

Und es ist allerdings bei letztern Thieren ein Skeletstückchen bekannt, welches sehr viel Aehnlichkeit damit hat, nämlich das Inter-

calare von DREYFUSS (1893), das Laterohyale von BROMAN (1899). Aus den Beschreibungen dieser beiden Untersucher geht Folgendes hervor.

Bei Säugethierembryonen giebt der Zungenbeinbogen die zuerst bestehende Verbindung mittels des Interhyale mit dem Stapes auf und erwirbt dann mehr caudal und dorsal eine neue Befestigung an einem besondern Knorpelstückchen, dem Intercalare oder Laterohyale, welches selbst wieder der Labyrinthkapsel anliegt, und zwar lateral von der Vena jugularis primitiva und vom Nervus facialis. Wenn das Intercalare zuerst als Blastemmasse erkennbar ist, steht es schon mit dem dorsalen Ende des 1. Zungenbeinhorns und mit dem Stapesblastem in continüirlichem Zusammenhang (BROMAN, 1899, tab. B, fig. 5; hier copirt in Fig. 34). Es zeigt das dorsale Ende des Zungenbeinbogens bei Säugethierembryonen, wenn es noch blastematös ist, eine Gabelung in einen medialen (Interhyale und Stapes) und einen latero-dorsalen Ast (das Intercalare). Der Zungenbeinbogen der Lacertilier zeigt schon sehr früh eine Gabelung (in Stapes und Processus dorsalis, Fig. 8), welche vielleicht derjenigen der Säuger entspricht. Doch scheint dies noch zweifelhaft, da die Verbindung des Zungenbeinbogen- und Interhyale-Blastems mit dem Intercalare bei Säugerembryonen (Fig. 34) wohl der Spange \* von *Sphenodon* und nicht dem Processus dorsalis von *Lacerta* (Spange † bei *Sphenodon*) entsprechen kann; vielleicht sind sowohl die Verbindung des Intercalare mit der Extracolumella als die mit dem dorsalen Ende des Hyoidbogens der Sauropsiden in der Verbindung des Intercalare mit dem Interhyale und Hyoidbogen bei Säugern vereinigt. Nähere Untersuchung hierüber ist noch abzuwarten.

In der Gabelung liegen bei Säugethieren und bei Lacertiliern die Vena lateralis capitis (Vena jugularis primitiva) und der Nervus facialis. Die Chorda geht bei Säugern caudal vom Intercalare lateralwärts und bildet eine Schlinge um das Intercalare wie um den Processus dorsalis der Lacertilier (man vergleiche BROMAN's Figuren).

Das Intercalare der Säuger ist also der selbständig verknorpelnde dorsale Abschnitt eines latero-dorsalen Fortsatzes des Zungenbeinbogen-Blastems. Es hat eine ähnliche Lage wie das Intercalare der Lacertilier und dient auch zur Befestigung des dorsalen Endes des 1. Zungenbeinhorns (wie bei Crocodiliern und angedeutet bei *Uromastix*).

Eine Homologie des Intercalare der Sauropsiden (Suprastapediale der Crocodilier und von *Sphenodon*, und vielleicht der Vögel) mit dem Intercalare (Laterohyale) der Säugethiere scheint mir denn auch sehr



wahrscheinlich. Dass das Intercalare der Säuger später verknöchert, ist für die Homologisirung wohl nicht wichtig.

In dem Processus dorsalis resp. Intercalare der Sauropsiden und Mammalia und dessen Betheiligung an der Befestigung des Hyoidbogens am Schädel (Crocodilier, Stammformen der Lacertilier, *Sphenodon*, Säugethiere) muss wegen der grossen Verbreitung eine sehr alte Bildung der Amnioten gesehen werden.

Dadurch wird auch die Möglichkeit grösser, dass uns in der Betheiligung des Intercalare an der Befestigung des Quadratum am Schädel bei Lacertiliern (Abschn. VI) ein phylogenetisch sehr alter Zustand vorliegt.

## B. Die Homologie der Columella auris der Sauropsiden mit den Gehörknöchelchen der Säugethiere.

Hierüber habe ich mich auch in meiner vorigen Arbeit ausgesprochen (1898, p. 220). Wenn ich auch damals keine der verschiedenen Deutungen als bewiesen betrachten konnte, sprachen meine Befunde doch anscheinend für die Richtigkeit der von PETERS gegen die REICHERT'sche Hypothese erhobenen Einwände. Für diese Frage sehr wichtig erschien eine erneute Untersuchung über die Stelle, wo bei Sauropsiden das 1. Zungenbeinhorn von der Columella auris abgeht.

PETERS hat sich gegen die REICHERT'sche Hypothese erhoben aus drei Gründen<sup>1)</sup>:

I. Die Columella auris der Sauropsiden bestehe aus zwei, gelenkig verbundenen Abschnitten (Stapes und Hammer nach PETERS; GADOW hat für den Hammer den Namen Extracolumella eingeführt), nicht aus einem Gehörknöchelchen, wie REICHERT meinte. Es entspreche also der Stapes der Säuger nicht der ganzen Columella auris der Sauropsiden.

Nach PETERS sollte nun der laterale Abschnitt dem Hammer (und Incus) der Säugethiere entsprechen, denn:

II. Bei Sauropsiden bestehe ein knorpeliger, mitunter zum Theil bindegewebiger Verbindungsstrang von der Extracolumella (Hammer) zum MECKEL'schen Knorpel (bei Crocodilier- und Vogelembrionen und bei erwachsenen Lacertiliern).

III. Die Extracolumella (Hammer) liege lateral vom Zungenbeinbogen wie der Hammer (und Incus) der Säugethiere.

1) Ich will hier auf die verschiedenen Arbeiten von PETERS, HUXLEY, GADOW etc. nicht näher eingehen, man kann sich darüber in meiner frühern Arbeit und bei GAUPP (1899) orientiren.

Hierüber habe ich jetzt Folgendes zu bemerken:

Punkt I. Dass PETERS hierin Recht hatte, dass die Columella auris der Sauropsiden aus zwei Skeletelementen besteht, ist jetzt wohl sicher festgestellt. Dass die Extracolumella knorplig ist, ist kein Grund gegen ihre Anerkennung als selbständiger Skelettheil<sup>1)</sup>.

Punkt II. Für die Crocodilier ist PETERS' Angabe, es bestehe eine knorplige Verbindung der Extracolumella mit dem Unterkiefer, von mehreren Forschern (PARKER, GADOW, KILIAN, in dieser Arbeit von mir selbst) bestätigt. Es ist aber der Knorpelstrang als ein Theil des Zungenbeinbogens zu betrachten (vgl. Abschn. XIV), dessen Ende in allerdings sehr eigenthümlicher Weise mit dem Unterkiefer verschmolzen ist. PARKER's Untersuchung und ein Vergleich seiner Angaben mit den Resultaten, zu denen ich in dieser Arbeit gekommen bin, über die Zungenbeinbogen-Extracolumellarverbindung der Lacertilier machen dies für mich zur Gewissheit.

Der Knorpelstrang der Vögel (PETERS, 1868; PARKER; GADOW, 1888; VERSLUYS, 1898) ist leicht aufzufinden (Fig. 33 Zbb). Auch er entspricht aber sehr wahrscheinlich dem Zungenbeinbogen (SUSCHKIN, 1899; weiter oben Abschn. XV). Dass er bisweilen mit dem Unterkiefer continuirlich knorplig zusammenhängt, wie PETERS für einen Embryo von *Struthio* angegeben hat, ist noch nicht bestätigt worden; bei *Tinnunculus* ist dies nicht der Fall (SUSCHKIN, 1899), auch nicht bei *Apteryx* (T. J. PARKER, 1891).

Bei Lacertiliern kommt allerdings ein Fortsatz der Extracolumella vor, den ich Processus internus genannt habe, der sich eine Strecke weit längs dem Quadratum in der Richtung des Unterkiefers ausdehnen kann. Er ist nicht eine Strecke des Zungenbeinbogens. Einen Zusammenhang mit dem Unterkiefer als Knorpel oder als Blastemstrang konnte ich aber nicht finden. Was PETERS darüber angiebt, ist bis jetzt noch nicht näher bestätigt (siehe Abschn. VIII, S. 140).

Von dem als Zungenbeinbogen gedeuteten Knorpelstrang der Crocodilier und Vögel unterscheidet der Processus internus sich dadurch, dass er nach vorn, der Zungenbeinbogen caudal von der 1. Kiemenspalte liegt (PARKER, 1885, tab. 63, fig. 1; SUSCHKIN, 1899, p. 131).

Wiewohl von den Vorfahren der Lacertilier ein Zusammenhang

1) Verknöcherung scheint auch bisweilen vorzukommen, so bei Vögeln; PARKER (1876, p. 126, tab. 23, fig. 10, 11) giebt eine Verknöcherung derselben bei *Podargus* an.

des Processus internus mit dem Unterkiefer noch nicht gezeugnet werden kann, ist dieser aber sehr unsicher. Und bei andern Saur-opsiden besteht eine Verbindung der Extracolumella mit dem Unterkiefer, welche derjenigen des Hammers mit dem MECKEL'schen Knorpel bei Säugern homolog ist, nicht. Früher habe ich mich hierin PETERS angeschlossen; jetzt kann ich das nicht mehr thun, betrachte dieses Argument von PETERS als widerlegt.

Punkt III. Hierin hat PETERS sich geirrt. Der Zungenbeinbogen verbindet sich bei Lacertiliern, Crocodiliern und sehr wahrscheinlich auch bei Vögeln mit der Extracolumella und nicht direct mit dem Stapes. Dass PETERS in der Zungenbeinbogen-Extracolumellarverbindung beim erwachsenen *Sphenodon* keinen Beweis gegen seine Auffassung sehen konnte, darin hatte er meines Erachtens Recht.

Ich bin denn auch jetzt der Meinung, dass aus den Untersuchungen von PARKER, HOFFMANN, SUSCHKIN sowie aus den in dieser Arbeit mitgetheilten Befunden hervorgeht, dass PETERS' Angriff auf die REICHERT'sche Hypothese ein verfehlt gewesen ist. Für die Kenntniss der Columella auris der Sauropsiden sind seine Untersuchungen aber sehr wichtig gewesen.

Ein lateral vom Hyoidbogen liegendes und mit dem MECKEL'schen Knorpel mittels eines Knorpelstranges (der nicht der Zungenbeinbogen ist) zusammenhängendes Gehörknöchelchen besteht bei Sauropsiden nicht. Die Extracolumella stimmt hierin nicht mit Hammer und Amboss der Säuger überein. Deshalb ist es wahrscheinlich, dass letztere in der Columella auris der Sauropsiden nicht vorhanden sind und ein der Extracolumella vergleichbares Element bei erwachsenen Säugern fehlt. Bei Säugethierembryonen wird die Extracolumella anscheinend repräsentirt durch das Blastem, welches Stapes, Hyoidbogen und Intercalare bei ihrem ersten Auftreten verbindet, also durch einen Theil des Interhyale, welches dem Stapes am nächsten ist (vgl. S. 174). Soweit unsere, immerhin noch sehr unvollständige Kenntniss vom schalleitenden Apparat jetzt geht, sprechen die Befunde an Saur-opsiden also nicht für eine Homologie ihrer Extracolumella mit Hammer und Amboss der Säugethiere. Für die Erledigung der Frage, ob eine Extracolumella auch den Amphibien und Säugethiern zukommt resp. als functionirendes Element des schalleitenden Apparats ehemals zukam, dafür scheint mir unsere jetzige Kenntniss noch nicht genügend. Dass der Stapes der Säuger die ganze Columella auris der Sauropsiden, auch die Extracolumella, enthalte, scheint von vorn herein nicht wahr-

scheinlich, kann aber meines Erachtens noch nicht sicher entschieden werden.

## XVII. Zusammenfassendes über das dorsale Ende des Zungenbeinbogens bei Sauropsiden.

Bei einem Theil der Sauropsiden endigt das 1. Zungenbeinhorn, der Zungenbeinbogen im engern Sinne, dorsal frei, so bei Schlangen und vielen Lacertiliern, ist bis auf einen kleinen ventralen Rest rückgebildet bei Cheloniern (und also auch ohne dorsale Befestigung).

Bei andern Sauropsiden ist das dorsale Ende des Zungenbeinbogens an andern Skeletttheilen befestigt, und zwar in zweierlei Weise:

I. Es verbindet das dorsale Ende desselben sich mit der Extracolumella: Vögel, *Sphenodon* und, vielleicht, die Amphisbäniden.

II. Es heftet der Zungenbeinbogen sich direct am Schädel, und zwar meist am Intercalare, an: Crocodilier, ein Theil der Lacertilier.

Ich habe in dieser Arbeit den sub II aufgeführten Zustand als denjenigen betrachtet, welcher den Stammformen aller Sauropsiden zukam, von welchem die andern Zustände der Vögel, *Sphenodon*, vieler Lacertilier und der Ophidier sowie muthmaasslich auch der Chelonier abgeleitet werden müssen.

Dass die Lacertilier mit freiem dorsalen Ende des Zungenbeinbogens von solchen, wo derselbe am Schädel befestigt ist, abstammen, darüber habe ich mich schon im Abschnitt VII, S. 136 ausgesprochen. Den Stammformen der Lacertilier kam wohl sicher ein am Schädel (am Intercalare) angehefteter continuirlich knorplicher Zungenbeinbogen zu, der ventral den Körper des Zungenbeins erreichte und von welchem nahe seinem dorsalen Ende der *M. stylohyoideus* (ein *C<sub>2</sub> h. v.*, RUGÉ) ventral ging. Dass die Anheftung am Schädel mittels des Intercalare geschah, machen die Crocodilier und *Uromastix* wahrscheinlich. Auch für die Stammformen der Ophidier und der Amphisbäniden mag diese bei Lacertiliern und Crocodiliern vorkommende Befestigung angenommen werden; dafür spricht ihre engere Verwandtschaft mit den Lacertiliern.

Gegen die Annahme aber, dass die Vorfahren der Vögel und von *Sphenodon* auch früher einmal einen am Schädel befestigten Zungenbeinbogen besaßen, der seine Verbindung mit der Extracolumella aufgab, lässt sich einwenden, dass der *Sphenodon*-Zustand auch bei den Embryonen der Lacertilier und Crocodilier vorkommt, also dass aus der Ontogenese viel eher geschlossen werden muss, dass die letztern

Thiere in dieser Beziehung eine höhere Stufe erreicht haben, bei *Sphenodon* und den Vögeln der primitive Zustand erhalten blieb. Wir müssten dann im letztern Zustand, wobei der Zungenbeinbogen direct aus der Extracolumella hervorgeht, auch den der Stammform aller Sauropsiden sehen.

Ich kann mich dieser letztern Möglichkeit aber nicht anschliessen, glaube für letztere Stammform ein Heraufsteigen des Zungenbeinbogens bis an das Intercalare annehmen zu müssen, wobei er wenigstens in so weit von der Columella auris frei war, dass er an ihr keine Befestigung suchte. Ich thue dies aus folgendem Grunde.

Aus dem Vorkommen eines *M. stylohyoideus*, eines sehr alten Muskels (*C<sub>2</sub> h. v.*, RUGE), der auch den Amphibien und Säugern (wenn auch in etwas anderer Form) zukommt, bei Geckoniden und bei *Sphenodon* geht hervor, dass dieser Muskel auch der Stammform der Sauropsiden zukam. Dies setzt für letztere auch den Besitz einer starken dorsalen Befestigung des Zungenbeinbogens, entweder an der Extracolumella oder mehr dorsal am Schädel, voraus. Dabei war der Zungenbeinbogen continuirlich knorplig, wie Geckoniden und *Sphenodon* uns lehren. Dem gegenüber ist der Zungenbeinbogen der Vögel entschieden rudimentär.

Solange aber der Zungenbeinbogen in diesem gut ausgebildeten Zustand mit der Columella auris fest zusammenhing, so lange war auch ein Functioniren der Columella auris als schalleitender Apparat ausgeschlossen. In vieler Hinsicht entspricht nun *Sphenodon* einer solchen Stammform; mittels der beiden Spangen \* und † (Fig. 29) besteht eine genügende Befestigung des lateralen Endes der Columella auris am Schädel, so dass der Zungenbeinbogen wieder von der Columella auris abgehen kann und daran allein eine genügend starke Anheftung findet; damit geht dann aber auch Hand in Hand, dass ein schalleitender Apparat nicht functionirt, kein Trommelfell da ist. Wir können nun von *Sphenodon* sehr gut die Verhältnisse des Zungenbeinbogens der Vögel ableiten; man braucht nur den *M. stylohyoideus* schwinden zu lassen bei gleichzeitiger Rückbildung des Zungenbeinbogens zu einem kleinen Rest, und es steht nichts mehr einer Function der Columella auris als schalleitender Skeletstab entgegen, während auch ein Trommelfell zur Ausbildung kommen kann. Andererseits kann man auch den Lacertilier- und Crocodilierzustand sehr gut vom *Sphenodon*-Zustand ableiten, indem man nur eine engere Verbindung der Spange \* (vgl. Fig. 28, 29) mit dem Zungenbeinbogen annimmt (letztere kommt ja schon vor; Fig. J, K, S. 166) unter gleichzeitiger Lockerung der Ver-

bindung dieses Knorpelstabes mit der Extracolumella. Dadurch würde die Columella auris ihren Antheil an der Anheftung des Zungenbeinbogens verlieren und könnte es zur Ausbildung eines Trommelfelles und eines functionirenden schalleitenden Apparats kommen in einer zu den Crocodiliern und Lacertiliern führenden Weise.

Diese Ableitung zwingt uns dann aber, für die Vögel eine von den übrigen Sauropsiden gesonderte Ausbildung des schalleitenden Apparats anzunehmen, und auch noch für Chelonier und Crocodilier, da ein gemeinsamer Ursprung der Lacertilier und dieser letztern Ordnungen aus dem *Sphenodon*-Stamme nicht wahrscheinlich erscheint<sup>1)</sup>. Dazu ist auch im Bau von *Sphenodon* so Vieles, was nur seine natürliche Erklärung findet durch die Annahme, dass seine Vorfahren einen functionirenden schalleitenden Apparat besessen haben, dass ich mich dieser Auffassung vom *Sphenodon*- und Vogelzustand als dem ursprünglichen nicht anzuschliessen vermag. Man vergleiche hierüber auch den Abschnitt XIII, S. 158.

Ich deute den Zustand des erwachsenen *Sphenodon* als bedingt durch die recente Erwerbung einer grabenden und schwimmenden Lebensweise, welche die Rückbildung des Trommelfells zur Folge hatte. Dadurch verlor die Columella auris ihre Function als schalleitender Apparat, und dann konnte auch die nur während der Ontogenese bestehende Verbindung des Zungenbeinbogens mit der Columella auris Zeit Lebens erhalten bleiben. So trat beim erwachsenen *Sphenodon* secundär wieder ein sehr alter Zustand auf, aber daneben bestehen noch Specialisirungen aus der Zeit, da ein schalleitender Apparat noch functionirte!

Für die Vögel muss ein ähnliches Stehenbleiben der Columella-Zungenbeinbogenverbindung auf einer vorher embryonalen Entwicklungsstufe angenommen werden. Der Zungenbeinbogen ist ja sehr rudimentär; er ist zu einem Fortsatz der zarten Columella auris geworden, welcher niemals einen Zug auf letztere auszuüben vermag, im Gegentheil dieselbe stützen hilft. Der *M. stylohyoideus* ist verschwunden. Ohne die Function des schalleitenden Apparats zu gefährden, konnte auch bei den Vögeln die Ablösung des rudimentären Zungenbeinbogens von der Columella auris immer später in der Ontogenie stattfinden und zuletzt ganz unterbleiben.

Der Vogelzustand lässt sich in dieser Weise sehr gut von dem eines primitiven Lacertiliers oder Crocodiliers ableiten, also auch von einer ähnlich gebauten Stammform.

1) Und zuletzt auch für die Mammalia und die Amphibien.

Ich schliesse also, dass wohl bei den Vögeln und bei *Sphenodon* sehr primitive Verhältnisse vorkommen, doch dass diese hier durch ein Stehenbleiben auf embryonaler Stufe bedingt sind, und dass die Lacertilier und Crocodilier in ihrem schalleitenden Apparat und der Befestigung des Zungenbeinbogens der gemeinsamen Stammform aller Sauropsiden näher stehen. Für diese Stammform muss der Besitz eines Trommelfells angenommen werden.

Die Uebereinstimmung in der Befestigung des dorsalen Zungenbeinbogens, welche wahrscheinlich besteht bei Mammaliern und Lacertiliern, spricht auch für die Richtigkeit meiner Auffassung (vgl. Abschn. XVI A).

Wohl muss man annehmen, dass das 1. Zungenbeinhorn, bevor es bei den Stammformen der Sauropsiden (Amnioten) seine Befestigung an der Columella auris, der Zeit nur einem wahrscheinlich schwach entwickelten dorso-medialen Abschnitt des Zungenbeinbogens, aufgab, schon eine genügende Befestigung mittels Bindegewebe oder eines Knorpelfortsatzes (Homologon der Spange \* von *Sphenodon*) am Schädel erworben hatte. Dann erst konnte der dorso-mediale Abschnitt des Zungenbeinbogens im Dienste der Schalleitung aus- und umgebildet werden.

Ob bei Amphibien der schalleitende Apparat sich unabhängig von der Ausbildung desselben bei den Amnioten gebildet hat, um das zu entscheiden, müssten die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphibien besser bekannt sein.

In Betreff der Umbildungen des Zungenbeinbogens bei den Amnioten komme ich also zu folgenden zwei Schlüssen:

1) Aus den Verhältnissen des Zungenbeinbogens bei Lacertiliern, Crocodiliern und Säugethieren, welche einander sehr ähnlich sind, lässt sich ein lacertilierartiger Zustand des Zungenbeinbogens als Ausgangspunkt für alle Amnioten reconstruieren.

2) Rückbildung des Zungenbeinbogens bei Vögeln, Verlust des Trommelfells bei *Sphenodon* hatte zur Folge, dass der Zungenbeinbogen secundär seine während der Ontogenese bestehende Verbindung mit der Extracolumella nicht mehr aufgab. Dasselbe hat vielleicht auch bei Amphisbäniden stattgefunden.

GADOW hat vor 2 Jahren auch eine kurze Uebersicht über die Umbildungen des Zungenbeinbogens bei den Landvertebraten gegeben (1901, p. 400), wobei er sich auch auf die Ergebnisse meiner ersten Untersuchung (1898) gestützt hat. In Folge meiner Studien an Lacertilierembryonen komme ich jetzt zu einigen abweichenden Resultaten, wie oben dargelegt.

### Literaturverzeichnis.

- BAUR, G., 1887, Ueber das Quadratum der Säugethiere, in: Biol. Ctrbl., V. 6, 1887.
- BROMAN, W. L., 1899, Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen, in: Anat. Hefte, Heft 37, V. 11.
- BULLER, J., 1879, Further notes on the habits of the Tuatara Lizard, in: Trans. New Zealand Inst., 1878, V. 11.
- COPE, E. D., 1892, The osteology of the Lacertilia, in: Proc. Amer. phil. Soc. Philadelphia, V. 30.
- DREYFUSS, R., 1893, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohrs und des Trommelfells des Menschen und der Säugethiere, in: Morph. Arb. SCHWALBE, V. 2, Heft 3.
- FÜRBRINGER, M., 1900, Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparats und der Schuftermuskeln, in: Jena. Z. Naturw., V. 34.
- , 1902, Beitrag zur Genealogie und Systematik der Vögel, *ibid.* V. 36.
- GADOW, H., 1888, On the modifications of the first and second visceral arches, with special reference to the homologies of the auditory ossicles, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 179.
- , 1901, The evolution of the auditory ossicles, in: Anat. Anz., V. 19.
- GAUPP, E., 1899, Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparats bei den Wirbelthieren, in: *Ergebn. Anat. Entw.-Gesch.* MERKEL-BONNET, V. 8, 1898.
- , 1900, Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*, in: Anat. Hefte, Heft 49, V. 14.
- HOFFMANN, C. K., 1889, Over de ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgan en de morphologische beteekenis van het gehoorbeentje bij de Reptiliën, in: *Natuurk. Verh. Akad. Wet. Amsterdam*, V. 28, Separ.-Abdruck.
- , 1890, Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien, in: BRONN, *Class. Ordn. Thierreich*, V. 6, Abth. 3.
- HOWES, G. B., and H. H. SWINNERTON, 1901, On the development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*, in: *Trans. zool. Soc. London*, V. 16, Part 1.
- HUXLEY, T. H., 1869, On the representatives of the malleus and the incus of the Mammalia in the other Vertebrata, in: *Proc. zool. Soc. London*.
- KILLIAN, G., 1890, Die Ohrmuskeln des Crocodiles, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 24.
- KINGSLEY, J. S., and W. H. RUDDICK, 1899, The ossicula auditus and mammalian ancestry, in: *Amer. Naturalist*, V. 33, No. 387.



- KINGSLEY, J. S., 1900, The ossicula auditus, in: Tufts Coll. Stud., No. 6.
- LEYDIG, F., 1872, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872.
- NEWMAN, A. K., 1878, Notes on the physiology and anatomy of the Tuatara (*Sphenodon Güntheri*), in: Transact. New Zealand Inst., 1877, V. 10.
- PARKER, T. J., 1891, Observations on the anatomy and development of Apteryx, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London for the year 1890, V. 182.
- PARKER, W. K., 1870, On the structure and development of the skull of the common Fowl (*Gallus domesticus*), in: Phil. Trans. Roy. Soc. London for the year 1869, V. 159.
- , 1876, On the structure and development of the bird's skull, in: Trans. Linn. Soc. London, (2) V. 1, Zool., Part 3.
- , 1880, On the structure and development of the skull in the Lacertilia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London for the year 1879, V. 170.
- , 1883, On the structure and development of the skull in the Crocodilia, in: Trans. zool. Soc. London, V. 11, 1885.
- PETERS, W., 1868, Ueber die Gehörknöchelchen und den MECKEL'schen Knorpel bei den Crocodilen, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin.
- , 1869, Ueber die Gehörknöchelchen der Schildkröten, Eidechsen und Schlangen, sowie über die Höhlen des Unterkiefers der Crocodile, *ibid.*
- , 1870, Ueber den Ductus pneumaticus des Unterkiefers bei den Crocodilen, *ibid.*
- , 1874, Ueber die Gehörknöchelchen und ihr Verhältniss zu dem ersten Zungenbeinbogen bei *Sphenodon punctatus*, *ibid.*
- RUGE, G., 1896, Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren, in: Festschr. GEGENBAUR, V. 3.
- SCHAUINSLAND, H., 1900, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 56.
- SUSCHKIN, P. P., 1899, Zur Morphologie des Vogelskelets. I. Schädel von *Tinnunculus*, in: Nouv. Mém. Soc. Naturalist. Moscou, V. 16 (21).
- VERSLUYS, J., 1898, Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia, Inaug.-Diss. Giessen, in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat.

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 8—11.

In allen Figuren bedeutet:

- |   |   |
|---|---|
| <i>a</i> Blastemscheibe zwischen Otostapes und Hyostapes      | <i>Parot. pl</i> Paroticusplatte  |
| <i>ä. Geh. h</i> äussere Gehörhöhle                           | <i>Par. qu</i> Paraquadratum  |
| <i>A. car. int</i> Arteria carotis interna                    | <i>Pars. inf</i> Pars inferior des Insertionstheils der Extracolumella    |
| <i>A. fac</i> Arteria facialis                                | <i>Pars. sup</i> Pars superior desselben                                  |
| <i>Bl. O</i> Blastem der Ohrkapsel                            | <i>Pauk. h</i> Paukenhöhle  |
| <i>Can. hor</i> Canalis semicircularis horizontalis           | <i>Ph</i> Pharynx   |
| <i>Ch. d</i> Chorda dorsalis                                  | <i>Proc. acc. ant</i> Processus accessorius anterior                      |
| <i>Ch. ty</i> Chorda tympani                                  | <i>Proc. acc. post</i> Processus accessorius posterior der Extracolumella |
| <i>Col</i> Columella auris                                    | <i>Proc. dors</i> Processus dorsalis                                      |
| <i>Dep. md</i> Depressor mandibulae                           | <i>Proc. int</i> Processus internus                                       |
| <i>Ext. col</i> Extracolumella                                | <i>Proc. par</i> Processus paroticus                                      |
| <i>Ext. col. St</i> Stiel der Extracolumella                  | <i>Qua</i> Quadratum  |
| <i>Fusspl</i> Fussplatte des Stapes                           | <i>R. comm. int</i> Ramus communicans internus                            |
| <i>Gel. St. Ext</i> Gelenk zwischen Stapes und Extracolumella | <i>S</i> Sehne der Extracolumella   |
| <i>Gel. Uk</i> Unterkiefergelenk                              | <i>Sch. b</i> Schädelbasis  |
| <i>H</i> Haut (Epidermis)                                     | <i>Sph. c</i> Sphincter colli   |
| <i>Hy. St</i> Hyostapes                                       | <i>Sq</i> Squamosum   |
| <i>Inf. st</i> Infrastapediale                                | <i>St</i> Stapes  |
| <i>Int. c</i> Intercalare                                     | <i>St. Ex. col</i> Stiel der Extracolumella                               |
| <i>Int. h</i> Interhyale                                      | <i>Trf</i> Trommelfell  |
| <i>K</i> Knorpel auf dem Quadratum                            | <i>Uk</i> Unterkiefer   |
| <i>L</i> Loch im Stapes, durch das die Arteria facialis tritt | <i>Ven. lat. cap</i> Vena lateralis capitis                               |
| <i>Lab</i> Labyrinthhöhle                                     | <i>Wd. Lag</i> Wand der Lagena  |
| <i>Lag</i> Lagena   | <i>Zb. b</i> Zungenbeinbogen  |
| <i>M. ep. cl. m</i> M. episterno-cleido-mastoideus            | <i>1. K. S</i> 1. Kiemenspalte  |
| <i>M. ext</i> Muskel der Extracolumella                       | <i>VII</i> Nervus facialis  |
| <i>M. par. md. pr</i> M. parieto-mandibularis profundus       | <i>VII, M. a</i> Muskelast des Facialis                                   |
| <i>M. pter</i> M. pterygoideus                                | † ventraler Theil des Processus dorsalis                                  |
| <i>Ok</i> Ohrkapsel   | * dorsaler Theil des Zungenbeinbogens.                                    |
| <i>O. st</i> Otostapes  |   |

Mehrere der Figuren (z. B. Fig. 5, 7, 8, 10, 11, 20) sind Re-constructionen der Columella auris nach Schnittserien. Um dabei dieselbe doch in der natürlichen Lage gegenüber Weichtheilen und Kopfskelet anzugeben, wurde erst ein typischer Schnitt, worin möglichst viel wichtige Theile waren, gezeichnet und dann die in andern Schnitten befindlichen Theile der Columella auris etc. in diese Zeichnung mittels der Camera eingetragen, die Skelettheile der verschiedenen Schnitte also alle auf einander gezeichnet. In dieser Weise bekommt man aus einer Querschnittserie eine Ansicht der Columella auris von hinten (oder von vorn), aus einer Frontalschnittserie eine Ansicht von oben oder von unten. Auch der Verlauf von Nerven und Gefäßen konnte dabei dargestellt werden.

Diese Methode giebt allerdings keine so klaren Bilder wie ein Wachsmo-dell, aber, wie man aus den Figuren sehen kann, ist das Resultat doch ein befriedigendes.

## Tafel 8.

Fig. 1. Rechte Columella auris eines Lacertiliern, von vorn gesehen. Schema zur Erläuterung der Nomenclatur. *o* medialer Abschnitt der Extracolumella, welcher zum Otostapes gehört.

Fig. 2. *Lacerta agilis*. Embryo IV. Querschnittserie des Kopfes. Ohrgegend des Schnittes, worin Stapes und Processus dorsalis (*Proc. dors.*) 122 : 1.

Fig. 3. *Platy-dactylus mauritanicus*. Embryo I. Querschnittserie des Kopfes. Schnitt durch den Stapes, welcher von der Arteria facialis (*A. fac*) durchbohrt wird. Die Kerne im Stapes- und Ohrkapselblastem sind etwas zu zahlreich angegeben. Man sieht, wie das Stapesblastem weiter entwickelt ist als das Blastem der Ohrkapsel (*Bl. O*, *Bl. O'*,  $\times$ ) und sich deutlich als selbständige Skeletanlage darthut. In den nächst vordern Schnitten dehnt die 1. Kiemenspalte (*1. K. S*) sich weiter lateralwärts aus, nach vorn von der Chorda tympani (*Ch. ty*). In mehr caudalen Schnitten geht das distale Ende der Columella auris über in das 1. Zungenbeinhorn (siehe Fig. 5).  $\times$  Blastem der Ohrkapsel dorsal vom Stapes; *Bl. O'* dasselbe medial vom Stapes, nur erst als eine sehr schwache Zellenverdichtung erkennbar. 296 : 1.

Fig. 4. *Platy-dactylus mauritanicus*. Embryo V. Frontalschnittserie des Kopfes. Schnitt durch die Stapesbasis und Ohrkapsel. Man sieht deutlich, wie erstere letzterer nur anliegt, das Ohrkapselblastem sich aber medial vom Stapes fortsetzt (*Bl. O'*). 296 : 1. Das Loch *L*, durch das die Arteria facialis tritt, ist hier kleiner als sonst bei dieser Art. *Wd. ven. lat. cap* Wand der Vena lateralis capitis; *a* embryonales Bindegewebe zwischen Ohrkapsel und Stapes. Der Pfeil weist nach vorn.

Fig. 5. *Platy-dactylus mauritanicus*. Embryo I. Querschnittserie des Kopfes. Von einem Querschnitt durch den linken Stapes ist die Ohrgegend gezeichnet und darin eine Reconstruction der Columella auris und des Zungenbeinbogens. So scharfe Umrisse, wie in der Zeichnung angegeben, zeigt das Skeletblastem meist noch nicht. Auch die Aus-

dehnung der 1. Kiemenspalte (*1. K. S*) und die Arteria facialis (*A. fac*) sind nach mehreren Schnitten eingezeichnet. 122 : 1. *S'* erste Andeutung der Sehne der Extracolumella.

Fig. 6. *Lacerta*. Embryo II. Querschnittserie des Kopfes. Querschnitt durch den Stapes, Ohrgegend. Blastem der Columella auris und des Zungenbeinbogens aus einer Reihe von Schnitten in das Bild eingezeichnet. Es liegt der laterale Theil des Zungenbeinbogens (*Zb. b*) viel mehr caudal als sein medio-ventraler Theil und als der Stapes. Das Blastem der Skelettheile war gegen das umgebende embryonale Gewebe noch nicht abgegrenzt, wohl aber durch die erhebliche Zellendichte leicht erkennbar. Das Ohrkapselblastem (*Bl. O*) fängt an sich zu bilden. 70 : 1. *Symm. Eb* Symmetrieebene des Körpers; *Geh* Gehirn, nur ein Theil von dessen Umriss ist angegeben.

Fig. 7. *Platydictylus mauritanicus*. Embryo V. Frontalschnittserie. Linke Ohrgegend des Schnittes durch die Stapes-Basis, worin die Reconstruction der Columella auris und des Hyoidbogens eingezeichnet sind. Ansicht von oben. Die Grenzen des Skeletblastems sind zu scharf angegeben (vgl. Fig. 4). 70 : 1. *e* niedriger, dorsalwärts gerichteter Fortsatz (Pars superior), welcher ohne Grenze übergeht in die Anlage der Extracolumellarsehne und dadurch mit dem Intercalare verbunden ist (siehe Fig. 5 *S'* und *Int. c*) *Symm. Eb* Symmetrieebene des Körpers.

#### Tafel 19.

Fig. 8. *Lacerta agilis*. Embryo V. Querschnittserie des Kopfes. Schnitt durch die Stapes-Basis, linke Seite, Ohrgegend. Darin die Reconstruction der Columella auris und des Zungenbeinbogens. Ansicht von hinten. Die Lage des Quadratum und Unterkiefers und der Verlauf der Chorda tympani (*Ch. ty*) sind angegeben. 70 : 1. *Tr* Trachea.

Fig. 9. *Lacerta agilis*. Embryo X. Sagittalschnittserie. Reconstruction des Interhyale (*Int. h*) und des Processus dorsalis (*Pr. dors*). Blastem dicht, Knorpel weniger dicht punktiert. 70 : 1. *Q. Bl* blastematöser Gelenkkopf des Quadratum; *e. B* embryonales Bindegewebe, welches beim Embryo den Raum der Paukenhöhle einnimmt. Der Pfeil giebt die Richtung nach vorn an.

Fig. 10. *Platydictylus mauritanicus*. Embryo VI. Querschnittserie des Kopfes. Querschnitt durch die Fenestra ovalis. Reconstruction der Columella auris etc. Ansicht von hinten und oben. Gelenkkopf des Quadratum (*Qua*) und hinteres Ende des Unterkiefers (*Uk*) sind eingezeichnet. 70 : 1. Der Pfeil weist dorsalwärts und etwas nach vorn.

Fig. 11. *Platydictylus mauritanicus*. Embryo VII. Wie Fig. 10. Ansicht von hinten und etwas von unten. Der Gelenkkopf des Quadratum ist nicht eingezeichnet. 70 : 1. *Bnd* Band, welches vom Zungenbeinbogen abgeht und bei erwachsenen Thieren den Unterkiefer erreicht. Der Pfeil weist dorsalwärts und etwas caudalwärts.

Fig. 12. *Hemidactylus frenatus*. Embryo IV. Querschnitt durch die linke Columella auris. Schnitte etwas nach vorn geneigt. 70 : 1. Der Pfeil weist dorsalwärts und etwas nach vorn.

Fig. 13. *Gecko verticillatus*. Embryo VII. Frontalschnittserie. Reconstruction der Columella auris, von unten gesehen. Ein Theil des Interhyale ist verknorpelt (*Int.h*) und bildet einen Fortsatz der Columella auris, der andere Theil ist rückgebildet (*b*). 70 : 1. *Bnd* Band vom Zungenbeinbogen zum Unterkiefer.

Fig. 14. *Lacerta (muralis?)* Embryo XIII. Frontalschnittserie. Schnitt durch das Intercalare (*Int.c*). Man sieht, wie dasselbe durch ein Gelenk mit Gelenkspalte (*Gel.S*) mit dem Quadratum articulirt und dem Processus paroticus mittels Bindegewebe angeheftet ist. 70 : 1. *Musk* Muskeln; *Gel.S* Gelenkspalte; *A.dent* Arteria dentalis inferior.

Fig. 15. *Lacerta ocellata*, erwachsen. Die Figur zeigt die Lage des Intercalare (*Int.c*) zwischen Quadratum (*Qua*) und Processus paroticus (*Proc.par*) sowie die Befestigung des Zungenbeinbogens (*Zb.b*) am Processus paroticus mittels eines feinen Bandes (*Bnd*). Vergrössert. *Proc.par'* knorplicher Ueberzug auf dem Processus paroticus; *Par* Parietale; *K* Knorpelstück auf dem Quadratum. Der Pfeil weist nach vorn.

Fig. 16. *Calotes jubatus*. Embryo I. Querschnittserie. Schnitt durch den Stapes. Ohrgegend. Skelet (Knorpel und Blastem) punktiert. 83 : 1. *Ep.Ph* Schleimhaut der Paukenhöhle; letztere hat noch ein sehr enges Lumen; *e.B* embryonales Bindegewebe.

## Tafel 10.

Fig. 17. *Calotes jubatus*. Embryo I. Columella auris, von vorn gesehen, Reconstruction, schematisch. Die Chorda tympani und der Extracolumellarmuskel sind eingezeichnet. 70 : 1.

Fig. 18. *Calotes jubatus*. Embryo II (älterer Embryo). Sagittalschnitt durch das Bändchen †, welches Intercalare (*Int.c*) und Extracolumella (*Col*) verbindet. Der Processus paroticus ist verknöchert. Vom Quadratum (*Qua*) liegt nur ein sehr kleiner, noch nicht verknöchertes, dorso-medialer Theil im abgebildeten Schnitte. Der Knorpel *Z* ist vielleicht ein noch nicht verknöchertes Theil des Processus paroticus, viel wahrscheinlicher aber ein Abschnitt des Zungenbeinbogens. 83 : 1. *e* Schleimhaut der Paukenhöhle. Der Pfeil weist nach vorn.

Fig. 19. *Calotes jubatus*, erwachsen. Linke Columella auris und Intercalare in situ, von hinten gesehen. 13<sup>1</sup>/<sub>2</sub> : 1. *K* knorplicher Ueberzug des Processus paroticus.

Fig. 20. *Platydictylus mauritanicus*. Embryo III. Querschnittserie. Linke Ohrgegend, Schnitt durch die Fenestra ovalis, Reconstruction der Columella auris und des Zungenbeinbogens. Das Intercalare ist bei diesem Embryo mittels der Spange † mit der Columella auris verbunden. Ansicht von hinten und etwas von oben. 70 : 1.

Fig. 21. *Platydictylus mauritanicus*. Embryo VIII. Sagittalschnittserie. Schnitt durch das Intercalare. 70 : 1. Blastem dicht, Knorpel

weniger dicht punktirt. Deckknochen (Squamosum) dunkel schraffirt. *B* Bindegewebe; *V* Vene. Der Pfeil weist dorsalwärts.

Fig. 22. *Gecko verticillatus*. Embryo VIII. Querschnittserie; Schnitttrichtung etwas nach vorn geneigt. Schnitt durch das Intercalare. 70:1. *A* Fortsätze, an die sich das 1. Zungenbeinhorn anheftet (vgl. Fig. D und E).

Fig. 23. *Platydaactylus mauritanicus*. Embryo X. Frontalschnittserie. Intercalare (*Int.c*) und *M. extracolumellaris* (*M.ext*), aus mehreren Schnitten reconstruirt, von der Dorsalseite gesehen. 70:1. Der eine Pfeil (*V*) weist nach vorn, der andere (*M*) medialwärts.

Fig. 24. *Lacerta muralis*?. Embryo XIII. Frontalschnittserie. Columella auris, Intercalare, Sehne der Extracolumella und *M. extracolumellaris* in situ. Reconstruction, von der Ventralseite gesehen. Nervus facialis und Chorda tympani auch eingezeichnet. 70:1. Der Pfeil weist nach vorn.

#### Tafel 11.

Fig. 25—28. Schemata der Columella auris für die Ableitung des *Sphenodon*-Zustandes (Fig. 28) aus einem embryonalen Lacertilier-Zustand (Fig. 25); von hinten gesehen. Das Blastem ist etwas dichter punktirt als der Knorpel. *H* Loch in der Knorpelplatte zwischen Processus dorsalis (Spange †) und dorsalem Abschnitt des Zungenbeinbogens (Spange \*).

Fig. 29. *Sphenodon punctatus*; rechte Columella auris, von hinten gesehen. Copie nach VERSLUYS, 1898, tab. 8, fig. 90; etwas corrigirt. 6:1. *H* Loch in der Knorpelplatte.

Fig. 30. Rechte Columella auris von *Crocodylus palustris*, Embryo, von aussen und hinten gesehen. Copie von PARKER's fig. 10, tab. 68 (1883). 12:1. *Ep.hy* Epihyale; *C.hy* Ceratohyale; *I.st* Infrastapediale; *S.st* Suprastapediale (Intercalare); *O.st* Otostapes (PARKER's Stapes und Mediostapediale); *E.st* Extrastapediale (Hyostapes).

Fig. 31. Extracolumella und Zungenbeinbogen der Fig. 30. Copie nach PARKER (1883), fig. 11, tab. 68. 24:1. Bezeichnungen wie in der vorigen Figur.

Fig. 32. Linke Extracolumella und die dorsalen Reste des Zungenbeinbogens bei einem reifen Embryo von *Crocodylus palustris*, von aussen gesehen. Copie von PARKER's fig. 7, tab. 70 (1883).  $5\frac{1}{3}$ :1. *k* Knorpelüberzug des Processus paroticus; *Ep.hy*, *C.hy*, *I.st*, *S.st*, *E.st* wie in Fig. 30.

Fig. 33. Linke Columella auris von *Timmunculus alaudarius*. Ansicht von unten und etwas von hinten, Copie von SUSCHKIN's fig. 93, tab. 5 (1899). 16:1. *H* Loch in der Knorpelplatte; *k* Verknöcherung.

Fig. 34. Stapes, Intercalare (Laterohyale) und Zungenbeinbogen bei einem menschlichen Embryo. Frontalschnitt. Linke Seite, von hinten gesehen. 25:1. Vereinfachte Copie nach BROMAN, fig. 5, tab. B (1899). *Pars can. sem* Pars canalium semicircularium, *Pars. cochl* Pars cochlearis der Labyrinthkapsel.

Das Ohr des Zahnwales,  
zugleich ein Beitrag zur Theorie der Schalleitung.  
Eine biologische Studie

von

Dr. med. **Georg Boenninghaus**,

Arzt für Hals-, Nasen- und Ohrenkranke,  
Primärarzt am St. Georgs-Krankenhaus in Breslau.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

---

Hierzu Tafel 12, 13 und 28 Abbildungen im Text.

Uebersicht.

Einleitung.

I. Das äussere Ohr.

1. Das äussere Ohr von *Phocaena*.
2. Vergleich des äussern Ohres von *Phocaena* und Seehund.

II. Das mittlere Ohr.

1. Die Knochen der seitlichen Schädelbasis.

Die grosse Knochenmulde.

Das Tympano-Perioticum.

2. Die Weichtheile an der seitlichen Schädelbasis.

Das Bindegewebe.

Der Fettkörper des Unterkiefers.

Die M. pterygoidei.

3. Die Ohrtrumpete.

a) Morphologie.

b) Physiologie.

4. Die Paukenhöhle.

a) Morphologie.

Das Trommelfell.

Die Gehörknöchelchen.

Das Corpus cavernosum tympanicum.

Die Arteria carotis interna.

b) Physiologie.

5. Die pneumatischen Hohlräume.

a) Morphologie.

b) Physiologie.

## III. Das innere Ohr.

a) Morphologie.

b) Physiologie.

Die akustische Function.

Die statische Function.

Schluss: Das Gehör des Wales.

Anhang. Die Blutcirculation in der Schädelhöhle.

Zusammenfassung.

Literaturverzeichniss.

Erklärung der Abbildungen.

**Einleitung.**

Das Ohr des Zahnwales finden wir anatomisch vielfach beschrieben und physiologisch betrachtet, denn ein so hochgradig umgeändertes Organ konnte natürlich der Aufmerksamkeit der Forscher nicht leicht entgehen. So musste es von vorn herein als ein gewisses Wagniss erscheinen, dieses Organ aufs Neue als Studienobject zu wählen. Wenn es trotzdem geschah, so bildete die intensive Bearbeitung eines so grossen Materials, wie es bisher noch Niemandem zur Verfügung stand, die nothwendige Voraussetzung.

Die Tendenz dieser Studie, die biologische Erkenntniss als Endziel zu erstreben, führte dazu, auch die Nachbarschaft des Ohres mit in den Kreis der Untersuchungen zu ziehen, denn in ihr finden sich Veränderungen vor, zu welchen die Veränderungen am Ohr vielfach in Beziehung stehen. Vor allem sind die Veränderungen an der Tube abhängig von solchen im Rachen. Letztere bildeten daher den Ausgangspunkt meiner Betrachtungen und sind unter dem Titel „Der Rachen von *Phocaena communis* Less“ in Band 17 dieser Zeitschrift erschienen. Durch diese Ausdehnung der Untersuchung wurde uns ein eindringenderes Verständniss für den ganzen Umbau des Kopfes eröffnet. Auf Schritt und Tritt prägt sich in den Veränderungen die Zweckmässigkeit aus für das Leben im Wasser, diesem dem Säugethier ursprünglich fremden Element, Veränderungen, die wir treffend als Anpassungserscheinungen bezeichnen.

Von den Wegen, welche man zur Erforschung der Schalleitung im Labyrinth einschlagen kann, scheint mir der vergleichend-anatomische der aussichtsvollste und von den Objecten, welche hier in Frage kommen, der Wal das werthvollste zu sein. Doch liegt noch ein viel weiteres, physiologisch noch wenig befruchtetes Gebiet vor, das Gebiet der niedern Amphibien und Reptilien mit nur einem Labyrinthfenster,



ein Gebiet, welches ja durch HASSE's umfassende Untersuchungen anatomisch vollkommen klar liegt. — Es wird nun bei dergleichen Untersuchungen darauf ankommen, welche Deutung man den gefundenen Dingen beimisst, und da giebt es eine gefährliche Klippe, wenn man morphologischen Veränderungen unbedeutender Art einen zu hohen physiologischen Werth beilegt. Eine bis zur letzten Consequenz durchgeführte Idee aber, welche auf irriger Prämisse aufgebaut ist, pflegt zu unlöslichen Widersprüchen und zu innern Unwahrscheinlichkeiten zu führen, welche uns den Irrweg doch schliesslich erkennen lassen. Ich hoffe nun, diese Klippe vermieden zu haben — und sollten weitere Forschungen auch ergeben, dass nicht alles aufrecht erhalten werden kann, was ich aus der Anatomie des Walohres auf dessen Schalleitung und von da aus rückwärts auf die Schalleitung des Menschen und der Landsäugethiere geschlossen, so hoffe ich doch einiges Licht in das bisher dunkle Capitel geworfen und weitem Forschungen die Wege geebnet zu haben.

Die Voraussetzung für die biologische Erforschung gerade des Walohres bildet die gründliche Kenntniss der vergleichenden Anatomie und Physiologie des Ohres, denn man kann von diesem Organ des Wales behaupten, dass bei seinem Umbau zwar nichts von seinen ursprünglichen Elementen abhanden gekommen ist, dass auch keine neuen Elemente hinzugekommen sind, dass aber die alten ausnahmslos verändert sind und oft derartig, dass es grosse Mühe kostet, sie wieder zu erkennen, die Ursache ihres Umbaues und ihre veränderte Function zu ergründen. Die Hand- und Lehrbücher der vergleichenden Anatomie und Physiologie geben uns nun gerade fürs Ohr nicht diejenige Tiefe des Einblicks, wie sie für dieses schwierige Verständniss des Walohres erforderlich ist. Deshalb habe ich den betreffenden Capiteln die erforderlichen vergleichenden Notizen in Kürze klein gedruckt vorausgeschickt.

Mein Material bestand hauptsächlich aus *Phocaena communis*, dem Braunfisch, jenem ausgewachsen 1 $\frac{1}{2}$ —2 m langen Zahnwal, welcher, den Heringen nachstellend, mit diesen in die Nord- und Ostsee eindringt und deshalb nicht schwer zu erhalten ist.

Von *Phocaena* standen mir zur Verfügung Exemplare von 90, 105, 114, 116, 125, 130 und 131 cm Länge; ausserdem 5 Köpfe von Exemplaren mittlerer Grösse; endlich ein Embryo von 7,1 und einer von 68 cm Länge. Ausserdem ein alter Spirituskopf von *Delphinus delphis* und ein 48 cm langer Zahnwalembryo unbekannter Species. Dazu Schädel von *Delphinus delphis*, *Delphinus tursio*, *Delphinus*

*rostratus*, *Globiocephalus melas* und *Monodon monocerus*. Zum Vergleich dienten 3 Köpfe vom Seehund, Köpfe vom Pferd, Rind und Schaf. Schliesslich die Schädelammlung des Breslauer Zoologischen Instituts. Die *Phocaena*-Embryonen stammten aus dem Privatbesitz des Herrn Prof. KÜKENTHAL.

Die Textfiguren wurden zumeist von Fräulein HELENE LIMPRICHT, Lehrerin an der hiesigen Kunstgewerbeschule, die Tafelfiguren zumeist von Herrn Dr. LÖSCHMANN, akademischem Zeichner an der hiesigen Universität, ausgeführt.

Herrn Prof. KÜKENTHAL danke ich auch an dieser Stelle für das stete Interesse, welches er meinen Untersuchungen entgegenbrachte.

## I. Das äussere Ohr.

### 1. Das äussere Ohr von *Phocaena*.

Beim vollkommenen Mangel einer die äussere Oberfläche des Kopfes überragenden Ohrmuschel findet man bei den Bartenwalen sowohl wie bei den Zahnwalen als Eingang in das äussere Ohr nur eine einfache, durch keine Erhebung der äussern Bedeckung gekennzeichnete kleine Oeffnung in der Kopfhaut (Taf. 12, Fig. 1 *a* und  $\alpha_1$ , ferner Fig. A 1). Bei *Phocaena* liegt sie etwa 4 cm hinter dem lateralen Winkel der Lidspalte. Sie wird bei diesem Zahnwal gewöhnlich als rund beschrieben. In Wirklichkeit aber hat sie eine individuell verschiedene Gestalt. Bald ist sie rund, bald oval mit von oben nach unten gerichteter Längsaxe. Bald aber ist sie nur schlitzförmig, wie ein einfacher, mit dem Messer angelegter kleiner Hautschnitt, und in diesem Fall ist die Oeffnung bisweilen vollkommen verklebt und tritt erst zu Tage, nachdem man die oberflächliche Epithelschicht etwas abgeschabt hat. Auch kann sich an der hintern Wand der Ohröffnung ein kleiner, knöpfchenförmiger Fortsatz der Haut befinden. An den 5 Köpfen, welche mir als Untersuchungsobject für das äussere Ohr dienten, war dieses Knöpfchen einmal vorhanden, und zwar auf der rechten Seite. HOWES aber fand eine ähnliche Bildung bei seinen 2 erwachsenen Phocänen beide Male, und zwar ebenfalls nur rechts, bei einem Fötus von *Phocaena* und bei einem solchen von *Beluga leucas* sogar doppelseitig. Bei zwei andern Föten von *Phocaena* aber fand er keine Andeutung von ihr. HOWES hält diese Bildung für ein Rudiment der Ohrmuschel, eine Meinung, die KÜKENTHAL bereits als irrig nachwies. Was aber diese häutige Bildung zu bedeuten

hat, muss unentschieden bleiben. — Besonders bei schlitzförmiger Oeffnung kann man oft lange, selbst mit der Lupe suchen, ehe man sie findet; man wird am leichtesten durch eine Delle zu ihr geführt, welche sich auf der eintrocknenden Haut dieser Gegend bildet; denn in dieser Delle liegt der Ohrschlitz, und zwar in einer jener zahlreichen feinen Hautfurchen, welche die sonst glatte Haut des Braunfisches in transversaler Richtung vom Rücken zum Bauch hin durchsetzen.

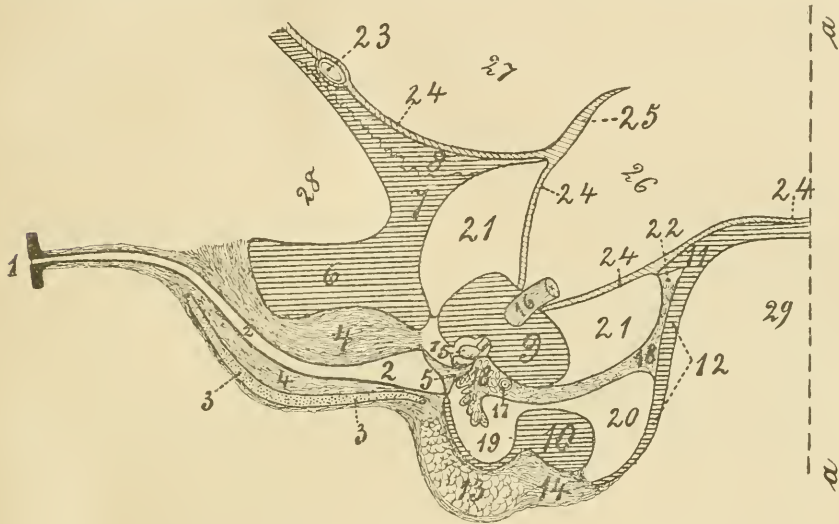


Fig. A. Frontalschnitt durch die Ohrgegend einer erwachsenen *Phocaena*, schematisirt nur in so fern, als Theile, die nicht ganz in einer Frontalebene liegen, in dieselbe gerückt sind, z. B. die Gehörknöchelchen. Natürliche Grösse. 1 äussere Ohröffnung, 2 äusserer häutiger Gehörgang, 3 Ohrknorpel (nur die dickere untere Wand ist gezeichnet), 4 Bindegewebsschicht, den äussern Gehörgang umgebend, 5 Trommelfell, 6 Proc. zygomaticus squamosi, 7 Squamosum, 8 Parietale, 9 Perioticum, 10 Tympanicum, 11 Basioccipitale, 12 Proc. basioccipitalis, 13 hinterer Zipfel des Markkörpers des Unterkiefers, 14 verdicktes Periost des Tympanicums, 15 Kette der Gehörknöchelchen, 16 N. acustico-facialis, 17 obliterirte Carotis, 18 Plexus venosus caroticus, 19 Cavum tympanicum, 20 Sinus pneumaticus peribullaris, 21 Sinus pneumaticus peripetrosus, 22 Sinus (venosus) petrosus internus, 23 Art. meningea spinalis, 24 Dura mater, 25 Tentorium cerebelli, 26 hintere Schädelgrube, 27 mittlere Schädelgrube, 28 Fossa temporalis, 29 Rachenrinne, aa sagittale Medianebene des Schädels.

Eine dünnere Knopfsonde dringt mit einem kleinen Ruck durch diese Oeffnung hindurch, denn die Oeffnung ist die engste Stelle des Ohranges; dann aber wird sie mit Leichtigkeit weiter in den Ohrang eingeführt, eine Metallsonde etwa 2 cm weit, eine elastische Sonde aber tiefer, bis 6 cm weit. Obwohl nun die Kenntniss der Wale bis ins graue Alterthum zurückreicht, ist doch der Gehörgang, wohl in Folge der winzigen äussern Oeffnung, erst spät gefunden

worden und zwar nach RAPP fast gleichzeitig von BELON im Jahre 1553 und von RONDELET im Jahre 1554. BELON sagt von ihm: „Meatus ad audiendum, in quos si festucam adegeris, protinus eos ad os petrosorum desinere comperies.“ — Die Autopsie belehrt uns über die Einzelheiten des Ohranges. Er stellt eine membranöse Röhre dar, die als Fortsetzung der äussern Haut zu betrachten ist und, wie diese, eine tief schwarze Farbe, durch Ablagerung von schwarzem Pigment in die Epidermis, besitzt. — Der Verlauf des Ohranges entspricht im Allgemeinen einem aufrecht stehenden, schwach gekrümmten S (Fig. A 2). Der äussere Schenkel des S durchsetzt fast geradlinig in horizontaler Richtung die etwa 2 cm dicke Unterhautfettschicht. Dann aber an der äussern, convexen Oberfläche des Squamosum (Fig. A 6) angelangt, muss der Gang die Krümmung desselben umgehen, um zum Trommelfell (Fig. A 5) zu gelangen. Er bildet zu diesem Zweck zunächst einen Bogen mit oberer und dann einen solchen mit unterer Convexität und verläuft schliesslich mit einem mehr geradlinigen innern und gleichfalls horizontalen Schenkel zum Trommelfell. Dieser ganze Sförmige Ohrang liegt nun annähernd in einer senkrecht und transversal auf die Längsaxe des Körpers gestellten Ebene. Abweichungen aus dieser Ebene sind vorhanden. Am bedeutungsvollsten für uns (s. später) ist es, dass die äussere Ohröffnung constant etwas vor dieser Ebene liegt, so dass der äussere Schenkel eine leichte Neigung von vorn nach hinten bekommt. Dagegen sind Abweichungen von dem bisher geschilderten Verlauf der Curven bald vorhanden, bald nicht, also ohne Gesetzmässigkeit, und betreffen immer nur kurze Strecken, in denen der Ohrang ein wenig nach oben oder unten, auch nach hinten oder vorn von der Hauptrichtung abweicht. Der Knorpel (Fig. A 3) aber, welcher von der äussern Curve ab den Ohrang besonders von unten bedeckt, macht grössere Abweichungen von der regulären Linie als der Ohrang selbst, und auf ihn stösst man zunächst, wenn man den Ohrang von unten her, was am bequemsten ist, aufsucht. Beurtheilt man nun den Verlauf des Ohranges nach dem Verlauf des Knorpels, was ja nahe liegt, so kommt man leicht zu der Auffassung, dass der Ohrang von *Phocaena* einen sehr unregelmässigen, geschlängelten, gedrehten Verlauf habe, wie man das öfters angegeben findet. Aber schon HUNTER hat die Richtung des Ohranges bei den Walen im Allgemeinen genau so beschrieben, wie ich sie bei *Phocaena* fand, indem er sagt: „Es geht in einer Schlangenlinie, erst in einer horizontalen Richtung, hernach niederwärts, hierauf wieder horizontal bis an die

Trommelhaut, wo es sich endiget.“ Auch BEAUREGARD beschreibt bei *Delphinus delphis* die Richtung des Ohranges S förmig, merkwürdiger Weise aber fand er das S liegend, mit einer nach vorn und einer nach hinten gerichteten Curve. — Ein freies Lumen hat der Ohrang in seinem rein membranösen Theil nicht, indem die in Längsfalten gelegte membranöse Schlauchwand sich allseitig berührt. Erst in dem von Knorpel bedeckten Theil des Ohranges beginnt allmählich ein freies Lumen, welches etwa 1 cm vor dem Trommelfell anfängt sich trichterförmig zu erweitern, am Trommelfell der Peripherie des letztern entspricht und mit abgestossenen Gehörgangsepithelien ausgefüllt ist.

Fig. B.

Fig. C.

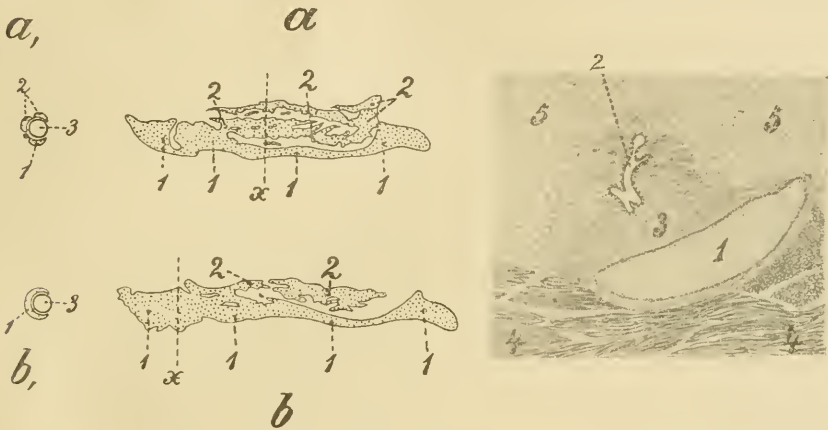


Fig. B. Knorpel des äussern Ohres von *Phocaena* in natürlicher Grösse, rechte Seite. Der Knorpel ist eben ausgebreitet und seine Aussenseite gezeichnet. Fig. a ist ein weniger stark, Fig. b ein stark reducirtes Exemplar. a, und b, sind die entsprechenden Querschnitte, in der natürlichen Röhrenform dargestellt, erhalten in der Schnittlinie x. Bei a und b befindet sich linker Hand das proximale, rechter Hand das distale Ende. 1 die dickere, 2 die dünnere Partie des Knorpels, 3 membranöser Ohrang.

Fig. C. Querschnitt durch den äussern Ohrang von *Phocaena*. 12:1. Der Schnitt ist durch den distalen Theil des Ohrknorpels (Fig. B a und b, rechter Hand) angelegt. 1 Knorpel, 2 Ohrangslumen, hier sehr eng, umsäumt von schwarz pigmentirter Epidermis, 3 Bindegewebe zwischen Knorpel und Ohrang, 4 M. occipito-auricularis profundus, 5 Fettschicht.

Der Knorpel ist durch äusserst festes Bindegewebe (Fig. A 4) an die Unterfläche des Squamosum (6) befestigt. Auch zwischen membranösen Ohrang und den Knorpel schiebt sich besonders im distalen Abschnitt des Knorpels streckenweise eine breite Bindegewebsschicht ein, so dass dann im mikroskopischen Schnitt (Fig. C) der Ohrschlauch weit entfernt vom Knorpel liegt. Der Knorpel ist im Allgemeinen röhrenförmig zusammengerollt (Fig. B a, und b), doch

ist er nicht breit genug, eine vollkommene Röhre zu bilden, und es bleibt die vordere Wand des membranösen Ohrschlauchs fast vollkommen von Knorpel unbedeckt. Der proximale Theil des Knorpels und, von ihm ausgehend, ein schmaler Knorpelstreif (Fig. B 1), welcher so liegt, dass er den Ohrgang von unten bedeckt, bilden eine einzige, ziemlich dicke Knorpelplatte. Der übrige Knorpel (Fig. B 2) aber, welcher die hintere und obere Wand des Ohrschlauchs bedeckt, ist äusserst dünn, vielfach zerrissen und hängt mit der dickern Knorpelplatte nur noch mit einer schmalen Brücke zusammen. Dieser dünnere Theil ist bisher so gut wie übersehen worden, denn wo überhaupt vom Knorpel die Rede ist, ist sie es immer nur von einem Knorpelstreif oder Knorpelband, welcher die untere Wand des Ohrganges bedeckt; nur DENKER fand den dünnern Theil, und zwar im mikroskopischen Schnitt. — Der Ohrgangsknorpel ist nun theils wegen seiner Düntheit, theils wegen seiner Umhüllung mit festem Bindegewebe schwer unversehrt frei zu präpariren. Die Präparate in Fig. B a, a, sind gewonnen durch Abzupfen des Bindegewebes nach eingeleiteter Maceration. Der Knorpel wurde dann zwischen zwei Objectträgern plattgedrückt und so gezeichnet. a stellt den am wenigsten stark, b den am stärksten reducirten Knorpel dar, den ich fand; a, und b, sind die entsprechenden Querschnitte in ihrer natürlichen zusammengerollten Form. — In wie weit nun dieser höchst absonderliche Ohrknorpel von *Phocaena* noch die Möglichkeit der Homologisirung mit dem Ohrknorpel anderer Säugethiere zulässt, werden wir später sehen.

Die äussern Ohrmuskeln (Taf. 12, Fig. 1 u. 2) sind wegen ihrer Zartheit und ihrer Einlagerung in das sehr dicke Unterhautfettgewebe sehr schwer zu präpariren. Die nachfolgende Beschreibung derselben beruht auf der Untersuchung von 10 Ohren, weshalb ich hoffe, dass sie den thatsächlichen Verhältnissen entspricht.

K. E. v. BAER war der Erste, welcher uns Nachricht von der Existenz von Ohrmuskeln bei den Walen gab, indem er in der Einleitung zu seiner classischen Abhandlung über die Nase des Braunfisches bemerkt, dass äussere Ohrmuskeln diesem Thier nicht ganz fehlen. 50 Jahre später beschreibt MURIE die Ohrmusculatur von *Lagenorhynchus albirostris* und *Globiocephalus melas* genauer. Es sind bei beiden Zahnwalen 3 wohl entwickelte Muskeln, welche sich an den Knorpel des Ohrganges ansetzen. MURIE hält sie für homolog den kleinen Ohrmuskeln der Helix und des Tragus der höhern Säugethiere, nennt sie aber ganz im Widerspruch mit dieser Auffassung

Attrahens, Retrahens und Attollens. In der wenig sorgfältigen Zeichnung sieht man den Attrahens nach vorn, den Retrahens nach hinten, den Attollens in der Mitte zwischen beiden nach vorn und oben zum Kopf verlaufen. Erst BEAUREGARD kam bei *Delphinus delphis* den Verhältnissen, wie ich sie bei *Phocaena* fand, nahe, denn er fand, wie ich, 4 Muskeln. Sein M. superior entspricht wohl meinem M. occipito-auricularis superficialis, denn er nennt ihn einen Hautmuskel; sein M. auricularis posterior wohl meinem M. occipito-auricularis posterior, denn er sagt von ihm, dass er in die Fascia temporalis übergehe; sein M. auricularis anterior wohl meinem M. orbito-auricularis, denn er sah ihn sich in der Regio maxillo-temporalis verlieren; sein M. auricularis externus endlich kann als einzig übrig bleibender Muskel nur meinem M. zygomatico-temporalis entsprechen, doch bleibt sein Verlauf nach B.'s Schilderung völlig unklar. Auch B.'s Abbildung steht auf keiner grössern Höhe als diejenige MURIE's. Wegen seiner interessanten Vergangenheit beansprucht aber das rudimentäre äussere Ohr der Wale unsere Aufmerksamkeit in viel höherm Maasse, als sie ihm bisher zugewandt wurde, und in erster Linie sind es die Muskeln, welche uns die frühere Function dieses Organs erkennen lassen. Aus diesem Grunde glaubte ich der bildlichen Wiedergabe der Ohrmuskeln eine besondere Aufmerksamkeit widmen zu müssen.

Die Frage der Homologisirung der Ohrmuskeln des Wales geht zweckmässig deren Beschreibung voraus. Schon die geringe Anzahl von 4 Muskeln, wie sie dem *Phocaena*-Ohr eigen ist, zeigt uns, dass wir zur Homologisirung derselben keineswegs die mit am besten bekannte Ohrmusculatur unserer Haussäugethiere heranziehen können, denn diese steht auf der höchsten Stufe ihrer Differenzirung, die wiederum im engen Zusammenhang steht mit der Abspaltung eines besondern Knorpels, des Scutulums, vom Knorpel der Ohrmuschel, welches einer grössern Anzahl der Ohrmuskeln zum Ansatz dient und daher auch dem Walohr fehlt. Den Ausgangspunkt unseres Vergleichs müssen vielmehr Säugethiere mit gering differenzirter Ohrmusculatur und demnach ohne Scutulum bilden. Diesen Anforderungen entsprechen die Halbaffen, deren Ohrmuskeln auf das genaueste von RUGE vom Standpunkt ihrer Genese aus untersucht wurden. RUGE brachte bei den Prosimiern den Nachweis, dass die gesammte, vom Facialis innervirte Hautmusculatur des Kopfes von dem subcutanen Muskelblatt abstamme, welches (als Fortsetzung des allgemeinen Körperhautmuskelblatts) als Subcutaneus nuchae, faciei und colli den Kopf bedeckt. Durch Spaltung der Länge, der Quere und der Dicke nach entstanden hieraus die einzelnen Muskeln des Gesichts mit

Einschluss derjenigen der Ohren. Ihr ursprünglicher Zusammenhang mit jenen 3 Muskelgebieten ist noch bei vielen Halbaffen nachweisbar, bei *Phocaena* aber fand ich die Ohrmuskeln schon vollkommen von ihrem Mutterboden getrennt, mit Ausnahme des zunächst zu beschreibenden Muskels.

1) *M. occipito-auricularis superficialis* (Taf. 12, Fig. 1 2). Dieser Muskel ist sehr dünn, und man übersieht ihn leicht, wenn man ihn vom Ohr aus darzustellen versucht. Zweckmässiger fängt man daher mit der Präparation der subcutanen Muskelschicht des Nackens an (Fig. 1 1), auf welche man stösst, nachdem man in der Nackengegend die etwa 2 cm dicke Fettschicht (Taf. 12, Fig. 1 c) entfernt hat. Man bemerkt nun, dass der Subcutaneus dorsi schon in so fern erheblich reducirt ist, als er die mediane Nackenlinie nicht mehr erreicht. Ventro-oralwärts geht er in den Subcutaneus colli über. In der Seitenlinie aber hört er, stark verdünnt, aber noch mit gut abgegrenztem vordern Rand, schon einige Centimeter hinter der äussern Ohröffnung auf. Die obersten Züge dieses vordersten Randes aber treten als zartes, 0,1—0,15 cm dickes und 0,6—0,7 cm breites Bündel auf den nicht mehr von Knorpel bedeckten, die Unterhautfettschicht durchsetzenden, rein membranösen distalen Theil des äussern Ohranges über und bedecken dessen dorsale Seite bald bis zur Haut, bald bis in die Nähe derselben. Sein unmittelbarer Zusammenhang mit dem Subcutaneus nuchae charakterisirt ihn als den *M. occipito-auricularis* im Sinne RUGE's; ich möchte ihn aber wegen seiner oberflächlichen Lage, im Gegensatz zu dem später zu beschreibenden *M. occipito-auricularis*, den *M. occipito-auricularis superficialis* nennen. Seine Innervirung konnte ich nicht nachweisen, wohl wegen der Zartheit des zu diesem zarten Muskel gehörigen Nerven, doch zweifle ich nicht daran, dass er, wie alle äussern Ohrmuskeln, vom Facialis innervirt wird.

2) *M. orbito-auricularis* (Taf. 12, Fig. 1 3). An die distale Portion des vorigen Muskels, soweit sie den Ohrgang bedeckt, legt sich eng, ja vielleicht sogar mit ihm Fasern austauschend, ein zweiter Muskel an, welcher den Ohrgang mehr auf seiner vordern Seite bedeckt. Er strahlt gegen den Supraorbitalrand aus und verliert sich hier in der zarten Fascie, welche als Fortsetzung des vorigen Muskels das Gesicht des Braunfisches bedeckt. Er ist zwar annähernd von derselben Breite und Dicke wie der vorige Muskel, ist aber individuell verschieden stark sehnig durchwachsen (vergl. denselben Muskel des Seehundes), so dass bald der Eindruck eines Muskels, bald der Eindruck



eines Ligaments überwiegt. Seine Ausstrahlung in die Regio supra-orbitalis, dicht über den Orbicularis oculi, charakterisirt ihn als M. orbito-auricularis im Sinne RUGÉ's, einen Abkömmling des Subcutaneus faciei. Innervirt wird er vom Facialis. — Die bisherigen beiden Muskeln haben eine oberflächliche Lage, die jetzt folgenden eine tiefe:

3) M. occipito-auricularis profundus (Taf. 12, Fig. 2 *l* und 1 *l*). Durchtrennt man den M. occipito-auricularis superficialis und die unter ihm gelegene,  $\frac{1}{2}$  cm dicke Fettschicht (Fig. 2 *h*), welche sich von der Unterhautfettschicht durch ihre Weichheit, ihr drusiges Gefüge und ihre gelbe Farbe scharf unterscheidet, so kommt man, am Ohrgang in die Tiefe gehend, auf einen dritten Ohrmuskel. Er ist grobfasriger als die bisherigen Muskeln und von braunerer Farbe. Der spindelförmige Muskel setzt sich mit seiner Basis theils an das distale Ende des Ohrknorpels, theils auch an den benachbarten Theil des vom Knorpel nicht mehr bedeckten membranösen Ohranges an. Seine nach oben gerichtete Spitze geht in eine äusserst feine, fadenförmige Sehne (Fig. 2 *l*) über, welche, parallel der Crista occipitalis externa (Fig. 2 *d*) und in ihrer nächsten Nähe verlaufend, sich direct dorsalwärts zur Protuberantia occipitalis externa begiebt, an welche sie sich ansetzt, nachdem sie sich vor ihrem Ansatz in 2 oder mehr Sehnen gespalten hat. Dieser Muskel gewährt mit seinem nur 2 cm langen Muskelbauch und seiner 11 cm langen Sehne einen äusserst originellen Anblick. Seine Präparation hat unmittelbar am Ohr mit dem Muskelbauch zu beginnen, denn die zarte Sehne ist in dem Fett nicht zu finden, wenn man nicht vom Muskel aus zu ihr geleitet wird; und auch so noch schneidet man sie leicht unmittelbar an der Spitze des Muskels ab. Das scheint bisher allen Untersuchern so gegangen zu sein, denn von einer Sehne dieses Muskels sagen sie uns nichts, obwohl gerade die Sehne, d. h. der Ansatzpunkt des Muskels am Schädel, für seine Homologisirung entscheidend ist. — Abweichungen von diesem einfachern Verhalten scheinen die Regel zu sein. Denn man findet den Muskel meist an seiner Spitze zweizipflig oder gar in seiner ganzen Länge in 2 annähernd gleiche Muskeln gespalten. Dem entsprechend hat der Muskel dann 2 Sehnen, die sich wieder in mehrere Sehnenfäden spalten und ein mehrere Centimeter breites Gebiet der seitlichen Nackengegend bedecken. Diese grosse Breitenausdehnung zeigt uns, dass wir es hier mit den Ueberresten eines ehemals sehr breiten Muskels zu thun haben. Gern hätte ich seine Beziehungen zu den weiter caudalwärts gelegenen Muskeln des Rückens

genauer durchuntersucht, jedoch war mir dieses nur an einem Kopf einigermaassen möglich, weil die übrigen Köpfe zu kurz abgeschnitten waren. An diesem konnte ich nun Folgendes feststellen: Einige Centimeter caudalwärts von dem geschilderten Ohrmuskel kommt ein dem Ohrmuskel, was Sehne und Muskelbauch anbelangt, vollkommen gleicher Muskel zum Vorschein. Seine Sehne kommt von der Linea nuchae, die sie kreuzt, um in die Sehne des gleichartigen, contralateralen Muskels unmittelbar überzugehen. Die Sehne verläuft parallel der Sehne des Ohrmuskels an der seitlichen Nackengegend hinab und geht erst spät, später noch als der Ohrmuskel, in einen kurzen Muskel über, welcher zwischen Ohr und Scapula sich dem STANNIUS'schen M. occipito-humeralis zugesellt. Es scheint dieser Nackenmuskel das Rudiment des Cucullaris zu sein, welcher ja den Walen als ausgebildeter Muskel fehlt. Weiter nach hinten beginnt der ebenfalls sehr reducirte M. rhomboideus superior. Auch dieser Muskel erinnert in seiner äussern Erscheinung sehr an den Ohrmuskel; man kann ihn sich zusammengesetzt denken aus vielen hinter einander angeordneten Muskeln von der Form des Ohrmuskels. Nun sind die Sehnen des Ohrmuskels, des Cucullaris und des Rhomboideus sämmtlich in eine sehr zarte Fascie eingebettet, die oberflächliche Rückenfaszie. Das aber weist auf einen gemeinsamen Ursprung dieser Muskeln hin, welcher jeden Falls nicht der Subcutaneus nuchae ist, wie RUGE das für die Halbaffen von dem betreffenden Ohrmuskel annimmt. — Homolog aber ist der Ohrmuskel dem von RUGE so genannten M. auricularis superior der Halbaffen: Bei diesen Thieren entspringt er von der Crista occipitalis externa, gelegentlich aber bis zur Protuberanz hinauf. Besonders interessant aber ist für uns das von RUGE gefundene Verhalten des Muskels bei einem *Varecia*-Embryo. Hier entspringt er von der Crista occipitalis externa nahe der Protuberanz mittels einer flachen Sehne, welche sich längs der Linea nuchae sup. (das soll wohl heissen Crista occipitalis externa), ihr fest adhären, eine Strecke weit nach aussen (also doch Crista occipitalis externa) erstreckt, um dann erst in den eigentlichen Muskel überzugehen. Also fast ganz so wie bei *Phocaena*, und über die Identität dieses Muskels mit dem entsprechenden Muskel der Halbaffen kann gar kein Zweifel sein. RUGE leitet den Muskel, wie gesagt, vom Subcutaneus nuchae ab, und zwar von einer tieferen Schicht, während er von der oberflächlichen Schicht den schon beschriebenen M. occipito-auricularis (superficialis) ableitet. Da hätte es doch wohl nahe gelegen, den Muskel mit dem Namen M. occipito-auricularis profundus

zu belegen, welcher den Muskel, mag nun sein Ursprung so oder so sein, nicht nur in seiner Herkunft vom Hinterhaupt, sondern auch in Beziehung zu unserm *M. occipito-auricularis superficialis* charakterisirt. — Bei den Halbaffen verläuft nun der *M. occipito-auricularis superficialis* und *profundus* annähernd in gleicher Richtung vom Nacken zum Ohr von hinten-oben nach vorn-unten. Bei *Phocaena* aber hat der *Profundus* einen senkrechten Verlauf, von oben nach unten, eingenommen. Das ist offenbar die Folge der Drehung seines Ansatzpunktes, der *Protuberantia occipitalis externa*, frontalwärts, welche ja bei den Walen eingetreten ist (cf. „Rachen von *Phocaena*“). Innervation: *Facialis*.

4) *M. zygomatico-auricularis* (Taf. 12, Fig. 2 2). Unter dem *Orbito-auricularis*, und von ihm durch dieselbe Fettschicht getrennt, welche auch den *M. occipito-auricularis superficialis* und *profundus* von einander trennt, liegt ein kurzer, dickerer, ebenfalls grobfasriger und brauner Muskel. Er kommt breit von dem stummelartigen *Proc. zygomaticus ossis squamosi* und setzt sich ausschliesslich an den von Knorpeln bedeckten Theil des Ohrganges fest, und zwar proximaler als der vorige Muskel, etwa an das mittlere Drittel des Knorpels. Man kann an ihm einzelne mehr oder minder isolirte Züge unterscheiden; besonders setzt sich öfter ein dorsaler und ein ventraler Zug von dem Hauptmuskel ab. Auf Grund dieser Absetzung aber mehrere Muskeln aus diesem Muskel machen zu wollen, geht nicht an, da die Absetzung zu *inconstant* ist. Sie scheint mir aber ein Zeichen dafür zu sein, dass dieser Muskel ursprünglich aus mehreren Muskeln bestand. — Einen *M. zygomatico-auricularis* haben die Halbaffen nicht. Sie haben aber einen *M. auriculo-labialis inferior*, ein Derivat des *Subcutaneus colli*, welcher von der Unterlippe über den *Proc. zygomaticus* hinweg zum Ohr zieht. Dadurch, dass nun dieser Muskel an dem vorspringenden *Proc. zygomaticus* einen Ansatz gewinnt, wird er in zwei Theile gespalten, in den *Zygomatico-labialis inferior* und den *Zygomatico-auricularis*. Das kommt schon bei den Halbaffen gelegentlich vor, es geht aber dabei der *Zygomatico-auricularis* zu Grunde. Bei den Affen und dem Menschen aber bleibt er erhalten und heisst beim Menschen *M. auricularis anterior profundus* (CRUVEILHIER, cf. SCHWALBE). Es ist derselbe Muskel, welcher sich bei den mit einem *Scutulum* ausgestatteten Thieren in mannigfacher Weise zergliedert. Diese Zergliederung ist, wie gesagt, beim Wale noch angedeutet, ein *Scutulum* aber oder eine Andeutung von einem solchen konnte ich nicht finden. Innervation: *Facialis*.

## 2. Vergleich des äussern Ohres von *Phocaena* und Seehund.

Die morphologische Kenntniss des Walohres bildet nun den Ausgangspunkt unserer weitem biologischen Forschung, und wir fragen uns: Wie ist die Umwandlung des ursprünglichen Landsäugethierohres in das Walohr vor sich gegangen, und weshalb wurde es rudimentär? Die erste Frage ist bisher noch nicht aufgeworfen und die letzte nur sehr wenig befriedigend beantwortet worden. Man sagte sich, zur Umwandlung der Körperform des Wales aus der typischen Landsäugethierform in die des Fisches war es erforderlich, dass alle Hervorragungen an der Oberfläche des Walkörpers beseitigt wurden. So wurden die männlichen Sexualorgane und die Mammae, und so wurde auch das Ohr unter die Oberfläche verlegt. Der Vortheil, welchen das Verschwinden des äussern Ohres von der Körperoberfläche für die Fortbewegung des Wales hat, kann natürlich nicht geleugnet werden. Indess, das Ohr wurde rudimentär, jene Organe aber nicht. Dieses differente Verhalten des äussern Ohres lässt uns nach einer andern Auffassung suchen.

In der langen Reihe von Veränderungen, welche hier allmählich vor sich gegangen sein müssen, bildet nun das Ohr der „ohrlosen“ Robben eine werthvolle Etappe, weil es mitten zwischen dem Landsäugethierohr und dem Walohr steht: es fehlt ihm ebenso wie dem Walohr ein äusseres, die Körperoberfläche überragendes Ohr und mithin die Function des äussern Ohres als Schallfänger; geblieben ist ihm aber — als Organ temporärer Wassersäugethiere, welche der Luftleitung zum Ohr bei ihrem Aufenthalt ausser Wasser um so mehr bedürfen, als ihr für das Wasserleben angepasstes Auge in der Luft hochgradig myopisch ist — ein functionsfähiger äusserer Ohrgang. Merkwürdiger Weise ist nun die Anatomie des äussern Ohres der ohrlosen Robben, selbst diejenige des so leicht erhältlichen Seehundes, so wenig bekannt — ich fand nur eine kurze und wenig zutreffende Beschreibung des Seehundohres von ROSENTHAL aus dem Jahre 1825 — dass ich mir sie erst schaffen musste:

Den Eingang in den äussern Ohrgang des Seehundes bildet ein Hautschlitz (Fig. E a), welcher,  $1\frac{1}{2}$  cm hinter dem lateralen Lidwinkel gelegen, senkrecht gestellt und 1 cm lang ist. Der Ohrgang (Fig. E a) ist, wie beim Wal, 6 cm lang, auch ist er, wie beim Wal, S-förmig gekrümmt. Er stellt, wie beim Wal, eine membranöse Röhre dar, die ebenfalls im distalen Theil rein membranös, im Uebrigen aber mit Knorpel (Fig. D) bekleidet ist. Jedoch ist der rein membranöse

Theil nur  $\frac{1}{2}$  cm lang. Auch hat der distale Theil ein wenigstens nicht beständig offenes Lumen, denn hier berühren sich im Ruhezustand die Wände gegenseitig, und das stets freie Lumen beginnt erst im knorpeligen Theil und erstreckt sich bis ans Trommelfell. Im Gegensatz zum Wal ist der äussere Ohrgang scheidenartig, mit oberer und unterer Kante, äusserer und innerer Wand. Eine weit wichtigere Differenz zwischen Wal und Seehund ist aber die, dass der äussere Ohrgang des Seehundes direct unter der Haut, mit seiner ganzen vordern Wand der Schädeloberfläche anliegend, von vorn nach hinten verläuft.

Der Knorpel des Ohranges ist beim Seehund noch hoch entwickelt, wie wir sogleich sehen werden, und in seinen einzelnen Theilen noch vollkommen dem Ohrknorpel des Landsäugethiers vergleichbar. Dieser stellt eine Knorpelplatte dar, die dütenförmig zusammengerollt ist. Soweit die Düte allseitig von Knorpel umschlossen, also vollkommen röhrenförmig ist, reicht der knorpelige Gehörgang; den übrigen breiten, nur löffelförmig zusammengerollten Theil der Knorpeldüte nennt man die knorpelige Ohrmuschel. Gehörgang und Ohrmuschel sind stets durch eine tiefe Incisur des Knorpels von einander getrennt. Die Gestalt des Knorpels ist nun im Einzelnen verschieden, und man kann einen hoch differenzirten und einen gering differenzirten Ohrknorpel unterscheiden. Bei den Landsäugethieren mit hoch differenzirtem Knorpel treten am Gehörgang folgende Umwandlungen des knorpeligen Dütenrohrs ein: Der proximale Theil sondert sich vollkommen von dem übrigen Knorpel, er heisst Ringknorpel oder Basalstück. Im restirenden übrigen Gehörgangsknorpel bildet sich eine tiefe Incisur, welche die sog. Mittelspange von der Tragusplatte trennt (SCHWALBE). Von dem vordersten, durch die schon genannte Incisur von der Tragusplatte abgetrennten Theil der knorpeligen Ohrmuschel löst sich ein Stück Knorpel vollkommen ab, das Scutulum, der Schildknorpel, welcher einer Reihe von Muskeln zum Ansatz dient. — Anders gestaltet sich die Figuration bei den Säugethieren mit gering differenzirtem Knorpel, vor allem also den Halbaffen und Affen. Hier kommt es nicht mehr zur Abschnürung eines Ringknorpels, die Incisur zwischen Mittelspange und Tragusplatte ist weniger tief, und die ganze Differenzirung des knorpeligen Gehörganges besteht nur in kleinen Lücken im Knorpel, den *Incisurae Santorini*. Am Knorpel der Ohrmuschel kommt es nicht mehr zur Absprengung eines Scutulums, sondern nur noch zur Ausziehung des betr. Knorpelabschnitts ohne Absprengung. So entsteht am vordern proximalen Helixrand die *Spina helicis*, zum Ansatz von Muskeln bestimmt. Hand in Hand mit dieser mangelhaften Differenzirung des Knorpels kommt es auch zu einer Reduction der knorpeligen Ohrmuschel: der löffelartige Theil der Ohrmuschel wird kürzer, und es bleibt bei den Anthropoiden und dem Menschen nur noch die Spitze des Löffels andeutungsweise übrig, die sog. DARWIN'sche Spitze.

Vergleichen wir nun mit dem Landsäugethierohr das Ohr des Seehundes. Der knorpelige Gehörgang zeigt hoch entwickelte Differenzirung: Ein dicker, stark ovaler Ringknorpel (Fig. D 1) ist an den nach vorn gerichteten Meatus auditorius externus osseus durch straffes Bindegewebe beweglich befestigt. Es folgt die Mittelspange (2), mit dem Ringknorpel in leicht beweglichem, bindegewebigem Zusammenhang, hierauf eine gut abgegrenzte Tragusplatte (3). Ja, beim erwachsenen Thier ist die Tragusplatte von der Mittelspange sogar vollkommen losgetrennt. An der Ohrmuschel (5) ist der Antitragus (4) allein noch leidlich entwickelt, aber schon sehr dünn. Die Anthelix ist nicht einmal mehr angedeutet; der löffel-

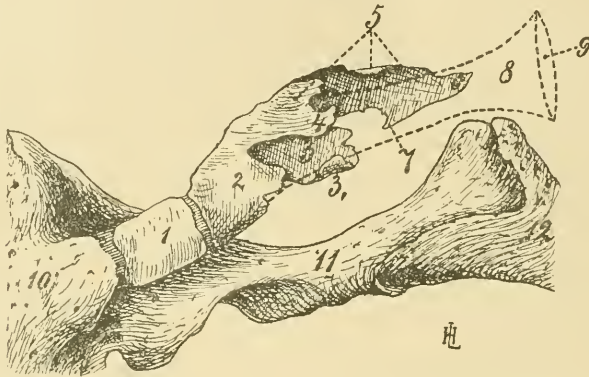


Fig. D. Der Knorpel des äussern Ohres vom Seehund in natürlicher Grösse, rechte Seite. 1 Ringknorpel, 2 Mittelspange, 3 Tragusplatte, 4 Tragus, 5 Ohrmuschel, 6 Ohrspitze, 7 Spina heliis, 8 membranöser Ohrgang, 9 äussere Ohröffnung, 10 Meatus auditorius osseus ext., 11 Proc. zygomaticus ossis squamosi, 12 Os zygomaticum.

förmige Theil der Ohrmuschel ist nur noch sehr kurz, die Ohrspitze (6) ist aber noch sehr deutlich. Ebenso deutlich ist die Spina heliis (7), während ein Scutulum fehlt. Alles in allem haben wir also am knorpeligen Ohr des Seehundes einen hoch entwickelten knorpeligen Gehörgang, eine stark reducirte knorpelige Ohrmuschel. Von allen diesen Dingen sagt uns ROSENTHAL nur Folgendes: „Der knorpelige Theil des Gehörganges besteht aus 4 breiten Knorpelringen, die durch eine starke Haut mit einander vereinigt werden. Der äussere Knorpelring [gemeint ist wohl die Ohrmuschel] ist an seiner vordern Seite schwach gewölbt und nach oben mit einem kleinen Fortsatz [gemeint ist wohl die Ohrspitze] versehen.“ Diesen Fortsatz hält R. irrthümlich für den Tragus. ROSENTHAL ist

also der auch heute noch allgemein verbreiteten Meinung, dass dem Seehund die Ohrmuschel fehle. Das ist also ein Irrthum, die Ohrmuschel ist vorhanden, liegt aber unter der Haut verborgen.

Vergleichen wir nun den Knorpel des Walohres mit dem Knorpel des Seehundohres resp. demjenigen der Landsäugethiere, so finden wir nur noch bisweilen (in Fig. B a am proximalen Ende des Knorpels) eine SANTORINI'sche Incisur, wohl als Andeutung der Abgrenzung eines Ringknorpels resp. Basalstückes von dem übrigen Gehörgang. Sonst finden wir keinerlei Differenzirungen am Korpel vor, welche die Homologisirung bestimmter Theile mit entsprechenden Theilen des Ohrknorpels der andern Säugethiere rechtfertigen könnten. Insbesondere ist weder ein Gehörgang von einer Ohrmuschel zu differenziren, noch ist eine Ohrspitze, noch eine Spina helicis vorhanden. Es fragt sich nun unter diesen Umständen, ob der noch vorhandene, stark reducirte Ohrknorpel des Wales ausschliesslich als Gehörgangsknorpel oder als Gehörgangsknorpel+Muschelknorpel zu betrachten ist. Eine Entscheidung kann hier ganz allein noch durch den Ansatz der Muskeln getroffen werden. Unter den Muskeln eignet sich der *M. zygomatico-auricularis* am besten für den vorliegenden Zweck, denn er setzt sich constant an die Spina helicis, d. h. also an den proximalsten Theil des Ohrmuschelknorpels an. Der Ansatz des *Zygomatico-auricularis* (Taf. 12, Fig. 2 2) liegt nun bei *Phocaena* im mittlern Drittel des reducirten Ohrknorpels, und so können wir also sagen, dass von dem Ohrknorpel des Wales die proximale Hälfte etwa dem knorpeligen Gehörgang, die distale Hälfte etwa der knorpeligen Ohrmuschel zuzuzählen ist. Schon K. E. v. BAER hat es ausgesprochen, „dass das äussere Ohr dem Wale eigentlich nicht fehle, dass die Muschel sich vielmehr nur röhrenförmig in die Haut zurückgezogen habe“. So erkennen wir auch in diesem kurzen Ausspruch wieder den Meisterblick des unsterblichen Forschers. Wenn nun K. E. v. BAER's Ausspruch bisher nicht die geringste Zustimmung gefunden hat, einfach deshalb, weil auch nicht die Spur eines Beweises von ihm für seine Behauptung beigebracht wurde, so erscheint es nunmehr an der Zeit, das Vorhandensein einer Ohrmuschel beim Wal anzuerkennen.

Eine weitere Frage, welche uns beschäftigen muss, ist: Wie gelangte die Ohrmuschel beim Seehund und beim Wal

unter die Haut? Ganz so einfach, wie es zunächst scheint, ist die Antwort auf diese Frage nicht. Denn ohne weiteres anzunehmen, dass dieser Process die einfache Folge der Reduction des knorpeligen Ohres sei, ist nicht zulässig. Das geht zunächst beim Seehund schon aus der Lage des Tragus hervor. Der Tragus ist der distalste Theil des Gehörganges und liegt bei den Landsäugethieren stets an der Oberfläche des Kopfes. In gleichem Niveau mit dem Tragus aber liegt der Antitragus, der an den Gehörgang stossende proximale Theil der Ohrmuschel. Da nun der Gehörgang des Seehundes nichts weniger als reducirt ist, können wir auch nicht das Hinabsinken des Tragus und der Ohrmuschel von einer Reduction des Gehörganges abhängig machen. Wir müssen daher ein anderes Moment suchen, und dieses scheint sich mir aus folgender Betrachtung zu ergeben: der horizontal nach vorn gerichtete Verlauf des Ohranges beim Seehund ist sehr ungewöhnlich, denn er kommt bei den Landsäugethieren nicht vor. Er wird dadurch herbeigeführt, dass der *M. orbito-auricularis* (Fig. E 3) äusserst kurz ist und die Spitze der Ohrmuschel, an welche er sich ansetzt, dicht am Auge fixirt. Wenn nun bei fortschreitendem Wachsthum des Kopfes die Distanz zwischen Orbitalrand und äusserm knöchernen Gehörgang, d. h. also zwischen dem Fixationspunkt der Ohrspitze einerseits und der Gehörgangsbasis andererseits, grösser wird, wenn aber das zwischen diesen zwei Punkten ausgespannte knorpelige äussere Ohr nicht entsprechend mitwächst — was ja zwar nicht für den Gehörgang, wohl aber für die Ohrmuschel gilt, denn diese ist beim erwachsenen Thier nur um ein Weniges ( $1/2$  cm) länger als beim neugeborenen — so muss die weniger fest als die Basis des Gehörganges fixirte Ohrspitze unter die Haut hinabgezogen und die Haut, welche die Ohrspitze umgiebt, entsprechend weit mit eingezogen werden. So kommen denn folgende Differenzen zwischen Ohr des jungen und Ohr des erwachsenen Seehundes zu Stande: 1) Beim neugeborenen 83 cm langen Seehund verläuft der Ohrang noch nicht direct nach vorn zur Lidspalte, sondern mehr schräg zur Stirn. Der beschriebene Zug aber zieht den Ohrang später in die Horizontale. 2) Beim neugeborenen Seehund überragen die Ohrspitzen noch um ein Weniges die äussere Ohröffnung. (ROSENTHAL beschreibt dieses hervorragende Knöpfchen irrthümlich als Tragus; er giebt sein Material, an welchem er arbeitete, nicht an, offenbar aber war es noch jung.) Beim jungen, 103 cm langen Seehund überragte die rechte Ohrspitze sogar die äussere Ohröffnung noch um  $1/2$  cm,



während sie auf der linken Seite bereits unter der Kopfoberfläche lag. Beim erwachsenen Seehund endlich liegt die Ohrspitze etwa  $\frac{1}{2}$  cm unter der Kopfoberfläche und ist nicht mehr sichtbar. Von der Kopfoberfläche aber führt zur häutigen Auskleidung der Ohrmuschel und des Gehörganges die entsprechend weit eingezogene Haut der Umgebung hinab. So sehen wir also den von mir so genannten, nichts präjudicirenden häutigen, äussern „Ohrgang“ beim Seehund (und auch beim Wal) aus 3 Abschnitten zusammengesetzt: aus der eingezogenen Haut des Kopfes, aus der Haut der Ohrmuschel und aus der Haut des Gehörganges.

Aehnlich, aber nicht gleich, liegt die Sache beim Wal: KÜKENTHAL fand bei einem 2,5 cm langen Embryo von *Phocaena communis* auf der linken Seite noch die den Landsäugethieren eigene Anlage des äussern Ohres in Form der 6 Auricularhöcker. Auf der rechten Seite fehlten sie und waren nach meiner Auffassung hier bereits unter das Niveau der Haut hinabgezogen. Weiter sah ich bei einem 48 cm langen, nicht näher bezeichneten und auch noch nicht näher bestimmbarcn Zahnwalembryo aus der Sammlung der hiesigen Anatomie den Ohrgang in einem Bogen aus der Tiefe kommen und dann mindestens in  $\frac{2}{3}$  seiner Länge direct unter der Haut horizontal nach vorn verlaufen. Weitere Stadien von Embryonen standen mir leider nicht zur Verfügung, denn dem sonst so vielfach von mir wegen seiner guten Conservirung zum Vergleich benutzten *Phocaena*-Embryo von 68 cm Länge fehlte bereits die Kopfhaut grössten Theils, als er in meine Hände kam. Beim nächsten in Betracht kommenden Object, der 90 cm langen jungen *Phocaena*, verlief der Ohrgang bereits so wie beim erwachsenen Thier, d. h. horizontal nach aussen mit einer leichten Neigung seines distalen, die Haut durchsetzenden Theiles nach vorn. Aus alle dem ist nun folgender Schluss gestattet: die Ohrmuschel des Zahnwales überragte so wie diejenige des Seehundes ursprünglich die Oberfläche des Kopfes. Auch machte das Zahnwalohr ein Stadium durch, in welchem der Ohrgang horizontal nach vor verlief, wie der des Seehundes. Beide Stadien liegen stammesgeschichtlich sehr weit zurück. In späterer Zeit aber, als das Ohr rudimentär wurde, gab das Zahnwalohr den Verlauf nach vorn wieder auf, um wieder, wie bei den Landsäugethieren, horizontal nach aussen zu verlaufen. — Was nun das Zurücksinken des rudimentären Walohres unter die

Hautoberfläche anbelangt, so muss hier unsere Auffassung der Ursache eine etwas andere sein als beim Seehund. Beim Wal liegt eine so starke Reduction nicht nur des knorpeligen Gehörganges, sondern auch der knorpeligen Ohrmuschel vor, dass bei der starken Entwicklung der Speckschicht das äusserste Ende der Ohrmuschel gar nicht die äussere Körperoberfläche auf die Dauer überragen konnte. Der Ohrknorpel, in fester Verbindung mit dem knöchernen Schädel, gelangte vollkommen unter die Haut, und diese wurde entsprechend tief röhrenartig eingezogen.

Endlich vermag uns der Vergleich mit dem Seehundohr noch darüber aufzuklären, in welcher Weise das jetzt rudimentäre Walohr in einer frühern Zeit der Stammesgeschichte seiner Function gedient hat.

Bei den theils im Wasser, theils am Lande lebenden Wassersäugethieren ist es vortheilhaft, dass während des Aufenthalts unter dem Wasser der äussere Gehörgang wasserdicht verschlossen sei. Denn wäre er es nicht, so würde ein scharfes Hören nach dem Auftauchen so lange unmöglich sein, bis das während des Tauchens in den Gehörgang gedrungene Wasser, sei es durch Schüttelbewegungen des Kopfs, sei es durch Verdunstung wieder aus demselben verschwunden wäre. Wie sehr nun selbst ganz geringe, den Gehörgang nicht einmal verlegende, sondern nur das Trommelfell in seiner Schwingungsfähigkeit beeinträchtigende Wassermengen das Gehör herabsetzen, bis etwa auf den 3. oder 4. Theil der normalen Hörweite, können wir an uns selber beobachten, wenn nach dem Ausspritzen des Gehörganges auch nur etwas Wasser an der gedachten Stelle zurückblieb. Wir können nun beim temporären Wassersäugethier zwei Arten des Gehörgangsverschlusses unterscheiden:

1) Der active Verschluss. Ein Beispiel desselben ist das Nilpferd. Es zieht, kurz bevor es tauchen will, seine kleinen Ohrmuscheln rückwärts und legt sie ganz flach an das Hinterhaupt. Beim Wiederauftauchen schüttelt es das offenbar in der Ohrmuschel lagernde Wasser ab. Wie im Einzelnen durch die gedachte Ohrenbewegung ein Verschluss des Gehörganges zu Stande kommt, wissen wir nicht, wahrscheinlich ist es wohl, dass eine Art Abknickung des Meatus eintritt. Dieser Modus des Verschlusses ist als ein mühevollerer zu betrachten als der folgende, und die Fähigkeit, den Gehörgang auf diese Weise abzuschliessen, repräsentirt daher die unvollkommenere Art der Anpassung an das Wasserleben.

2) Der passive Verschluss. Dieser Verschluss ist dem Seehund eigen. Befindet sich der Seehund mit seinem Kopf über Wasser, so bemerkt man, wenigstens wenn das Thier sich beobachtet fühlt — und das ist ja in einem zoologischen Garten, in welchem ich den Seehund wiederholt aufsuchte, um das Verhalten seines Ohres zu prüfen, stets der Fall — kurz hinter dem lateralen Augenwinkel ein kreisrundes Loch etwa von der Grösse einer Flintenkugel; das ist die aufgerissene äussere Oeffnung des Ohrganges. Ob nun der Seehund sein Ohr schliesst in dem Moment, in welchem er tauchen will, oder ob er mit geschlossenem Ohr wieder auftaucht, das war mir nicht möglich zu constatiren, denn das Niedertauchen geht blitzschnell vor sich, und das Wiederauftauchen geschah immer an einer Stelle des grossen Bassins, an welcher man es am wenigsten vermutete, kurz, plötzlich war der Seehund verschwunden, und ebenso plötzlich war er wieder da. Indess kann es, nach den vorhergegangenen Erörterungen, gar keinem Zweifel unterliegen, dass der Ohrgang des tauchenden Seehundes geschlossen ist. Es fragt sich also: wie kommt die Oeffnung des Ohrganges, wie seine Schliessung zu Stande? Nach den schon erörterten anatomischen Verhältnissen kann die Schliessung passiv, allein durch den Druck des Wassers, erfolgen. Dieser Modus ist um so sicherer anzunehmen, weil ein Muskel, welcher im Sinne der Schliessung wirken könnte, gar nicht vorhanden ist (cf. später). Im Ruhezustand liegt nun, wie erörtert, im distalen, rein membranösen Theil des äussern Ohrganges die laterale Wand desselben der medianen dicht an, der äussere Ohrgang ist daher geschlossen, in dem Sinne etwa, wie die Urethra geschlossen ist. Taucht nun das Thier, so wird der Wasserdruck den Verschluss verstärken — und zwar um so mehr, je tiefer das Thier taucht — denn der Ohrgang liegt, wie erörtert, mit seiner Breitseite direct unter der Haut und ist deshalb dem Wasserdruck leicht zugänglich. Dieser vollkommen automatische Verschluss ist jeden Falls für das Thier der bequemere und stellt ebenso wie der automatische Verschluss der äussern Nasenöffnung (cf. „Rachen von Phocaena“) bei den Walen eine geradezu vollendete Anpassung an den Aufenthalt im Wasser dar; deshalb ist auch der Verlauf des Ohrganges beim Seehund unter der Haut nach vorn als exquisite Anpassungserscheinung zu deuten. Hingegen muss das Thier, wenn es sich an der Luft befindet und gut hören will, seinen äussern Ohrgang durch Muskelkraft öffnen und offen erhalten. Hierdurch befindet sich das Thier gegenüber den Landsäugethieren zwar im Nachtheil, aber es ist doch für das Wassersäugethier dieser, was die Anspannung

der Ohrmuskeln anbelangt, dem Vorgang beim Nilpferd geradezu entgegengesetzte Vorgang bequemer. Denn beim Tauchen ist ohnehin die übrige Körpermusculatur aufs höchste angespannt im Gegensatz zum Landaufenthalt, welcher fast ausschliesslich der Ruhe dient.

Fragen wir uns nun, welchen Functionsmodus das äussere Ohr des Wales einst, als dieses Thier sich noch im Stadium des temporären Wassersäugethieres befand, gehabt hat, den activen des Nilpferdes oder den passiven des Seehundes, so wird unser Urtheil wohl zu Gunsten der vollkommnern Einrichtung des Seehundes ausfallen müssen. Dass dieses nun aller Wahrscheinlichkeit nach der Fall ist, soll den Schluss unserer Betrachtungen über das äussere Ohr bilden. Zu ihrer Durchführung ist es aber nothwendig zunächst die Musculatur des Seehundohres kennen zu lernen.

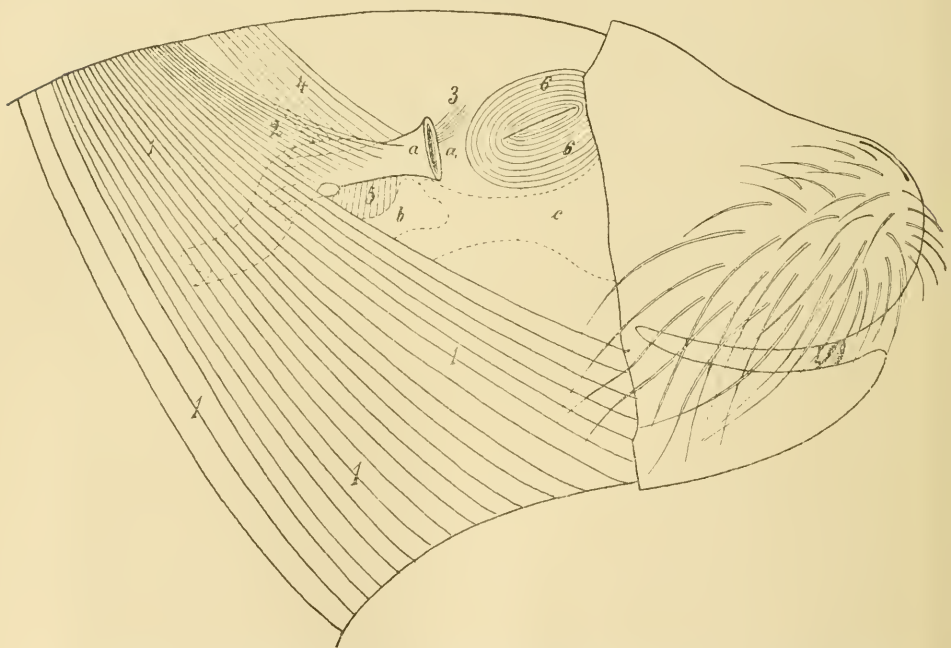


Fig. E. Ohrmusculatur eines erwachsenen Seehundes. 3 : 5. 1 vorderes Ende des allgemeinen Hautmuskels, 2 M. occipito-auricularis superficialis, 3 M. orbito-auricularis, 4 M. occipito-auricularis profundus, 5 M. zygomatico-auricularis, 6 M. orbicularis oculi, a äusserer Ohrgang, membranöser Theil, der Knorpel ist schraffirt, a' äussere Ohröffnung, b Proc. zygomat. ossis squamosi, c Os squamosum.

Auch sie scheint, wie der Ohrknorpel, allein von ROSENTHAL beschrieben zu sein. R. fand nun, ebenso wie ich, 4 Muskeln, jedoch

sind nur 2 Muskeln der Wirklichkeit entsprechend von ihm gefunden worden (mein Muskel 1 und 4). Im Uebrigen aber ist die Beschreibung ungenau, sehr kurz und die Deutung der Function der Muskeln gänzlich verfehlt, so dass ich kein Unrecht zu begehen glaube, wenn ich die R.'schen Untersuchungen nicht weiter berücksichtige.

Das Seehundsohr hat nun folgende Muskeln:

1) *M. occipito-auricularis superficialis* (Fig. E 2). Er ist der vorderste gegen den äussern Ohrgang ausstrahlende, kräftige Zug des ebenso kräftigen Hautmuskels (1), welcher, als Fortsetzung des allgemeinen Hautmuskels auf den Kopf, vom Nacken zum Hals und Unterkiefer ausstrahlt. Er setzt sich an die laterale Wand des membranösen Ohranges, soweit sie vom Knorpel unbedeckt ist, an und geht vorn in feine Sehnenfäden über, welche bis in die Haut der lateralen Lippe der äussern Ohröffnung ausstrahlen. Der Muskel gewinnt an seinem hintern obern Ende mit seinen tiefern Schichten einen festen Ansatzpunkt an der *Protuberantia occipitalis externa*, wodurch ihm eine besonders kräftige Wirkung garantirt wird. Diese besteht darin, den in der Ruhe geschlossenen, vordersten Theil des membranösen äussern Ohranges zu öffnen, indem der Muskel die laterale Wand dieses Theiles des Ohranges von der medianen, grössten Theils durch die knorpelige Ohrmuschel gestützten und in seiner Lage gehaltenen Wand abzieht.

2) *M. orbito-auricularis* (Fig. E 3). Er kommt vom obern Orbitalrand und geht an die Spitze der rudimentären Ohrmuschel und die mediane Lippe der äussern Ohröffnung. Dieser kurze Muskel ist beim jungen Seehund noch vollkommen fleischig, beim erwachsenen Seehund aber findet man ihn in ein festes, kurzes, straffes Ligament umgewandelt, in welchem nur noch spärlich eingestreute Muskelfasern an seine ursprüngliche Beschaffenheit erinnern. (Man vergleiche hiermit den *M. zygomatico-facialis* des Wales, der eine ähnliche Beschaffenheit hat!) Seine entwicklungsgeschichtliche Bedeutung ist bereits gewürdigt und besteht, um es zu wiederholen, darin, dem äussern Ohrgang seine Richtung nach vorn zu geben zur Erzielung des bequemsten Ohrverschlusses beim Aufenthalt im Wasser. Wie die Umwandlung in Bindegewebe zeigt, ist die Function dieses Muskels schliesslich nicht mehr diejenige eines Muskels, sondern eines Ligaments, dazu bestimmt, die knorpelige Muschel und die mediane Lippe der äussern Ohröffnung dicht an der Seite des Schädels zu fixiren. Die Fixation der medianen Wand des distalen Abschnitts des Ohranges ist aber nothwendig,

wenn durch die Wirkung des *M. occipito-auricularis superficialis* auf die laterale Wand dieses Abschnitts wirklich eine Eröffnung desselben zu Stande kommen soll.

3) *M. occipito-auricularis profundus* (Fig. E 4). Dieser sehr kräftige Muskel liegt tiefer als die beiden vorigen Muskeln. Sein Ursprung ist 1 cm vor der *Protuberantia occipitalis externa* an der *Crista sagittalis*, welche an dieser Stelle, soweit der Muskel von ihr entspringt, verbreitert ist. Sein Ansatz ist die dorsale Kante des Muschelknorpels. Er zieht den distalen Theil des äussern Ohranges nach oben, eine Bewegung, welche durch die lockere Befestigung der Mittelspange des Gehörganges an den Ringknorpel ermöglicht wird. Man könnte nun annehmen, dass die Möglichkeit der Emporziehung der Ohröffnung dem Thier deshalb gegeben sei, damit ihm, wenn es an der Oberfläche des Wassers schwimmt, das letztere nicht so leicht in das zum Hören geöffnete Ohr eindringe. Allein das scheint mir nur ein Nebenzweck, wenn auch ein sehr nützlicher, dieser Einrichtung zu sein. Viel werthvoller aber scheint mir der Umstand zu sein, dass durch die schräge Richtung des emporgezogenen Ohranges die Fasern des *M. occipito-auricularis superficialis* eine für die Eröffnung des Ohranges effectvollere, mehr winklige Richtung zum Ohrang erhalten.

Es ist nun auffallend, dass im Vergleich mit dem Wal beim Seehund der Ansatzpunkt sowohl des *M. occipito-auricularis superficialis* als des *Profundus* am Schädel nach vorn verschoben ist. Das ist offenbar die nothwendige Folge der Verschiebung der äussern Ohröffnung beim Seehund nach vorn.

4) *M. zygomatico-auricularis* (Fig. E 5). Vom dorsalen Rande des an den äussern knöchernen Gehörgang stossenden hintern Theiles des *Proc. zygomaticus ossis squamosi* entspringt beim jungen Seehund ein noch gut ausgeprägter Muskel, welcher sich zur *Spina helices* biegt. Beim erwachsenen Seehund findet man statt dessen nur noch spärliche Muskelfasern vom *Proc. zygomaticus* schräg nach vorn zum untern Rande des Ohranges verlaufen. Wenn man diesen Fasern noch eine Function zuschreiben will, so ist es die, den emporgehobenen Ohrang wieder in seine Ruhelage herabzuziehen. Allein dieser Vorgang scheint sich der ganzen Sachlage gemäss hinreichend präcis genug passiv vollziehen zu können, so dass der überflüssige Muskel der Reduction anheimfiel.

Betrachten wir nun den *M. orbito- und zygomatico-auricularis* als functionslos, was in Anbetracht ihrer Reduction wohl ohne weiteres

statthaft ist, so sehen wir beim Seehund die Oeffnung des Ohres durch die combinirte Wirkung zweier Muskeln, die Schliessung aber ohne Muskelwirkung allein durch den Ruhezustand des Ohres mit Unterstützung des Wasserdrucks sich vollziehen, in der That ein sinnreicher Mechanismus, wie er einfacher nicht gedacht werden kann. Vergleichen wir nun die Ohrmuskeln des Seehundes mit denjenigen des Wales, so finden wir bei beiden genau dieselben Muskeln.

Fragen wir uns nun, nachdem wir gesehen haben, dass nicht nur der Bau des äussern Ohranges beim Wal und beim Seehund auffallende Aehnlichkeiten zeigt, sondern dass auch die Ohrmuskeln beider Thiere vollkommen übereinstimmen, ob denn auch der Mechanismus des Oeffnens und Schliessens beim Walohr einmal derselbe gewesen, wie er beim Seehund ist, so können wir das so ohne weiteres nicht bejahen. Denn der ganze Mechanismus beim Seehund ist gebunden an den Verlauf des Ohranges unter der Haut parallel der Oberfläche des Schädels. Bei *Phocaena* aber verläuft er senkrecht zur Oberfläche. Aus diesem Dilemma aber befreit uns die Beobachtung, dass bei dem 48 cm langen Zahnwalembryo der Ohrang so wie beim Seehund verläuft. Kannten wir auch die Species des Zahnwalembryos nicht, so lässt sich doch aus der Thatsache, dass tiefgreifende anatomische Unterschiede zwischen den einzelnen Zahnwalspecies nicht vorhanden sind, schliessen, dass der Verlauf des Ohranges beim *Phocaena*-Embryo nicht anders sein wird als bei jenem nicht bestimmbarern Embryo. Das aber führt uns zu dem Schluss, dass *Phocaena* im Besondern und die Zahnwale im Allgemeinen zu der Zeit, als sie noch temporäre Wassersäugethiere waren, einen Mechanismus der Oeffnung und der Schliessung des äussern Ohres besaßen, welcher analog war dem Mechanismus beim Seehund.

Als nun der Aufenthalt auf dem Lande von den Walen aufgegeben wurde und der Walkörper hydrostatisch sich so gestaltete, dass bei der gewöhnlichen Ruhelage an der Oberfläche des Wassers das Ohr sich unterhalb der Wasserlinie befand, da hatte der Wal keine Veranlassung mehr, sein äusseres Ohr zur Aufnahme der Schallwellen aus der Luft zu öffnen, und zur Aufnahme der Schallwellen aus dem Wasser erhielt das Ohr eine andere Einrichtung, die wir später unter-

suchen werden. So wurden die Muskeln functionslos und rudimentär, und der stets geschlossene Ohrgang verfiel demselben Schicksal.

## II. Das mittlere Ohr.

### 1. Die Knochen der seitlichen Schädelbasis.

An der ganzen Umgestaltung des Schädels der Zahnwale ist die Schädelbasis sehr erheblich beteiligt. Wir finden zwar alle an der Bildung derselben beteiligten Knochen auch hier wieder, und zwar im Allgemeinen auch in der für die Landsäugethiere geltenden Nebeneinanderlagerung, im Einzelnen aber sind sie sehr stark verändert.

Ein Blick auf die ventrale Fläche der Schädelbasis von *Phocaena* (Fig. F) zeigt uns zunächst den harten Gaumen, bestehend aus Zwischenkiefer (1), Vomer (2), Maxillare (3), Palatinum (4) und aus dem zur Gaumenfläche umgebogenen Theil des Pterygoids (5). Hinter dem harten Gaumen wird die ganze mittlere Partie der Schädelbasis von einer breiten, sich von vorn nach hinten ziehenden Halbrinne eingenommen, welche nach vorn zu in die „falschen Choanen“ übergeht (cf. „Rachen“), zwischen welchen die verticale Platte des Vomers (7) aufgerichtet ist. Die Rinne wird gebildet vom Basioccipitale (8) und vom Basisphenoid, dem als Deckknochen die horizontale Platte des Vomers (6) aufgelagert ist, und ist bestimmt zur Aufnahme des Rachenschlauchs.

#### Die grosse Knochenmulde.

Die seitliche Partie der Schädelbasis nun ist es, welche wir wegen ihrer innigen Beziehung zum Ohr genauer untersuchen müssen. Dabei soll alles das, was nur dem Walschädel eigenthümlich ist, durch gesperrten Druck hervorgehoben werden. Man kann sagen, dass die ganze seitliche Schädelbasis durch mehr oder minder steile Erhebung von Knochenpartien an ihren Rändern zu einer Art Mulde umgestaltet ist, die vorn flach beginnt und hinten bis 2 cm und darüber tief wird. An der vordern Spitze unseres Gebiets bemerken wir das Zygomaticum. An ihm ist eine merkwürdige Differenzirung eingetreten, denn es besteht aus einem eigentlichen Corpus zygomaticum (13) und aus einem langen spangenförmigen Fortsatz, welcher sich hinten mit dem Proc. zygom. squamosi (12') verbindet. Diese Spange bildet die untere rudimentäre Wand der Orbita. Das Jochbein liegt schon zum Theil der ventralen Fläche des mächtig ent-



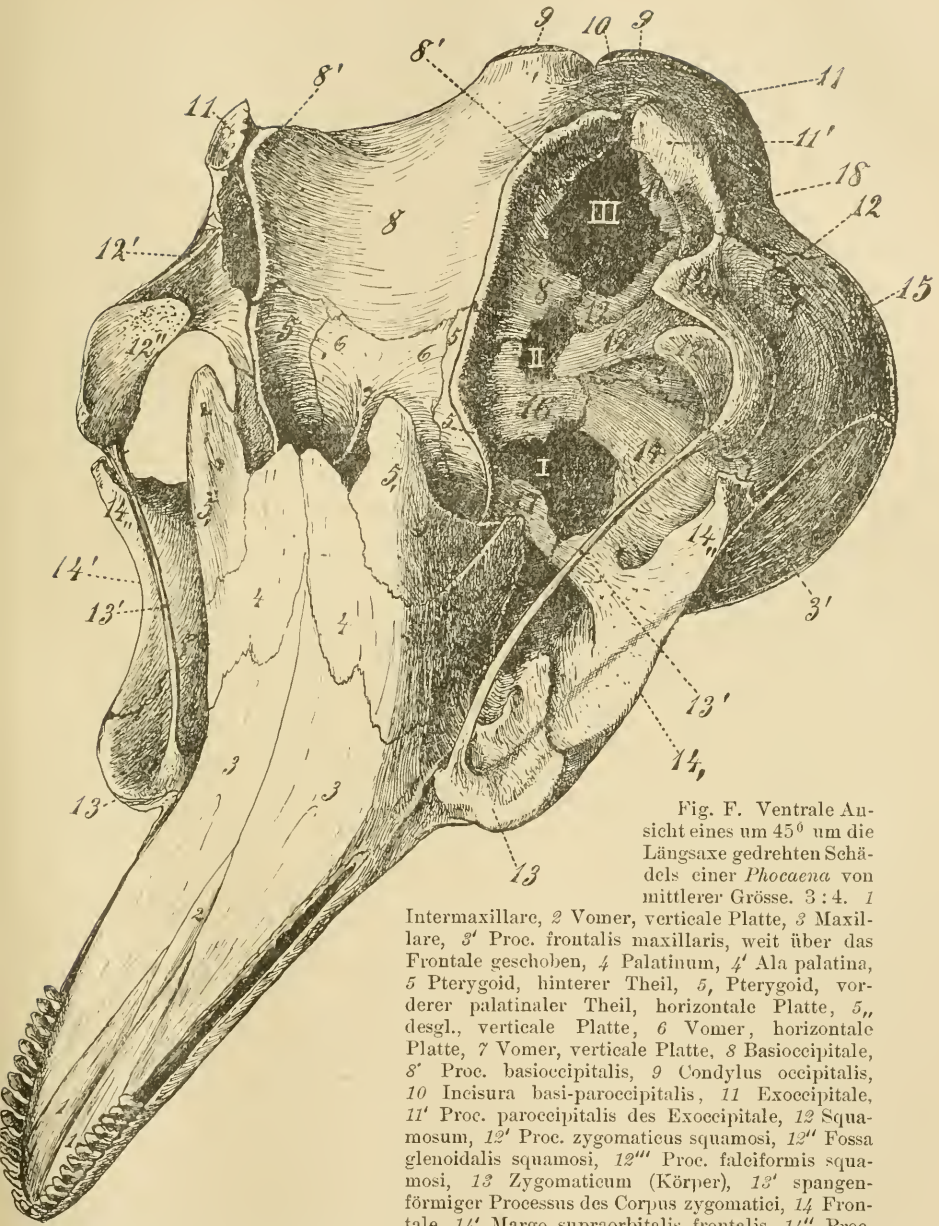


Fig. F. Ventrale Ansicht eines um  $45^{\circ}$  um die Längsaxe gedrehten Schädels einer *Phocaena* von mittlerer Grösse. 3 : 4. I

Intermaxillare, 2 Vomer, verticale Platte, 3 Maxillare, 3' Proc. frontalis maxillaris, weit über das Frontale geschoben, 4 Palatinum, 4' Ala palatina, 5 Pterygoid, hinterer Theil, 5' Pterygoid, vorderer palatinaler Theil, horizontale Platte, 6, desgl., verticale Platte, 6'' horizontale Platte, 7 Vomer, verticale Platte, 8 Basioccipitale, 8' Proc. basioccipitalis, 9 Condylus occipitalis, 10 Incisura basi-paroccipitalis, 11 Exoccipitale, 11' Proc. paroccipitalis des Exoccipitale, 12 Squamosum, 12' Proc. zygomaticus squamosi, 12'' Fossa glenoidalis squamosi, 13 Zygomaticum (Körper), 13' spangenförmiger Processus des Corpus zygomatici, 14 Frontale, 14' Margo supraorbitalis frontalis, 14'' Proc.

postorbitalis frontalis, 15 Parietale, 16 Alisphenoid, 17 Orbitosphenoid, 18 halbkreisförmige Incisur zur Verbindung mit dem Tympanicum, I vordere Lücke der Schädelbasis (Foramen opticum + Foramen lacerum anterius + Foramen rotundum), II mittlere Lücke der Schädelbasis (Foramen ovale + Emissarium venosum), III hintere Lücke der Schädelbasis (Foramen lacerum medium + posticum).

wickelten Frontale (14) auf, welches dorsal bedeckt wird von dem zu einer enormen Knochenplatte umgestalteten Proc. front. maxillae (3'). Der lange Margo supraorbitalis (14,) endet hinten mit dem starken Proc. postorbitalis (14,,). Nach hinten schliesst sich an das Frontale das glatte Parietale (15) an. Von ihm ist nur die an der Seitenfläche des Schädels gelegene Partie sichtbar, denn die an der Schädelbasis gelegene Partie wird bis zu den grossen Lücken (II u. III) fast vollkommen vom Squamosum (12) bedeckt. Dieses ist also von der Bildung der eigentlichen, das Gehirn umschliessenden Schädelkapsel vollkommen ausgeschlossen, wie das auch z. B. beim Schaf (BEAUREGARD) der Fall ist. Von der kleinen, dünnen Schuppe erhebt sich ein mächtiger, die Hauptmasse des Squamosum bildender Proc. zygomaticus squamosi (12', bes. linke Seite). Er trägt an seinem vordern Ende die flache, nach vorn gerichtete Fossa glenoidalis (12''). Seine mediane Kante entsendet einen frei in die grosse Mulde der Schädelbasis hineinragenden plattenartigen Processus (12'''), den Proc. falciformis (BEAUREGARD). Das Exoccipitale (11) hat einen kräftigen, ca. 1½ cm hohen Proc. paroccipitalis (11'). Das Basioccipitale (8) bildet weiterhin mit seiner lateralsten Partie den Boden der Mulde. Von dieser Partie erhebt sich ein ca. 2 cm hoher Processus, der Proc. basioccipitalis (8') heissen möge. Zwischen ihm und dem Proc. paroccipitalis befindet sich eine tiefe Incisur, die den Namen der Incisura basi-paroccipitalis (10) verdient. Die Verlängerung des Proc. basioccipitalis nach vorn wird gebildet von dem zu einer mächtigen verticalen Platte umgebildeten Pterygoid (5), welches eine tiefe Incisur, die Incisura tubaria, trägt. Der vordere Theil dieser Platte wendet sich mit seiner ventralen Partie zuerst nach innen und ist zunächst in der Figur nicht mehr sichtbar; er krümmt sich dann nach aussen um, wodurch eine horizontale Platte (5,) entsteht, welche die Fortsetzung des harten Gaumens nach hinten bildet. Diese horizontale Platte schlägt sich endlich zu einer verticalen Platte (5,,) um, welche mit einem freien, in der Figur nicht sichtbaren Rand endigt. Seitlich vom Pterygoid bemerkt man am Grund der Mulde das Alisphenoid (16) und das Orbitosphenoid (17). Vorn stösst das Pterygoid an das Gaumenbein. An ihm unterscheidet man eine horizontale Fläche (4), welche den harten Gaumen mitbilden hilft, und eine verticale Fläche, welche die vordere mediane Begrenzung der Mulde bildet und an das Maxillare (3) stösst. Von der verticalen Fläche geht ein flügelartig ab-

stehender, nach hinten gerichteter Fortsatz (4') aus, der Proc. alaris palatini heissen mag.

Im Grunde dieser so umgrenzten Mulde der Schädelbasis bemerken wir in ihrem vordersten Theil zwischen Palatinum, Zygomaticum und Frontale eine in der Figur mit keiner Bezeichnung versehene Grube, den Eingang in den Sinus pneumaticus frontalis, welcher dem Hirnschädel von vorn her aufgelagert ist. In der eigentlichen Basis des Hirnschädels bemerken wir nun anstatt der für den Durchgang der Nerven bestimmten, den Landsäugethieren eigenen Löcher drei hinter einander gelegene, unregelmässig gestaltete grosse Lücken. Um diese Lücken zu homologisiren, müssen wir die durch dieselben tretenden Nerven bestimmen. Es tritt durch die vordere Lücke *I*: 1) der N. opticus, 2) die Bewegungsnerven des Augapfels, 3) der 1. Ast des N. trigeminus, 4) der 2. Ast des N. trigeminus. Die Gebilde 1—3 verlaufen von innen nach aussen durch diese Lücke, da sie der Orbita zustreben; der 2. Ast des Trigemini aber strebt nach vorn dem Maxillare zu, die übrigen Nerven von unten her kreuzend. Was nun die Homologisirung dieser Lücke *I* anbelangt, so entspricht sie also folgenden vereinigten Löchern: 1) dem Foramen opticum, bei den Landsäugethieren das Orbitosphenoid durchbohrend; 2) und 3) dem Foramen lacerum anticum; 4) dem Foramen rotundum, sonst im vordern Theil des Alisphenoids gelegen.

Durch die kleinste mittlere Lücke *II* tritt medial der 3. Ast des Trigemini aus, sie entspricht also dem Foramen ovale, welches sonst im hintern Theil des Alisphenoids liegt. Lateral dient die Lücke als venöses Emissarium, wie wir später sehen werden.

In der grössten hintern Lücke *III* liegt beim Embryo von *Phocaena*, nicht aber beim ältern Thier, das Perioticum, welches mit dem Tympanicum vereinigt ist. Sie entspricht also der Lücke, welche bei der systematischen Eintheilung des Schädels in Segmente zwischen dem parietalen und occipitalen Segment für das Perioticum bleibt. Der vordere Theil dieser Lücke wäre also als das vor dem Herabsinken des Perioticums zwischen diesem und dem Parietalsegment befindliche Foramen lacerum posticum anzusehen. Wie bei den übrigen Säugethieren durch das Foramen lacerum posticum, tritt bei den Zahnwalen durch die hintere Partie der Lücke der N. glosso-pharyngeus, der N. vagus und der N. recurrens und dazu, am meisten nach vorn, die Vena jugularis.

Von den Löchern an der Schädelbasis der Landsäugethiere sind nur folgende geblieben: 1) Das Foramen caroticum. Es liegt dort, wo

Basioccipitale, Alisphenoid und Pterygoid zusammenstossen und zwar ganz dicht an der lateralen Seite des hohen, durch den Proc. basioccipitalis und das Pterygoid gebildeten Knochenkamms. Es ist äusserst eng und ist in der Figur sichtbar, jedoch ohne Bezeichnung. Der ebenfalls sehr enge Canalis caroticus durchsetzt von hier aus schräg nach innen oben das Präsphenoïd. 2) Das Foramen condyloideum für den N. hypoglossus. Es liegt sehr versteckt am Boden der Incisura basi-paroccipitalis und führt in einen langen Canalis condyloideus, welcher die Schädelbasis zwischen Basioccipitale und Exoccipitale nach hinten und etwas nach innen zu durchbohrt.

So sind die Lücken der Schädelbasis bei einem mittelgrossen Exemplar von *Phocaena* gestaltet. Je kleiner aber das Exemplar ist, um so grösser sind die Lücken; es fliessen zuerst Lücke *II* und *III* zusammen und schliesslich beim 68 cm langen Embryo alle 3 Lücken. Andererseits finde ich bei dem einzigen erwachsenen Exemplar (150 cm Skelettlänge), welches mir zugänglich war, die Lücken sehr viel kleiner und regelmässiger gestaltet. Insbesondere hat sich von Lücke *I* ein typisches Foramen opticum abgesondert. Lücke *II* hat sich in zwei Foramina verwandelt, in ein inneres ovales für den 3. Ast des Trigemini und in ein äusseres rundes, welches offenbar als venöses Emisarium dient. Auch sind bei diesem Exemplar die sonst papierdünnen, die Lücken begrenzenden Knochen der Schädelbasis compacter geworden.

Aehnlich so wie bei *Phocaena* liegen die Verhältnisse bei *Delphinus delphis*, von welchem mir ebenfalls Schädel aus verschiedenen Alterslagen zur Verfügung standen. Im Uebrigen untersuchte ich noch, nach dem Zustand der Nähte zu schliessen, ausschliesslich ausgewachsene Schädel, und zwar von *Delphinus tursio*, *Delphinus rostratus*, *Globiocephalus melas* und *Monodon monoceros*. Hier waren die Verhältnisse ähnlich denjenigen bei der erwachsenen *Phocaena*, d. h. typisches Foramen opticum und ovale, dazu kleinere Lücken *I* und *III*. Es dürften sich somit bei allen Zahnwalen die Verhältnisse an der Schädelbasis mit zunehmendem Alter derart verschieben, dass sie denen der Landsäugethiere immer ähnlicher werden, und aus dieser Veränderlichkeit der Lücken dürften sich die oft diametral entgegengesetzten Beschreibungen der verschiedenen Autoren erklären.

Aus alledem ergibt sich als charakteristisch für die seitliche Schädelbasis der Zahnwale ihre muldenartige Umwandlung und ihre einestheils verzögerte, andertheils nie vollkommen erfolgende Verknöche-

rung. Von den Knochen der Schädelbasis haben vier Auswüchse getrieben, das Basioccipitale (Proc. basioccipitalis), das Pterygoid (palatinaler Antheil), Palatinum (Proc. alaris) und Squamosum (Proc. falciformis). Alle diese Veränderungen an den Knochen unseres Gebietes haben den gemeinsamen Zweck, das Leben des Säugethieres im Wasser auf die Dauer zu ermöglichen. Das werden unsere Auseinandersetzungen noch ergeben.

### Das Tympano-Perioticum.

In der Fig. F vermissen wir die beiden letzten und uns naturgemäss am meisten interessirenden Knochen der Schädelbasis, das Tympanicum und das Perioticum. Denn sie fehlen an allen gut macerirten Zahnwalschädeln, weil sie nur durch Bindegewebe an der Schädelbasis befestigt sind. (Ausgenommen hiervon ist nur *Delphinus gangeticus* nach HYRTL.) Das kommt bei keinem andern Säugethier, auch nicht bei den Bartenwalen, vor. Das Tympanicum ist aber mit dem Perioticum verwachsen, so dass man von einem Tympano-Perioticum reden kann. Das Os temporum der Säugethiere zerfällt also beim Zahnwal in das am Schädel festgewachsene Os squamosum und das mit ihm knöchern nicht verbundene Tympano-Perioticum. Das erinnert uns stark an gewisse Ungulaten, z. B. an das Pferd, den Tapir, bei welchem das Tympano-Perioticum ebenfalls nicht mit dem Squamosum verwächst. Doch wird es hier von ihm und dem Exoccipitale so umklammert, dass es bei der Maceration am Schädel bleibt.

In diesem Capitel wollen wir nun allein die äussere Form des Tympano-Perioticums und seine Beziehung zum Schädel betrachten.

Die äussere Form (Fig. G) ist so vollkommen von derjenigen der übrigen Säugethiere, mit Ausnahme der Bartenwale, verschieden, dass sie eingehend betrachtet werden muss. Am Tympanicum sowohl wie am Perioticum wollen wir einen Körper und zwei Fortsätze unterscheiden, mittels deren die Körper an einander gefügt sind. Der Körper des Tympanicum entspricht der sog. Bulla tympanica vieler Säugethiere und gleicht einer Muschel mit einem breiten, nach oben gerichteten und von vorn nach hinten durchgehenden Spalt. Der Spalt theilt die Bulla in eine äussere und innere Lippe. Der Körper des Perioticum ist das Petrosum und hat die Gestalt einer 6. Die Fortsätze sind ebenfalls nichts Neues, sie finden sich auch bei denjenigen Säugethieren, bei welchen Perioticum und Tympanicum ohne Zwischenlagerung des Squamosums

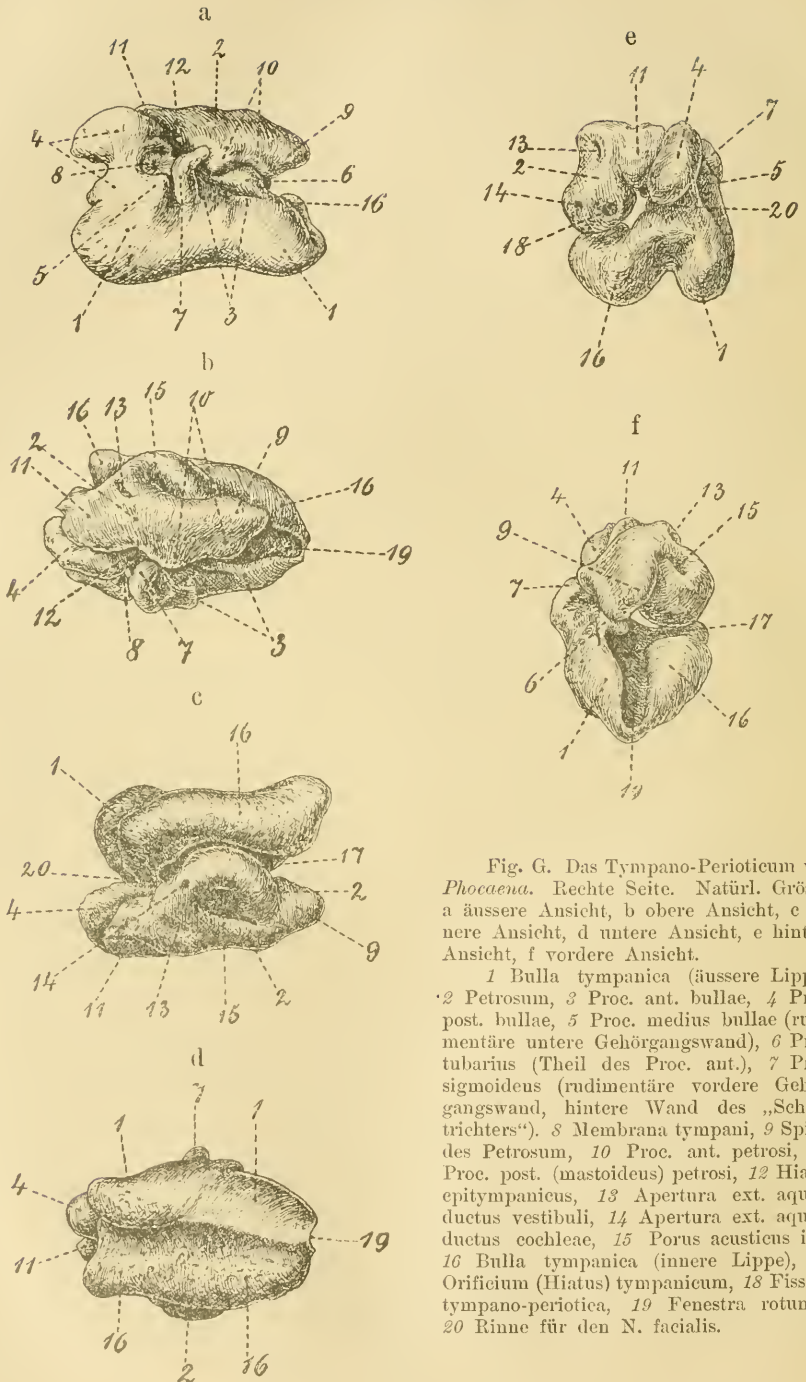


Fig. G. Das Tympano-Perioticium von *Phocaena*. Rechte Seite. Natürl. Grösse. a äussere Ansicht, b obere Ansicht, c innere Ansicht, d untere Ansicht, e hintere Ansicht, f vordere Ansicht.

1 Bulla tympanica (äussere Lippe), 2 Petrosium, 3 Proc. ant. bullae, 4 Proc. post. bullae, 5 Proc. medius bullae (rudimentäre untere Gehörgangswand), 6 Proc. tubarius (Theil des Proc. ant.), 7 Proc. sigmoideus (rudimentäre vordere Gehörgangswand, hintere Wand des „Schalltrichters“), 8 Membrana tympani, 9 Spitze des Petrosium, 10 Proc. ant. petrosi, 11 Proc. post. (mastoideus) petrosi, 12 Hiatus epitympanicus, 13 Apertura ext. aquaeductus vestibuli, 14 Apertura ext. aquaeductus cochleae, 15 Porus acusticus int., 16 Bulla tympanica (innere Lippe), 17 Orificium (Hiatus) tympanicum, 18 Fissura tympano-periotica, 19 Fenestra rotunda, 20 Rinne für den N. facialis.

direct mit einander verwachsen. Nur sind sie hier, mit Ausnahme des einen, des Proc. mastoideus petrosi, nicht so distinct abgegrenzt wie beim Wal, so dass das Bedürfniss für ihre besondere Beschreibung nicht vorlag.

Tympanicum und Perioticum sind nun zu einem länglichen, cubischen Körper zusammengewachsen. Zur systematischen Beschreibung (Fig. G a—f) unterscheiden wir an diesem Körper zweckmässig eine äussere (a), obere (b), innere (c), untere (d), hintere (e) und vordere (f) Fläche, wenn auch diese Eintheilung nicht genau auf den in situ befindlichen Körper anwendbar ist, worüber wir später Näheres erfahren werden. Wir beginnen mit der äussern Fläche und drehen dann den Körper immer um 90° um seine von vorn nach hinten verlaufende Längsaxe, so dass nach einander die äussere, die obere, die innere (diese kopfstehend) und die untere Seite sichtbar wird. Zum Schlusse betrachten wir dann die kleine hintere und vordere Fläche.

Die äussere Fläche (Fig. G a). Die äussere Lippe (1) der muschelförmigen Bulla entsendet nach oben zur Verbindung mit dem Petrosium (2) einen Processus anterior (3) und posterior (4). Zwischen beiden erhebt sich ein nur kurzer Proc. medius (5). Der breite Proc. anterior ist an seiner vordern und hintern Kante merkwürdig gestaltet. Die vordere Kante (6) ist knaufförmig nach innen unter das Perioticum gerollt. Der solide Knauf dient der Tuba Eustachii, wie ich fand, zur Befestigung und ist daher der Proc. tubarius tympanici, wie man ihn z. B. beim Pferd und beim Schaf vorfindet. Von BEAUREGARD wurde er in Unkenntniss seiner Bestimmung apophyse conique antérieure genannt. Die hintere Kante (7) des Proc. anterior ist in Form eines S blasig nach aussen aufgetrieben, und BEAUREGARD nennt ihn Processus sigmoideus. Wir müssen in ihm die vordere Wand eines rudimentären äussern Gehörganges erblicken (cf. später). Der Proc. posterior (4) sieht einem Pilz ähnlich und hat einen Hals und einen Kopf. Der obere Rand des Kopfes ist halbkreisförmig und vermittelt ganz allein die Verbindung des Tympano-Perioticums mit dem übrigen Schädel in der Weise, wie wir sie später schildern werden. Der vordere Rand des Kopfes wächst nach vorn dem Proc. sigmoideus entgegen, ohne ihn jedoch ganz zu erreichen. So entsteht zwischen Proc. anterior und posterior bullae eine kreisartige Lücke, der Porus acusticus externus, in welchem das Trommelfell (8) ausgespannt ist. Diese Lücke wird von unten her durch den niedrigen Proc. medius (5), von BEAUREGARD apophyse

conique postérieure genannt, eingeengt. Er ist das Rudiment der untern Gefäßwand (cf. später).

Die obere Fläche (Fig. G b). Die obere Fläche des Tympano-Perioticums wird im Wesentlichen von dem Petrosum (2) gebildet. Es läuft, wie bei den übrigen Säugethieren, nach vorn in eine Spitze (9) aus. Zur Verbindung mit dem Proc. anterior bullae (3) entsendet es nach aussen einen sehr kurzen Proc. anterior (10), zur Verbindung mit dem Proc. posterior bullae (4) einen etwas längern Proc. posterior (11). Letzterer kann seiner Lage nach nichts anderes sein als der äusserst reducirte Proc. mastoideus petrosi der übrigen Säugethiere (FLOWER, BEAUREGARD). — Zwischen den Proc. anteriores und posteriores der Bulla und des Perioticums bleibt nun eine rundliche Lücke (12) übrig. Sie durchsetzt in Form eines tiefen Hiatus das dicke, von dem Perioticum gebildete Dach der Paukenhöhle. Wegen dieser Tiefe ist sie nicht jenen Dehiscenzen an die Seite zu stellen, welche sich am Dach der Paukenhöhle mancher Säugethiere vorfinden. Sie ist vielmehr eine dem Walohr eigenthümliche Lücke. Sie führt, direct an der Innenfläche des Trommelfells hinabsteigend, zur obern Nebenhöhle der Pauke, dem Cavum epitympanicum (cf. in Fig. A den Raum, in welchem die Zahl 15 steht), und bildet den Verbindungsgang des Raumes mit dem Sinus pneumaticus squamosi, von welchem später die Rede sein wird. BEAUREGARD nannte den Canal den Ductus petro-tympanicus. Diese Bezeichnung aber könnte zur Verwechslung mit der so wichtigen Fissur gleichen Namens (cf. später) Anlass geben, und ich möchte ihn daher ersetzen durch Hiatus epitympanicus. — Die Processus anteriores und posteriores vermitteln nun ganz allein die Verbindung von Perioticum und Tympanicum. Dabei ist die vordere Verbindung nur im Bereich des Proc. tubarius eine solide (cf. Fig. 11 6), im Uebrigen aber mehr eine Berührung als Verbindung. Es bleibt also den breiten und compacten Proc. posteriores (cf. Fig. 11 7) fast allein die Aufgabe der festern Verbindung übrig, und letztere ist auch nur bei ältern Thieren eine wirklich feste, durch Gewalt nicht lösbare.

Die innere Fläche (Fig. G c). Die innere Fläche des Tympano-Perioticums wird oben (in der Figur unten) von der zu einer 6 zusammengerollten innern Fläche des Petrosums (2) gebildet, und zwar erscheint auf der dargestellten rechten Seite die 6 im Spiegelbild. Die Spitze der 6 ist die Spitze (9) des Petrosums. Das Auge der 6 ist der Porus acusticus internus (15), in welchem die üblichen Löcher für den Eintritt des Acustico-facialis bemerkbar sind. Auf der Kante der



6 bemerkt man die schlitzförmige Apertur des Aquaeductus vestibuli (13) und die runde Apertur des Aquaeductus cochleae (14). Hinter der Apertura vestibuli bemerkt man die Innenfläche des Proc. mastoideus (11). — Der untere, in der Figur obere, Theil der Innenfläche wird gebildet von der innern Lippe (16), der Bulla tympanica. Ihr innerer Rand erreicht das Petrosium nicht, er bleibt vielmehr in ganzer Ausdehnung von demselben durch einen breiten Spalt, die Fissura tympano-periotica FLOWER's (17), getrennt. Zwar verwächst bei vielen andern Säugethieren der Rand der Bulla ebenfalls nicht mit dem Petrosium, allein zu einer derartig breiten Spaltbildung kommt es nirgends. Sie entsteht beim Wal offenbar dadurch, dass der innere freie Rand der Bulla sich muschelförmig nach oben umkrümmt, und von einem Defect der Bulla, wie bei den Sirenen, kann hier gar nicht die Rede sein. Dieser Spalt gewährt einem sehr merkwürdigen Gefässkörper den Eintritt in die Bulla, wie wir später sehen werden.

Die untere Fläche (Fig. G d). Sie wird allein von der Bulla gebildet. Die Zusammensetzung der Bulla aus einer äussern (1) und innern (16) Lippe findet sich hier durch eine Längsrinne angedeutet, welche vorn flach ist, hinten aber die Bulla tief einkerbt. Die Fläche der innern Lippe ist durchaus rauh, die Fläche der äussern Lippe aber spiegelglatt, ausgenommen den hintern processusartigen Theil, welcher ebenfalls rauh ist. So weit die Rauhhigkeit reicht, ist die Bulla sehr dick und von dickem Periost überzogen, im Bereich der Glätte aber ist die Bulla papierdünn und von einem äusserst zarten Periost bedeckt.

Die hintere Fläche (Fig. G e). Auf ihr bemerkt man die Bulla tief eingekerbt, das Petrosium abgerundet (Promontorium) und mit einem direct nach hinten sehenden Loch, der Fenestra rotunda (18), versehen. Die Verbindung von Petrosium und Tympanicum durch die hintern Fortsätze ist sehr deutlich. Zwischen dem Petrosium und Tympanicum blickt man von hinten nach vorn durch die ganze Fissura tympano-periotica (17) hindurch. Aus ihrer hintern Oeffnung tritt der N. facialis hervor, welcher sich nach aussen um den Hals des Proc. posterior tympanici (4) herumschlägt und dort eine Rinne (20) erzeugt. Die hintere Apertur der Fissur ist also dem Foramen stylo-mastoideum der andern Säugethiere als gleichwertig zu betrachten.

Die vordere Fläche (Fig. G f). Sie zeigt uns oben die kurze Spitze des Petrosiums, unten die längere Spitze der Bulla tympanica. Die letztere ist durch einen tiefen Spalt (19) in die äussere (1) und

innere (16) Lippe gespalten. Dieser Spalt ist das Orificium tympanicum tubae Eustachii, welches hier nicht zu einem Loche geschlossen ist, wie bei den andern Säugethieren. Der Tubenspalt setzt sich nach hinten ununterbrochen in die Fissura tympano-periotica (18) fort. An der äussern Lippe dieses Hiatus tympanicus tubae bemerkt man sehr deutlich den knaufartigen Proc. tubarius bullae (6).

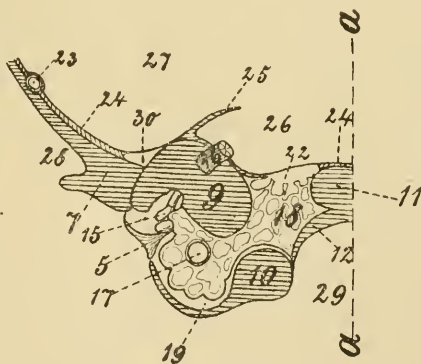
Haben die Wale einen äussern knöchernen Gehörgang? Diese Frage ist von CUVIER an bis auf unsere Zeit stets verneint worden, aber mit Unrecht. Entwicklungsgeschichtlich betrachtet, ist der äussere Gehörgang derjenige Theil des Tympanicums, welcher sich von der Uranlage dieses Knochens, vom Annulus tympanicus, aus nach aussen entwickelt, während die Bulla derjenige Theil ist, welcher sich nach innen zu entwickelt. Nun giebt es eine ganze Reihe von Säugethieren, bei denen die Entwicklung nach aussen ausbleibt, die also des äussern Gehörganges entbehren. Hierhin gehören die Feliden, die Lemuriden, die Platyrrhinen u. a. Sie haben an Stelle des Gehörganges nichts weiter als ein einfaches Loch in der äussern Wand der Bulla. Schon die Caniden aber, welche z. B. HYRTL auch zu den Gehörgangslosen rechnet, haben einen, wenn auch kurzen, äussern Gehörgang, d. h. sie haben einen röhrenartigen Vorbau vor der genannten Oeffnung in der äussern Wand der Bulla, wenn er auch nur kurz ist.

Einen kurzen Vorbau haben nun auch die Wale, nur ist er nicht röhrenförmig gestaltet. Wie schon bemerkt (cf. Fig. G a) wird der Porus acusticus externus vorn vom Proc. sigmoideus begrenzt, unten vom Proc. medius, hinten vom Proc. tympanicus posterior. In Fig. G b bemerkt man auch, dass der Proc. sigmoideus und medius nicht unbeträchtlich die äussere Bullafläche überragen. In Fig. 12a, Taf. 13, wo man von der Paukenhöhle aus durch den Porus acusticus externus ins Freie sieht, bemerkt man deutlich, wie bedeutend, und zwar  $2\frac{1}{2}$ —3 mm weit, der Proc. sigmoideus (1) und medius (2) die punktirte Linie, welche den Annulus tympanicus angiebt, nach aussen überragt. Wir haben also den Proc. sigmoideus und Proc. medius als vordere resp. untere Gehörgangswand aufzufassen. Beide aber sind eigenartig modificirt: der Proc. sigmoideus ist mit seinem Rande nach dem Gehörgang zu umgekrepelt, im Uebrigen aber nach vorn concav, wodurch die charakteristische Form dieses Processus entsteht; der Proc. medius aber ist von der Bulla aus ausgehöhlt (2'). — Doch auch das Rudiment einer hintern obern Gehörgangswand ist vorhanden. Die vordere Spitze des Proc. tympanicus posterior ist

nämlich durch eine Naht vom übrigen Processus abgesetzt (cf. Fig. G a 1), und diese Naht lässt sich bis zum Annulus tympanicus nach innen zu verfolgen. Es grenzt sich also dieses Stückchen in derselben Weise von der Bulla ab, wie es der Meatus externus vieler Säugethiere thut, und es muss deshalb als Gehörgangswand betrachtet werden. Nur ist dieses Rudiment so kurz, dass es die äussere Oberfläche der Bulla, wie der Proc. sigmoideus und medius es thun, nicht überragt. Man bemerkt diese Spitze (3.) ebenfalls in Fig. 12a, Taf. 13. — Es bleibt uns nur noch die Betrachtung der hintern Umrandung des Porus acusticus externus übrig, soweit er vom Hals des Proc. posttympanicus gebildet wird, und ganz allein dieser Theil entbehrt thatsächlich eines Meatus osseus vollkommen (cf. Fig. 12a, die Strecke zwischen 2 u. 3.)

So haben wir also gesehen, dass das Tympanicum und Perioticum des Zahnwales dieselben Bestandtheile hat wie die gleichen Knochen anderer Säugethiere. Charakteristisch aber für den Wal ist ihre mangelhafte Zusammenfügung, wodurch Lücken entstehen, die sonst nicht vorhanden sind: die Fissura tympano-periomatica, der Hiatus tubarius und der Hiatus eptympanicus.

Fig. H. Frontalschnitt durch die Ohrgegend eines *Phocaena*-Embryos von 68 cm. Natürliche Grösse. Die Anordnung der Nummern ist dieselbe wie in Fig. A. Es ist also: 5 Trommelfell, 7 Squamosum incl. Parietale, 9 Perioticum, 10 Tympanicum, 11 Basioccipitale, 12 Proc. basioccipitalis, 15 Kette der Gehörknöchelchen, 16 N. acustico-facialis, 17 Carotis int. (hier noch nicht obliterirt), 18 Plexus venosus caroticus, 19 Cavum tympanicum, 22 Sinus (venosus) petrosus int., 23 Art. meningea spinalis, 24 Dura mater, 25 Tentorium cerebelli, 26 hintere Schädelgrube, 27 mittlere Schädelgrube, 28 Fossa temporalis, 29 Rachenrinne. In dieser Figur tritt hinzu: 30 Sinus (venosus) petrosus ext. — aa sagittale Medianebene des Schädels.



Die Beziehungen des Tympano-Perioticum zum übrigen Schädel. Betrachten wir den Schädel des 68 cm langen Embryos (Fig. H), so finden wir das Tympano-Perioticum in derselben Lage wie bei den übrigen Säugethieren, d. h. das Perioticum (9) liegt in der Lücke zwischen Occipital- und Parietalsegment des Schädels, ja es springt nicht unerheblich in das Schädelinnere (26, 27) vor. Es bildet also auch beim Wal ursprünglich einen Theil der eigentlichen Schädelkapsel, was bisher unbekannt

war. Mit fortschreitendem Wachsthum aber zieht das Perioticum sich nach unten allmählich aus der Schädelkapsel zurück und steht bei dem mittelgrossen Thier in Fig. A bereits  $1\frac{1}{2}$  cm unter der Schädelbasis. Es hat die Dura (24), welche am Rande des Meatus auditorius internus fest mit ihm verwachsen ist, tief eingezogen und dem entsprechend die hintere Schädelgrube (Fig. A 26) zu einem tiefen, nach vorn gerichteten Trichter ausgezogen, in dessen Spitze man den Meatus auditorius internus bemerkt, zu welchem der entsprechend verlängerte Acustico-facialis (15) hinzieht. Das Perioticum ist allseits vom Schädel abgerückt, meist sogar recht weit. Nur das Tympanicum steht noch in directer Beziehung zum Schädelgehäuse, und auch das nur in bescheidenem Umfang, wie wir gleich sehen werden.

Fragen wir nach der Ursache dieser merkwürdigen Dislocirung des Perioticums bei den Zahnwalen, so finden wir sie in folgendem Umstand: der Proc. posterior des Tympanicums heftet diesen Knochen an die ventro-orale Kante des Proc. paroccipitalis (Fig. F 11') des Occipitale und an die Radix proc. zygomatici des Squamosum (Fig. F 12'). Hier findet sich eine halbkugelförmige Grube ausgespart (Fig. F 18), entsprechend der ähnlichen Gestaltung des Kopfes des Proc. posterior tympanici. Festgehalten wird dieser Processus in der Grube durch eine sehr feste Bindegewebsmembran, wie wir später sehen werden. Beim Embryo von 68 cm liegt nun die Sache so, dass der Proc. paroccipitalis und der Proc. zygomaticus noch sehr niedrig, ja kaum angedeutet sind. Wenn nun aber diese Processus in späterer Zeit nach abwärts wachsen, so rückt auch die halbkugelförmige Verbindungsstelle derselben mit dem Tympanicum nach unten. Dadurch wird auch das Perioticum aus seiner Schädellücke nach unten gezogen.

Man kann nun hiergegen einwenden, dass bei andern Säugethieren, bei denen die Verhältnisse in Bezug auf die Befestigung des Tympano-Perioticums an den übrigen Schädel genau so liegen wie beim Wal, doch keine Dislocirung dieses Knochens nach unten eintritt. Als derartige Thiere lernten wir bereits das Pferd und den Tapir kennen. Allein hier erfolgt das Wachsthum des in Frage kommenden Proc. paroccipitalis und Proc. zygomaticus ganz anders. Diejenige Stelle dieser Processus nämlich, mit welcher das Tympano-Perioticum in Berührung tritt, wächst nicht nach der Geburt, sondern es wachsen nur die seitlich von dieser Berührungsstelle gelegenen Theile der Processus nach unten. Sie wachsen lang aus, klemmen beim Pferd den Proc. mastoideus zwischen

sich oder umwachsen ihn beim Tapir vollkommen. (Bei diesen Thieren ist der Proc. mastoideus petrosi nicht, wie beim Wal, rudimentär und besorgt die Verbindung mit dem übrigen Schädel.) So bleibt denn der Proc. mastoideus in seiner ursprünglichen Lage an der Basis des Proc. paroccipitalis und Proc. zygomaticus (sog. Proc. „posttympanicus“ bei Pferd und Tapir) liegen, und hiermit bleibt also das Perioticum in seiner alten Lücke in der Schädelkapsel.

Ausser dieser Dislocation nach unten erfährt das Tympano-Perioticum noch verschiedene unwesentliche Drehungen: beim Embryo von 68 cm ist die Spitze der Bulla direct nach vorn gerichtet, später aber, wie bei allen Säugethieren, nach innen, und zwar beim Thier von 90 cm (Taf. 12, Fig. 3) schon etwas nach innen, beim Thier von 105 cm (Taf. 12, Fig. 4) schon stärker nach innen und beim Thier von 125 cm (Taf. 12, Fig. 5) stark nach innen. Das hängt mit dem Umstand zusammen, dass mit zunehmendem Wachsthum eine nicht unerhebliche Verbreiterung der Schädelbasis eintritt (Taf. 12, Fig. 5). Hierbei rückt die Verbindungsstelle zwischen Tympanicum und übrigen Schädel nicht nur nach aussen, sondern auch etwas nach vorn, und die Folge ist die Drehung des hintern Endes des Tympano-Perioticums nach hinten aussen, des vordern Endes nach vorn innen. Endlich tritt eine leichte Drehung des Tympano-Perioticums um seine sagittale Axe derart ein, dass das Trommelfell in der Jugend mehr nach unten sieht als später (cf. Fig. A u. H, ferner Taf. 12, Fig. 4 u. 5). Das mag mit leichten Veränderungen an der Verbindungsstelle von Perioticum und Schädel zusammenhängen, welche sich unserer Beurtheilung entziehen.

## 2. Die Weichtheile an der seitlichen Schädelbasis.

Uebersicht. Wie die Knochen, so sind auch die Weichtheile an der Schädelbasis in erheblicher Weise verändert. Sie sind beim „Rachen“ genau beschrieben, so weit sie mit diesem in Beziehung stehen. Es bleiben uns hier die Theile übrig, welche mit dem Ohr in Beziehung treten, das Bindegewebe an der Schädelbasis, der Fettkörper des Unterkiefers und die M. pterygoidei.

Entfernt man (cf. „Rachen“, tab. 1, fig. 1) die Haut des Halses mit ihrer mächtigen Fettschicht und das Platysma myoides, so kommt man auf den M. mylo-hyoideus. Durchtrennt man ihn median und schlägt ihn nach Ablösung vom Zungenbein nach aussen über den Unterkiefer zurück, entfernt die Zunge mit dem Zungenbeinapparat

und die Pars inferior des Rachenschlauchs mit dem Kehlkopf, so steht man vor der Ansicht, wie sie sich auf Fig. 3, Taf. 12, präsentirt. Die knöcherne Rachenrinne ist ausgefüllt von der Pars superior des Rachenschlauchs (1), welche durch die „falschen“ Choanen zur Nase emporsteigt. Die ganze seitliche Partie der Schädelbasis ist bedeckt vom M. pterygoideus internus (2), durch welchen hinten die Bulla tympanica (17) hindurchschimmert. Pterygoideus internus und Rachenschlauch sind getrennt durch das Lgt. pterygoideum (5''). Trennt man den Ansatz des M. pterygoideus internus von diesem Ligament ab und zieht den Muskel zur Seite, so bemerkt man, dass das Ligament die ventrale Kante einer Bindegewebsmasse bildet, welche hinten (5) als glatte Membran die Bulla bekleidet und vorn (5') mit grossen Löchern durchsetzt ist. Die Löcher gewähren der Vena pterygoidea (16) den Eintritt in dieses das Corpus fibro-cavernosum pterygoideum vorstellende Gewebe. Seitlich vom Pterygoid bemerkt man den M. mylo-hyoideus (3) über den Unterkiefer zurückgeschlagen.

Legt man nun nach Entfernung des Rachenschlauchs 1 cm dorsalwärts von Fig. 3 einen Horizontalschnitt durch die Weichtheile an der Schädelbasis und durch den Unterkiefer (24) und das Pterygoid (18), so erhält man ein überraschendes Bild (Fig. 4): Seitlich vom Pterygoid (18) ist die Tuba Eustachii (7) in ihrem distalen Ende eröffnet, sie führt in das Vestibulum pneumaticum (8) und dieses in die Bulla (17), in welcher ein merkwürdiger Körper (17'') zum Vorschein kommt, das Corpus cavernosum tympanicum. Seitlich von der Tuba bemerkt man das Corpus fibro-cavernosum pterygoideum (5'), seitlich hiervon den mächtigen Fettkörper des Unterkiefers (6) und schliesslich den letztern selbst (24).

Legt man nun einen weitem Horizontalschnitt 1 cm tiefer an (Fig. 5), räumt den Unterkiefer mit seinem Fettkörper und die M. pterygoidei weg, entfernt das Pterygoid (18 Fig. 4) und die Gaumenplatte des palatinalen Antheils des Pterygoids (18'), so hat man die vordern pneumatischen Hohlräume (9, 10 u. 11) an der Schädelbasis frei gelegt, welche mit dem Vestibulum pneumaticum (8) unter dem Corpus venosum pterygoideum (5') hindurch in Verbindung stehen. In der Figur befinden sich Sonden vom Raum 8 aus in den Raum 10 und 11 eingeführt. — Das genügt zu unserer Orientirung. Betrachten wir nun unser Gebiet genauer.

## Das Bindegewebe an der Schädelbasis.

Die Schädelbasis des Zahnwales erfreut sich eines Stützgewebes, wie es weder an Ausdehnung noch an Festigkeit noch an Eigenartigkeit seiner Anordnung bei einem Landsäugethier vorkommt. Alles das weist darauf hin, dass dieses Bindegewebe hier eine Rolle von ganz besonderer Bedeutung spielt.

Man kann an dem Bindegewebe zweckmässig die hintere, mehr flächen- oder plattenartige, undurchbohrte Partie von der vordern, mehr körperlichen, von zahlreichen Venen durchbohrten Partie unterscheiden. Die hintere Partie bedeckt die Bulla tympanica, und die vordere liegt vor der Bulla.

Die Bindegewebsplatte der Bulla (5 in Fig. 3, 4 u. 5, Taf. 12). Der für das Tympano-Perioticum bestimmte hintere Theil der grossen Mulde an der Schädelbasis wird ventralwärts von einer Bindegewebsmembran abgeschlossen, welche die ganze ventrale Fläche des Tympanicums bedeckt und sich seitlich an die überknorpelte ventrale Kante des Proc. basioccipitalis, des Proc. paroccipitalis und des Proc. zygom. squamosi festsetzt. Diese Bindegewebsplatte überbrückt die Incisura basi-paroccipitalis und wird aussen vom Meatus auditorius membranaceus (Fig. A) und hinten aussen vom N. facialis durchbrochen. Sie ist mit dem Knorpel der Knochenkämme und mit dem Tympanicum derartig verbunden, dass man keinen anderweitigen bindegewebigen Ueberzug dieser Theile nachweisen kann. Die Bindegewebsplatte ist deshalb das Perichondrium resp. das Periost der betr. Theile.

Man kann nun zwei Abtheilungen an dieser Bindegewebsplatte unterscheiden. Die hintere innere Partie ist eine äusserst zähe, unter dem Messer knirschende Schwarte. Ihre Dicke ist bedeutend und erreicht in der Kerbe zwischen den beiden Lippen der ventralen Bullafläche die Stärke von  $\frac{1}{2}$  cm. Sie ist äusserst fest mit der Bulla tympanica verwachsen, und in dem Bereich dieser Verwachsung ist die Bullaoberfläche rau (Fig. G d), die Bulla selbst aber äusserst compact, bis  $\frac{1}{2}$  cm stark (Fig. A 10). Von dieser Rauigkeit und Stärke ist die ganze mediale Hälfte der Bulla und dazu noch der hintere, eine Art Processus bildende Theil der lateralen Hälfte (Fig. G d) und der Proc. posterior tympanici betroffen. Es ist nun ganz klar, dass die Verdickung der Bulla und diejenige ihres Periosts in einem gewissen wechselseitigen Zustand der Hyperplasie sich befindet. Auch der Zweck dieser zwei-

fachen Verdickung ist klar. Sie gewährt einerseits der sonst nur dünnen Bulla die nothwendige innere Festigkeit. Andererseits befestigt sie die Bulla äusserst sicher an die Schädelbasis, so sicher, dass es Mühe macht, sie aus ihrer Verbindung zu lösen, obwohl sie derart federt, dass man ihre Spitze gegen die Schädelbasis herabdrücken kann.

Gerade entgegengesetzt ist das Verhalten der äussern vordern Partie der Bindegewebsplatte. Sie ist äusserst zart und lässt sich durch den leisesten Zug von der Bulla tympanica lösen. Dem entsprechend ist auch die ihr anliegende Partie der Bulla von glatter, spiegelnder Oberfläche (Fig. G d), die Bulla aber selbst ist hier papierdünn (Fig. A 10) und bei ihrer glasartigen Sprödigkeit äusserst zerbrechlich.

Der cavernöse Bindegewebskörper (5, in Fig. 3, 4 u. 5 auf Taf. 12). Von der nach hinten sehenden Spitze der Ala palatina (19.) und von dem der Ala entgegen strebenden, dorsalwärts umgebogenen Theil der Gaumenplatte (8.) des Pterygoids entspringt breit, in verticaler Linie, ein fibröses Netzgewebe. Es strebt nach hinten zu der Bindegewebsplatte der Bulla entgegen und geht in sie über. Medianwärts bedeckt es die Tube (7 in Fig. 4, Taf. 12) und das Vestibulum pneumaticum (8) und läuft ventral in eine ligamentartige Kante, das Lgt. pterygoideum (5" in Fig. 3, Taf. 12), aus. Dieses Ligament bildet die Fortsetzung des den Proc. basioccipitalis bedeckenden, dicken, schon beschriebenen Perichondriums nach vorn. Es bedeckt den Kamm des Pterygoids, überbrückt die Incisura tubaria desselben und befestigt sich breit an der Spitze der palatinalen Platte des Pterygoids (18.). Lateralwärts befestigt sich das cavernöse Bindegewebe unter starker Verbreiterung seiner Masse an die ganze vordere Kante des Proc. falciformis (23.), ferner an die ihm nahe liegende, in der Figur unsichtbare Spitze des Felsenbeins und an die Basis des Proc. tubarius tympanici, wo es in das Periost des Perioticums und Tympanicums übergeht. Ein Theil aber der in diese Gegend ausstrahlenden Bindegewebsmasse befestigt sich nicht an dieser breiten Ansatzlinie, sondern verläuft weiter nach hinten aussen und umgreift, die Richtung mehr ventralwärts nehmend, die Bulla von aussen, um schliesslich nach hinten zu in das verdickte Periost der Wurzel des Proc. zygomaticus überzugehen. In Fig. 4, Taf. 12, sieht man diesen Zipfel an der Aussenseite der Bulla die Schnittfläche erreichen und in das Periost (5) der Bulla resp. des Proc. zygomaticus übergehen.

Dieser Bindegewebskörper ist nun von vielen grossen und kleinen, unter einander communicirenden venösen Hohlräumen durchsetzt,



welche im Horizontalschnitt als von vorn nach hinten gerichtete Ovale erscheinen. Man kann den Bindegewebskörper cavernös nennen, ohne indess mit diesem Begriff den Begriff der Schwellbarkeit zu verbinden. Denn schwellbar ist er keineswegs. Dazu ist das die Venen umgebende Bindegewebe viel zu stark, weil es aus sehr dicken Fibrillen besteht, die sich zu Bindegewebsstricken vereinigen und sich vielfach netzartig durchflechten, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt. Das Bindegewebe ist überhaupt an diesem Körper Hauptsache, die Venen Nebensache, denn das Bindegewebsnetz dient einem sehr wichtigen Zweck. Es befindet sich nämlich im äussersten Zustand der Spannung und erhält dadurch das distale Tubenende und das Vestibulum pneumaticum, welche mit ihm verwachsen sind und lateral der eigenen Wandspannung entbehren, im Zustand der Entfaltung. Dieser Zustand ist aber sehr nothwendig, wie wir später sehen werden. Ferner gewährt der Körper den *M. pterygoidei* eine fixe Ansatzfläche, die ihnen in ihrem hintern Theil von Seiten des Pterygoids nicht zu Theil wird, und setzt sie in den Stand, den Unterkiefer zu bewegen. Endlich vereinigt der Körper das Nützliche mit dem Nothwendigen, dass er eine grosse Menge Venenblut unterbringt, deren die *Natantia* zum längern Tauchen benöthigen (cf. später). Vom Standpunkt der Construction aus bildet der vielfach durchbrochene Bindegewebskörper eine Ueberbrückung des Raumes zwischen *Ala palatina* und *Proc. falciformis*, die an Festigkeit, Leichtigkeit und Eleganz ihres Gleichen sucht.

Hiermit ist das Bindegewebe an der Schädelbasis noch nicht erschöpft, denn der cavernöse Bindegewebskörper entsendet um die mediale Wand der Tube herum durch die Knochenlücken im Schädel Fortsätze zur *Dura mater* der Basis, welche ebenfalls einen cavernösen Bau, doch ohne so festes Bindegewebe, besitzt. Andreerseits entsendet das Bindegewebe, welches den *Proc. zygom. squamosi* bedeckt, zum *Proc. postorbitalis frontalis* (22 in Fig. 5, Taf. 12) einen Fortsatz hinüber, welcher sich am hintern und vordern Orbitalrand zu einer Art Orbita verdickt und die nur mangelhaft knöchern präformirte Orbita zu einer geschlossenen Orbita gestaltet.

Es bleibt uns noch die Homologisirung des cavernösen Bindegewebes übrig. Beim Menschen findet sich ein sehr stark entwickelter *Plexus venosus pterygoideus*. Er entspricht dem arteriellen Gebiet der *Maxillaris interna*. Er liegt an der Schädelbasis zwischen aufsteigendem Kieferast und Tube. ZUCKERKANDL unterscheidet an

ihm einen Plexus externus um das Kiefergelenk herum, einen Plexus interpterygoideus zwischen den Pterygoidei und einen Plexus internus zwischen Pterygoideus internus und Tubenwand. Er steht nach oben mit den venösen Sinus in der vordern Schädelgrube in Verbindung und entleert sein Blut nach aussen in die Venae temporales profundae und in die Vena facialis postica. Er wird durchsetzt vom 3. Ast des Trigemini. — Die Homologie zwischen diesem Plexus des Menschen und dem Plexus im Bindegewebskörper des Wals ist nun bis in die Einzelheiten eine vollkommene, sowohl in Bezug auf seine Lage und Ausdehnung als auch in Bezug auf die Einschaltung in den später zu beschreibenden venösen Blutlauf als auch endlich auf seine Beziehung zum 3. Ast des Trigemini (s. 14 in Fig. 5, Taf. 12), welcher ihn von aussen durchbohrt, um den Pterygoidei und dem Unterkiefercanal zuzustreben. Bei den Landsäugethieren scheint dieser Plexus noch nicht beschrieben zu sein, doch ist nicht daran zu zweifeln, dass er auch hier vorhanden ist. Wir haben es also hier mit dem Plexus venosus pterygoideus zu thun, der sich aber von demjenigen des Menschen und wahrscheinlich auch der Landsäugethiere dadurch unterscheidet, dass sein sonst spärliches Zwischengewebe eine enorme Stärke angenommen hat. Mit Rücksicht auf seine Ausdehnung und die Stärke seines Bindegewebes kann man ihn das Corpus fibrocavernosum pterygoideum nennen.

Trotz dieser hohen Bedeutung des Bindegewebes an der Schädelbasis der Zahnwale finden wir in der Literatur nur spärliche Angaben darüber, und diese beschränken sich im Wesentlichen auf die Notiz, dass in der Gegend des Pterygoids ein grosses Venennetz vorhanden sei. MURÆ bildet es auch im injicirten Zustand ab, doch nur in der Absicht, die Gefässdurchflechtung in ihm darzustellen, und einen weitem Zweck erfüllt das Bild auch nicht.

#### Der „Fettkörper“ des Unterkiefers.

An der Innenfläche des Unterkiefers der Zahnwale befindet sich ein Fettkörper (16 Fig. 4 Taf. 12) von nicht unbedeutender Grösse. Das ist sehr auffallend, denn im Innern des Zahnwalkörpers befinden sich, im Gegensatz zu den übrigen Säugethieren, sonst keine Fettdepots. Trotzdem wissen wir auch von diesem Fettkörper nur, dass er existirt, was er aber ist und wozu er dient, das ist bis heute unbekannt.

Der Unterkiefer der Zahnwale (Fig. J) besteht aus zwei Hälften, die nur vermittelt einer bindegewebigen Symphyse (3) mit einander verbunden sind. Er weicht in seinem Bau sehr von dem der Landsäugethiere ab. Zunächst fehlt ihm gänzlich der aufsteigende Ast, er besteht also ganz allein aus einem Körper oder einem horizontalen Ast. Der verticale Ast fiel offenbar dem Princip der spindel-förmigen, fischartigen Umgestaltung des Walkörpers zum Opfer. Jede Unterkieferhälfte kann man sich aus 2 geraden, flachriinnigen Spangen zusammengesetzt denken, einer äussern (1) und einer innern (2), welche mit ihren concaven Flächen einander zugekehrt und mit ihrer dorsalen und ventralen Kante an einander gewachsen sind. Der transversale Durchmesser einer solchen Unterkieferhälfte ist nicht gross (Fig. K), der verticale beträgt vorn  $1\frac{1}{2}$  cm und vergrössert sich nach hinten bis auf 5—6 cm. In Ermangelung eines aufsteigenden Astes sitzt der Proc. glenoidalis (4) dem horizontalen Ast direct auf, und zwar dessen hinterer, geradlinigen Kante, und sieht direct nach hinten, entsprechend der nach vorn sehenden Fossa glenoidalis.

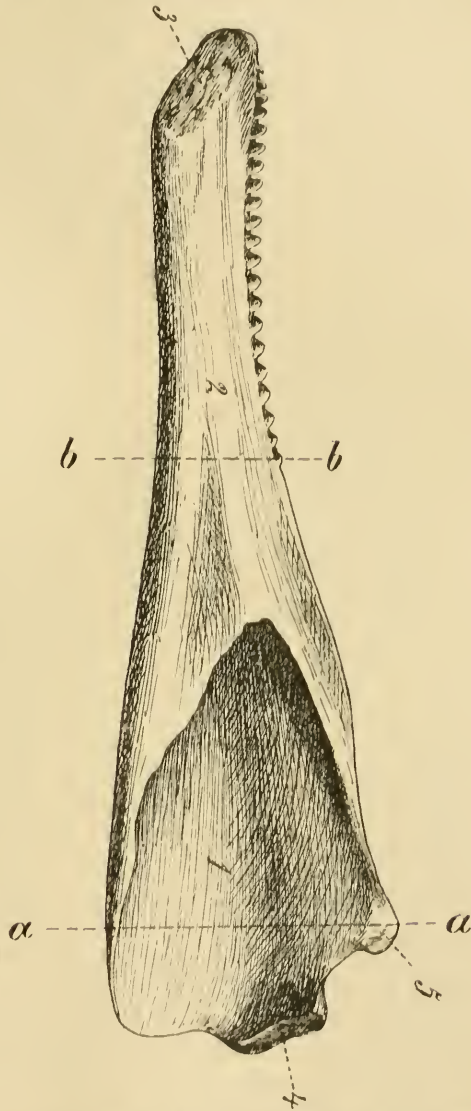


Fig. J. Rechter Unterkiefer von *Phocaena*, mittelgrosses Exemplar, von innen gesehen. 3 : 4. 1 äussere Knochenspange, 2 innere Knochenspange, 3 Symphyse, 4 Proc. glenoidalis, 5 Proc. coronoidens, 6 Hiatus mandibularis.

Das ist die zweite Merkwürdigkeit der Zahnwalmandibel, denn sonst ist der Proc. glenoidalis nach oben gerichtet. Der kurze Proc. coronoideus (5) sieht indess, wie immer, nach oben. Die dritte und uns am meisten interessirende Eigenthümlichkeit ist es nun, dass die hintere Hälfte der medialen Spange des Unterkiefers vollkommen fehlt. Die mediale Spange endigt mit einem nach hinten sehenden, spitzbogenartigen Rand. Der Rand bildet mit der lateralen Spange den hiatusartigen Eingang in den weiten Unterkiefercanal, und dieser Hiatus mandibularis (6) entspricht also dem Foramen mandibulare der übrigen Säugethiere. Die grosse Knochenmulde nun

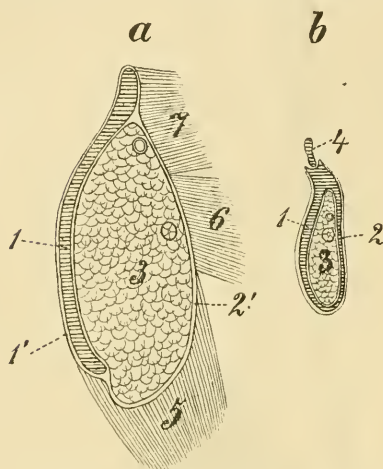


Fig. K. Querschnitt durch denselben Unterkiefer: a in der hintern, b in der vordern Hälfte. 1 äussere Knochenspange, 1' Periost derselben, 2 innere Knochenspange (in a fehlend), 2' Periost derselben, 3 Knochenmark, 4 lateralster Zahn, 5 M. mylo-hyoideus, 6 M. pterygoideus int., 7 M. pterygoideus ext.

an der Innenseite der hintern Hälfte des Unterkiefers, welche durch das Fehlen der hintern Hälfte der innern Kieferspange entsteht, ist ausgefüllt von einem Fettkörper (Fig. K a 3). Dieser Fettkörper ist das Knochenmark der hintern Hälfte des Unterkiefers, denn einerseits ist der Körper an seiner medialen Seite von einer Bindegewebsmembran (2) bedeckt, die als Periost der fehlenden Hälfte der innern Kieferspange aufzufassen ist, weil sie überall in das wirkliche Periost des Unterkiefers (1') übergeht; andererseits aber geht der Fettkörper durch den Hiatus unmittelbar in das Knochenmark der vordern Hälfte (Fig. K b 3) der Mandibel über, und die

Mandibulargefässe und Nerven (Fig. K a u. b) ziehen auch durch den Fettkörper zum Canalis mandibularis. Dieser Markkörper des Unterkiefers unterscheidet sich nun durch drei Momente vom gewöhnlichen Knochenmark. Zunächst ist er durchsetzt von einem starken, grobfasrigen Bindegewebsnetz mit weiten Maschen. Dieses Netz stellt eine starke Verbindung her zwischen dem von Knochen freien Periost (Fig. K a 2') und der ihm gegenüber liegenden äussern Spange des Unterkiefers (1). Dadurch erhalten die M. pterygoidei (6 u. 7) und der M. mylo-hyoideus (5), welche sich zum grossen Theil an das vom

Knochen unbedeckte Periost (2') ansetzen, erst diejenige feste Angriffsfläche am knöchernen Unterkiefer, welche zu seiner Bewegung nöthig ist. Ferner ist das in den Maschen des Netzwerks liegende Knochenmark nicht von der gewöhnlichen Consistenz des Knochenmarks, wie sie auch das Mark der vordern Kieferhälfte besitzt, sondern es ist halbflüssig, ölarartig. Endlich hat das Knochenmark eine entschiedene Neigung zur Hyperplasie, denn es bildet nicht nur einen hühner- bis gänseeigrossen Körper, sondern der Körper sendet auch, wohin es ihm immer der Raum gestattet, natürlich vom Periost (2') überzogene, Fortsätze aus: Er drängt sich nach unten in den Ansatz des Mylo-hyoideus (5) hinein. Er wächst nach vorn über die Kante des Hiatus eine Strecke weit hinweg, die *M. pterygoidei* vom Unterkiefer abhebend. Er sendet endlich auch einen Fortsatz nach hinten zur Bulla. Dieser Fortsatz (Fig. A 13) tritt also in unmittelbare Beziehung zum Ohr und interessirt uns deshalb besonders. Er ruht in der muldenförmigen Vertiefung der ventro-lateralen Fläche der Bulla, welche dadurch entsteht, dass hier, im Gegensatz zur Nachbarschaft, das Periost der Bulla sehr dünn ist. Dieser Markzipfel ist wie der übrige Markkörper von zwei Häuten eingeschlossen, von einer innern dünnen Haut, der eigentlichen allgemeinen Umhüllungsmembran des Knochenmarks (cf. Fig. K a), und in Ermangelung des Knochens vom vorgeschobenen Periost des Unterkiefers. Die ventrale Periostfläche des Markzipfels ist nun dick und ihre Kanten verwachsen mit den Kanten des verdickten Periosts der Bulla (Fig. A 14), so dass die Bulla bei der Präparation zunächst von einer gleichmässigen fibrösen Bindegewebsschicht bedeckt erscheint. Die dorsale Fläche des Periosts aber ist äusserst dünn und verwächst in ganzer Ausdehnung mit dem hier ebenso dünnen Periost der Bulla derartig, dass eine Trennung dieser feinen Häute kaum noch möglich ist. — Die Bedeutung aber der ölarartigen Umwandlung des Knochenmarks und die Bedeutung der Hyperplasie desselben werden wir später kennen lernen.

#### Die *M. pterygoidei*.

Der *M. pterygoideus internus* (2 in Fig. 3 u. 4, Taf. 12) deckt ventralwärts das ganze Gebiet der seitlichen Schädelbasis, welches wir hier betrachten, zu. Seine Ausdehnung ist also eine ungewöhnlich grosse. Er entspringt in seinen ventralen Schichten (Fig. 3) von der Seitenkante des hintersten Theiles des Maxillare, welches in der Figur nicht mehr sichtbar ist, von der Seitenkante des Palatinums (19), vom palatinen Theil des Pterygoids (18'), weiter vom Lgt. pterygoideum

(5<sub>n</sub>) und dem Perichondrium des Proc. basioccipitalis. Diese innere Ansatzlinie ist 11—12 cm lang. Von ihr aus streben die Fasern fast parallel schräg nach hinten und aussen und befestigen sich nach kurzem Verlauf vorn noch an der innern Spange des Unterkiefers, in der Mitte an dem Periost des Markkörpers des Unterkiefers und hinten am bindegewebigen Ueberzug der Bulla. Der Muskel ist also, abweichend von den andern Säugethieren, ein äusserst langer, halb gefiederter Muskel. Sein hinterster Antheil, soweit er die Bulla bedeckt, ist nur sehr dünn, der vor diesem gelegene grössere Antheil aber ist sehr dick und bildet die Hauptmasse des Muskels und füllt zusammen mit dem dorsal von ihm gelegenen Pterygoideus externus die grosse dreieckige Grube an der Schädelbasis aus, welche zwischen Palatinum und Pterygoid, vordern Ende der Bulla und Unterkiefer gelegen ist. Diesen tiefern Theil des Muskels bemerken wir im Horizontalschnitt der Fig. 4. Er entspringt von der Ala palatina (19), von dem verticalen Theil der palatinalen Platte (18), des Pterygoids, von der lateralen, schräg nach aussen abfallenden Oberfläche des cavernösen Bindegewebskörpers (5). Er setzt sich lateral an das Periost des Markkörpers der Mandibel fest, mit seinem vordersten Theil aber, wie die oberflächliche Schicht, noch an die Innenfläche der Mandibel selbst.

Der *M. pterygoideus externus* liegt, wie gesagt, dorsalwärts von dieser Hauptpartie des Internus und hat denselben, nur mehr dorsalwärts gelegenen Ursprung. Seinen Ansatz findet er ebenfalls an dem Periost des Markkörpers, und zwar dorsal vom Internus, ferner aber auch an der schmalen, dorsalen Kante der hintern Hälfte des Unterkiefers (Fig. K a 7), mit Einschluss also des Proc. coronoideus. Sein Faserverlauf ist schräger nach aussen und etwas horizontaler gerichtet als der des Internus, der Unterschied ist aber sehr gering.

Was die Function der Muskeln anbelangt, so müssen wir der hintern dünnen Partie des Internus, welcher die Bulla bedeckt, eine eigentliche Function absprechen, denn diese Fasern verbinden zwei Gebilde mit einander, das Lgt. pterygoideum und die Bindegewebskapsel der Bulla, welche in Anbetracht ihrer eigenen Stärke und der Schwäche der betreffenden Muskelschicht jeden Falls als feste Punkte zu betrachten sind. Der vollendete Zustand der Anpassung an das Wasserleben, in welchem sich die Wale befinden, giebt uns kein Verständniss für diese Muskelpartie, die doch jeden Falls früher einmal eine Function gehabt haben muss. Wir können sie jetzt nur als

aberrante functionslose Partie des Muskels betrachten und müssen ihre Bedeutung unaufgeklärt lassen. Die vordere Partie des Pterygoideus externus dagegen zieht, vermöge der fast gleichen Richtung seiner Muskelfasern, den Unterkiefer bei doppelseitiger Contraction nach vorn oder bringt ihn, was der thatsächlichen Function wohl mehr entspricht, bei alternirender Wirkung der beiderseitigen Muskeln in schleifende Bewegung gegen den Oberkiefer. Dass diese Bewegung bei den Zahnwalen einem andern Zwecke dient als bei den übrigen Säugethieren, ist bereits beim „Rachen“, Cap. Schlingact, genügend erörtert.

Der Vergleich der Pterygoidei der Zahnwale mit denen anderer Säugethiere, soweit diese Muskeln bei solchen untersucht sind (cf. BRONN), zeigt uns Folgendes: Der Pterygoideus externus hat seine alte, von vorn nach hinten gehende Richtung beibehalten, insbesondere gewinnt er auch am Proc. coronoideus des Unterkiefers seinen Ansatz. Der M. pterygoideus internus hingegen hat seine alte Richtung von oben nach unten aufgegeben und hiermit auch seine Function, den Unterkiefer gegen den Oberkiefer zu heben, als Unterstützer des Masseter und Temporalis. Er ist also functionell vollkommen ein Genosse des Externus geworden. Diese Umwandlung seiner verticalen Verlaufsrichtung in die horizontale ist offenbar dem Schwund des aufsteigenden Kieferastes zuzuschreiben, wodurch der ventrale Rand des Unterkiefers gegen die Schädelbasis in die Höhe gerückt und in die gleiche horizontale Ebene mit dem Ursprung des Muskels am Pterygoid etc. gelangt ist. Das ungewöhnliche Uebergreifen des Pterygoideus auf das Periost der Bulla ist bisher nur noch bei *Myrmecobius* beobachtet.

Geschichtliches. RAPP (1837) beschreibt die Pterygoidei der Zahnwale zuerst, den Externus im Allgemeinen richtig, den Internus jedoch sehr unvollständig; doch bemerkte er schon sein Uebergreifen auf die Bulla. STANNIUS (1849) findet bei *Phocaena* den Externus, wie ihn RAPP fand, den Internus lässt er an der Innenseite des hintern Theiles des obern Unterkieferrandes sich befestigen. MURIE (1874) beschreibt die Pterygoidei bei *Globiocephalus* in sehr dürftiger, aber im Ganzen zutreffender Weise. v. KOSTANECKI (1891) sah bei *Phocaena* und *Delphinus delphis* den Internus bereits vom Lgt. pterygoideum entspringen. Den lateralen Ansatz des Internus fand er bei *Phocaena* am untern Rande des Unterkiefers und beim Delphin am Fettkörper; im Uebrigen aber kann man sich keine klare Vorstellung von seiner Schilderung machen. v. KOSTANECKI glaubt nun, dass die Fasern der Pterygoideus internus, welche von dem besagten Ligament

entspringen, eröffnend auf das distale Ende der Ohrtrumpete wirken können. Das ist aber gänzlich ausgeschlossen, denn das scharf gespannte Ligament ist der fixe Ansatzpunkt des Internus. Es ist auch vollkommen überflüssig, denn das distale Ende der Tube klappt schon von selbst (cf. Ohrtrumpete). Endlich ist es auch schwer denkbar, dass beim Kauen eine Eröffnung der Ohrtrumpete stattfinden sollte, da sie doch bei allen übrigen Thieren nur beim Schlingen eintritt (cf. Ohrtrumpete). ZUCKERKANDL (1886) hatte offenbar dieselbe Ansicht von der Wirkung des Internus auf die Tube, nur verkannte er ihn und hielt ihn für den Tensor palati. Der Tensor palati ist allerdings mit seiner hintern Hälfte bei allen übrigen Säugethieren an dieser Stelle, d. h. zwischen Pterygoideus int. und Tube, zu finden, nur nicht beim Wal, wie wir sehen werden.

### 3. Die Ohrtrumpete.

#### a) Morphologie.

Vergleichende Anatomie der Ohrtrumpete der Säugethiere. Die Ohrtrumpete ist der Canal, welcher den Nasenrachenraum mit der Paukenhöhle verbindet. Wie diese, entsteht sie aus der ersten Schlundspalte, welche sich in ihrem proximalen Abschnitt zur Tube verengert, während sie im distalen Abschnitt weit bleibt und zur Paukenhöhle wird. Die Tube besteht im Allgemeinen aus einem häutigen, proximalen und aus einem knöchernen, distalen, der vordern Paukenwand angehörigen Abschnitt. Der uns hier hauptsächlich interessirende häutige Theil der Tube der Säugethiere ist stets scheidenförmig, was aus den Zeichnungen von RÜDINGER und ZUCKERKANDL hervorgeht. Die Breitseiten der Tube haben im Allgemeinen eine laterale und mediale, die Kanten eine dorsale und ventrale Lage. Die dorsale Kante pflegt durch festes Bindegewebe der Schädelbasis angeheftet zu sein. Der Verlauf der Tube ist im Allgemeinen ein gestreckter und horizontaler.

Die häutige Tube erhält in der Regel als Stütze Knorpel, der ihr aufgelagert ist. Der Knorpel besteht aus einer die Medianseite der häutigen Tube deckenden Platte, welche sich noch über die dorsale Kante hakenförmig hinwegkrümmt und auch den dorsalen Theil der lateralen Seite bedeckt.

Die Tube hat zwei Muskeln, den Tensor veli und Levator veli. Functionell steht aber nur der Tensor mit ihr in Beziehung, und zwar als Dilator. Der *M. dilatator tubae* entspringt von der Spitze des lateralen Knorpelhakens, schlingt sich um den Hamulus pterygoideus des harten Gaumens herum, um an der sehnigen Platte des weichen Gaumens, welche die hintere Fortsetzung des harten Gaumens bildet und dem beweglichen Theil des weichen Gaumens den Ursprung liefert,



sich anzusetzen. Trotz seiner Bezeichnung als Tensor veli hat dieser Muskel keine Einwirkung auf die Bewegung des Gaumensegels, da ja sein Ansatzpunkt, die Gaumenaponeurose, unbeweglich ist. Der Gaumensansatz ist also der fixe Punkt des Muskels. Seine Züge treten von aussen her schräg an den Tubenhaken heran, bei der Contraction muss der Muskel daher den lateralen Tubenhaken von der medianen Platte abziehen und die Tube eröffnen. Diese Function theilte dem Muskel schon sein Entdecker VALSALVA zu: „Nam si musculus iste leviter digitis trahitur, tunc nasi interna foramina tubaque Eustachiana dilatantur“ (p. 34). Aber erst POLITZER erbrachte den physiologischen Nachweis für diese Function des Muskels durch Reizung seines Nerven, des Trigeminus. — Der *M. levator veli* entspringt am Boden der Tube — und zwar ebenso wie der Dilator in deren ganzer Länge — und befestigt sich an dem Gaumensegel derartig, dass innerhalb desselben der Levator der einen Seite schlingenförmig in den der andern Seite übergeht (v. KOSTANECKI). Der fixe Punkt ist der nur wenig bewegliche Tubenboden, der bewegliche Punkt aber das Gaumensegel. Wegen seines parallelen Verlaufs mit der Tube ist eine Wirkung auf dieselbe bei seiner Contraction ausgeschlossen. Bewiesen wird das beim Menschen dadurch, dass beim Phoniren (cf. physiolog. Bemerkungen), wobei ja der Levator, nicht aber der Tensor sich contrahirt, die Tube geschlossen bleibt, dass ferner bei der Lähmung des Levator (Gaumensegellähmung) die Eröffnung der Tube durch den Tensor prompt von Statten geht.

Abweichungen von diesem Durchschnittsverhalten der Tube sind häufig und zum Theil nicht unwichtig für die Auffassung der Cetaceentube: 1) *Ornithorhynchus* hat überhaupt keine Tube (RÜDINGER, ZUCKERKANDL, v. KOSTANECKI), und die Verbindung zwischen Rachen und Paukenhöhle wird, wie bei den Anuren, hergestellt durch ein einfaches Loch an der Seitenwand des Rachens, welches wahrscheinlich nicht verschliessbar ist. Der letztere Umstand repräsentirt, wie aus den physiologischen Betrachtungen hervorgehen wird, functionell einen niedern Zustand. — Auch *Myrmecophaga jubata* soll nach HYRTL keine Ohrtrumpete, ja nicht einmal eine Verbindung von Rachen- und Paukenhöhle haben. Das schloss HYRTL daraus, dass er am macerirten Schädel die Paukenhöhle vorn vollkommen geschlossen fand. Die Annahme HYRTL's ist aber von vorn herein sehr unwahrscheinlich, denn wo eine Paukenhöhle ist, findet sich auch eine Verbindung zwischen dieser und dem Rachen. Die Tube kann nur bei *Myrmecophaga* nicht wie bei den übrigen Säugethieren am vordern Pol der Bulla in diese einmünden. Denn der Nasenrachenraum ist bei diesem Thier dadurch sehr weit nach hinten gerückt, dass die Pterygoide ventral sich zusammenschliessen und, in ähnlicher Weise wie bei den Zahnwalen, den harten Gaumen nach hinten verlängern. Diese Verlängerung ist so stark, dass die hintere Kante des harten Gaumens fast in einer transversalen Linie mit dem hintern Bullarande liegt. Wenn man also nach einem Orificium tubarium bullae am Schädel dieses Thieres sucht, muss man es im

hintern Theil der Bulla suchen, und thatsächlich ist hier am Boden der Bulla ein Loch, welches aller Wahrscheinlichkeit nach der Tube den Eintritt in die Bulla gewährt. 2) Die membranöse Ohrtrumpete ist an ihrer untern Kante nicht zu einer Scheide geschlossen, sondern verharrt in ihrem embryonalen sackartigen Zustand. Ein derartiger Tubensack ist bisher bekannt beim Pferd und Esel (alte Beobachtung), beim Tapir (ZUCKERKANDL), beim Klippschliefer (BRANDT und GEORGE), bei der Fledermaus (RÜDINGER). Von der physiologischen Bedeutung dieses Sackes wird später die Rede sein. 3) Der laterale Knorpelhaken fehlt den Raubthieren mit Ausnahme der Feliden (RÜDINGER), der Tensor entspringt in diesen Fällen von der lateralen Wand der häutigen Tube. Der Rüsselbär (ZUCKERKANDL) hat nur eine schwache Einlagerung von Knorpel in die mediale Wand. Den Beutelthieren, den Edentaten und der *Echidna* fehlt der Tubenknorpel vollkommen (ZUCKERKANDL, v. KOSTANECKI). 4) Der Dilator tubae setzt sich bei *Dasypus sexcinctus* nicht (?) an die Tubenwand an, nicht an die Gaumenaponeurose beim Hirsch (v. K.). Er fehlt bei *Bradypus didactylus* und *Choloepus didactylus* (v. K.), ist aber bei der Fledermaus vorhanden (v. K.), wo RÜDINGER ihn nicht fand. — Der Levator veli kommt beim Pferd (RÜDINGER) nicht vom Tubenboden, da dieser ja fehlt, sondern wie der Dilator vom Knorpelhaken und ist hier vielleicht zugleich Erweiterer der Tube. 5) Mensch, Pferd und Hirsch haben noch einen 3. Tubenmuskel, den *M. salpingopharyngeus*. Er entspringt an der medialen Knorpelwand der Tube, und zwar am proximalsten Abschnitt derselben, welcher in den Nasenrachenraum hineinragt, und geht in den Palato-pharyngeus über. Er zieht die mediale Wand des Tubenostiums von der lateralen ab und hilft dadurch das Ostium pharyngis tubae erweitern. Beim Menschen ein sehr schwacher und wenig functionsfähiger Muskel, ist er beim Pferd sehr stark und offenbar der Haupteröffner des in der Ruhe geschlossenen pharyngealen Tubenostiums.

Für die Physiologie sehr wichtig ist die Frage, ob die Tube im Ruhezustand geschlossen sei oder nicht. Beim Menschen nahm man seit TOYNBEE (1853) an, dass sie geschlossen sei, bis RÜDINGER (1865) mit der Behauptung hervortrat, dass dies ein Irrthum sei. Er fand an der menschlichen Leiche den direct unter dem Knorpelhaken gelegenen Theil der Tube geöffnet und nannte ihn die „Sicherheitsröhre“. Uebereinstimmend mit der bisherigen Anschauung aber fand er die übrige Tubenspalte geschlossen und nannte den geschlossenen Theil „die Hilfsspalte“. v. TRÖLTSCHE widersprach dem partiellen Geöffnetsein und suchte die Frage generell durch die vergleichende Anatomie zu entscheiden. Das Resultat war, dass er bei den untersuchten Säugethieren die Tube geschlossen fand. RÜDINGER wiederholte und erweiterte diese Untersuchungen von v. TRÖLTSCHE, Anfangs mit dem Erfolg, der seiner ursprünglichen Ansicht Recht gab, und zwar für Kalb, Ziege, Schaf, Reh, Hirsch, Pferd, Katze, Tiger und Löwe, bis schliesslich die Tube des Schweines und des Marders, die keine „Sicherheitsröhre“ aufweisen, seine Ueberzeugung ins Wanken

brachte. Er revidirte jetzt seine frühern Untersuchungen und trat seinen Rückzug an, der einer gewissen unfreiwilligen Komik nicht entbehrt. Zunächst (1869) gab er beim Menschen zu, dass die Tube, wenigstens im mittlern Theil ihres Verlaufs, wie es der Thatsache entspricht, geschlossen sei, aber bei alten Leuten klaffen könne. Dann (1870) gab er wenigstens die Möglichkeit des Geschlossenseins aus der Anzahl der früher untersuchten Thiere beim Pferd, Hirsch, Reh und der Ziege zu und blieb nur für Schaf, Katze, Tiger und Löwe bei seiner ursprünglichen Anschauung. Es scheint nun, als ob die Wissenschaft nach dieser Erklärung RÜDINGER's über diese Frage zur Tagesordnung übergegangen sei, wenigstens nehmen die Zoologen, soweit sie sich darüber äussern, die Tube am Cadaver jetzt als geschlossen an; auf physiologischem Gebiet aber ist der Streit um den Ruhezustand der Tube noch nicht ganz geschlichtet (cf. später). — Betrachtet man heute die Anschauung RÜDINGER's mit dem Auge der Kritik, so muss man Folgendes sagen: Es kommt für die physiologische Bewerthung der Verhältnisse, auf die ja die ganzen in dieser Richtung unternommenen anatomischen Untersuchungen hinzuliegen, nicht darauf an, ob die Tube in ihrer ganzen Ausdehnung, sondern ob sie an irgend einem Punkte ihres Verlaufs im Ruhezustand geschlossen sei, und zwar durch einfaches Aneinanderliegen ihrer Wände, etwa in der Weise, wie die Wände der Urethra an einander liegen, denn einen Schliessmuskel der Tube kennen wir nicht. Diese Frage ist nun nicht an der herausgenommenen und in Serienschnitte zerlegten Tube zu entscheiden, wie RÜDINGER es versuchte, denn durch diese Manipulationen kann künstlich ein Klaffen der Wände erzeugt werden, welches in Wirklichkeit nicht besteht. Deshalb ist die Untersuchung *in situ*, wie sie v. TRÖLTSCHE vornahm, allein entscheidend. Man kann nun heute sagen, dass die Tube am Cadaver geschlossen ist, entweder in ihrem ganzen Verlauf, z. B. beim Schwein, Marder und Dachs, oder wenigstens an einer Stelle ihres Verlaufs. Die Lage dieser Stelle ist verschieden. Beim Menschen z. B. befindet sie sich in der Mitte des Verlaufs der Tube, beim Pferd an ihrer pharyngealen Mündung.

Die Tube von *Phocaena* ist ein häutiges Rohr von nur 0,5—0,8 mm Wandstärke, welches des Knorpels und der Muskeln fast gänzlich entbehrt. Das pharyngeale Tubenostium bildet einen senkrechten, etwas schräg von vorn nach hinten gerichteten Spalt mit oberm spitzen und unterm abgerundeten Winkel. Das Tubenostium und der ihm zunächst gelegene, etwa 1 cm lange Theil der Tube ist am Cadaver geschlossen. Die übrige Tube aber klafft von Wand zu Wand 0,1 bis 0,15 mm weit. Die Tube ist im Allgemeinen scheidenartig gebaut, hat eine mediale und laterale Breitseite und eine dorsale und ventrale

Kante. Im Uebrigen aber ist sie ganz eigenartig verändert, und wir wollen diese Veränderung von vier Gesichtspunkten aus besprechen.

1) Die Veränderung der Richtung der Tube. Nur der distale Theil der Tube hat seine ursprüngliche Lage beibehalten. Der proximale Theil hingegen zieht in einem gleichmässig abgerundeten Bogen nach oben (5 Fig. 6, Taf. 13). Diese Krümmung der Tube ist die Folge davon, dass der knöcherne Nasenrachenraum, an dessen Seite das pharyngeale Ende der Tube befestigt ist, sich in Folge der Drehung des Präspheoids mit nach oben gedreht hat (cf. „Rachen“, Cap. „Das Präspheoid“). — Die Tube ist nun sehr lang, denn die gerade Linie, welche die Tubenenden mit einander verbindet, misst  $4\frac{1}{2}$ —6 cm. Das ist nicht so sehr die Folge der Drehung des Präspheoids wie seiner gleichzeitigen Verlängerung. In Folge der Aufwärtsdrehung der Tube und dieser im Verhältniss zur Grösse des Thieres enormen Länge derselben liegt nun die pharyngeale Tubenöffnung sehr hoch. Man hat theils desshalb, theils aus dem Grunde, weil die knöcherne Begrenzung des Nasenrachenraums bei den Zahnwalen zu einem Rohr geschlossen ist, angenommen, dass die pharyngeale Tubenöffnung dieser Thiere in der Nase liege. Das ist aber nicht der Fall, denn sie liegt unterhalb der gekrümmten Choanalfäche (Fig. L a, b) welche das knöcherne Rachenrohr von dem Nasenrohr trennt.

2) Die Veränderung der Beziehung der Tube zur Umgebung. Der proximale Abschnitt der Tube liegt, wie immer, an der Innenseite des Pterygoids, der distale Antheil aber gelangt durch die Incisura tubaria, welche durch das Lgt. zu einem Fenster geschlossen ist, auf die Aussenseite des Pterygoids (cf. Fig. 6, Taf. 13). Das kommt sonst nicht vor. Es ist das die Folge der starken Verlängerung des Pterygoids nach hinten. Wir treffen diese bei den Zahnwalen und bei *Myrmecophaga*. In beiden Fällen aber hat sich die Tube diesem Verhältniss in verschiedener Weise accommodirt. Bei *Myrmecophaga* bleibt sie gänzlich auf der Innenfläche des Pterygoids, kann aber deshalb, wie erwähnt, die Bulla erst in ihrem hintern Theil erreichen. Bei den Zahnwalen aber durchbohrt die Tube das lange Pterygoid und kann so die Bulla zwar von vorn erreichen, gelangt aber natürlich dabei an die Aussenseite des Pterygoids. — Der proximale Abschnitt liegt ferner mit seiner medialen Breitseite dem muskulösen Rachenschlauch ein ganzes Stück weit bis zu seinem Verschwinden in die Incisura tubaria direct an (cf. Fig. 6). Das ist die Folge davon, dass durch die Drehung

und Hebung des Nasenrachenraums nicht nur die Tube, sondern auch der Rachenschlauch mit in die Höhe in das enge knöcherne Rachenrohr gezerzt wurde. Ein derartiges längeres Nebeneinanderliegen von Rachenschlauch und Tube kommt sonst nicht vor, denn die Tube schlägt, bald nach ihrem Ursprung aus dem Rachen, gewöhnlich eine horizontalere und mehr nach hinten aussen gehende Richtung ein, als sie der Rachen einschlägt. Dieses scheinbar unwesentliche Aneinanderliegen von Tube und Rachenschlauch ist für die Eröffnung der Tube wichtig, wie wir später sehen werden. — Der distale Abschnitt der Tube liegt nicht wie sonst der Schädelbasis direct an und ist nicht

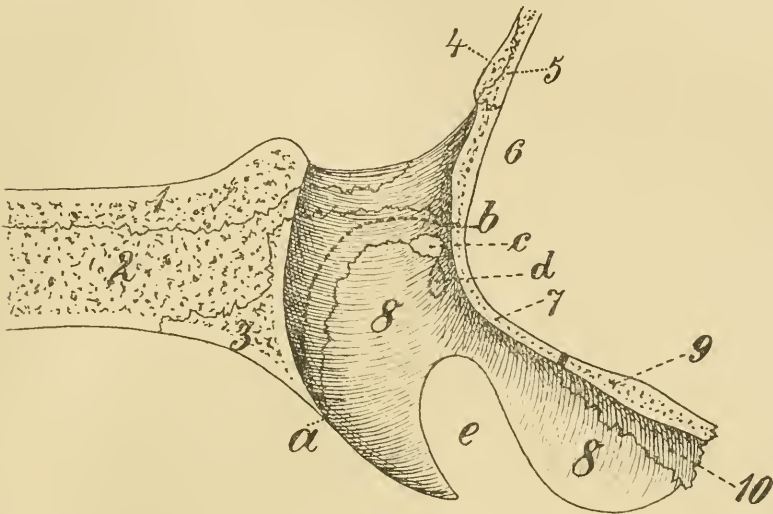


Fig. L. Lateraler Sagittalschnitt durch das knöcherne Nasen- und Rachenrohr einer sehr grossen *Phocaena*. Rechte Seite. Natürliche Grösse. 1 Intermaxillare, 2 Maxillare, 3 Palatinum, 4 Nasale, 5 Frontale, 6 Lamina cribrosa, 7 Präspheonoid, 8 Pterygoid, 9 Basisphenoid, 10 Proc. pterygoideus ossis alisphenoides, ab Choanalfäche, c Knochenlücke für eine Vene, d Ostium pharyngeum tubae, e Incisura pterygoidea.

an ihr fixirt, weil sich zwischen ihm und die Schädelbasis das Vestibulum pneumaticum, wie bereits erwähnt, einschiebt (cf. Fig. M). Auch liegt die laterale Wand des distalen Abschnitts der Tube nicht dem M. dilatator tubae an, denn dieser Muskel fehlt bei *Phocaena* in seiner hintern Hälfte, sondern, wie ebenfalls bereits erwähnt, dem Corpus fibro-cavernosum pterygoideum.

3) Die Veränderung der Innenfläche der Tube (Fig. 7, Taf. 13). Es muss sehr auffallen, dass die häutige Tube nicht wie bei den übrigen Säugethieren ein Rohr ist, welches so zu sagen der

Wandspannung entbehrt, sondern dass es in einem starken Zustand allseitiger Spannung seitens der umgebenden Theile sich befindet. Man hat den Eindruck, dass die Tube zu klein ist für den Rahmen, in welchem sie ausgespannt ist. Das giebt sich auch dadurch zu erkennen, dass die herausgeschnittene Tube sich gewissermaassen zusammenzieht und an Länge und Breite kleiner ist als die Tube in situ. Man kann nun zwei Zugrichtungen unterscheiden, welche auf die Tube einwirken, eine longitudinale und eine transversale. Der longitudinale Zug wird dadurch ausgeübt, dass die pharyngeale Mündung sich über die Grössenverhältnisse der Tube hinaus von der tympanalen Mündung entfernt hat. Das ist die Folge von der Drehung und Verlängerung des Präsphenoïds. Der transversale Zug wird ausgeübt von dem straff zwischen Proc. alaris und Proc. falciformis ausgespannten Corpus fibro-cavernosum pterygoideum. Er wirkt natürlich besonders auf das distale Ende der Tube, setzt sich aber noch durch die Incisura tubaria auf das proximale Ende, jedoch nicht bis zum Ostium pharyngeum fort. — Auf diese übermässige Spannung reagirt die Tube nun zunächst durch partielle Hypertrophie des Bindegewebes ihrer Schleimhaut. Die Innenfläche der Tube (Fig. 7, Taf. 13) erscheint nicht, wie bei den andern Säugthieren, glatt oder gefältelt, sondern von einer grossen Anzahl flacher Grübchen bis zu Stecknadelkopfgrösse bedeckt. Die Grübchen entstehen dadurch, dass das Bindegewebe der Mucosa und Submucosa gitterartig hypertrophirt. Im Bereich dieser Hypertrophie ist aber das Bindegewebe auch stark verdichtet, so dass an diesen Stellen Adventitia, Submucosa und Mucosa ein fibröses Continuum bilden bis dicht unter das geschichtete Cylinderepithel der Oberfläche. In den Grübchen des Gitterwerks aber bleibt das Bindegewebe der Schleimhaut zart und umschliesst viele tubulöse Schleimdrüsen und Lymphfollikel, letztere besonders an der ventralen Tubenkante. Diese gitterartige Hypertrophie des Bindegewebes der Schleimhaut ist nun offenbar durch den doppelten Zug entstanden und ist dazu bestimmt, diesem Zug ein Gegengewicht entgegen zu stellen. Denn wir finden die Areolen in den Bindegewebsgittern dem Zuge entsprechend, welcher in jedem Tubenabschnitt überwiegt, angeordnet. Dem gemäss sind die Areolen im distalen Theil quer gestellt, im proximalen Theil aber, wo der Querszug allmählich nachlässt, geht die Querstellung auch allmählich in Längsstellung über, oder aber es tritt an der Tubenmündung, wo der Querszug ganz aufhört, schliesslich eine Längsstreifung der Schleimhaut ein. Das alles ist einem sofort klar,

wenn man die Tube in situ sieht. In der Zeichnung aber (Fig. 7), welche nur nach der herausgenommenen Tube angefertigt werden kann, verwischen sich die Unterschiede in der Stellung der Areolen mehr, weil der Zug fortfällt. Nur eine Stelle der Tubenwandung entbehrt der Areolen gänzlich, das distale Ende der lateralen Wand (Fig. 7 6). Nicht als ob auf diese Stelle nicht auch ein Zug stattfände, sondern die Tube ist an dieser Stelle 2—3 Mal so dick wie in ihrem übrigen Verlauf, ein Verhältniss, wie wir es auch bei den Beutlern treffen, und bedarf daher hier nicht der Verstärkung.

4) Die Veränderung des distalen Tubenrandes. Noch eine andere Reaction der Tube auf den Zug giebt es, das ist die Lösung aus ihrer Umgebung. Sie tritt ausschliesslich an der medialen Wand des distalen Tubenrandes auf und führt zu einer merkwürdigen Veränderung derselben, die eine zweifache Gestalt hat:

a) Die Sichelform. Die Tubenwände sind höchst ungleichmässig an der Bulla befestigt. Während die laterale Wand vermittels eines zipfelförmigen Fortsatzes (Fig. 7 5) ihrer hintern dicken Partie den Proc. tubarius bullae (Fig. G f 6) von unten her kappenförmig umgreift und dadurch eine hinreichende Befestigung an der Bulla erzielt, fehlt der medialen Tubenwand an dem glatten vordern Rande der medialen Bullalippe (Fig. G f 16) ein geeigneter Befestigungspunkt. Durch den Längszug nun, welchen das sich drehende und hebende Präsphäenoid im Laufe der Entwicklung in immer höhern Maasse auf die Tube ausübt, kommt es zu einer vollkommenen Lösung der medialen Tubenwand von der Bulla und zu einem Abrücken derselben von der Bulla. Diese Lösung erfolgt nicht sehr früh, denn beim 68 cm langen Embryo (Taf. 13, Fig. 8) steht der abgelöste Rand noch ganz in der Nähe der Bulla. Allmählich aber rückt er immer weiter ab und wird um so weiter von der Bulla entfernt gefunden (cf. Fig. 4), je grösser das Thier ist, welches man untersucht. Beim 131 cm langen Thier, dem grössten, welches mir vorlag, betrug die Distanz 1,6 cm. Die scharfe Kante, mit welcher die Tubenwand endet, wird dabei convex nach vorn abgerundet, indem die seitliche Partie der Kante, welche an die stehen bleibende laterale Wand der Tube angewachsen ist, stehen bleibt, die Mitte der Kante aber abrückt. So entsteht allmählich eine Sichelform der hintern Kante, die um so länger ausgezogen erscheint, je älter das Individuum ist, und eine immer grösser werdende Lücke im distalen Ende der medianen Tubenwand, die nicht

auf einen Defect der Wand, sondern auf ein Nachvornrücken derselben zurückzuführen ist. Diese Lücke ist nun der auf so einfache Weise geschaffene Eingang in das Vestibulum pneumaticum, welches später besprochen werden wird.

b) Die Taschenform. Gerade so allmählich, wie sich die mediale Wand des distalen Tubenrandes von der Bulla ablöst, gerade so allmählich löst sie sich auch von der Aussenfläche des Pterygoids (Fig. M 3) ab, mit welchem sie ursprünglich durch denjenigen Fortsatz des Corpus fibro-cavernosum pterygoideum verbunden ist, welchen dieses Corpus um die mediale Tubenwand herum zur Dura der Basis sendet, wie bereits erwähnt ist. Diese Lösung

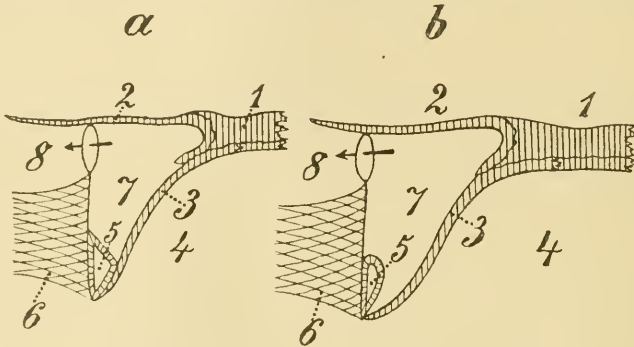


Fig. M. Frontalschnitt durch die Gegend der distalen Tubenhälften, halbschematisch. Rechte Seite. a jüngeres Stadium, beginnende Lösung der medialen Tubenwand vom Pterygoid. b älteres Stadium, vollendete Lösung der medialen Tubenwand vom Pterygoid. 1 Basisphenoid, 2 Alisphenoid, 3 Pterygoid, 4 Rachenrinne, 5 Tube, 6 Corpus fibro-cavernosum pterygoideum, 7 Vestibulum pneumaticum, 8 Sinus pneumaticus temporalis.

beginnt (Fig. M a) an der dorsalen Kante der Tube und endet an der ventralen Kante. Dabei geht die ursprünglich ovale Durchschnittsform der Tube im distalen Ende immer mehr in eine Dreiecksform (Fig. M a 5) über, da der gelöste Theil der medialen Tubenwand scharf gespannt wird und als scharf gespannte Membran den Tubenraum (5) von dem Raum des Vestibulums (7) trennt. Wenn nun aber schliesslich die Lösung vollendet ist (Fig. M b), so endet die mediale Wand der Tube in Gestalt einer klaffenden Tasche (Taf. 13, Fig. 9), die deshalb spontan klafft, weil die Basis der Tasche, der nicht gedehnte, dicke distale Abschnitt der lateralen Tubenwand, kürzer ist als der Taschensaum, die allmählich gedehnte und gelöste mediale Tubenwand. Diese Tubentasche fand ich im



Ganzen nur 3 mal, bei einem 125 cm grossen Exemplar doppelseitig, bei dem 131 cm langen Exemplar nur rechtsseitig. Sie war noch weiter nach vorn von der Bulla abgerückt als die am weitesten abgerückte Tubensichel und stand nahe der Fenestra pterygoidea. Diese Taschenform repräsentirt offenbar die Altersform der Tube, die Sichelform ihre Jugendform. — Der Mechanismus der Ablösung der medialen Tubenwand von dem Pterygoid ist nun ein äusserst einfacher. Mit zunehmendem Alter vergrössert sich, wie alle pneumatischen Hohlräume, so auch das Vestibulum. Das geschieht durch Ausbauchung des Pterygoids gegen die knöcherne Rachenrinne zu (Fig. M b 3). Die Tube aber kann dem abrückenden Pterygoid nicht folgen, weil sie fest mit der medialen Wand des nicht dehnbaren Corpus fibro-cavernosum verbunden ist (Fig. M). So übt also dieses Corpus den schon als Moment für die Umgestaltung der Innenfläche der Tube herangezogenen sehr starken Querkzug auf die distale Hälfte der Tube aus, welcher mit der vollkommenen Lösung der medialen Tubenwand vom Pterygoid endet.

Knorpel. Von Knorpel fand ich unter den 2 mikroskopisch darauf hin untersuchten Tuben nur einmal eine kleine, dazu noch lacunär ausgezackte Knorpelinsel in dem verdickten Theil der distalen Lateralwand der Tube. Dieser an und für sich ja unwesentliche Befund bestärkt indess unsere Annahme, dass die Zahnwaltube einstmals, wie die Tube der höhern Säugethiere, Knorpel in grösserer Ausdehnung besass.

Muskeln. Betrachtet man die Innenfläche des muskulösen Rachenschlauchs (Fig. N), so bemerkt man, dass nur der hintere Rand des spaltförmigen Tubenostiums (5,) ohne Muskeln bleibt, dass aber im Uebrigen folgende Muskeln mit ihm in Berührung treten: 1) Der *M. constrictor pharyngis superior* (1) und seine Genossen. Er begrenzt den Tubenspalt von vorn, zieht aber an ihm vorbei, ohne in innigere Beziehungen zu ihm zu treten. 2) Der *M. salpingo-pharyngeus* (2). Er endet in dem untern, wulstig in das Tubenostium vorspringenden Winkel, geht aber nicht auf die eigentliche Tube über, ganz wie beim Menschen, beim Hirsch und beim Pferd, bei welchen er ja allein vorkommt. 3) Einige schräg, von median und unten her aus den Zügen des *Constrictor superior* zum vordern, untern Theil des Tubenostiums hinziehende Fasern, das Rudiment des *M. dilatator tubae* (3). Diese Fasern, von v. KOSTANECKI entdeckt, gehen auf die innere, dem Pharyngealschlauch aufliegende Fläche der Tube in der Weise über, dass sie sich ihr einfach auflegen. Sie sind gut entwickelt,

und ihre Anzahl schwankt zwischen 10 und 20. Sie lassen sich bis  $\frac{1}{2}$ —1 cm weit auf die Tube verfolgen. 4) Der M. levator veli ( $\mathcal{L}$ ) tritt, sich schnell und stark verjüngend, gegen den obern Tubenwinkel heran; meist erreicht er ihn nicht ganz, wenn er es aber thut, so kann er, wie der Dilator, sich ein Stückchen weit auf den Anfang der membranösen Tube fortsetzen. Ich untersuchte die Tuben sämtlicher mir zur Verfügung stehenden Phocänen besonders auf diesen für die Homologisirung des Muskels so wichtigen Punkt und fand im Ganzen einen deutlichen Uebergang des Levator auf die Tube mit Sicherheit nur 3mal, und zwar mit 2 oder 3 Fäserchen, und hinzufügen möchte ich, dass die Präparation dieses Muskeltheils, wie überhaupt der ganzen Musculatur um das Tubenostium herum, äusserst mühsam ist.

In meiner Arbeit über den Rachen gab ich an, dass die Fasern des Dilators sowohl wie des Levators sich über die ganze Tube hinweg nachweisen liessen. Das ist aber nach eingehender Untersuchung nur mit starker Einschränkung der Fall. Zunächst, und hierauf fusste hauptsächlich meine damalige Angabe, fanden sich in 23 Schnitten, welche ich von der Tube des 68 cm langen Embryos aus allen Theilen anfertigte, 9 Schnitte aus dem proximalen und medialen Drittel, welche Muskelfasern aufwiesen. In einer weitem Serie von Schnitten aus der Tube einer ältern *Phocaena* fand ich aber keine einzige Muskelfaser. Ich untersuchte nun des weitem die Tuben sämtlicher Phocänen mittels Zupfpräparaten, welche ich der Aussenfläche der Tubenscheide entnahm, und fand nur noch 2mal — abgesehen natürlich vom proximalen Ende — Muskelfasern, und zwar beide Male im mittlern Drittel der Tube. Im Uebrigen aber erwiesen sich die feinen Fäserchen, welche der Aussenwand der Tube in Längsrichtung angeordnet vielfach aufliegen und Muskelfasern mit blossem Auge äusserst ähnlich sehen, unter dem Mikroskop als dünnwandige, mit Blutkörperchen angefüllte Gefässe.

Dieser Befund von Muskelfasern auch im weitem Verlauf der Tube hat für uns ein hohes Interesse, denn er lehrt, dass sich auch bei *Phocaena* die Tubenmuskeln einstmals über die ganze Tube erstreckt haben, was ja auch von vorn herein wahrscheinlich, weil es bei allen andern Säugethieren der Fall ist. Die Frage nun, weshalb denn die mit der Tube im Contact tretende distale Hälfte dieser Muskeln zu Grunde gegangen ist, während die proximale an den Gaumen herantretende Hälfte blieb, ist im Lichte unserer bisherigen Betrachtungen leicht zu beantworten: Dadurch, dass das Tuben-

ostium durch die Drehung und Hebung des Nasenrachenraums stark in die Höhe gezogen wurde, wurden die Tubenmuskeln mit in die Höhe gezogen und am Ostium pharyngeum tubae in einem so spitzen Winkel geknickt, dass eine einheitliche Function der beiden Abschnitte der geknickten Muskeln unmöglich wurde. Es blieb nun, weil functionell nicht gut ersetzlich, der Gaumenantheil der Muskeln erhalten und übte auch weiterhin die Function des Hebens des Gaumensegels (*M. levator*) und der Eröffnung der Tube (*M. dilatator*) wie bei den andern Säugethieren aus. Es verschwand aber, als in der neuen Anordnung functionsunfähig und daher überflüssig, der Tubenantheil der Muskeln. Was den Levator des Tubenantheils anbelangt, so bedurfte er nicht des Ersatzes, da er zur Tubeneröffnung nicht in Beziehung steht. Der Dilatator aber bedurfte desselben, und dieser wurde ihm dadurch geschaffen, dass der Tube in ihrer ganzen Ausdehnung, mit Ausnahme des proximalsten, der Einwirkung der Muskeln noch zugänglichen Abschnitts, durch Spannung ihrer Wände ein constantes Lumen gegeben wurde.

Geschichte. Es kann nicht überraschen, dass die Ohrtrumpete der Zahnwale, wegen ihrer Eigenart, vielfach Gegenstand der Aufmerksamkeit gewesen ist. Es thaten der Ohrtrumpete von *Phocaena* oder von *Delphinus delphis*, welche, wie ich an einem alten, mir zur Verfügung stehenden Spirituspräparat sehe, derjenigen von *Phocaena* vollkommen gleich ist, Erwähnung: HUNTER (1797), CAMPER (1820), v. BAER (1826), RAPP (1837), BRESCHET (1838), ZUCKERKANDL (Delphin, 1886), v. KOSTANECKI (*Phocaena* und Delphin, 1891), BEAUREGARD (Delphin, 1894), RAWITZ (1901), DENKER (1902). In Folgendem sollen nur die Punkte erwähnt werden, in welchen die Autoren von der oben gegebenen Schilderung abweichen. Als Curiosum verdient es zunächst der Erwähnung, dass BRESCHET die Ohrtrumpete ganz leugnete. Er wurde zu dieser Annahme verleitet, weil er fand, dass das Mittelohr und die pneumatischen Hohlräume Blut enthielten und wahrscheinlich venöse Sinus seien, ein Irrthum, dessen Ursache später noch besprochen werden soll. Unter diesen Umständen sagt BRESCHET ganz richtig, könne keine Ohrtrumpete vorhanden sein, denn sonst müsse sich das Thier in den Rachen verbluten. — v. BAER glaubt

(p. 1838), dass die Tube aus Faserknorpel gebildet sei, er glaubt auch, dass sie eine Musculatur habe, welche ihr Lumen im Sinne einer Inspiration und Expiration etwas erweitern und verengern könne. RAPP, welcher die Ohrtrompete zuerst eingehender beschreibt, hält die Grübchen ihrer Innenfläche für Klappen. ZUCKERKANDL, welcher die Tube auch histologisch untersuchte, hält sie für ein cylindrisches Rohr, welches in der Mitte ihres bogenartigen Verlaufs geknickt sei. Er fand auch einen Tensor palati im distalen Tubenabschnitt, meint aber hiermit, wie bereits erwähnt, offenbar den Pterygoideus internus. Das vordere Ende der Tube indess fand er merkwürdiger Weise frei von Muskeln. BEAUREGARD und DENKER verlegen die Incisura pterygoidea nicht in das Pterygoid, sondern in das Pterygoid und Sphenoid. RAWITZ endlich fand, wie ZUCKERKANDL, die Ohrtrompete im mittlern Theil geknickt. — Vergeblich aber dürfte es sein, durch eine der bisherigen Zeichnungen (v. BAER, ZUCKERKANDL, v. KOSTANECKI, RAWITZ) sich mehr als eine dunkle Vorstellung von den wirklichen anatomischen Verhältnissen der Ohrtrompete von *Phocaena* zu machen, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, dass ihre bildliche Darstellung nicht leicht ist. — Von rein anatomischen Thatsachen waren bisher nicht bekannt: die Befestigung der Tube an dem Proc. tubarius und die Taschenform des distalen Tubenendes. Gänzlich unbekannt war die Mechanik des Umbaus der Tube.

### b) Physiologie.

Vergleichende Physiologie der Ohrtrompete der Säugethiere. Die physiologischen Daten, welche wir von der Tube besitzen, sind begreiflicher Weise fast sämmtlich an der menschlichen Tube gewonnen. Doch lässt sich wegen des im Princip vollkommen gleichen Baues der Ohrtrompete des Menschen und wenigstens der höhern Säugethiere gar nicht daran zweifeln, dass die physiologischen Verhältnisse der Menschentube ohne Bedenken auf die Säugethiertube angewandt werden können.

Die Ohrtrompete dient dem freien Luftaustausch zwischen Trommelhöhle und Rachen resp. äusserer Atmosphäre. Dieser ist zum guten Hören nothwendig, denn ist die Tube verstopft, so tritt Schwerhörigkeit ein, wie es die tägliche klinische Erfahrung am Menschen zeigt. Hierbei sinkt das Trommelfell ein, denn in der längere Zeit abgeschlossenen Paukenhöhle tritt eine Absorption (nach LÖWENBERG Diffusion) der eingeschlossenen Luft ein. So lastet jetzt der überwiegende atmosphärische Luftdruck auf der äussern Trommelfellfläche und treibt das Trommelfell und die mit ihm verbundene Kette der Gehörknöchelchen nach innen. Dadurch wird, in unvortheilhafter Weise für die Function des Hörens, die Kette festgestellt und der Druck im Labyrinth (POLITZER) erhöht.

Die Trommelhöhlenventilation tritt für gewöhnlich nur in dem kurzen Momente des Schlingacts ein, während die Tube die übrige Zeit hindurch in dem bei der anatomischen Uebersicht schon erörterten Sinne geschlossen ist (TOYNBEE). Dieses Geschlossensein der Tube ist für das feine Hören nothwendig, denn wirken, wie das bei offen stehender Tube der Fall ist, die Schallwellen der Luft auf die äussere und zugleich auf die innere Fläche des Trommelfells ein, so werden dessen Schwingungen bei symmetrischer Einwirkung der Schallwellen aufgehoben (Versuche von MACH u. KESSEL), bei unsymmetrischer beeinträchtigt.

Die physiologischen Beweise für das Geschlossensein der Menschentube, ausserhalb des Schlingacts, sind im Wesentlichen folgende: 1) Verstärkt man in der Taucherglocke resp. dem pneumatischen Cabinet den Druck allmählich, so sinkt das Trommelfell ein (MACH u. KESSEL, MAGNUS, besonders aber HARTMANN). Denn der auch im Rachen erhöhte Druck schliesst die Tube nur noch fester zu, indem er die mediane Wand des pharyngealen Tubenendes, soweit sie im Rachen liegt und so dem Drucke zugänglich ist, gegen die laterale Wand andrückt (HARTMANN). Das wäre aber nicht möglich, wenn die Tube von vorn herein nicht geschlossen wäre, denn dann würde der allmählich erhöhte Luftdruck sich in die Paukenhöhle fortsetzen und dem von aussen auf das Trommelfell wirkenden Luftdruck das Gleichgewicht halten. So aber überwiegt der äussere Druck den Druck in der abgeschlossenen Paukenhöhle, und das Trommelfell sinkt ein. 2) Erhöht man den Druck im Rachen dadurch, dass man bei zugehaltener Nase, geschlossenem Munde, geöffneter Stimmritze und gesenktem Gaumensegel kräftig exspirirt (VALSALVA'scher Versuch), so tritt erst bei einem gewissen Druck und plötzlich Luft in die Trommelhöhle ein, subjectiv fühlbar, objectiv hörbar mittels Hörschlauchs und sichtbar durch Vorwölbung des Trommelfells oder (POLITZER) an einem in den äussern Gehörgang eingeführten Manometer. Wäre nun die Tube von vorn herein offen, so müssten die genannten Erscheinungen auch schon von vorn herein bei Steigerung des Druckes eintreten. Weshalb nun durch den auf diese Weise erhöhten Druck eine Sprengung des Tubenverschlusses eintritt, ganz im Gegensatz zu dem erhöhten Druck in der Taucherglocke, lässt sich nur dadurch erklären, dass bei der übermässigen Anstrengung der Expirationsmuskeln schliesslich auch eine Mitbewegung des Dilatator tubae eintritt. 3) Erhöht man den Druck im Nasenrachenraum dadurch, dass man mittels eines luftdicht eingesetzten Gummiballons Luft in die Nase bläst, während zur Erzielung eines abgeschlossenen Raumes das andere Nasenloch zugehalten und das Gaumensegel durch Phoniren gehoben wird (LUCAE'scher Versuch), so tritt derselbe Effect wie vorher ein. Hier aber ist es das Dazwischentreten des durch das Phoniren angespannten Levator veli zwischen äussere und innere Tubenwand, welches der comprimirten Luft gestattet, den Tubenverschluss aufzuheben, wieder im Gegensatz zur Wirkung der comprimirten Luft im pneumatischen Cabinet und der Taucherglocke. 4) Bläst man vermittels eines in die Rachenmündung

der Ohrtrumpete eingeführten Katheters Luft in die Tube, so gelangt dieselbe, wie die tägliche Erfahrung lehrt, erst bei einem gewissen Druck in die Paukenhöhle. 5) Führt man durch die Tube bis in die Paukenhöhle einen dünnen elastischen Katheter ein, welcher an der Stelle, wo er im eingeführten Zustand im Nasenrachenraum liegt, eine seitliche Oeffnung hat, so hört man die eigene Stimme und ebenso den In- und Expirationsstrom der Luft äusserst laut in dieses Ohr eindringen (POORTEN). Das lässt sich aber nur dadurch erklären, dass durch den Katheter der normal vorhandene Tubenverschluss aufgehoben wird. Wenn diese Symptome spontan auftreten (Autophonie), so bezieht man sie mit Recht auf ein krankhaftes Offenstehen der Tube.

Einen Gegenbeweis gegen das Geschlossensein der Tube im Ruhezustand hat man darin erblicken wollen, dass bei vielen Menschen bei der Inspiration eine leichte Vorwölbung, bei der Expiration eine leichte Einziehung des Trommelfells beobachtet werden kann (POLITZER, LUCAE, HAMMERSCHLAG). Mit Recht hat HARTMANN darauf aufmerksam gemacht, dass diese Bewegungen des Trommelfells nicht den Schluss auf ein Offenstehen der Tube zulassen; denn stünde die Tube thatsächlich offen, so müsste bei der Inspiration, entsprechend dem negativen Druck im Rachen, bei diesem Act eine Einsenkung, bei der Expiration, entsprechend dem positiven Druck, eine Vorwölbung, in Summa also gerade die entgegengesetzte Bewegung zu Stande kommen. LUCAE hat nun die richtige Erklärung für dieses Phänomen gegeben, indem er nachwies, dass bei vielen Personen der Levator veli sich mit der Inspiration leicht anspanne, und dass dadurch, dass er den Boden der Tube hebe, eine Verengerung der in der Mitte zwar geschlossenen, im distalen Verlauf aber klaffenden Ohrtrumpete eintreten müsse; der in diesem Raume durch die comprimirt Luft erhöhte Druck müsse sich ungehindert in die Pauke fortsetzen, wodurch die beschriebene Bewegung des Trommelfells zu Stande komme. — Eine seltener zu beobachtende Erscheinung ist es, dass das Trommelfell inspiratorisch einsinkt, expiratorisch sich aber vorwölbt, und hier hat man es mit einem abnorm losen Verschluss der Tube (HARTMANN) oder mit einem abnormen Offenstehen derselben zu thun.

Die physiologischen Beweise für das Geöffnetwerden der Tube beim Schlingact sind folgende: 1) Die Einziehung des Trommelfells bei positivem Druck in der Taucherglocke und dem pneumatischen Cabinet wird sofort aufgehoben, wenn man schlingt (MAGNUS, HARTMANN). 2) Die Vorwölbung des Trommelfells beim VALSALVA'schen und LUCAE'schen Versuch wird sofort aufgehoben, wenn man schlingt. 3) Wenn man in das eine Nasenloch bei zugehaltenem andern Nasenloch mittels eines Gummiballons während eines Schlingacts Luft einbläst (POLITZER'sche Versuch), so tritt die Luft in die Trommelhöhle schon bei viel geringerem Druck ein als beim LUCAE'schen Verfahren, was zwar nur den Schluss zulässt, dass beim Schlingact die Wände weniger fest anliegen als beim Phoniren. Wie vorher aber lässt die Vorwölbung des Trommelfells beim Schlingen sofort nach. 4) Wenn man bei zugehaltener Nase schluckt, so sinkt

das Trommelfell ein (sog. TOYNEE'scher Versuch). Das kann man sich nur erklären, wenn man annimmt, dass im Schlingact die Tube sich öffnet; denn nur dann kann der verminderte Druck, welcher im Nasenrachenraum bei zugehaltener Nase beim Schlingact dadurch entsteht (POLITZER), dass ein Theil der im Nasenrachenraum enthaltenen Luft verschluckt wird, sich in die Pauke fortpflanzen. Andererseits wird nach vollzogenem TOYNEE'schen Versuch die Einziehung wie in der Taucherglocke sofort aufgehoben, wenn man die Schlingbewegungen bei offener Nase wiederholt. Diese Aufhebung der Druckdifferenz kann aber ebenfalls nur durch die Oeffnung der Tube im Schlingact zu Stande kommen. 5) Hält man vor die Nasenöffnung eine tönende Stimmgabel, so hört man sie während des Schlingacts lauter (POLITZER's Stimmgabelversuch), und das kann man sich nur durch die Oeffnung der Tube während dieses Actes erklären. — Diesen vielen Beweisen stellte besonders LUCAE hartnäckig den Einwand entgegen, dass die directe Besichtigung des Ostium pharyngeum tubae erkennen lasse, dass dieses in Ruhe weit offen stehende Ostium beim Schlingact sich schliesse. Dabei lege sich der contrahirte Levator veli derart zwischen die äussere und innere Wand der Tube, dass nur von einer Schliessung der Tube beim Schlingact die Rede sein könne. Durch sorgfältige, seitdem vielfach bestätigte Beobachtungen trat zuerst ZAUFAL diesem Einwand entgegen, indem er zwar die Verengerung des Tubenostiums beim Schlingact bestätigte, gleichzeitig aber bemerkte, dass zwischen der durch den Levator aus einander gedrängten äussern und innern Wand der Tube, besonders an der obern Spitze des Ostiums, ein genügend weiter Spalt für den Durchtritt der Luft übrig bleibe.

Betrachten wir nun einmal, in welcher Weise die Ohrtrompete von *Phocaena* die allgemeine Function der Säugethiertube erfüllen muss, so ergeben sich einzelne nicht unbedeutende Abweichungen: Es braucht nur das pharyngeale Tubenostium und der ihm zunächst liegende, etwa 1 cm lange Theil des Tubenrohres eröffnet zu werden, denn die übrige Tube klapft spontan 0,1—0,15 mm weit, wie erwähnt. Als Vergleich dient uns zweckmässig die Pferdetube, denn auch sie bedarf wegen der Anwesenheit des Tubensackes eigentlich nur einer Eröffnung des proximalen Abschnitts. Beim Pferde geschieht diese dadurch, dass zunächst, wie bei allen Säugethieren, der Dilator tubae die laterale Tubenwand von der medialen nach aussen abzieht. Gleichzeitig aber wird auch die mediale Wand von der lateralen nach innen abgezogen durch den sich an die mediale Wand ansetzenden Salpingo-pharyngeus. Bei *Phocaena* nun muss die Eröffnung der Tube, hauptsächlich wegen des senkrechten Verlaufs des proximalen Tubentheils, ganz anders als beim Pferd erfolgen: Zunächst wird das Tubenostium dadurch eröffnet, dass der Salpingo-pharyngeus (2) den wulstigen untern Winkel

des Ostiums herabzieht und dass der Dilator tubae den Wulst gleichzeitig nach vorn zieht, indess verrichtet bei der Eröffnung des Ostiums der Salpingo-pharyngeus wegen seiner grössern Mächtigkeit zweifellos den allergrössten Theil der Arbeit im Vergleich zum Dilator, von dem ja nur einige Fäserchen auf die Tube übertreten. — Ausser dem Ostium ist aber noch der nächst anliegende Theil der Tube zu eröffnen, und für diese Eröffnung steht kein Tubenmuskel zur Verfügung, wenn man von den hierzu wohl zu schwachen Fäserchen des Dilators absieht. Die Eröffnung dieser Strecke scheint mir nun durch folgenden ebenso ein-

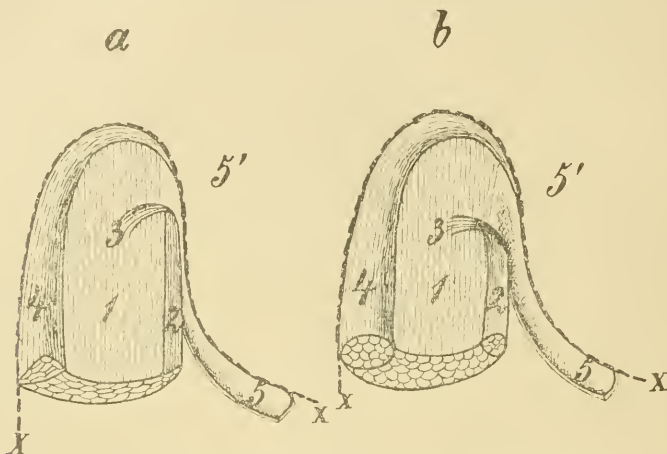


Fig. N. Innenfläche des obersten Stückes des musculösen Rachenschlauchs von *Phocaena* nach Entfernung seiner Schleimhaut. Rechte Seite. Natürliche Grösse (grosses Thier). Die Tube verläuft in Wirklichkeit nicht, wie in der Figur, nach hinten, sondern nach aussen. a Ruhezustand der Musculatur. b Contractionszustand (Schlingact). 1 *M. constrictor pharyngis superior* und seine Genossen (cf. „Rachen von *Phocaena communis* LESS.“), 2 *M. salpingo-pharyngeus*, 3 *M. dilatator tubae* (rudimentär), 4 *M. levator veli*, 5 Tuba Eustachii, 5' Orificium pharyngeum tubae; Linie *xx* giebt diejenige Linie an, in welcher Rachenschlauch und Tube am knöchernen Rachenrohr festgewachsen sind.

fachen wie sinnreichen Mechanismus bewerkstelligt zu werden: Wenn sich beim Schlingact (Fig. N b) der in einen Muskel (1) vereinigte *M. constrictor pharyngis superior*, *M. palato-pharyngeus* (Pars externa) und *M. thyreo-palatinus* (cf. „Rachen“, p. 28) contrahirt, so muss sich der Rachenschlauch nicht nur verkürzen, entsprechend der Anordnung seiner longitudinalen Fasern, sondern auch in der Quere zusammenrollen, entsprechend der constrictorartigen Anordnung seiner untern Fasern (cf. „Rachen“, p. 77). Das ist nun nur so denkbar, dass die hintere Hälfte des Muskels, welche,



im Gegensatz zur vordern dem knöchernen Nasenrohr nicht adhärenz ist, sich von dem letztern entfernt, und dies ist wiederum nur möglich, wenn sich die weiten, zwischen Rachenschlauch und Knochen gelegenen Venen (Fig. L c) in entsprechender Weise mit Blut füllen. Wenn nun der Constrictor und seine Genossen sich zusammenrollen, so wird sich der hintere, nicht fixirte Rand dieser Muskeln dem vordern fixirten nähern. Dem hintern Rand aber liegt die mediale (in der schematischen Zeichnung die vordere) Wand der Tube an. Diese Wand aber ist beweglich und muss sich deshalb von der lateralen hintern, am Knochen fixirten Wand der Tube abheben, indem sie dem nach vorn rückenden hintern Constrictorrand folgt.

Natürlich wird die Tube auch beim Wal durch den Schlingact geöffnet. Schluckt nun der Wal, während er der Ruhe pflegt, d. h. während er, an der Oberfläche des Wassers schwimmend, sein äusseres Nasenloch über den Wasserspiegel erhebt, so erfolgt bei ihm die Tubenventilation auf normale Weise. Schluckt er aber, seine Beute verschlingend, während er taucht, so befindet er sich in Bezug auf sein Mittelohr in derselben Lage wie der Mensch, welcher bei zugehaltener Nase (TOYNBEE'scher Versuch) schluckt; d. h. die Luft wird in der Paukenhöhle verdünnt. Aber diese Verdünnung wird ganz im Gegensatz zum Menschen beim Wal dadurch momentan ausgeglichen, dass die in Fülle in dem Mittelohr des Wales vorhandenen dünnwandigen Venen sich durch die Aspiration mehr mit Blut füllen und den negativen Druck ausgleichen. Schon aus diesem Grunde kann also das Schlucken unter Wasser keinen nachtheiligen Einfluss auf die Spannung des Trommelfells und die Gehörknöchelchenkette des Wales haben, selbst wenn diese Organe dieselbe Beweglichkeit hätten wie bei den Landsäugethieren. Hiervon indess im nächsten Capitel.

#### 4. Die Paukenhöhle.

##### a) Morphologie.

Uebersicht. Entfernen wir die äussere Lippe der Unterfläche der Bulla (Fig. 8 u. 9, Taf. 13), so haben wir die eiförmige Paukenhöhle eröffnet. Sie ist geräumig, doch nicht übermässig, denn die Paukenhöhle des Seehundes oder des Löwen ist z. B. etwa ebenso

gross. Zwar liess die breite Unterfläche der Bulla auf eine grössere Paukenhöhle schliessen, indess ist ja die innere Lefze der Bulla solide (cf. Fig. A) und kann sich deshalb nicht an der Bildung der Paukenhöhle betheiligen.

Zunächst fällt uns die abnorme Dicke, im Durchschnitt etwa  $\frac{3}{4}$  mm, und Auflockerung der ganzen Paukenhöhlenschleimhaut auf. Durch diese Veränderung treten Einzelheiten der Paukenhöhle, Gehörknöchelchen, Trommelfell etc., ganz im Gegensatz zu den Landsäugethieren, erst nach Entfernung der Schleimhaut zu Tage. Eine derartige Beschaffenheit kennen wir ausser beim Wal nur noch beim Seehund. Nach TANDLER, dessen Angaben ich vollkommen bestätigen kann, ist hier die Schleimhaut noch dicker, etwa 1 mm stark, und verdickt sich sogar am Promontorium so stark, dass man hier mit TANDLER von einem Corpus cavernosum reden kann, welches jedoch nicht gesondert, wie beim Wal, in die Paukenhöhle vorspringt. Im Gegensatz zum Wal ist indess der eigentlich schalleitende Apparat, das Trommelfell und die Gehörknöchelchen, wie immer, von zarter Schleimhaut bekleidet. TANDLER hält es für wahrscheinlich, dass die Verdickung der Schleimhaut den Zweck habe, durch ihre Anschwellung beim Tauchen den Wasserdruck, der hierbei auf der Aussenfläche des Trommelfells lastet, zu paralsiren. Diese Möglichkeit soll nicht bestritten werden, allein es will mich wahrscheinlicher dünken, dass wir es hier mit einer akustischen Einrichtung (siehe Physiologie) zu thun haben.

In der Paukenhöhle fällt nun sofort ein eigenthümlicher Gefässkörper, das Corpus cavernosum tympanicum, auf, der die Gehörknöchelchen verdeckt. Wir werden ihn aber erst später eingehend betrachten.

Nach Entfernung der Schleimhaut, des Corpus cavernosum und auch der soliden innern Lippe der Bulla haben wir nun die Ansicht, wie sie uns Fig. 10, Taf. 13, giebt. Wir bemerken an der Innenseite der Paukenhöhle das mächtig gewölbte Promontorium (6), das Tympanicum mit dem nach innen sehenden ovalen Fenster (8) und dem nach hinten sehenden runden Fenster (9). Im ovalen Fenster sitzt der Steigbügel (14). Zu ihm krümmt sich der lange Fortsatz des Ambos herab (13). Vor dem Ambos liegt der Hammer (11). Die ganze Kette der Gehörknöchelchen liegt im obern Abschnitt der Paukenhöhle, der obern Nebenhöhle HYRTL'S, oder dem Cavum epitympanicum. Hammer und Steigbügel haben ihren Muskel (15 u. 16), und der N. facialis (17) tritt, vom Steigbügel verdeckt, aus der Apertura tym-

panica canalis Fallopie heraus, verläuft dann frei durch die Paukenhöhle und verlässt sie an ihrem hintern Ende. Somit hätten wir also alle Theile in der Paukenhöhle wiedergefunden, wie sie den Landsäugethieren — abgesehen natürlich vom Gefässkörper — eigen sind, und auch die allgemeine Anordnung der Theile ist dieselbe, wie wir sie bei der grössten Zahl der Säugethiere zu finden gewohnt sind. Allein sie haben im Einzelnen eine Anzahl sehr merkwürdiger Abweichungen aufzuweisen. 1) Das Trommelfell ist weit vom Hammer entfernt und vermittelst eines langen, spornartigen Fortsatzes mit dem Hammer, welchem der Stiel so gut wie fehlt, verbunden. 2) Vom Hammer geht ein gekrümmter Fortsatz fast direct nach aussen zur Wand der Bulla. Das ist der Proc. Folianus des Hammers, wie wir später sehen werden, der also beim Wal statt nach vorn nach aussen verläuft. 3) Dringen wir mit einer Sonde unter dem Sporn des Trommelfells dorsalwärts gegen das Cavum epitympanicum vor, so findet die Sonde hier keinen Widerstand, sondern kommt an der Dorsalfäche des Tympano-Perioticums zum Hiatus epitympanicus heraus.

Diese drei Abnormitäten finden sich nun sämmtlich im lateralen Abschnitt der Paukenhöhle vor. Es ist also möglich, dass sie von einer Abnormität dieses Abschnitts selbst abhängen, und diese ist in einer starken Ausbauchung der lateralen Bullawand gegeben. Durch diese hat die Paukenhöhle in der Breite erheblich gewonnen, und zwar das Stück, welches seitlich von der Linie *aa*, der äussern Grenzlinie der Gehörknöchelchenkette, gelegen ist. Da nun die Gehörknöchelchenkette so ziemlich an ihrem gewöhnlichen Orte liegen blieb, wie die alten Beziehungen der Knöchelchen unter sich und zur obern Nebenhöhle beweisen, so musste beim Process der Ausbauchung die Verbindung zwischen Trommelfell und Hammer in die Länge gezogen werden und der Proc. Folianus des Hammers, welcher beim Wal mit der Bullawand verwachsen ist, seine sagittale Richtung in eine transversale umändern. Endlich verdankt auch der Hiatus epitympanicus seine Entstehung dem Abrücken der lateralen Bullawand. Denn mit ihr wurde auch der Trommelfellring und mithin auch seine obere Unterbrechung, die Incisura Rivini, nach aussen abgerückt. So entstand zwischen dieser Incisur und dem Perioticum ein Spalt, der Hiatus epitympanicus. So sehen wir denn in der Ausbauchung der lateralen Bullawand die bisher nicht erkannte Ursache für jene 3 Abnormitäten. Die Bedeutung der Ausbauchung aber werden wir später kennen lernen.

Entfernen wir nun zum Schluss auch den Rest der Bulla mit dem Trommelfell, die Gehörknöchelchen mit ihren Muskeln und den N. facialis, so bleibt uns das Perioticum (Fig. 11, Taf. 13) übrig. Wir überblicken, nachdem wir den Knochen ein wenig um seine sagittale Axe gedreht haben, das Dach des medialen, also des ursprünglichen Theiles der Paukenhöhle. Es wird in seiner vordern Hälfte von der Spitze des Petrosus (3) und vom Proc. anterior petrosi (4), in seiner hintern Hälfte vom Proc. post. (mastoideus) petrosi (5) gebildet. Zwischen beiden Hälften befindet sich eine leichte Incisur für den Hiatus epitympanicus. Was uns nun hier besonders interessirt, das ist die obere Nebenhöhle, d. h. jener Raum, in welchem Hammer und Ambos lagen. Von einer Höhle kann hier nun gar nicht die Rede sein, denn die obere Nebenhöhle wird ganz allein durch ein flaches Grübchen (7) im hintern Theil des Proc. anterior repräsentirt. In diesem Grübchen lag der Hammerkopf, von dem Grübchen nur durch einen haarfeinen Zwischenraum, nicht aber, wie es in Fig. A fälschlich gezeichnet ist, durch einen grössern Zwischenraum getrennt. Die Verbindungsstelle (7) des kurzen Amboschenkels mit dem Perioticum liegt dagegen schon an der medianen Wand des Hiatus epitympanicus (8). Der Proc. post. endlich ist rinnenartig ausgehöhlt (10) zur Aufnahme des N. facialis.

Doch wenden wir uns nach dieser topographischen Uebersicht über die Paukenhöhle jetzt ihren Gebilden im Einzelnen zu:

### Das Trommelfell.

Das Trommelfell, jene durchsichtige Bindegewebsmembran, welche zwischen äusserm Gehörgang und Paukenhöhle ausgespannt ist, ist gewöhnlich quer oval und bei den Säugethieren derartig trichterförmig nach innen eingezogen, dass die Spitze des Trichters etwas nach vorn sieht. Es ist mit seiner Peripherie in den Trommelfellring, Annulus tympanicus, eingefügt. Der Annulus tympanicus befindet sich dort, wo der Gehörgang gegen die Paukenhöhle steil abfällt, und springt sehr häufig ein Stückchen in die Paukenhöhle, seltener gegen den Gehörgang vor. Seine Continuität ist oben durch die Incisura Rivini unterbrochen. Auch bei den Thieren, bei welchen er nicht vorspringt, ist er kenntlich durch eine kreisartige Rinne, Sulcus tympanicus, im medialsten Theil des Gehörgangs. In diese Rinne ist das Trommelfell eingefalzt. Das Trommelfell besteht aus starren, zu einer Membran zusammengeführten Bindegewebsfasern, die radiär und circular verlaufen. Die Radiärfasern bilden die laterale Schicht und streben dem Hammergriff zu, mit welchem sie besonders an seiner Spitze fest verbunden sind. Diese Verbindungsstelle beginnt, wie der Hammergriff, an der Incisura Rivini und endigt, wie der

Hammergriff, in der Spitze des Trommelfeltrichters, dem Umbo. Die Verbindung von Trommelfell und Hammergriff befindet sich also etwa in einer transversalen Ebene und ist mehr oder minder in dieser Ebene senkrecht gestellt. Die Radiärfasern bilden die mediale Trommelfellschicht und lassen das Centrum des Trommelfells frei. Gegen die Peripherie zu verdicken sich Radiär- und Circulärfasern zum Annulus tendineus des Trommelfells. Er liegt im Sulcus tympanicus und ist fest mit ihm verwachsen, indem sowohl Radiär- wie Circulärfasern in das Periost des Annulus tympanicus übergehen. — Abweichungen von diesem allgemeinen Verhalten des Trommelfells sind nicht selten, doch nicht principieller Art. Sie sind von CUVIER zusammengestellt, aber irrelevant für die vorliegende Arbeit.

Das Trommelfell von *Phocaena* bildet ein unregelmässiges Queroval. Es ist ebenfalls trichterförmig eingezogen, jedoch derartig, dass der Umbo eine Linie bildet, welche horizontal gestellt ist. Das Trommelfell ist dick und undurchsichtig. Zu diesen unwesentlichen treten nun zwei fernere Veränderungen von so wesentlicher Art hinzu, dass wir sie eingehend besprechen müssen. Sie betreffen die Beziehungen des Trommelfells zum Annulus tympanicus und zum Hammergriff.

Dem Annulus tympanicus von *Phocaena* fehlt der typische Falz fast überall. Nur am Proc. medius (Fig. 12b, Strecke 2) und am Proc. posterior zunächst der Incisura Rivini (Strecke 6) ist ein Falz vorhanden. Doch ist er so unbedeutend, dass es den Eindruck macht, als sei der Knochen an dieser Stelle nur mit einer Nadel geritzt. An den übrigen Strecken tritt an die Stelle des Falzes ein scharfer Knochengrat, welcher in den Strecken 3 und 5 glattrandig, in den Strecken 1 und 4 aber gezackt ist. Von diesem so modificirten Annulus nimmt das Trommelfell seinen Ursprung, und zwar in einer Weise, wie sie der jeweiligen Configuration des Annulus entspricht, d. h. an der gefalzten Strecke 2 und 6 hat der Trommelfellrand einen, wenn auch schwachen, Annulus tendineus, an den glatten Strecken 3 und 5 ist er nicht verdickt und glatt oder sehr fein gezähnt, an den gezackten Strecken 1 und 4 hat er grobe Zacken, die von den Knochenzacken entspringen. Die Trommelfellzacken sind in Strecke 1 so gross (cf. Fig. 12c), dass hier geradezu zackige Defecte der bindegewebigen Grundlage des Trommelfells vorhanden sind, gedeckt natürlich innen von der Schleimhaut der Paukenhöhle, aussen von der Haut des Gehörgangs. Diese charakteristischen Zacken hat bereits BEAUREGARD gesehen.

Die Verbindung zwischen Trommelfell und Hammergriff-Rudiment wird, wie wir gesehen haben, durch eine spornartige Ausziehung des Trommelfells vermittelt. Der Sporn ist nach vorn innen gerichtet und horizontal gestellt. Er hat eine dorsale und ventrale Breitseite, sowie eine vordere und hintere Kante. Die vordere Kante steht etwas tiefer als die hintere. Der Sporn ist  $4\frac{1}{2}$ —5 mm lang,  $1\frac{1}{2}$ —2 mm im Mittel breit und  $\frac{1}{2}$  mm dick. Er ist sehnig glänzend, und schon mit blossen Auge bemerkt man an ihm eine feine Längsstreifung, welche in eine radiäre Streifung des Trommelfells continuirlich übergeht. Das Mikroskop lässt an dem in Xylol aufgehellten Trommelfell diese Streifung noch deutlicher hervortreten und lehrt uns, dass alle Radiärfasern des Trommelfells auf den Sporn übergehen und dass diesem Umstand der durchaus solide Sporn seine Dicke und Starrheit verdankt, die weit über diejenige des eigentlichen Trommelfells hinausgeht. Auch die Circulärfasern, welche, mit Ausnahme der grossen Randzacken, das ganze Trommelfell medial bedecken, gehen auf den Sporn ziemlich weit hinauf. Alles in allem ist also der Sporn nichts weiter als das lang ausgezogene Centrum des Trommelfells, und Bezeichnungen für diesen Sporn als fleischeriger Auswuchs des Trommelfells (HUNTER, der Entdecker des Spornes, und HYRTL) oder Ligament des Trommelfells (HUXLEY, BEAUREGARD, DENKER) treffen nicht den Kern der Sache.

Die Ansatzlinie des Trommelfells resp. dessen Spornes am reducirten Manubrium mallei steht nun nicht, wie gewöhnlich, senkrecht, sondern beinahe wagerecht (Fig. 12c 2). Das heisst also: Das Centrum des Trommelfells ist nicht nur ausgezogen, sondern gleichzeitig auch gedreht worden. Die Drehung ist in der Richtung des Pfeiles erfolgt, wie er in Fig. 12c eingezeichnet ist. Die Drehung ist in der Weise vor sich gegangen, dass die ursprünglich dorsale Kante des Spornes eine stärkere Schwenkung machte als die ursprünglich ventrale. Das geht sehr deutlich aus der schaufelartigen Gestaltung der hintern Kante des Spornes bei seinem Uebergang auf das eigentliche Trommelfell hervor und aus der Krümmung der Radiärfasern, welche der Schaufelkrümmung entspricht. Beides zeigt ein Blick auf die dorsale Fläche des Spornes (Fig. 12c) ohne weiteres. Die Schaufel des Spornes reicht bis an die Peripherie des Trommelfells. Daher müssen die Circulärfasern sämmtlich die Höhe der Schaufel erklimmen und liegen hier, wo sie auf die grössere Fläche der Schaufel vertheilt sind, weiter von einander entfernt als an dem eigentlichen Trommelfell, wo sie dicht gedrängt neben einander liegen.

Durch die starke Ausziehung des Centrums des Trommelfells wurde ein erheblicher Zug auf seinen Ansatz am Annulus tympanicus ausgeübt. Er brachte den Sulcus tympanicus nicht nur in einem grossen Theil seines Verlaufs zum Verstreichen, sondern zog ihn sogar zu einem Knochenkamm aus, ganz ähnlich, wie ein starker Muskelzug seine Ansatzstelle am Knochen allmählich ebenfalls auszieht. Endlich aber lösten sich die Fasern des Trommelfells zum Theil aus ihrer Verbindung mit dem Annulus, und das musste natürlich hauptsächlich dort geschehen, wo zum Längszug durch das Abrücken des Trommelfells vom Hammer noch der Querszug durch die Drehung des Trommelfellsporns sich hinzugesellte, d. h. in der vordern Trommelfelhälfte (cf. Fig. 12c). Die hier haften gebliebenen Fasern aber zogen weiter am Knochenkamm des Annulus und erzeugten auf ihm noch besondere Knochenzacken.

So haben wir also gesehen, dass bei den Zahnwalen das Abrücken der lateralen Paukenhöhlenwand vom Hammer nicht nur zur Spornbildung des Trommelfells führt, sondern auch zur Umgestaltung des Annulus tympanicus und zur partiellen Lösung des Trommelfells von ihm. Bei den Bartenwalen, welche im Umbau ihrer Nase und ihres Rachens den Landsäugethieren noch viel näher stehen als die Zahnwale, im Umbau ihres Mittelohrs aber nach den vielen hierüber bekannten und mannigfach zerstreuten Beobachtungen sich eng an die Zahnwale anlehnen, ist nicht nur das Trommelfell in derselben Weise wie bei den Zahnwalen vom Hammer abgerückt, sondern hat sich auch noch blasenartig weit in den äussern Gehörgang vorgestülpt nach der Beobachtung von BUCHANAN, welche von BEAUREGARD bestätigt ist. Diese Ausbauchung des Trommelfells aber ist, wie die Spornbildung bei den Zahnwalen, aus akustischen Gründen erfolgt, wie wir später erfahren werden, doch ist sie die vollkommenere Einrichtung, und diese Umformung der Gestalt des Trommelfells scheint mir der einzige Punkt auf dem ganzen Gebiete der obern Luftwege und des Ohres zu sein, in welchem die Bartenwale in ihrer Anpassung an das Wasserleben den Zahnwalen voran sind.

### Der Hammer.

Der Hammer besteht stets aus einem Kopf, welcher mit dem Ambos articulirt, und aus einem Griff, welcher mit dem Trommelfell in ganzer Länge verwachsen ist und von oben aussen nach unten innen verläuft. Diese Grundgestalt des Hammers erfährt nun bei den meisten Gattungen der Säugethiere einen weitem Ausbau, und dieser erreicht bei den

Feliden eine besondere Vollkommenheit: Beim Hammer des Löwen (cf. Fig. O die punktirten Linien), den wir als Paradigma eines vollkommen entwickelten Hammers wählen wollen, schiebt sich zwischen Kopf (1) und Griff (3) ein Hals (2) ein. Der Hals trifft, wie immer, den Griff in einem nach innen zu offenen stumpfen Winkel. Das obere Ende des Manubriums treibt zwei Fortsätze, einen nach aussen (3'), den sog. Proc. brevis, und einen nach innen (3''), den Proc. muscularis für den Ansatz des M. tensor tympani. Der Hals schickt einen Fortsatz nach vorn (2'), den Proc. longus, gracilis, Folianus oder Ravii. Er bildet eine sagittal gestellte dünne Knochenplatte und ist an seiner vordern Kante beim Löwen wie bei vielen andern Säugethieren das ganze Leben hindurch mit dem Tympanicum verwachsen.

Von ganz besonderm Interesse ist für uns die Richtung der Gelenkfläche des Hammers. Diese ist aus zwei Flächen zusammengesetzt, welche in einem stumpfen bis rechten Winkel zusammentreffen. Bei allen von mir auf diesen Punkt besonders untersuchten Säugethieren, dem Hund, Löwen, Seehund, Pferd und Rind, sah die eine Gelenkfläche nach hinten, die andere nach aussen und mehr oder minder nach oben. Wir können also diese Richtung der Gelenkflächen mit gewissem Recht als eine gesetzmässige betrachten, ohne zu behaupten, dass nicht Ausnahmen vorkommen können.

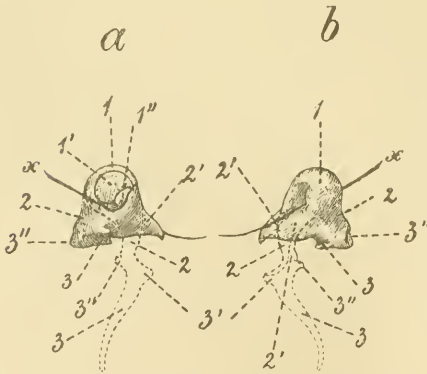


Fig. O. Rechter Hammer von *Phocaena*. a in der Ansicht von hinten, b in der Ansicht von vorn. 2 :-1. Es ist mittels punktirter Linien der rechte Hammer des Löwen in entsprechender Ansicht eingezeichnet, unter Benutzung des Hammerkopfs von *Phocaena*. 1 Caput mallei, 1' Articulatio interna cum incede, 1'' Articulatio post. cum incede, 2 Collum mallei, 2' Proc. longus seu Folianus, 3 Manubrium mallei, 3' Proc. brevis mallei, 3'' Proc. muscularis mallei (bei *Phocaena* statt dessen eine Grube), x Borste im Canaliculus pro chorda tympani.

Der Hammer der Wale nun, welcher sowohl bei den Zahnwalen als den Bartenwalen nach demselben Typus (HYRTL, DORAN) gebaut ist, unterscheidet sich sehr wesentlich von dem gewöhnlichen Verhalten. Als unangefochten kann es zunächst nur gelten, dass er einen Kopf hat, d. h. denjenigen Theil, welcher mit dem Ambos articulirt. Der Kopf muss uns deshalb als Ausgangspunkt unserer Betrachtungen dienen, und es ist zunächst nothwendig, festzustellen, dass er seine gewöhnliche, durch die Richtung der Gelenkflächen charakterisirte Lage beibehalten hat. Es blickt die grössere, mehr plane Gelenkfläche (1') direct nach hinten, nicht, wie CUVIER



meint, nach hinten und oben, die kleine, etwas convexe Fläche (1<sup>u</sup>) nach innen und oben, und beide Gelenkflächen treffen sich in einem scharf eingeschnittenen rechten Winkel. Nach dieser Feststellung ist es nun möglich, den Hammer von *Phocaena* und *Felis leo* zum Vergleich in eine identische Lage zu bringen. Natürlich ist der Vergleich nur brauchbar, wenn man bei beiden Thieren den gleichseitigen Hammer nimmt, nicht aber, wenn man den ungleichseitigen (rechter Hammer vom Bartenwal, linker von der Katze) nimmt, ein Unglück, welches DORAN in fig. 13 und 14 seiner tab. 63 zustiess. In Fig. O ist nun der rechte Hammer eines Löwen in den rechten Hammer einer *Phocaena* eingezeichnet, in der Art, dass die ähnlich gestalteten Köpfe mit ihren gleich gestalteten Gelenkflächen sich decken. Dieses Bild soll der Mittelpunkt unserer fernern Betrachtungen sein.

Ist zunächst ein Hals vorhanden? Wohl unbestritten, ja. Denn zwischen dem Punkt, welcher sich durch seine Verbindung mit dem M. tensor tympani als homolog dem Proc. muscularis legitimirt (3<sup>u</sup>), und dem Kopf (1) liegt eine ganze Strecke (2), welche also als Hals anzusprechen ist. Der Hals hat aber eine Verschiebung erfahren. Denn er verläuft vom Kopf aus nicht, wie gewöhnlich, nach unten und aussen, sondern nah unten und innen.

Vom Hals geht nun ein Fortsatz (2') aus. Dieser Fortsatz kann nur der Proc. Folianus sein. Denn einen andern Fortsatz, der vom Halse ausgeht, kennen wir nicht. Doch CAMPER und DENKER halten diesen Fortsatz für das Manubrium mallei. Zunächst ist das doch deshalb schon sehr unwahrscheinlich, weil das Manubrium stets mit dem Trommelfell in Beziehung steht, dieser Processus aber nicht. Dann aber giebt es noch einen weitem Beweis dafür, dass dieser Processus der Proc. Folianus ist. Er ist nämlich mit der Paukenwand verwachsen, und zwar mit einer Grube in der Paukenwand (cf. Fig. 10 2), welche die Glaserspalte ist, weil durch sie auch die Chorda tympani, wie wir später sehen werden, hindurchtritt. Die Verbindung des Hammerhalses aber mit der Glaserspalte ist eben der Proc. Folianus. DENKER sah bei *Phocaena* noch einen zweiten Fortsatz des Hammers in knöcherner Verbindung mit dem Tympanicum treten und hält diesen für den Proc. Folianus. Während er den ersten Fortsatz abbildet, fehlt leider die Abbildung dieses zweiten. Ich kann somit nicht sagen, was DENKER unter diesem Fortsatz versteht, kann aber versichern, dass eine zweifache Verbindung des Hammers mit der Paukenwand nicht existirt. — Es wird nun von allen Autoren als grosse Merkwürdigkeit beschrieben, dass bei den Walen der Proc. Folianus mit der

Glaserspalte verwachsen sei. Das ist aber durchaus nicht merkwürdig. Zunächst ist er beim neugeborenen Menschen wenigstens immer (HYRTL) mit der Glaserspalte verwachsen. Beim Menschen aber (SCHWALBE) und bei vielen Säugethieren wird er später resorbirt, so dass die Verbindung mit der Glaserspalte fortfällt. Bei andern Thiergattungen hingegen bleibt die Verbindung das ganze Leben hindurch bestehen. HYRTL nennt als solche die Affen, die Raubthiere und die Insectenfresser, irrthümlich aber auch den Menschen. Ich hatte nun Gelegenheit, mir diese Verbindung beim Löwen und Igel genau anzusehen. Sie besteht hier wirklich als knöcherne Verwachsung. Die Thatsache der knöchernen Verwachsung des Proc. Folianus der Wale mit der Glaserspalte hat an und für sich also gar nichts Aussergewöhnliches an sich. Das Aussergewöhnliche liegt vielmehr darin, dass, während bei den andern Thieren der zu einer äusserst dünnen und elastischen Lamelle zugespitzte Proc. Folianus federt, der Proc. Folianus bei den Walen wegen seiner Dicke nicht federt, dass also deshalb der Hammer hier unbeweglich ist. Die Starrheit ist eine so absolute, dass selbst bei starker Lupenvergrößerung und stärkerm Druck der Hammer unbeweglich erscheint, um schliesslich bei Verstärkung des Druckes plötzlich abzubrechen. — Ausser seiner Dicke hat der Proc. Folianus die merkwürdige Eigenschaft, zu einer nach oben offenen Halbrinne zusammengerollt zu sein. Diese Eigenschaft ist nebensächlich. Die dritte bisher nicht beachtete Eigenschaft, dass der Proc. Folianus nach aussen, nicht nach vorn zieht, ist weniger nebensächlich in so fern, als sie uns, wie erwähnt, mit den Beweis für das Abrücken der lateralen Paukenwand nach aussen liefert. — Bei *Phocaena* ist nur die Spitze des Proc. Folianus mit der Glaserspalte verwachsen, bei *Delphinus delphis* aber seine ganze vordere Kante.

Als dritter und letzter Bestandtheil des Hammers bei *Phocaena* bleibt uns das Manubrium mit seinen beiden Fortsätzen zu untersuchen. Wir haben natürlich das Manubrium an der Stelle zu suchen, wo sich der Trommelfellsporn an den Hammer ansetzt. Diese Stelle ist bei *Phocaena* constant durch einen kurzen, feinen, horizontal gestellten Falz an der Aussenseite des Hammers gekennzeichnet, welchen DENKER zuerst und allein beschrieb. Bei *Phocaena*, und wahrscheinlich ist das bei den andern Zahnwalen ebenso, liegt nun der Falz auf der Kuppe eines meist ganz niedrigen Tuberculums. In diesem Falle muss man also das Tuberculum für das Rudiment des Manubriums halten und das Vorhandensein eines Manubriums bejahen. Seltner fehlt aber ein Tuber-

culum, und in diesem Fall muss man das Vorhandensein verneinen, wie es seitens CUVIER's und BEAUREGARD's geschieht. Noch seltner aber findet sich statt des Tuberculum ein wirklicher, wenn auch winziger, Processus. Das fand ich bei sämtlichen Phocänen, welche mir zur Verfügung standen nur 2mal, und der markanteste Fall ist in Fig. O abgebildet (3). Er nähert sich dem Manubrium des *Monodon* (DORAN), und dieser bildet wieder den Uebergang zu dem grössern (HYRTL, DORAN) Rudiment des Manubriums bei den Bartenwalen. Wir haben also als erste Thatsache zu registriren, dass ein kleines Rudiment des Manubriums bei *Phocaena* meist vorhanden ist. Es folgt die zweite Thatsache, dass dieses Rudiment gedreht ist, und zwar in zwiefacher Richtung: 1) sieht das Rudiment, vom Halse aus gerechnet, entsprechend der horizontalen Stellung des Trommelfellsporns nicht nach unten, sondern nach aussen, und 2) ist die Ansatzlinie des Trommelfellsporns entsprechend der Drehung desselben keine verticale, sondern eine horizontale, was beim Trommelfell ja beides erwähnt wurde.

Es folgt die Frage nach dem Proc. brevis. HYRTL ist zur Annahme geneigt, dass das Tuberculum an der Aussenfläche des Hammers als Proc. brevis anzusehen sei, dass also das eigentliche Manubrium ganz fehle. Das wäre ja nicht unmöglich. Allein die Thatsache, dass sämtliche Radiärfasern des Trommelfells sich an das Tuberculum ansetzen, lässt es als sicher erscheinen, dass das Tuberculum den Rest des ganzen Manubriums repräsentirt. Und wo ist an dem rudimentären Manubrium nun der Proc. brevis zu suchen? An dem hintern Ende der nach aussen sehenden Ansatzlinie des Trommelfells am Manubrium, während das dem Centrum des Trommelfells entsprechende Ende des Hammergriffs an das entgegengesetzte Ende der Ansatzlinie zu verlegen ist. Das geht klar und deutlich aus dem Vergleich der Fig. 12 c und Fig. O a hervor. — Der Proc. muscularis fehlt bei *Phocaena* endlich. Dagegen findet sich an der nach innen gerichteten Spitze des Halses eine kleine rundliche Vertiefung (Fig. O 3''), in welcher sich der Tensor tympani mit seiner spitz zulaufenden Sehne ansetzt. Bei *Phocaena* fand ich die Grube ausnahmslos, an einem Hammer von *Delphinus delphis* dagegen sah ich statt der Grube einen winzigen Processus. Endlich mag noch der Umstand Erwähnung finden, dass der Hammer der Befestigungsbänder mit dem Tympanicum vollkommen entbehrt.

Beim Embryo von 7,1 cm finden wir im Sagittalschnitt (Fig. P) den Hammergriff (3<sub>m</sub>) knorpelig gut präformirt. Auf-

fallend ist seine Richtung nach hinten, die in den weiter lateral gelegenen Schnitten sogar in eine solche nach hinten oben übergeht. Denn beim Schafsembryo von 6,4 cm finde ich den Hammergriff nach unten gerichtet, ebenso in der Abbildung des Plattenmodells, welche HERTWIG vom 8 cm langen menschlichen Embryo giebt. Mit der fortschreitenden Reducirung ändert aber der embryonale Hammergriff seine nach hinten gehende Richtung in eine solche nach vorn um, wie das aus der Betrachtung des Schlussresultats der Drehung des Hammergriffs resp. des Trommelfellsorns in Fig. O resp. in Fig. 12 hervorgeht.

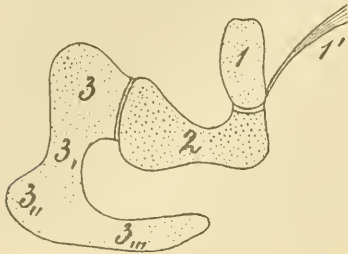


Fig. P. Sagittalschnitt durch die Gehörknöchelchenkette eines 7,1 cm langen *Phocaena*-Embryos. 20:1. 1 Stapes, 1' M. stapedius, 2 Incus, 3 Caput mallei, 3' Collum mallei, 3'' Verbindung mit dem MECKEL'schen Knorpel, 3''' Manubrium mallei, nach hinten gerichtet.

Der M. tensor tympani (Fig. 10 5) ist ein 0,7—0,8 mm langer und 0,1—0,15 mm breiter Muskel. Er entspringt von der ventralen Fläche der Felsenbeispitze und zieht in einer mehr oder minder tief eingegrabenen Rinne (cf. Fig. 11) des Proc. ant. petrosi

zwischen Promontorium und Proc. tubarius tympanici nach hinten zu jenem Grübchen am Hammer, wo er sich bei jüngern Individuen muskulös, bei ältern sehnig ansetzt. Sein Nerv, vom 3. Ast des Trigemini, ist nicht schwer darstellbar, und seine Arterienästchen, 2—3 an der Zahl, stammen aus dem arteriellen Wundernetz, welches im Corpus cavernosum pterygoideum enthalten ist, und sind die einzigen Gefässe der Paukenhöhle, welche sich tadellos injiciren liessen. Auffallend ist es, dass sich weder an dem frischen noch an dem conservirten Muskel Spuren von Degeneration nachweisen lassen, obwohl der Muskel bei der starren Befestigung des Hammers functionslos ist. Diese Eigenschaft theilt er mit allen phylogenetisch functionslos gewordenen Muskeln, z. B. den äussern Ohrmuskeln des Menschen. — Es wäre nun nicht nöthig gewesen, diesen Muskel so genau zu beschreiben, wenn nicht ein eigenes Missgeschick über ihm waltete. Denn nach CUVIER „scheint“ der Muskel bei *Phocaena* zu fehlen, nach DENKER fehlt er bei *Phocaena*, nach BEAUREGARD ist er bei *Delphinus delphis* nicht vorhanden. Bei diesem Zahnwal ist er aber gerade so gut vorhanden wie bei *Phocaena*, wovon ich mich an einem alten Spirituspräparat unserer Sammlung überzeugen konnte, ja er inserirte hier sogar an einem winzigen Proc. muscularis des Hammers.

Die *Chorda tympani* steht beim Zahnwal in so enger Beziehung zum Hammer, dass sie zweckmässig mit dem Hammer besprochen wird. Sie durchbohrt nämlich den Hammerkopf. Der enge *Canaliculus pro chorda tympani* des Hammerkopfes beginnt an seiner hintern Seite dicht unterhalb der Gelenkfläche, durchsetzt den Hammerkopf von hinten nach vorn und endigt in jener Höhlung an der Vorderfläche des Hammers, in welche die Hohlrinne des *Proc. Folianus* gegen den Kopf zu ausläuft. In Fig. O befindet sich eine Borste (*x*) in dem Canälchen. Dass nun der Hammergriff bei den Walen durchbohrt sei, das fiel einzig und allein RAPP auf, jenem anspruchslosen, aber scharfen Beobachter und nüchternen Beurtheiler, welcher mit grossem Unrecht lediglich als geschickter Compiler angesehen wird. Denn er hat an jenem kleinen, ihm zur Verfügung stehenden Material jeden Falls vieles gesehen, was andere vor ihm nicht gesehen hatten, und benutzt im Uebrigen die Literatur in sehr gründlicher, aber absolut legaler Weise. Dass aber die *Chorda tympani* durch den Canal hindurchziehe, das ist bisher unbekannt. — Die *Chorda* verlässt den *Facialis* bei seinem Austritt aus der Paukenhöhle, durchsetzt nach vorn den *Proc. tympanici post.*, erscheint auf dessen Paukenhöhlenfläche wieder, verläuft in einer Schleimhautfalte zu jenem Eingang in den *Canaliculus mallei* und ist von jetzt ab unsern Blicken entschwunden. Doch das Mikroskop trifft sie im Hammergriff wieder (Fig. R a 4) und dann in der dorsalwärts offenen Halbrinne des *Proc. Folianus*, welche sie zur Glaserspalte geleitet, die für ihren Durchtritt ein Löchelchen besitzt. — Eine Durchbohrung des Hammerkopfes seitens der *Chorda tympani* kommt bei keinem andern Säugethier vor, wohl aber eine Durchbohrung des *Proc. Folianus* beim Igel (HYRTL) und bei andern Insectivoren (DORAN). Im *Proc. Folianus* des Igels, welcher enorm gross ist, findet sich auch thatsächlich ein ovales Loch. Dagegen verläuft die *Chorda*, wie ich mich überzeugte, beim Seehund nicht, wie HYRTL vermuthete, durch einen Spalt, welcher sich zwischen der eigentlichen Hammer-Ambos-Articulation und einer unter ihr befindlichen, den Robben eigenthümlichen zweiten kleinern Articulation zwischen Hammer und Ambos vorfindet. — Weshalb nun die *Chorda* beim Wal ihren Verlauf durch den Hammerkopf nimmt, ist nicht sicher zu sagen, wahrscheinlich thut sie es aber deshalb, weil der Weg durch den Hammerkopf der directeste zwischen Austrittsstelle der *Chorda* aus dem *Proc. tympanici post.* und Eintrittsstelle in die lateralwärts abgerückte Glaserspalte ist. Es muss die Abrückung der Glaserspalte aber schon in früher Zeit, vor vollendeter Verknöcherung

des Hammerkopfes vor sich gehen. Eine genauere Zeitbestimmung dieses Processes kann ich nun Mangels entsprechenden Materials nicht geben, sie liegt aber zwischen dem Entwicklungsstadium, in welchem der 7,1 cm und der 68,0 cm lange *Phocaena*-Embryo sich befindet. Denn bei jenem ist das Tympanicum noch nicht angelegt, und der noch knorpelige Hammer ist von der bereits nachweisbaren Chorda noch nicht durchbohrt, in diesem Stadium aber ist die Entwicklung der Paukenhöhle in ihrer ganzen Eigenart bereits vollendet. — Die Chorda tympani des Wales ist ausserordentlich dünn, viel dünner als beim Menschen, beim Seehund, Schaf, Rind und beim Pferd, bei welchen ich sie zum Vergleich aufsuchte. Sie steht an der Grenze der Präparirbarkeit, und diesem Umstand ist es auch wohl zuzuschreiben, dass ihr abnormer Verlauf bisher unbekannt blieb. Weshalb aber die Chorda beim Wal so dünn ist, lässt sich wohl vermuthen: Ausser sensiblen Fasern führt die Chorda ja Geschmacksfasern der Zunge und Secretionsfasern den Speicheldrüsen zu. Der Geschmackssinn ist aber bei den Walen in Anbetracht der absoluten Glattheit der Zungenoberfläche offenbar nur sehr schwach entwickelt, und die Speicheldrüsen fehlen bekanntlich dem Wale ganz. Beides aber muss zu einer Reduction der in der Chorda verlaufenden Nervenfasern, also auch zu einer Verdünnung der ganzen Chorda führen.

Es beschäftigt uns schliesslich noch die Frage, aus welchem Grunde denn das Manubrium mallei rudimentär wurde, und wir werden später erfahren, dass das Motiv ein akustisches ist.

### Der Ambos und der Steigbügel.

Der Ambos (Fig. Q a) ist klein im Vergleich zum Hammer. Er hat, wie immer, einen Körper (1) zur Verbindung mit dem Hammer,

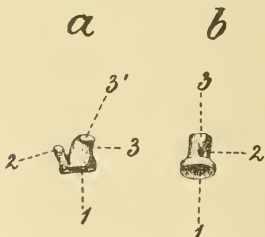


Fig. Q. a Rechter Ambos von *Phocaena*, von innen gesehen. 2: 1. 1 Corpus incudis mit der Articulationsfläche für den Hammer, 2 Proc. brevis, 3 Proc. longus, 3' Gelenkfläche für den Stapes. b Rechter Steigbügel von *Phocaena*, von hinten gesehen. 1 Basis stapedis, 2 Spatium intercrurale, 3 Capitulum mit einem Tuberculum für den Ansatz des M. stapedius.

einen kurzen Fortsatz (2) zur Verbindung mit dem Tympanicum und einen langen Fortsatz (3) zur Verbindung mit dem Steigbügel. Die Gelenkflächen am Corpus passen genau auf die Gelenkflächen des

Hammers und sind dem entsprechend configurirt. Der kurze Fortsatz ist auffallend dünn und viel dünner als der lange, der auffallend dick ist. Das Dickenverhältniss, in welchem die beiden Schenkel zu einander stehen, ist also umgekehrt wie bei den Landsäugethieren. Die Erklärung wird uns die Physiologie geben. Beide Fortsätze stehen in einem etwas spitzen Winkel zu einander. Die Situation des Ambosses lässt sich mühelos übersehen, wenn man durch den Hiatus epitympanicus reflectirtes Licht in den Recessus epitympanicus wirft. Man sieht dann den kurzen Schenkel nach hinten und oben, den langen nach hinten und unten gerichtet. Die Befestigungsstelle des kurzen Fortsatzes am Tympanicum befindet sich in einem Grübchen (Fig. 11 10), welches an der innern Wand des Hiatus epitympanicus gelegen ist, und zwar oberhalb der Halbrinne des Facialis, gegenüber der Fenestra ovalis. Das ist genau dieselbe Stelle, an welcher sich auch bei den übrigen Säugethieren nach HAGENBACH der Incus an das Perioticum befestigt. Die Befestigung geschieht, wie immer, mittels eines, aber sehr schwachen, Ligaments. Der lange Fortsatz trägt an seiner Spitze die Gelenkfläche für den Stapes. Die Spitze des Fortsatzes ist, wie immer, rechtwinklig nach innen abgebogen, ist jedoch nicht gegen den übrigen Fortsatz als Sylvisches Knöchelchen eingeschnürt. Ein derartiges Verhalten findet sich nur noch bei *Elephas*, *Hippopotamus*, *Trichechus* und *Manis* (HYRTL).

Der Steigbügel (Fig. Q b) besteht ebenfalls, wie immer, aus einer Fussplatte (1), zwei Schenkeln, einem obern und einem untern, und einem Köpfchen (3). Die Fussplatte ist nicht oval, sondern fast rund und an der dem Vorhof zugewandten Fläche concav. Die Schenkel sind, wie bei allen Cetaceen, äusserst dick und plump. Das Spatium intercrurale (2) ist in Folge dessen sehr eng. Es lässt beim jungen Thier eine Nadelspitze durch und wird später enger. Mit fortschreitendem Alter scheint die Oeffnung vollkommen zuwachsen zu können, wie es RAPP, HYRTL und DORAN beim Narwal und bei andern Zahnwalen fanden. Am Köpfchen befindet sich die Articulation mit dem langen Ambosschenkel sowie ein Tuberculum für den Ansatz des M. stapedius. Der Stapedius (Fig. 10 16) nimmt seinen Ursprung von der hintern Umrandung des runden Fensters, ist kräftig und entbehrt, wie der Tensor tympani, etwaiger Degenerationszeichen vollkommen.

Das Hammer-Ambossgelenk (Fig. R a) ist beim 7,1 cm langen Embryo (Fig. P) noch als durchgehender Gelenkspalt zu erkennen. Beim 68 cm langen Embryo aber ist bereits der Spalt zum grössten Theil geschwunden, und beim ausgetragenen Thier (Fig. R a)

sieht man ihn nur noch hier und da. Die grösste Strecke der Gelenkflächen aber ist knorpelig mit einander verwachsen, und man muss daher von einer *Synchondrose* des Hammers und Ambosses sprechen. Es fehlt dabei jeder Reizzustand sowohl im Knorpel wie im umgebenen Knochen. Der Knorpel selbst ist im Innern des Gelenks nicht verdickt, denn er weist hier nur eine 6—8fache Schichtung der Knorpelzellen auf. Dagegen ist er an der Peripherie des Gelenks deutlich verdickt. — Eine Verwachsung des Hammer-Ambossgelenks kommt bei andern Säugethieren nicht vor, dagegen unterbleibt bei den Nage-thieren die embryonale Abtrennung des Ambosses vom Hammer, welche ja beide Theile des MECKEL'schen Knorpels sind, und Hammer und Amboss bilden ein continuirliches Knochenstück.

Fig. R a.



Fig. R b.

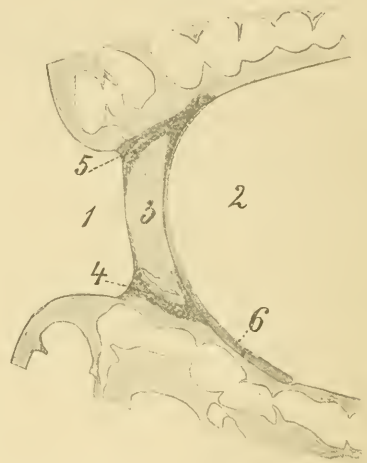


Fig. R. a Schnitt durch das Hammer-Ambossgelenk von *Phocaena*, Länge des Thieres 125 cm. 20 : 1. 1 Hammer, 2 Amboss, 3 Hammer-Amboss-Gelenkknorpel, 4 Chorda tympani. b Frontalschnitt durch die Steigbügel-Vorhofs-Verbindung, seitlich von den Steigbügelchenkeln geführt. Länge des Thieres 116 cm. 30 : 1. 1 Nische des ovalen Fensters, 2 Vestibulum, 3 Stapesplatte, 4 obere Verbindung (Synchondrose) zwischen Steigbügelplatte und Fenster-nische, 5 untere Verbindung desgl., das Lgt. annulare ist hier noch zum Theil erhalten, 6 hyaline Masse, der Steigbügelplatte innen aufliegend. NB. Die Hohlräume in der Knochensubstanz sind Kunstprodukte, entstanden durch übermässige starke Gasentwicklung beim Entkalken.

Das Amboss-Steigbügelgelenk ist ebenfalls durch Synchondrose ankylosirt. Der Knorpel bietet nichts Besonderes. Das Gelenkband aber ist erheblich verstärkt, wodurch diese an und für sich schwächste Stelle der Gehörknöchelchenkette gefestigt wird. Unter das Mikroskop bekam ich das Gelenk nur zerrissen, da es mir nicht möglich war, es unversehrt aus der festen Kette der Knöchelchen



herauszunehmen. Von seiner Unbeweglichkeit muss man sich daher in situ überzeugen, und auch das gelingt nicht so ohne weiteres, wenn man die Bulla öffnet. Denn häufig bricht bei der Unberechenbarkeit der Sprünge, die beim Aufbrechen in der Bulla entstehen, die letztere so, dass das Gelenk gesprengt wird. Wenn man hingegen durch den hintern weiten Spalt in die unverletzte Bulla hineinblickt, so übersieht man das Gelenk leicht und kann sich von seiner festen Fügung überzeugen.

Die Steigbügel-Vorhofs-Verbindung (Fig. R. b) ist ebenfalls erheblich verändert. Der Steigbügel sitzt vollkommen unbeweglich im ovalen Fenster, und das schon beim 68 cm langen Embryo, denn selbst bei Lupenvergrößerung betrachtet, vermag man weder am Köpfchen des Steigbügels vermittlels einer Nadel eine Bewegung hervorzubringen noch eine solche bei der gleichen Manipulation an einem Wassertropfen zu constatiren, welchen man in das runde Fenster nach Entfernung der Fenstermembran eingebracht hat. Es sind hier also dieselben makroskopischen Voraussetzungen erfüllt, aus denen man an der menschlichen Leiche die (pathologische) Stapes-Ankylose diagnosticirt. Nur lässt sich beim Wal die Nichtbewegung des Labyrinthwassers nicht wie beim Menschen an den eröffneten Halbcirkekanälen nachweisen, denn diese sind beim Wal sehr schwer auffindbar und äusserst eng (cf. Labyrinth). Dagegen gelang es mir stets, den Steigbügel bald leichter, bald schwerer mittels einer Pinzette aus dem ovalen Fenster zu entfernen. Es geschah das jedes Mal unter einem Ruck und unter glatter Trennung des Randes der Steigbügelplatte aus dem ovalen Fenster. Indess gelingt es nie, wie bei den Landsäugethieren, den Steigbügel in das Vestibulum hineinzudrücken, und zwar deswegen nicht, weil der Stapes sich auf die gegen das ovale Fenster vorspringende Spindel des Vestibulums stützt (cf. Fig. Z a 2). — Die mikroskopische Untersuchung ergibt bei einem 116 cm langen Thier Folgendes: Das Lgt. annulare ist nur an der untern Umrandung des Fensters noch gut abgegrenzt. Die radiäre Anordnung seiner Fasern ist noch deutlich zu erkennen, jedoch ist das Ligamentum wenig durchsichtig und sehr schmal. An der obern Umrandung indess ist es nur noch stellenweise angedeutet, im Uebrigen aber haben die Knorpelzellen, welche den Rand der Stapesplatte und das ovale Fenster bedecken, das Lgt. annulare vollständig durchsetzt und gehen in einander über. Es besteht also an diesen Stellen, wie am Hammer-Amboss-Gelenk, eine Synchronrose.

Wahrscheinlich ist bei grössern Exemplaren von *Phocaena* die Synchronrose eine allgemeine, ja, es ist sogar wahrscheinlich, dass sie

in eine Synostose übergeht. Denn HYRTL, der Entdecker der Stapes-Ankylose beim Wal, sagt: „Der Stapes eines Narwal, dessen Schläfenbein, um seinen Thran zu verseifen, in Aetzkallilauge gesotten wurde, stand nach stundenlangem Kochen fest und widerstand allen Versuchen, ihn mit Gewalt aus dem ovalen Fenster zu heben. Ebenso *Delphinus albicans*. Selbst bei den kleinen Arten (*Delphinus phocaena* und *tursio*) hält zuweilen der Stapes bei alten Exemplaren so fest, dass er lieber bricht, als weicht.“ DENKER indess leugnet überhaupt die Stapes-Ankylose beim Wal, indem er ausführt: „Die Ansicht, dass der Stapes bei den Walthieren im Vorhofsfenster ankylosirt sei, konnte ich bei keinem der mir vorliegenden Präparate bestätigen; ohne besondere Mühe konnte ich das Knöchelchen bei sämtlichen Schläfenbeinen (es wurden 3 Schädel von *Phocaena* untersucht) aus der Nische der Fenestra vestibuli herausziehen.“ DENKER scheint hiermit doch wohl nur ausdrücken zu wollen, dass er keine knöcherne Stapes-Ankylose constatiren konnte. Die Thatsache der Ankylose an sich muss also bestehen bleiben, und das ist sehr wichtig für die physiologischen Schlüsse, die wir später ziehen werden. — Eine Steigbügel-Ankylose kommt bei keinem andern Säugethier vor (HYRTL). Beim Menschen ist die pathologische Stapes-Ankylose ein nicht seltenes Vorkommniss.

#### Das Corpus cavernosum tympanicum.

Beim Vergleich des cavernösen Körpers vom 68 cm langen Embryo (3 Fig. 8, Taf. 13) mit demjenigen eines Thieres von mittlerer Grösse (3 Fig. 9, Taf. 13) fällt uns Folgendes auf: Der cavernöse Körper des Embryos füllt die Paukenhöhle zum grössten Theil aus, so dass nur der laterale Theil des Spornes des Trommelfells (4) sichtbar ist. Er ist ein länglich runder, praller Körper, und seine Oberfläche zeigt etwa das Bild von vielfach gewundenen Dünndarmschlingen. Der cavernöse Körper des grössern Thieres füllt die Paukenhöhle nur noch zum kleinsten Theil aus, so dass der Sporn des Trommelfells fast ganz sichtbar ist. Er ist ein plattenartiger, schlaffer Körper, und in seine Oberfläche schneiden unregelmässige Furchen ein. Injicirt man jedoch das Corpus cavernosum, was von der Jugularis aus leicht möglich ist, so schwillt es etwa um die Hälfte seines Umfangs an.

Denkt man sich in Fig. 9 die dicke innere Hälfte (5) der Bulla entfernt, so hat man die Ansicht, wie sie in Fig. T schematisch wiedergegeben ist. Man bemerkt, dass der cavernöse Körper der Bulla nur das Ende einer Gefässplatte (10) ist, welche durch die Fissura

tympano-periotica (Fig. A u. H zwischen 9 u. 10) die Paukenhöhle verlässt, um am Sinus petrosus inferior (Fig. A u. H 22) zu enden. In ihn münden die cavernösen Hohlräume des Körpers aus, wodurch der Boden des Sinus ein siebartig durchlöcherntes Aussehen gewinnt (7 Fig. 14, Taf. 13). Auch mit der Jugularis int. hängt der Körper mittels seiner hintern Kante ein kleines Stückchen weit zusammen, und in diesem Bezirk ist die Jugularis ebenfalls siebartig durchlöchernt. Endlich hat der Körper noch nach unten zu in die Vena pterygoidea (16 Fig. 3, Taf. 12) vermittels einiger kleiner Venen Abfluss.

Fig. S a.

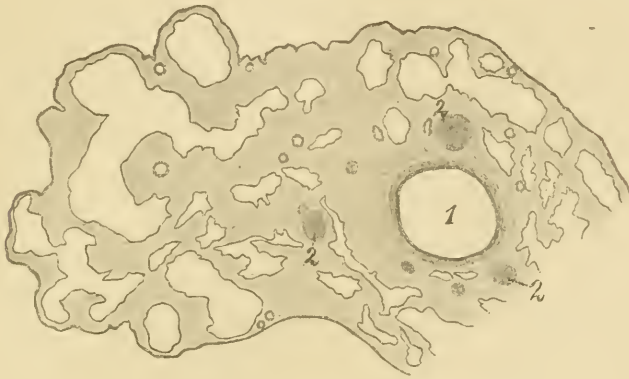


Fig. S b.



Fig. S. Corpus cavernosum tympanicum, Querschnitt durch die dickste Stelle. a Vom 68 cm langen Embryo von *Phocaena*. b Von einem Exemplar von 116 cm Länge. 8 : 1. 1 Carotis interna, 2 Plexus tympanicus.

Im Durchschnitt bemerkt man beim Embryo (Fig. S a) die zum Theil recht grossen Hohlräume von zartem Bindegewebe umhüllt: beim ältern Thier (Fig. S b) aber sind sie sehr viel kleiner, und das umhüllende Bindegewebe ist zu schmalen, aber festen Bindegewebsbalken zusammengeschrumpft.

Der Körper berührt die Gehörknöchelchenkette, an welcher er mittels Schleimhautfalten befestigt ist, nur in Rückenlage des Thieres; bei der gewöhnlichen Bauchlage aber hängt er der Schwere gemäss in die Bulla herab. In den meisten Fällen entsendet er einen besondern

gestielten Fortsatz zum runden Fenster, welches er bisweilen nur lose, bisweilen aber so fest ausfüllt, dass er, will man ihn zu Gesicht bekommen, quasi aus der Nische des Fensters entwickelt werden muss. In den selteneren Fällen, wo ein derartiger Fortsatz fehlt, ist aber die Nische ebenso vollkommen durch ihre stark verdickte Schleimhaut ausgefüllt. In jedem Falle also ist die Nische des runden Fensters verstopft.

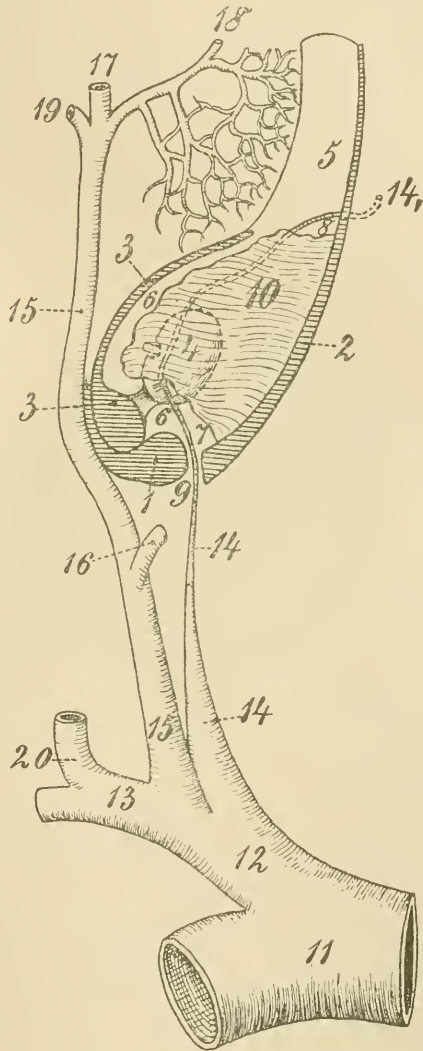
Ein derartiger Körper ist nur bei den Walen bekannt und bei ihnen durch HUNTER entdeckt, der ihn in seinem Aussehen treffend mit dem Plexus choroideus der Hirnkammern vergleicht. In der Zwischenzeit hat er nur wenig Beachtung gefunden, und seine morphologische Bedeutung ist bis heute räthselhaft. Allein die Beziehung zur Carotis interna, welche, wie wir sogleich sehen werden, durch diesen Körper verläuft, gestattet es, ihn mit von RECTORŽIK beim Menschen entdeckten, die Carotis im Canalis caroticus umspinnenden cavernösen Gewebe zu homologisiren. Ob dieses auch bei Säugethieren bisher beschrieben ist, konnte ich nicht eruiren. Jedoch ist mit Sicherheit anzunehmen, dass es hier vorkommt, denn es hat dieselbe Aufgabe, wie sie diejenigen venösen Plexus ganz allgemein haben, welche die Knochen durchsetzenden Arterien begleiten, die Aufgabe, die pulsatorischen Excursionen der Arterien in Knochenkanälen zu ermöglichen. Natürlich ist seine physiologische Aufgabe beim Wal eine andere, sie ist eine akustische (s. Physiologie). BRESCHET hat übrigens beim Wal den Körper schon ganz richtig gedeutet, denn er sagt, dass bei diesem Thier eine Verlängerung des Sinus cavernosus der Dura in die Pauke eindringe. — Zum Schluss fragt es sich noch, weshalb der cavernöse Körper mit zunehmendem Alter nicht unerheblich schrumpft. Ich glaube, diese Schrumpfung ist die Folge der Dehnung, welche die Wurzel des Körpers durch die Senkung des Tympano-Perioticums (s. Fig. A) erleidet.

#### Die Arteria carotis interna.

Die Carotis int. (Fig. T 14) entspringt aus der Anonyma (12) als ein dickes Gefäß, welches an Umfang der Carotis ext. (15) nicht nachsteht. Sie verjüngt sich aber in ihrem oralwärts gerichteten Verlauf sehr bald und sehr stark und erreicht schon etwa 3 cm nach ihrem Ursprung die Dünne eines Fadens (ca. 0,15 mm). In diesem Zustand dringt sie in die Incisura basi-paroccipitalis (9) ein, in welcher sie das oberflächlichste aller der Gebilde ist, welche diese Incisur passiren. Sie steigt am vordern Ende der Incisur etwas dorsalwärts, was in der

Figur nicht zu sehen ist, und wendet sich dann etwas nach aussen, um das Perioticum (4) unterhalb des runden Fensters zu erreichen, an dessen Umrandung sie durch einige fibröse Stränge befestigt ist. Das Stück vom vordern Rande der Incisur bis zum runden Fenster verläuft frei durch den peribullären Luftraum zwischen Proc. paroccipitalis (1), Proc. basioccipitalis (2) und Perioticum (4), gleichsam als Stiel (hinterer Stiel) des Corpus cavernosum tympanicum, und ist durch seine saitenartig straffe Spannung ausgezeichnet. Die laterale Abweichung dieses Stückes und seine straffe Spannung ist offenbar herbeigeführt durch das früher bereits besprochene laterale Abrücken des Tympano-Perioticums vom übrigen Schädel. An der Fenestra rotunda betritt die Carotis die Paukenhöhle und verläuft, in vielfachen leichten Schlingelungen über das Promontorium hinweg und ihm

Fig. T. Verlauf der Carotis interna. Rechte Seite. Ansicht von unten. Länge des Thieres (*Phocaena*) 116 cm. Natürliche Grösse. 1 Proc. paroccipitalis, 2 Proc. basioccipitalis, 3 Tympanicum, 4 Perioticum, 5 Vestibulum pneumaticum, 6 Cavum tympani, 7 hinterer Eingang in den Sinus pneum. peripetrosus, 8 vorderer Eingang desgl., 9 Incisura basi-paroccipitalis, 10 Corpus cavernosum tympanicum, 11 Arcus aortae, 12 Art. anonyma, 13 Art. subclavia, 14 Art. carotis int., 14' Canalis caroticus der Schädelbasis, 15 Art. carotis ext., 16 Art. maxillaris ext., 17 Art. maxillaris int., 18 Art. pterygoideo-palatina (palatina descendens), 19 Art. temporalis prof., 20 Art. occipitalis.



dicht anliegend (s. Fig. A), von hinten nach vorn durch dieselbe, und zwar mitten durch das Corpus cavernosum tympanicum hindurch. Diese Strecke ist gegen den hintern Stiel scharf abgeknickt und nicht mehr

straff gespannt. Am vordern Ende der Bulla verlässt die Carotis das Corpus cavernosum und die Paukenhöhle und wendet sich dann nach innen dem Canalis caroticus zu, in welchem sie zur Schädelhöhle emporzieht. Das Stück von dem vordern Rande der Bulla bis zum Canalis caroticus springt in das Vestibulum pneumaticum (Fig. T 5) vor, man kann es daher den vordern Stiel des Corpus cavernosum nennen (Fig. 8 u. 9 3'). Er unterscheidet sich vom hintern Stiel durch seine geringe Spannung und dadurch, dass er nicht allseitig frei ist. — Beim Embryo von 68 cm ist von einer Verengung der Carotis noch keine Rede, es fehlt auch der hintere Stiel, weil noch keine Abrückung des Tympano-Perioticums erfolgt ist, und die Carotis verläuft in einem gleichmässig und leicht gekrümmten Bogen durch die Pauke.

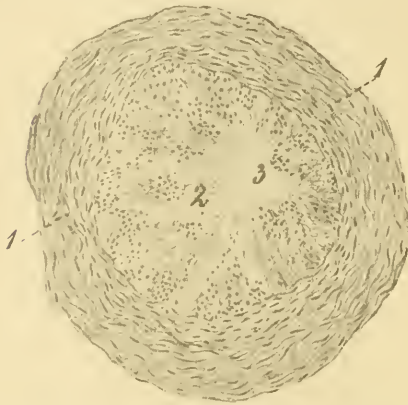


Fig. U. Schnitt durch die Carotis int. im vordern Abschnitt der Paukenhöhle. 116 cm lange *Phocaena*. 75 : 1. 1 Media, 2 Intima, 3 Lumen.

Der Querschnitt (Fig. S b 1 u. U) ergibt, dass die Adventitia, Media (Fig. U 1) und Intima (Fig. U 2) stark verdickt ist. Die Verdickung der Intima hat die Andeutung einer zapfenförmigen Anordnung, und in den centralen Partien sind die Kerne nicht mehr färbbar. Die elastische Haut zwischen Media und Intima ist geschwunden. Innerhalb des Corpus cavernosum tympanicum war bei dem 116 cm langen Thier (Fig. S b) noch ein grösseres Lumen vorhanden, im vordern Stiel (Fig. U) war das Lumen nur noch spaltförmig und

fehlte im Canalis caroticus vollkommen. Wir haben es also mit einer Obliteration der Carotis zu thun, welche bei dem 116 cm langen Thier cerebralwärts bereits vollendet ist, während sie cordalwärts der Vollendung nahe ist. — Diese Verdünnung der Carotis fand sich bei allen Thieren mit Ausnahme des 68 cm langen Embryos, und zwar war die Carotis bei den ältern Thieren dünner als bei den jüngern. Beim 68 cm langen Embryo aber ist das Lumen noch weit, und die 3 Schichten der Carotis sind, wie aus dem Vergleich mit der Carotis ext. hervorging, noch nicht verdickt. Nur die elastische Haut zwischen Media und Intima zeigt eine auffallende Stärke (s. Fig. S a, der schwarze Saum nach aussen von der Intima). Auch die Vasa vasorum und die

Arterien im Corpus cavernosum sind noch weit, beim 116 cm langen Thier aber sind beide ebenfalls obliterirt.

Sowohl RAPP wie STANNIUS sprechen von der Carotis interna der Zahnwale, allein die beiden merkwürdigen Facta, dass sie durch die Paukenhöhle geht und sich zur Dicke eines Fadens verjüngt, sind von keinem der sonst so gründlichen Autoren erwähnt. Daraus kann man schliessen, dass das Gefäss, welches sie als Carotis interna angesehen haben, nicht die Carotis interna gewesen ist, welche sich als Carotis interna dadurch legitimirt, dass sie aus der Art. anonyma kommt und durch den Canalis caroticus in die Schädelhöhle zieht. Der Erste und bisher Einzige, welcher die Carotis int. durch die Paukenhöhle ziehen sah, war BEAUREGARD. Er hat offenbar ein sehr junges Thier (*Delphinus delphis*) vor sich gehabt, denn er hebt die Verdünnung der Carotis nicht besonders hervor, deutet sie indess, und zwar erst in der Paukenhöhle, in seiner allerdings sehr primitiven Zeichnung an. Die übrigen Autoren erwähnen resp. zeichnen die Carotis int. nur bis zur Incisura basi-parooccipitalis, BARKOW (bei *Phocaena*, erwachsenes Thier) ohne jegliche Verjüngung und TURNER (bei *Globiocephalus*) mit ganz leichter Verjüngung nahe der Incisur. MURIE indess fiel die Verjüngung mehr in die Augen, denn er sagt von der Zeichnung TURNER's, dass sie die Verjüngung nicht genügend wiedergebe. — Die Thatsache der Verjüngung der Carotis bis zur Obliteration ist also neu. Dass die wirklichen Verhältnisse bisher nicht vollkommen aufgedeckt wurden, liegt an der schwierigen Präparation der verdünnten Strecke. Die Schwierigkeit erreicht in der Incisur ihren Höhepunkt, denn hier ist die Carotis mit dem die Incisur ausfüllenden schwartigen Bindegewebe innig verwachsen. Nur die Ueberzeugung, welche mir der Embryo verschaffte, dass die Carotis auch beim ältern Thier den Verlauf durch die Paukenhöhle nehmen müsse, liess mich nicht ermüden, die Darstellung derselben immer wieder zu versuchen, aber ein namentlich in der Incisur einwandfreies Präparat erhielt ich schliesslich nur ein Mal. Erwähnen möchte ich noch, dass DENKER, welchem ich auf der Versammlung der Deutschen Otologen in Breslau im Jahre 1901 das Corpus cavernosum im Schnitt zeigte, die Vermuthung aussprach, dass es sich um die obliterirte Art. stapedia handle. Ich konnte dem damals nicht widersprechen, weil ich die Wahrheit noch nicht kannte. Auch in seiner kürzlich erschienenen Arbeit über *Phocaena* hält DENKER diese Vermuthung noch aufrecht. Eine Art. stapedia hat aber *Phocaena* gar nicht, denn im Spatium

intercrurale des Stapes befindet sich kein Gefäss, wovon ich mich mit dem Mikroskop überzeugte.

Ein Verlauf der Carotis int. durch die Paukenhöhle war bisher nur bei einigen Insectenfressern durch die feinen Untersuchungen HYRTL'S bekannt, bis BEAUREGARD zeigte, dass auch bei den Wiederkäuern die Carotis interna durch die Paukenhöhle verlaufe. Ja, bei diesen findet sich dasselbe Verhältniss wie beim Wal, d. h. beim Embryo ist die Carotis ausgezeichnet entwickelt, später aber wird sie sehr dünn, sie „atrophirt“; ob sie obliterirt, sagt BEAUREGARD nicht. In diesem verdünnten Zustand hielt man die Carotis bisher für die Meningea media. — Die Obliteration der Carotis hat natürlich eine vollkommene Umänderung der arteriellen Versorgung des Gehirns zur Folge. Diese soll im Schlusscapitel dieser Arbeit betrachtet werden.

In der nächsten Nähe der Carotis interna und parallel mit ihr verläuft durch die Paukenhöhle innerhalb des Corpus cavernosum (s. Fig. S a u. S b 2) und durch die beiden Stiele der Plexus tympanicus. Ich gab mir redliche Mühe, den Plexus tympanicus vollständig zu präpariren, allein die Schwierigkeiten in dem lockern Corpus cavernosum und besonders in der mit Schwarte ausgefüllten Incisur waren zu gross. Immerhin konnte ich Folgendes constatiren: Der Plexus besteht aus 3 etwa der Carotis gleich dicken Nerven und aus mehreren dünnen Verbindungsfasern. Einer der dicken Fasern geht in das in der Incisur liegende grosse und dicke Ganglion jugulare über. Nach vorn geht ein Faden in den Canalis caroticus, ein anderer zum Foramen ovale; von ihm zweigt sich ein dünner Faden zu dem sehr kleinen Ganglion oticum ab. — Principielle Abweichungen werden ja am Plexus wohl nicht vorhanden sein, die Abweichungen bestehen wahrscheinlich nur im Verlauf der Nervenfasern, herbeigeführt durch die Verschiebung des Tympano-Perioticums.

#### b) Physiologie.

Schallwellen der Luft können von jedem Punkt der Oberfläche unseres Kopfes aus zum Labyrinth gelangen, denn alle Medien leiten ja den Schall, die Knochen leiten, „die Luft leitet, Membranen leiten, Gehörknöchelchen leiten, jedes thut, was es nicht lassen kann“ (JOH. MÜLLER). Man kann zunächst den Weg der Schallwellen durch Haut und Kopfknochen trennen von dem Weg durch Gehörgang und Trommelfell, den letztern aber wieder in den Weg quer durch die Gehörknöchelchen zum ovalen Fenster, den Weg quer durch die Pauke zum runden Fenster und den Weg quer durch die Pauke zum Promontorium und direct durch dasselbe hindurch. Es fragt sich nur, auf welchem Wege die Schall-



leitung die günstigste ist, und diesem Wege werden wir die Bestimmung zusprechen, den Schall zu leiten, die andern Wege aber als rein accidentell betrachten.

Wir beginnen unsere physiologischen Betrachtungen mit der Schalleitung beim Menschen und den Landsäugethieren, bei welchen sie uns naturgemäss am besten bekannt ist: Den Weg der Schallwellen der Luft direct durch die Schädelknochen ohne Benutzung des Gehörganges können wir von vorn herein als minderwerthig ausschalten, denn selbst bei lose zugehaltenem Gehörgang tritt eine wesentliche Abschwächung der Luftschalleitung ein. Es bleibt also der Weg durch den Gehörgang als der gangbarere übrig, und jede der drei Eintrittspforten ins Labyrinth, welche von hier aus in Betracht kommen, ist gelegentlich als die beste Eingangspforte in Anspruch genommen worden. Wir wollen indess hier schon als feststehend annehmen, dass der Weg durch Gehörknöchelchen und ovales Fenster der geeignetste ist, die vergleichend-anatomische Begründung dafür aber erst später bringen und diesen Weg zunächst auch allein weiter betrachten.

JOH. MÜLLER, welcher die Schalleitung zuerst einer exacten Untersuchung (1840) unterwarf, glaubte, dass die transversalen Schwingungen des Trommelfells, in welche diese Membran durch die Schallwellen der Luft versetzt wird, keine Bewegung der Gehörknöchelchen hervorbringen könnten, denn der Steigbügel als Endglied der Kette müsse dabei in das Labyrinthwasser hineingedrückt werden, und das sei unmöglich, weil das Wasser ja so gut wie incompressibel sei. So gelangte er zu der Annahme, dass die Gehörknöchelchen den Schall nur molecular fortleiten. Man sieht, dieser Irrthum wurde dadurch hervorgerufen, dass MÜLLER nicht an die Möglichkeit des Ausweichens dachte, welche dem Labyrinthwasser durch die Existenz des runden Fensters gegeben ist. Diese Möglichkeit erkannte EDUARD WEBER (1851) durch directe Beobachtung des runden Fensters an der Leiche, deren Trommelfell oder Stapes hin und her bewegt wurde. Er stellte deshalb die Lehre auf, dass die Schwingungen des Trommelfells sich als Hebelbewegungen dem Hammer und Amboss und als Stempelbewegung dem Steigbügel mittheilen und dass durch diese Bewegung der Gehörknöchelchen der Schall zum Labyrinthwasser geleitet werde. So schaffte WEBER das Fundament unserer Ansicht von der Schalleitung, doch weitem Forschern blieb es vorbehalten, die Feinheiten der Mechanik dieses Apparats zu untersuchen. POLTZER (1861) registrirte durch Glasfäden, welche er an die Gehörknöchelchen klebte, ihre Bewegung sehr exact auf die rotirende Trommel, MACH u. KESSEL (1874) untersuchten dieselben aufs feinste mit dem Stroboskop und BUCK mit dem Mikroskop, allein sie waren stets nur bei ziemlich intensiver Schallwirkung auf das Trommelfell sichtbar, und es blieb immer noch der Einwand des Mathematikers RIEMANN zu beseitigen, dass es unbewiesen sei, dass auch schwache Schallwellen den Schalleitungsapparat in Bewegung setzen könnten. Da unsere physikalischen Hilfsmittel zur Beobachtung dieser feinen Bewegungen nicht hinreichen, suchte HELMHOLTZ (1868) die Möglichkeit

derselben durch mathematische Berechnung, welche von der feinern Anordnung der Trommelfellfasern ausging, nachzuweisen. Indess der directe Nachweis fehlt immer noch. Trotzdem ist heute nicht mehr daran zu zweifeln, dass selbst die schwächsten Schallwellen im Stande sind, Bewegungen des Trommelfells und der Gehörknöchelchen hervorzubringen, nachdem Telephon und Phonograph uns darüber belehrt haben, in welch hohem Grad gespannte Membranen im Stande sind, Schallwellen der Luft aufzunehmen und weiter zu geben.

Noch nicht vollkommen aufgeklärt ist die Function der Muskeln der Gehörknöchelchen, des Tensor tympani und des Stapedius. Vom erstern wissen wir nur, dass er bei ganz intensiven Tönen oder Geräuschen in Zuckung versetzt wird (OSTMANN, 1898) und dass dieser sog. Tensorreflex ein akustischer ist (HAMMERSCHLAG u. A.). Man hat den Muskel deshalb als Schutzmuskel für das Labyrinth aufgefasst. Ferner wissen wir, dass bei der Durchschneidung des Tensors eine Ueberempfindlichkeit des Gehörs gegen hohe Töne auftritt (KESSEL), und deshalb betrachten wir ihn zugleich als Schalldämpfer. Weiter ist es durch HELMHOLTZ' feine Untersuchungen klargelegt, dass der Tensor durch seinen Tonus den Leitungsapparat in einem Zustand mittlerer Spannung erhält, der wahrscheinlich für seine Schwingungsfähigkeit der geeignetste ist. Dagegen steht es fest, dass der Tensor nicht die Fähigkeit besitzt, den Spannungsgrad des Apparats den aufzunehmenden Schallwellen jeweilig anzupassen, also eine Art Accommodation in schnellster Folge zu vollziehen, nachdem OSTMANN (1898) nachgewiesen, dass die HENSEN'schen Versuche am curaresirten Hund (1878), welche jener Annahme zur Stütze dienten, anders gedeutet werden müssen, als sie HENSEN deutete. — Vom Stapedius wissen wir durch POLTZER (1867), dass bei seiner isolirten Contraction eine leichte Bewegung des Trommelfells nach aussen und zugleich eine Verminderung des Labyrinthdruckes eintritt, weshalb der Stapedius als Antagonist des Tensors angesehen wird, und durch OSTMANN (1899), dass seine Contraction beim Hunde, wenn eine Katze in den Schwanz gekniffen wird und miaut, also im Moment des Aufhorchens, zu constatiren ist. — Eine ganz andere Function, auch Accommodation, aber in einem andern als in dem bisher üblichen Sinne, kann man den Muskeln zuschreiben, wenn man die Consequenzen, welche man aus der Schalleitung beim Wal ziehen muss, auf die Landsäugethiere überträgt. Das werden wir später sehen.

Der Wal hat einen nahezu obliterirten Gehörgang. Das Lumen, welches gegen das Trommelfell zu noch vorhanden ist, ist mit abgestossenen Gehörgangsepithelien ausgefüllt. Dem Trommelfell ist daher die Möglichkeit, durch Schallwellen nennenswerth bewegt zu werden, entzogen. Die Gehörknöchelchen können deshalb vom Trommelfell aus nicht mehr bewegt werden und werden ankylosisch, denn Gelenke, welchen die Möglichkeit entzogen wird, sich zu bewegen, ankylosiren. Nur ist die feinere Veränderung, welche sich an einem

phylogenetisch ankylosirten Gelenk vollzieht, eine andere als bei dem künstlich ankylosirten Gelenk. Bei der phylogenetischen Ankylose verwachsen die knorpeligen Gelenkenden ohne Structurveränderung einfach mit einander, wie es bei den Gehörknöchelchen des Wales beschrieben wurde. Bei der künstlichen Ankylose aber fasert sich der Gelenkknorpel auf und wird durch Bindegewebe ersetzt, wie REYHER an Hunden feststellte, denen er ein Bein lange Zeit eingypste. — Nun dürften die Gehörknöchelchen beim Wal trotz Fortfalls ihrer Bewegungen seitens des ruhig gestellten Trommelfells eigentlich gar nicht ankylosiren, da ja die zweite bewegende Kraft für die Gehörknöchelchen, die Muskeln, keine auffallende Veränderung ihres Umfanges und ihrer Structur erleiden. Wenn also trotzdem die Ankylose eintritt, so muss man annehmen, dass im Meere die Gelegenheit der Muskeln, sich accommodativ oder reflectorisch zu contrahiren, nicht häufig genug gegeben sei.

Dem Wal-Labyrinth können Schallwellen weder durch Vermittlung des schwingungsunfähigen und dazu noch vom Hammer fast gelösten Trommelfells noch durch das verstopfte runde Fenster in nennenswerther Weise zugeführt werden. Es bleibt daher als Leitungsweg der Schallwellen zum Labyrinth nur der Weg direct durch die Kopfknochen hindurch und der Weg von der Bulla aus durch den mit ihr verwachsenen Proc. Folianus und die ankylosirte Gehörknöchelchenkette übrig. Es liegt nun von vorn herein nahe, dem breiten Weg durch die Kopfknochen die grössere Dignität als Schallleitungsweg zuzusprechen als dem schmalen Weg durch die Gehörknöchelchen. Allein die Sache ist gerade umgekehrt:

Der Weg von den Kopfknochen zum Labyrinth und selbst der Weg von der Bulla zum Labyrinth ist durch die fast vollkommene Abrückung des Tympano-Perioticums vom übrigen Schädel und durch die theilweise Trennung des Tympanicums vom Perioticum nach Möglichkeit verlegt. Physikalisch heisst das: das Labyrinth ist beim Wal nach Möglichkeit akustisch isolirt. Dadurch ist eine Interferenz von Schallwellen, welche vom ganzen Schädel aus das Labyrinth treffen müssen, mit denjenigen, welche von der Gehörknöchelchenkette zum Labyrinth gehen, nach Möglichkeit vermieden, und dadurch, wie mir scheinen will, das feinere Hören wesentlich begünstigt. Auch bei den Luftsäugethieren haben wir eine ähnliche Isolirung durch die pneumatischen Hohlräume im Felsenbein selbst,

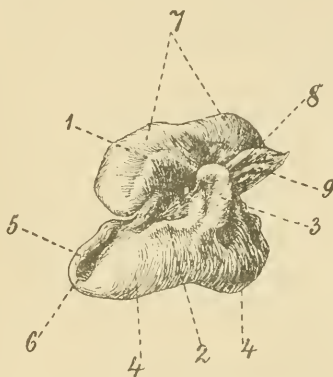
welche oft das ganze Labyrinth umgeben. — Das Tympano-Perioticum liegt nun mitten in einem grossen Luftraum unter der Schädelbasis und ist merkwürdiger Weise in diesen Luftraum aus seiner gewöhnlichen Verbindung mit der Schädelbasis herabgerückt. Die Lufträume an der Schädelbasis des Wales sind nun von grösstem hydrostatischen Werth für das Thier, und wenn auch der Luftraum, in welchem das Tympano-Perioticum liegt, wohl in erster Linie von diesem Gesichtspunkt aus bewerthet werden muss, so kann man doch naturgemäss das Herabsinken des Tympano-Perioticums in diesen Luftraum nur vom akustischen Standpunkt, dem Standpunkt der Isolirung aus erklären.

Dagegen ist der andere Weg, die Gehörknöchelchenkette, nicht nur nicht reducirt, wie man es erwarten müsste, wenn ihre Bedeutung beim Wal durch die Ankylose eine nebensächliche geworden wäre, sondern in progressiver Weise entwickelt. Die Gehörknöchelchen sind bei weitem grösser und compacter als bei den Landsäugethieren; es ist das Gewicht der Knöchelchen bei *Phocaena* (Länge des ausgewachsenen Thieres 1,5—2,0 m) nach HENNICKE nahezu 5 Mal so gross wie beim Menschen und nahezu 3 Mal so gross wie beim Pferd. Diese progressive Entwicklung der Gehörknöchelchen beim Wal bedeutet geradezu eine Durchbrechung des Principes der starken und allgemeinen Reduction des Knochenskelets zur Erleichterung des specifischen Gewichts. Sie muss daher eine besondere Bedeutung haben. Diese Bedeutung kann nur darin bestehen, die Schalleitung zum ovalen Fenster zu verbessern, und das führt uns zu dem Schluss, dass beim Wal für die Erregung der Endzellen des Nervus cochlearis die Eintrittsstelle der Schallwellen in das Labyrinth keine gleichgültige sei, dass vielmehr das ovale Fenster als die günstigste Eintrittsstelle zu betrachten sei.

Noch ein weiterer Umstand kommt hinzu, die Schalleitung zum ovalen Fenster zu begünstigen: der ganze Proc. anterior tympani und periotici ist in Form eines Trichters eingezogen. Der Durchmesser des Trichters beträgt an seiner äussern Oeffnung etwa 1 cm, und die Tiefe des Trichters misst  $\frac{1}{2}$  cm. Diese Bildung ist so auffallend, bei *Delphinus delphis* (Fig. V) noch mehr als bei *Phocaena*, dass man die Ueberzeugung nicht unterdrücken

kann, dass es sich hier nicht um eine bedeutungslose Bildung handelt. Auch die ganz merkwürdige, nach vorn concave Gestaltung der vordern Gehörgangswand, des Proc. sigmoideus, welche den Trichter nach hinten begrenzt, also die ganz einzig dastehende Thatsache der Umkehrung der Form des sonst nach hinten concaven Gehörganges, ferner die Thatsache, dass dieser Theil der Gehörgangswand gerade am wenigsten reducirt ist, bestärkt diese Auffassung. Der Umstand nun, dass in der Spitze dieses Trichters der Proc. Folianus festgewachsen ist (Fig. V), führt zur Annahme, dass der Trichter als Schalltrichter aufzufassen ist, dazu bestimmt, die in ihn fallenden Schallwellen durch concentrische Reflectirung der Gehörknöchelchenkette zuzuführen. Denn im Wasser wird nach JOH. MÜLLER'S Untersuchung der Schall ebenfalls von festen Gegenständen zurückgeworfen, wie es ja auch von

Fig. V. Der „Schalltrichter“ des Tympano-Perioticums in der Ansicht von vorn-aussen. *Delphinus delphis*, linke Seite, natürliche Grösse. 1 obere Wand des Schalltrichters (Proc. ant. petrosi), 2 untere Wand des Schalltrichters (Proc. ant. bullae), 3 hintere Wand des Schalltrichters (Proc. sigmoideus = vordere Gehörgangswand). NB. Der weisse Punkt in der Tiefe des Schalltrichters ist die bei *Delphinus delphis* deutlich sichtbare Spitze des Proc. Folianus. 4 Bulla tympanica (äussere Lippe), 5 Bulla tympanica (innere Lippe), 6 Orificium (Hiatus) tympanicum tubae Eustachii, 7 Petrosium, 8 Proc. posterior petrosi, 9 Proc. posterior bullae.



vorn herein wahrscheinlich ist, und die Weichtheile, welche den Trichter bedecken und ausfüllen, Haut und hinterer Fortsatz des Fettkörpers des Unterkiefers, können hieran nichts ändern, nachdem die Schallwellen durch sie hindurch gedrungen sind. Der Trichter ist durch die erwähnte Drehung des vordern Endes des Tympano-Perioticums mit nach vorn gedreht, so dass ihn Schallwellen von hinten gar nicht treffen. Schallwellen von der Seite und von vorn treffen ihn gut nach Durchsetzung von Haut und Fett resp. von Haut, Fett und Zungenbeinmuskulatur. Der knöcherne Schalltrichter ist nun als functioneller Ersatz der Ohrmuschel und des Gehörganges der Luftsäugethiere aufzufassen, und der Schalleitungsweg ist: Schalltrichter, Proc. Folianus, Hammerkopf, Ambosskörper, langer Ambosschenkel, Steigbügel. Eine Nebenleitung, welche von der Bulla aus zum kurzen

Ambosschenkel und von da aus weiter auf den Steigbügel stattfinden und zur Interferenz in der Gehörknöchelchenkette selbst führen könnte, ist nach Möglichkeit ausgeschaltet durch Verdünnung dieses Schenkels, welche zur Verdickung des langen Schenkels in auffallendem Contrast steht. Von demselben Standpunkt aus ist auch der Verlust der Hammerbänder zu betrachten. — Eine weitere Quelle der Interferenz könnte im Trommelfell liegen, da es dem Hammer directe Schallwellen zuführen könnte. Begünstigend für die Zuführung muss entschieden die beträchtliche Verdickung des Trommelfells sein. Doch ist offenbar diese Verdickung nicht durch die Beabsichtigung besserer Schalleitung zu erklären. Es scheint vielmehr eine allgemeine Thatsache zu sein (cf. Labyrinth), dass schwingende Membranen, wenn ihnen phylogenetisch die Möglichkeit entzogen ist, in Schwingungen versetzt zu werden, nicht, wie andere Organe, welche ihre Function verlieren, sich regressiv, sondern progressiv entwickeln. Im Uebrigen ist alles gethan, dem Eindringen von Schallwellen durch das Trommelfell nach Möglichkeit eine Schranke zu setzen. Dahin ist zu zählen die theilweise Lösung des Trommelfells aus seinem Rahmen und die Ausziehung desselben zu einem so spitzen Sporn, dass die Verbindung des Trommelfells mit dem Hammer auf eine schmale, kurze Linie reducirt ist. Schallsammelnd muss nun auch noch die beibehaltene Trichterform des Trommelfells wirken. Beim Bartenwal aber ist selbst dieses begünstigende Moment beseitigt durch die einzig dastehende blasenförmige Vorbauchung des Trommelfells nach aussen. — Man könnte nun glauben, dass auch die Vergrösserung der Bullaoberfläche, welche die Folge der lateralen Ausbuchtung der Bullawand ist, dazu beitragen könne, die Schalleitung durch den Gehörknöchelchenapparat mittels ihrer Resonanz zu verstärken. Denn feste Wände, welche eine Wassersäule begrenzen, resoniren wegen der ausgezeichneten Leitungsfähigkeit des Wassers sehr leicht vom Wasser aus. Hiervon kann man sich durch das Gefühl überzeugen, wenn man eine tönende tiefe Stimmgabel in ein mit Wasser gefülltes Becken taucht. Befestige ich nun auf ein Klötzchen ein grösseres Brettchen, bringe das Klötzchen an meinen Warzenfortsatz und auf das Brettchen eine tönende Stimmgabel, so höre ich die Stimmgabel stärker, als wenn ich ein kleineres Brettchen wähle. Es ist das die Folge der stärkern Resonanz des grössern Brettchens. Dämpfe ich aber die Resonanz durch Berührung des Brettchens mit der Hand, so findet keine Schallverstärkung statt. Eine derartige Dämpfung dürfte aber auch beim Wal durch die die Bulla bedeckenden Weichtheile herbeigeführt werden. — Als akustische

Vortheile, welche durch das Abrücken der lateralen Bullawand entstanden sind, haben wir also kennen gelernt: 1) Die Abrückung verstärkt direct die Schalleitung zum ovalen Fenster, denn der Schalltrichter ist zum Theil, nämlich in seiner untern Umrandung, erst durch das Abrücken entstanden. 2) Die Abrückung verstärkt indirect die Schalleitung zum ovalen Fenster durch möglichste Ausschaltung des Trommelfells aus der Leitung. — Dass natürlich die Abrückung durch Vergrößerung des Luftraums der Bulla auch einen gewissen hydrostatischen Vortheil (cf. später) in sich birgt, soll nicht geleugnet werden.

Was von den Gehörknöchelchen gilt, gilt auch vom ganzen Tympano-Perioticum. Es ist viel fester als bei den Landsäugethieren, so fest, dass es sich nicht mehr mit der Säge bearbeiten lässt. Der Vermehrung des specifischen Gewichts dieser Knochen beim Wal muss man also ebenfalls eine besondere Bedeutung beilegen: Je dichter ein Gegenstand ist, um so schwieriger ist der Uebergang der Schallwellen von einem dünnern Medium auf ihn. Denn es lehrt ja die tägliche Erfahrung, dass ein Teppich die Schallwellen wenig oder gar nicht reflectirt, also gut aufnimmt, eine Mauer aber den Schall stark reflectirt, also schlechter aufnimmt, und das ist offenbar deshalb so, weil die Moleküle des Teppichs leicht, die der Mauer schwer in moleculare Schwingungen, Verdichtungen und Verdünnungen zu versetzen sind. Diese Aufnahmefähigkeit für Schall ist natürlich nicht zu confundiren mit der Leitungsfähigkeit von Schall in festen Körpern, die gerade umgekehrt sich verhält. Ueber die Aufnahmefähigkeit des Schädels resp. Labyrinthknochens für Schall liegen zwei Untersuchungen vor, durch MADER mittels Mikrophons und durch NUVOLI mittels Autostethoskops. Die Ergebnisse sind entgegengesetzter Natur. NUVOLI fand schlechte, MADER gute Aufnahmefähigkeit. Die Differenz scheint mir in der Verschiedenheit der angewandten Schallstärke zu liegen. — Durch die besondere Dichtigkeit des Tympano-Perioticums ist nun schon beim Luftsäugethier eine gewisse Isolirung des Labyrinths erreicht. Im Wasser aber ist der Uebergang der Schallwellen auf das Felsenbein leichter als in der Luft, und das ist beim Wal und auch schon beim Seehund nach Möglichkeit durch grössere Dichtigkeit des Tympano-Perioticums compensirt. Durch diese wird natürlich gleichzeitig auch der Uebergang der Schallwellen vom Wasser auf die Gehörknöchelchenkette erschwert, dies ist aber verhindert durch den Schalltrichter, der eine grössere Menge von Schallwellen auf die Gehörknöchelchenkette

concentrirt und dadurch der Schalleitung durch dieselbe ihre Superiorität sichert.

Doch noch eine weitere Möglichkeit der Interferenz der Schallwellen muss in Betracht gezogen werden. Denn von festen Wänden umgebene Lufträume resoniren im Wasser (JOH. MÜLLER's Fischblasenversuch) ausserordentlich leicht, und so würde auch die in der Bulla und den pneumatischen Hohlräumen eingeschlossene Luft leicht resoniren und, dem Labyrinth zugeführt, eine störende Interferenz bewirken können. Doch die Resonanz ist den genannten Lufträumen beim Wal nach Möglichkeit entzogen durch den Gefässkörper der Bulla, durch die verdickte und succulente Schleimhaut der Bulla und durch die massenhaften Schleimhauterhebungen, welche sich in den pneumatischen Hohlräumen vorfinden. Und schliesslich ist der leichteste Weg, welchen diese Schwingungen zum Labyrinth nehmen könnten, der Weg durchs runde Fenster, durch die geschilderte Ausfüllung der Nische desselben mit Gewebsmasse ja geradezu versperrt.

Ich komme also zu dem Schluss, dass dem Wal der Schall durch den knöchernen Schalltrichter seiner Bulla und weiter durch die ankylosirte Gehörknöchelchenkette dem ovalen Fenster und von hier aus dem Labyrinth zugeführt wird und dass jede diese Leitung durch Interferenz der Schallwellen störende Nebenleitung nach Möglichkeit abgeschwächt ist. Diese Abschwächung ist beim Wal deshalb nothwendig, weil die Schalleitung im Wasser direct durch die Knochen des Schädels hindurch eine ausgezeichnete ist. Es erübrigt sich aber die Einrichtung eines derartig ausgebildeten Abschwächungsapparats der Interferenz bei den Landsäugethieren deshalb, weil der Uebergang der Schallwellen von der Luft auf die Knochen ein sehr viel schwererer ist. —

Betrachten wir jetzt die Ansicht über die Schalleitung bei den Walen, wie sie von andern Autoren geäussert ist: CAMPER lässt den Wal durch den äussern Gehörgang und das Trommelfell hören. Das ist so gut wie ausgeschlossen, weil der Gehörgang verschlossen und das Trommelfell schwingungsunfähig ist und nur in lockerer Verbindung mit den Gehörknöchelchen steht. BUCHANAN lässt den Wal durch die Ohrtrompete hören und berücksichtigt dabei offenbar nur



die Leitung der Luftschallwellen zum Labyrinth, wenn der Wal sich mit seinem Nasenloch über der Oberfläche des Wassers befindet. Natürlich kann in diesem Fall der Wal durch seine Ohrtrumpete hören, falls sie geöffnet ist, das tritt aber, wie erörtert, nur im Moment des Schlingens ein. Die gewöhnliche Leitung der Schallwellen aus der Luft wird aber direct durch die Kopfknochen gehen, nicht einmal durch die Gehörknöchelchenkette, denn der Schalltrichter wie das äussere Ohr befinden sich, wenn der Wal ruhig an der Oberfläche des Wassers schwimmt, der gewöhnliche Fall, unter Wasser (cf. Fig. W). Die meisten Autoren nehmen an, dass der Schall vom Wasser aus durch sämtliche Kopfknochen geleitet werde. CLAUDIUS weist diese Ansicht auf das entschiedenste zurück, wegen der ausgezeichneten Isolirung des Labyrinths, welche er zuerst erkannte und würdigte. Er kommt aber des weitern auf die oben zurückgewiesene Idee, dass die Luft der pneumatischen Hohlräume und der Bulla durch die Schallwellen des Wassers zu starker Resonanz gebracht würde und dass diese Luftschwingungen vermittels der Gehörknöchelchen durch das ovale Fenster oder direct durch das runde Fenster hindurch dem Labyrinthwasser sich mittheilten. DENKER schliesst sich im Wesentlichen dieser Ansicht von CLAUDIUS an. —

Es fragt sich nun, wie sich die vergleichende Anatomie der Landsäugethiere der Frage gegenüber verhält, welcher Weg als der für die Schalleitung prädestinirte anzusehen sei, der Weg durchs ovale Fenster, durchs runde Fenster oder durchs Promontorium. Das Promontorium resp. die Schnecke liegt bei vielen gut hörenden Thieren, wie ESCHWEILER ganz richtig bemerkt, z. B. beim Hund und Pferd, gar nicht dem äussern Gehörgang gegenüber, und das runde Fenster sieht, wie bekannt, bei allen Säugethiere, am wenigsten noch bei den Primaten und dem Menschen, nach hinten. Promontorium und ovales Fenster liegen also in diesen Fällen für den directen Einfall der Schallwellen vom äussern Gehörgang aus geradezu ungünstig, und das spricht gegen die Annahme, dass diese Wege für die Schalleitung bestimmt sind; ja, das ovale Fenster ist von dem runden Fenster bei den Caniden und Feliden durch eine vertical von aussen nach innen die Bulla durchsetzende Scheidewand bis auf einen ganz feinen Spalt zur Communication der Luft getrennt, und für diese Einrichtung ist kein anderer Zweck ersichtlich, als das runde Fenster geradezu vor vom Gehörgang eindringenden Schallwellen zu schützen zur Vermeidung von Interferenz im Labyrinth mit denjenigen Schallwellen, welche durchs ovale Fenster zugeleitet werden. Vielleicht er-

klärt sich daraus die Feinhörigkeit dieser Raubthiere. So können wir also bei den Landsäugethieren nur den indirecten Beweis führen, dass das ovale Fenster die Eintrittspforte der Schallwellen ins Labyrinth sei. Um so werthvoller wird uns jetzt das Ohr des Wales erscheinen müssen, welches durch die Summe der erörterten Verhältnisse uns diesen Weg als den prädestinirten Leitungsweg direct anzeigt. Es scheint mir dieser Nachweis mit das werthvollste Resultat meiner Untersuchungen zu sein, und das besonders in einer Zeit, wo die alten classischen Ansichten über die Schalleitung stark im Begriff stehen, ins Wanken zu gerathen. —

Es bleibt uns nun zum Schluss die interessante Betrachtung, wie der Schalleitungsapparat sich beim phylogenetischen Uebergang vom Landsäugethier zum Wassersäugethier verhalten wird. Angenommen, ein Landsäugethier ginge gelegentlich ins Wasser, so ist es ohne weiteres befähigt, im Wasser zu hören (MONRO's Versuche). Es wird alles das gut hören, vorausgesetzt, dass seine Ohren unter Wasser sind, was im Wasser vor sich geht, denn das Wasser ist ein ausgezeichnete Schalleiter. Es wird aber alles das schlecht hören, was in der Luft vor sich geht, denn beim Uebergang von der Luft in das Wasser wird der Schall erheblich abgeschwächt. Der Schalleitungsapparat wird sich verschieden verhalten: Bleibt beim Untertauchen genügend Luft im Gehörgang zurück, so werden Trommelfell und Gehörknöchelchen zunächst nicht wesentlich in ihrer Schwingungsfähigkeit beeinträchtigt, das Hören ist gut, und auch das Erkennen der Schallrichtung ist ein gutes, denn die Schalleitung durch das ovale Fenster hat noch die Oberhand über diejenige durch die Kopfknochen. — Füllt man aber beide Gehörgänge vor dem Untertauchen sorgfältig mit Wasser an (EDUARD WEBER), oder, was auf dasselbe herauskommt, taucht man, ohne dies zu thun, in grössere Tiefe, so wird die Schwingungsfähigkeit des Trommelfells und dadurch der Gehörknöchelchen aufgehoben, in dem einen Fall durch directe Belastung des Trommelfells mit Wasser, in dem andern Fall durch die Compression der zurückgebliebenen Luft durch das Wasser. Es geht jetzt die Ueberlegenheit der Leitung durchs ovale Fenster über die Knochenleitung verloren. Das Hören wird durch Interferenz undeutlicher: „Derselbe Schall wird nur als eine Empfindung des Kopfes wahrgenommen, und es kann nicht unterschieden werden, ob er von rechts oder von links kommt“ (ED. WEBER). — Wenn nun ein Luftsäugethier gewohnheitsmässig einen grössern oder kleinern Theil seines Lebens sich im Wasser aufhält (temporäres

Wassersäugethier), so entwickelt sich bei ihm die Möglichkeit, den Gehörgang durch activen Verschluss (z. B. Nilpferd) oder durch passiven Verschluss (z. B. Seehund) vor dem Eindringen des Wassers zu schützen. Das ist eine Anpassungserscheinung, die es bewirkt, dass der Schalleitungsapparat sofort nach dem Auftauchen der Luft wieder zugänglich ist, wodurch sofort ein gutes Hören an der Luft garantirt ist (cf. Cap. I). Wir betrachten nun weiterhin allein den Seehund, welcher nicht nur in Anbetracht seines Gehörorgans, sondern auch anderer körperlicher Eigenthümlichkeiten unter den temporären Wassersäugethieren dem Wal am nächsten steht. Bei ihm wird beim Tauchen wegen der Länge seines Gehörgangs unbedingt Luft in demselben eingeschlossen werden. Beim tiefern Tauchen wird sie trotz des Gehörgang-Verschlusses comprimirt, weil der knorpelige Gehörgang in seiner äussern Hälfte nur dünn ist und der Hautoberfläche parallel verläuft. Es wird dadurch zur Feststellung des Schalleitungsapparats und zum schlechten Hören kommen. Würde nun die Schallleitung zum ovalen Fenster durch Vergrösserung und Verdichtung der Gehörknöchelchen verbessert, so würde die Leitung durchs ovale Fenster wieder die Superiorität über die Knochenleitung erlangen und die störende Interferenz vermindert. Das tritt nun in der That beim Seehund schon ein, denn der Seehund steht, was das Gewicht seiner Gehörknöchelchen anbelangt, etwa in der Mitte zwischen Landsäugethieren und Wal. Es ist, wie gesagt, etwa 3 Mal so gross wie beim Menschen und doppelt so gross wie beim Pferd (HENNICKE). In diesem Sinne aber ist das auffallende Gewicht der Gehörknöchelchen beim Seehund wie beim Wal als Anpassungserscheinung zu deuten. HENNICKE indess fasst die letztere anders auf, er stellt sie sich so vor, dass durch die Verstärkung der Gehörknöchelchen ein Gegen- druck gegen das von Wellen und Wasserdruck getroffene Trommelfell geschaffen sei. Es ist ja richtig, dass beim Seehund, wenn er tiefer taucht, ein Druck gegen das Trommelfell ausgeübt wird, und dass gelegentlich, wenn er mit offenem Ohr an der Wasseroberfläche schwimmt, auch Wellen sein Trommelfell treffen können; allein beim Wal ist das aus anatomischen Gründen ja ausgeschlossen, und ausserdem würden ja die Gehörknöchelchen kaum im Stande sein, das Trommelfell zu schützen, da sie fast ausser Verbindung mit ihm sind. — Der Seehund hat nun ebenfalls bereits eine polsterartige Veränderung der Schleimhaut der Bulla, und diese dürfte, ebenso wie die entsprechende Schleimhaut beim Wal und wie der Gefässkörper der Bulla, die Fähig-

keit haben, die übergrosse Resonanz der Bulla im Wasser zu dämpfen. Der Seehund hat endlich ebenfalls eine sehr viel compactere Labyrinthkapsel, wie bereits erwähnt, und auch dieser Umstand trägt dazu bei, die Interferenz abzuschwächen.

## 5. Die pneumatischen Hohlräume.

### a) Morphologie.

An der Schädelbasis der Wale befindet sich ein ausgedehntes System von Luft enthaltenden Hohlräumen, welche direct oder indirect mit dem Mittelohr communiciren. Sie sind meist von Knochen und Weichtheilen, seltner allseitig von Knochen begrenzt. Man kann sie in vordere und hintere Hohlräume eintheilen.

1) Die vordern Hohlräume. Sie gehen sämmtlich direct oder indirect von jenem grossen centralen Hohlraum aus, welchen wir das *Vestibulum pneumaticum* nannten (Fig. 5 8, Fig. 13 2, Fig. M 7). Es ist ein Raum bis zu der Grösse eines kleinen Hühnereies, der oben von der Schädelbasis (Fig. M 2), unten innen vom hintern Theil des Pterygoids (3), aussen vom *Corpus fibro-cavernosum pterygoideum* (6) begrenzt wird. Er communicirt (cf. Fig. 4, 8 u. 9) unten, wie geschildert, mit der *Tuba Eustachii* und hinten mit der Paukenhöhle. Zwischen knöcherner Schädelbasis und *Corpus fibro-cavernosum-ptyerygoideum* befindet sich ein breiter Spalt (cf. Fig. M), welcher durch fibröse Brücken in 4—6 oder noch mehr Löcher (der Kreis in Fig. M) umgestaltet ist. Diese Löcher sind die Eingangspforten in die vordern pneumatischen Hohlräume. Die Sonden in Fig. 5 ruhen in ihnen. Die vordere Sonde giebt den Weg zu den Hohlräumen *a*, *b* und *c*, die hintere zu dem Hohlraum *d* an:

a) Der *Sinus pneumaticus maxillaris*. Er (Fig. 5 10, Fig. 13 3) liegt zwischen Maxillare oben, *M. pterygoideus ext.* unten, lateraler Fläche des Palatinums innen, *Zygomaticum* aussen und Stiel des *Bulbus oculi* hinten. Bei den kurzschnabligen Zahnwalen, zu welchen auch *Phocaena* gehört, bildet sein Horizontalschnitt (Fig. 5) etwa ein gleichseitiges Dreieck. Bei den langschnabligen Zahnwalen, als deren bekanntesten Repräsentanten man *Delphinus delphis* ansehen kann, erstreckt sich die vordere Spitze des Dreiecks bis zur Mitte des Schnabels oder noch weiter nach vorn. Diese lang gestreckte Spitze des Sinus liegt am Dach der Mundhöhle und erzeugt an der Mundfläche des Oberkiefers eine mehr oder minder tiefe und breite Knochen-

rinne. Bei *Phocaena* zieht die Art. maxillaris int. oft frei durch den Sinus (cf. Fig. 5), ehe sie in das Maxillare eindringt (cf. Fig. 13 27).

b) Der Sinus pneumaticus frontalis. Der hintere Theil des Daches des Sinus maxillaris (Fig. 5) wird nur durch Schleimhaut gebildet. Diese Schleimhaut bildet zugleich den Boden des Sinus frontalis (Fig. 13 4; die Schleimhautwand zwischen 3 und 4 ist hier nicht gezeichnet). Seitlich vom 2. Ast des Trigemini (Fig. 5 13), welcher in der Schleimhautwand zwischen Sinus maxillaris und frontalis nach vorn verläuft, um in das Maxillare einzudringen (Fig. 13 26), befindet sich ein aussen (Fig. 5 10), seltener auch ein innen vom Trigemini gelegenes Loch in der Schleimhautwand. Das ist der Eingang in den Sinus frontalis. Dieser Sinus zieht zwischen Frontale (Fig. 13 16) und dem ihm entgegenstrebenden, plattenartigen Proc. frontalis maxillaris (Fig. 13 15) hoch hinauf zur seitlichen Stirngegend, bis über das Niveau der äussern knöchernen Nasenöffnung hinaus, an deren Seite er liegt. In dieser Ausdehnung ist er nach den mir zugänglichen Schädeln anderer Zahnwale nur *Phocaena* eigen. Bei *Globiocephalus* ist er nur 2, bei *Delphinus delphis* nur 1 cm tief, und bei *Delphinus tursio, rostratus* und beim Narwal fehlt er gänzlich.

c) Der Sinus pneumaticus pterygoideus (Fig. 5 9) wird fast allein vom vordern, vor der Incisura tubaria gelegenen Theil des Pterygoids begrenzt, also innen von dem absteigenden Theil (die halbe innere Wand von 9 in Fig. 5), unten von der Gaumenplatte (Fig. F 5.) und aussen von dem aufsteigenden Theil des Pterygoids (Fig. F 5<sub>n</sub>). Die schmale vordere Wand wird vom Palatinum, die schmale hintere Wand von der vordern Ansatzfläche des Corpus fibro-cavernosum pterygoideum gebildet (für beides cf. Fig. 5). Dorsalwärts verengt sich die Höhle zu einem engen Spalt, und dieser bildet den Eingang in die Höhle. Dieser Eingang liegt auf dem Wege vom Vestibulum zum Sinus maxillaris, welcher durch die vordere Sonde in Fig. 5 gekennzeichnet ist. Der Sinus ist bei *Phocaena* meist durch eine Schleimhautfalte in zwei Theile der Länge nach getheilt. Bei den andern Zahnwalen ist er viel grösser als bei *Phocaena*.

d) Der Sinus pneumaticus temporalis (Fig. 5 11) wird begrenzt oben von der knöchernen Schädelbasis, unten vom M. pterygoideus ext., dem Unterkiefer und seinem Fettkörper, vorn vom Stiel des Bulbus oculi (Fig. 5 12), hinten vom M. temporalis (4), innen vom Corpus fibro-cavernosum pterygoideum (5). An der Innenseite communicirt (hintere Sonde in Fig. 5) er auch mittels mehrerer Löcher mit dem Vestibulum (8). Aussen dringt er oft eine sehr ansehnliche

Strecke weit in die Fossa temporalis zwischen Augapfel (12) und M. temporalis (4) vor. Er erzeugt in der Fossa temporalis bei *Phocaena* einen Knocheneindruck; bei den sonstigen Zahnwalschädeln, welche mir zur Verfügung standen, fehlte dieser Eindruck. Der Sinus temporalis ist vom maxillaris getrennt durch den Augenstiel (Fig. 5). Ich sah wohl die beiden Sinus bis zur Berührung nahe gerückt, nie aber mit einander in Communication treten.

2) Die hintern Hohlräume. Sie stehen direct oder indirect mit der Paukenhöhle in Verbindung, und was für die vordern Hohlräume das Vestibulum pneumaticum ist, ist für die hintern Hohlräume das Cavum tympanicum.

a) Der Sinus pneumaticus peribullaris (Fig. A 20, Fig. 13 7) liegt zwischen der innern Lippe der Bulla (Fig. A 10) und dem Proc. basioccipitalis (12) und hat als Dach das Corpus cavernosum tympanicum (18) in seinem extratympanalen Abschnitt. Sein Eingang ist der enge Spalt zwischen Corpus cavernosum tympanicum und innerer Bullalippe.

b) Der Sinus pneumaticus peripetrosus (Fig. 13 6, Fig. 14 3, Fig. A 21). Am hintern Ende der Paukenhöhle zwischen N. facialis und Carotis (hinterer Stiel des Corpus cavernosum tympanicum) befindet sich eine Oeffnung (Fig. T 7). Sie führt in einen Gang (cf. Fig. 13), welcher sich nach oben wendet und in den hintern Theil des Sinus peripetrosus (6) einmündet. Letzterer umgiebt das Petrosum vollkommen (Fig. 14 1). Er wird begrenzt (Fig. A) vom Petrosum (9) und der tief trichterförmig eingezogenen Dura (24) der hintern Schädelgrube (26) einerseits, dem Squamosum (7), Parietale (8), dem Proc. basioccipitalis (12) und dem Corpus cavernosum tympanicum (18) andererseits. Er ist durch radiär verlaufende Schleimhautfalten in viele Abtheilungen getheilt, die beim jungen Thier durch ihre zierliche und regelmässige Anordnung einen überraschend schönen Anblick (Fig. 14) gewähren. Beim ältern Individuum gesellt sich zur primären hintern Oeffnung meist noch eine secundäre vordere, und und zwar zwischen vorderm Stiel und Körper des Corpus cavernosum tympanicum (Fig. T 8) und auch wohl im hintern Theil des Vestibulums, bis zu welchem der sich immer mehr ausdehnende Sinus peripetrosus schliesslich vordringt. Am Dach des Sinus peripetrosus verläuft nach hinten der röhrenförmige Ductus perilymphaticus (Fig. 14 4) und der pfannenförmige Saccus endolymphaticus (Fig. 14 5). Durch die Zwischenschiebung des Sinus pneumaticus peripetrosus ist der Sinus (venosus) petrosus

superior (Fig. 14 6) und Sinus (venosus) petrosus inferior (Fig. 14 7) vom Petrosum weit abgerückt.

c) Der Sinus pneumaticus paroccipitalis (in keiner Figur zu sehen) ist ein höchstens kirschgrosser Appendix der hintern Zellen des Sinus peripetrosus. Er liegt in jenem halbkugeligem Ausschnitt des Proc. paroccipitalis (Fig. 18), in welchem der Proc. post. tympanici ruht, welcher jenen Ausschnitt nach oben zu nicht vollkommen ausfüllt. *Delphinus delphis* hat im hintern Theil des Proc. post. tympanici eine Dehiscenz, sie ist nach BEAUREGARD bei diesem Thier der Eingang zum Sinus paroccipitalis.

d) Der Sinus pneumaticus epitympanicus (in keiner Figur zu sehen) ist kaum grösser als der Sinus paroccipitalis. Er erweckt deshalb unser besonderes Interesse, weil der Hiatus epitympanicus (Fig. A 15, Fig. G a u. b 12) den schornsteinartigen Eingang zu ihm bildet. Während der Hiatus von unten nach oben verläuft, schlägt der Sinus die Richtung nach vorn ein. Er ruht dorsalwärts auf der Basis des Proc. alaris squamosi (Fig. F 12''') und erzeugt hier eine breite Rinne auf dem Knochen, welche bei allen Zahnwalen sehr deutlich ist. Nach aussen zu setzt das Bindegewebe, welches sich an die Radix (12') des Squamosums ansetzt, nach vorn zu der Proc. glenoidalis (12'''), das Unterkiefergelenk und der M. temporalis, nach innen und unten zu das Corpus fibro-cavernosum pterygoideum seinem Vordringen eine Grenze.

Die Schleimhaut der pneumatischen Hohlräume überzieht die Sinus bald glatt, bald aber erhebt sie sich zu Falten. Das ist besonders im Sinus maxillaris, frontalis und temporalis der Fall, und hier werden durch die Anordnung der Falten fingerhutartige Schleimhautbuchten erzeugt (cf. Fig. 5), welche alle gegen den Eingang der Höhle, also gegen das Vestibulum hin offen sind. Die Schleimhaut hat, wie die Paukenhöhle, geschichtetes Cylinderepithel, an welchem hier und da noch Flimmern zu erkennen waren. In die lockere Submucosa treibt das Epithel besonders in den buchtenreichen Sinus bald solide Zapfen, bald mikroskopisch kleine Täschchen.

In der Submucosa der vordern Hohlräume liegen viele grosse Venen, die sich in kleinere, sich zu dickern cavernösen Platten durchflechtende Venen auflösen. Es dürfte zwecklos sein, die Venen im Einzelnen zu beschreiben, indess ein Venenraum verdient besondere Beachtung, der grosse kesselartige Bulbus venosus epibullaris (Fig. 13 9). Er befindet sich quasi eingemauert zwischen der Schädelbasis (14), dem Sinus pneum. peripetrosus (6) und dem hintern Theil

des Corpus fibro-cavernosum pterygoideum (8). Er umspült den Proc. alaris squamosi (20). Er sammelt das Blut aus dem Corpus fibro-cavernosum und aus dem Sinus (venosus) cavernosus der Schädelbasis (Fig. 14 9). Aus diesem Sinus führt ein weites Emissarium durch die mittlere Lücke der Schädelbasis (Fig. F II) zu einer grossen Vene, welche den hintern Theil des Vestibulums kreuzt und sein Dach stark vorwölbt und dann bald in den Bulbus einmündet. Der Bulbus entleert sein Blut in die Jugularis ext. (cf. Fig. CC). Dieser venöse Abzugscanal aus der vordern Schädelgrube des Wales ist bisher unbekannt. Mehrfach ist der Bulbus offenbar als Sinus pneumaticus angesprochen worden, z. B. von BRESCHET und BEAUREGARD. Allein die weisse Farbe seiner Wand lässt ihn leicht unterscheiden von den Sinus pneumatici, welche eine bräunliche Schleimhaut besitzen. Der ganze venöse Abzugscanal ist zu homologisiren mit einem ähnlichen Abzugscanal, welchen viele Säugethiere besitzen und welcher auch am macerirten Schädel derselben kenntlich gemacht ist durch einen Knochencanal, welcher vor der Bulla und hinter der Fossa glenoidalis den Schädel nach aussen durchbohrt und auf welchen HYRTL vielfach die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Nur fehlt beim Wal dieser Knochencanal des Schädels, und die ganze Abflussvorrichtung ist ausserordentlich weit.

Ueber die Entwicklung der Hohlräume kann ich Folgendes berichten: Beim 7,1 cm langen *Phocaena*-Embryo ist noch kein pneumatischer Hohlraum vorhanden, und die Paukenhöhle, in welche die Gehörknöchelchen noch nicht vorgeschoben sind, ist nicht grösser als beim 6,4 cm langen Schafembryo. Beim 68 cm langen Embryo ist das Vestibulum pneumaticum bereits vollkommen entwickelt, die vier vordern Hohlräume fehlen noch. Indess hat die laterale Wand des Vestibulums bereits mehrere kleine und flache Ausbauchungen, die erste Anlage der pneumatischen Hohlräume; die 4 hintern Hohlräume fehlen noch vollkommen, nur die hintern Zellen des Sinus peripetrosus fangen an, sich in Form eines kleinen Spaltes zwischen Petrosum und knöcherner Schädelbasis zu entfalten. Man kann also wohl sagen, dass die Hohlräume mit Einschluss des Vestibulums sich von der Paukenhöhle aus entwickeln. — Dem Epithel ist wegen seiner theils mikroskopisch kleinen, theils makroskopisch grossen Einsenkungen in die Submucosa bis ins höhere Alter hinein ein actives Vordringen nicht abzuspochen, allein die Entfaltung der Epithelausstülpungen erfolgt doch erst durch die Erhebung der Ränder der grossen Knochenmulde resp. durch die Ortsver-



änderung des Tympano-Perioticums, durch das Abrücken des Maxillare vom Frontale etc. — Mit zunehmendem Alter vergrössern sich die Hohlräume zusehends, theils durch Schrumpfung der Schleimhautfalten, z. B. im Sinus pneumaticus peripetrosus, hauptsächlich aber durch Ausbauchung der begrenzenden Knochen, besonders des Proc. basioccipitalis und des Pterygoids, wodurch grössere Dehiscenzen an diesen Knochen entstehen. Daneben aber wächst die Schleimhaut überall hin, wohin es ihr der Raum nur gestattet, unter den Stiel des Bulbus, in die Fossa temporalis zwischen Dura und Knochen (vom Sinus peripetrosus aus) etc. So nimmt die Pneumatisirung der Schädelbasis mit zunehmendem Alter einen Umfang an, der nicht mehr in normaler Proportion zum allgemeinen Wachsthum des Schädels steht, sie hat, kurz gesagt, einen progressiven Charakter.

Was die morphologische Stellung dieser Hohlräume beim Wal anbelangt, so haben sie eine Sonderstellung. Weder die oft grossen Hohlräume in den Schädelknochen der Luftsäugethiere noch die Tubensäcke der früher aufgezählten Luftsäugethiere lassen sich mit denselben vergleichen, denn bei den Luftsäugethiere liegen die Hohlräume in den Knochen, beim Wal zwischen den Knochen, und die Tubensäcke entstehen durch übermässiges Schleimhautwachsthum der ventral nicht geschlossenen Tube; die Hohlräume des Wales aber sind Abkömmlinge der Paukenhöhlenschleimhaut.

In den pneumatischen Hohlräumen des Wales schmarotzen Nematoden in grosser Anzahl. Sie gehören nach SCHNEIDER's Zusammenstellung dem Genus *Pseudalius* an. Zu SCHNEIDER's Zeiten (1866) waren 4 Species dieses Genus bekannt, das bis dahin allein bei *Phocaena* gefunden war. 3 von ihnen schmarotzen nach SCHNEIDER in den Lungen von *Phocaena*, die 4. Species, *Pseudalius minor* KUHN, aber nur in deren Luftsäcken. RAWITZ liess kürzlich die Nematoden der Luftsäcke von *Phocaena* im Berliner Zoologischen Museum aufs neue bestimmen, sie gehörten der Species *Pseudalius minor* an. Für mich hatte Herr Oberstabsarzt Dr. v. LINSTOW in Göttingen die Güte, die Bestimmung auszuführen, sie fiel in dem gleichen Sinne aus. — Entdeckt wurden diese Nematoden von RAPP. Ich fand sie in den Luftsäcken sämmtlicher Phocänen, welche ich untersuchte, ausgenommen bei dem sehr jungen, nur 90 cm langen Thier und natürlich bei den Embryonen. — *Pseudalius minor* ist wie alle *Pseudalius*-Arten vivipar und wird  $2\frac{1}{2}$  cm lang. — Wie diese Nematoden in die Lufräume gelangen können, ist vollkommen unklar. Das Eine jedoch muss

wohl als sicher angenommen werden, dass die Infection wegen ihrer Constanz von Individuum zu Individuum erfolgen muss. Am erklärlichsten wäre der Infectionsmodus, wenn man annimmt, dass der Wurm gelegentlich mit der Nahrung in den Intestinaltractus des Thieres gelange. Dann könnte man sich denken, dass der mit dem Kothe ausgeschiedene Wurm des Wales durch verspritzendes Meerwasser in das Spritzloch anderer Thiere gelange und von hier aus in die Tube oder in die Lungen einwandere, was um so eher möglich ist, als *Phocaena* in Herden zusammenlebt. Dagegen kann man wegen der Ungunst der anatomischen Verhältnisse (cf. „Rachen“) kaum mit RAWITZ annehmen, dass der Wurm vom Munde oder vom Intestinaltractus aus direct in die Tube einwandert.

2. Geschichte. MONRO (1785) entdeckte die Sinus. HUNTER (1787) vergleicht sie mit dem Tubensack des Pferdes. G. CUVIER (1809) giebt eine summarische Uebersicht über die grössern Sinus. v. BAER (1826) sucht sie mit den Nasennebenhöhlen der Luftsäuge thiere zu homologisiren. (Unser Vestibulum = Keilbeinhöhle, unsern Sinus maxillaris = Highmorshöhle, unsern Sinus frontalis = Stirnbeinhöhle, unsern Sinus pterygoideus = Gaumenbeinhöhle [mancher Säugethiere.]) RAPP (1837) beschreibt sie wie v. BAER, ohne aber seine irrthümliche Auffassung zu theilen. G. CUVIER (1812) und BRESCHET (1838) halten sie für venöse Sinus, da sie dieselben mit Blut gefüllt fanden. HYRTL (1845) erklärte den Irrthum G. CUVIER's und BRESCHET's damit, dass es sich wahrscheinlich um ein Blutextravasat in die Sinus gehandelt habe, hervorgerufen durch Schädelfractur, die bei der Tödtung des Thieres durch Schläge auf den Kopf entstanden sei. Er erkennt die Entstehung des Sinus durch Ausstülpung der Paukenhöhlenschleimhaut. CLAUDIUS (1858) beweist eine gute Kenntniss der Sinus, besonders des Sinus peripetrosus. BEAUREGARD (1894) theilt die Sinus ein in: 1) sac antérieur; hierzu rechnet er die Gesammtheit unserer vordern Lufträume, dazu den Sinus peribullaris und Sinus peripetrosus; 2) sac postérieur, entsprechend unserm Sinus paroccipitalis; 3) sac moyen, entsprechend unserm Sinus epitympanicus. Dieser schwer zu findende Sinus ist von BEAUREGARD entdeckt. Die Eintheilung BEAUREGARD's ist indess eine sehr wenig glückliche, wie das unsere anatomischen Erörterungen ergeben. DENKER (1902) endlich schliesst sich BEAUREGARD im Wesentlichen an.

## b) Physiologie.

Die pneumatischen Hohlräume in den Schädelknochen der Landsäugethiere schützen, darüber ist man sich wohl einig, den Schädel der Säugethiere, welcher eine bestimmte Grösse zur Unterbringung ausgedehnter Organe, z. B. des Auges, der Zunge, des Gehörnes, haben muss, vor übermässiger Gewichtssteigerung, und man kann die Hohlräume geradezu als ausgesparte Räume betrachten.

Die Bestimmung der Tubensäcke, in deren Besitz sich, so weit bekannt, nur Pferd, Esel, Tapir, Klippschliefer und Fledermaus befinden, ist nicht so klar und die Deutung ihrer Function, nur beim Pferd versucht, ist ungemein verschieden. Die Hypothesen, welche darüber existiren, sind nach der Zusammenstellung von APRATO u. DOMINICI, RÜDINGER u. PETER folgende: 1) Die Tubensäcke sollen der Erneuerung der Luft in der Paukenhöhle dienen. Dazu bedarf es natürlich nicht der Tubensäcke, über die ja nur so wenig Thiere verfügen, sondern nur der Tube. 2) Sie sollen ein elastisches Kissen für den Kopf sein. Fledermaus und Klippschliefer haben aber nicht einen so schweren Kopf, dass sie eines elastischen Polsters für denselben bedürften, und andere Thiere haben einen schwereren Kopf als das Pferd, ohne ein Luftkissen zu haben. 3) Sie sollen die Hörschärfe erhöhen. Das könnte nur durch Resonanz geschehen, diese aber ist eher geeignet, die Hörschärfe durch Interferenz, wie erörtert, zu beeinträchtigen. 4) Sie sollen die Respiration unterstützen durch Erwärmung der Luft, durch Ablenkung der Luft von den Lungen (!) oder durch Mässigung der Einwirkung des Sauerstoffs auf die Lungen (!). Allein jegliche Hypothese, welche Unterstützung der Respiration durch die Luftsäcke annimmt, setzt voraus, dass die Tube bei der Respiration offen stehe. Das ist aber selbst nicht einmal beim Pferd der Fall, wie GÜNTHER, PETER und ich contra RÜDINGER nachwiesen. 5) Sie sollen die Säuberung der Nase von Schleim und Fremdkörpern (beim sog. Schnaubern der Pferde) bewirken (RÜDINGER). Es ist nun sicher, dass beim „Schnaubern“, jener Bewegung, welche die Pferde beim Laufen mit dem Kopf machen, durch welche Schleim aus der Nase unter schnaufendem Geräusch ausgestossen wird, die Luftsäcke kraft ihrer anatomischen Lage (cf. „Rachen von Phocaena“, Fig. U 2) entleert werden. Allein dadurch soll die Nase nicht gereinigt werden, sondern der Schleim der Luftsäcke soll zu einem ganz bestimmten, gleich zu erwähnenden Zwecke in die Nase geschafft werden. 6) Sie sind ausgesparte Räume in demselben Sinne wie die Lufträume in den Schädelknochen. Diese Ansicht scheint die richtige zu sein. Beim Pferd wenigstens dienen die Tubensäcke offenbar zur Ausfüllung des grossen freien Raumes, welcher zwischen den enorm grossen Mandibeln an der Schädelbasis übrig bleibt. — Merkwürdig ist es nun, dass die Tubensäcke des Pferdes, wie PETER nachwies und wie ich bestätigen kann, und die Tubensäcke der Fledermaus (RÜDINGER) eine ganz aussergewöhnliche Menge von Drüsen in ihrer Mucosa beherbergen, während der Tapir vollständig der Drüsen entbehrt (PETER) und der Klipp-

schliefer sie nicht in auffällig grosser Menge hat (PETER). Pferd und Fledermaus sind nun schnell und ausdauernd sich bewegende Thiere, und man kann deshalb zu der Annahme gelangen, dass bei diesen Thieren die Tubensäcke noch eine secundäre Bestimmung erhalten haben, die Bestimmung, die Nasenschleimhaut in ihrer Function, die Inspirationsluft mit Wasserdampf zu sättigen, durch ihr reichliches seröses Drüsensecret zu unterstützen.

Betrachtet man die ausserordentliche Energie, mit welcher beim Wal die Schleimhaut der Paukenhöhle sich an der Schädelbasis verbreitet hat, nimmt man hierzu die Planmässigkeit in der Umgestaltung der Knochen an der Schädelbasis, welche darauf hinausgeht, die durch die wuchernde Schleimhaut präformirten Lufträume zur Entfaltung zu bringen und entfaltet zu erhalten, so kann man sich der Ansicht nicht verschliessen, dass es sich bei der Schaffung dieser Lufträume beim Wal um eine viel wichtigere Aufgabe gehandelt habe, als sie in der Schaffung der Lufträume im Schädel der Landsäugethiere und in der Schaffung der Tubensäcke zu erblicken ist. Diese Aufgabe ist eine rein statische, genauer eine hydrostatische, sie besteht darin, den Kopf des Wales dem übrigen Körper gegenüber derart zu erleichtern, dass bei labiler Ruhelage des Thieres seine äussere Nasenöffnung zum Zwecke der Respiration sich über dem Wasserspiegel befindet.

Folgende Betrachtung muss zu dieser Erklärung führen: Die Wale haben, wie bekannt, einen verhältnissmässig grossen, bis  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge ausmachenden Kopf. Das Schwanzende aber ist stark verjüngt und kann deshalb dem Kopf nicht das Gleichgewicht halten. Ohne besondere Vorrichtungen am Kopf würde demnach der Wal bei labiler Ruhelage, also Rücken oben, Bauch unten, derart schräg im Wasser schwimmen, dass sein Kopf der tiefste Theil wäre. Das Thier würde also einer steten Muskelarbeit bedürfen, um seine Nasenöffnung über Wasser zu erhalten. Es wäre daher eine vollkommene Körperruhe für das Thier ausgeschlossen, deren es aber gerade so bedarf (Schlaf) wie das Landsäugethier. Demnach wäre ihm auch ein dauernder Aufenthalt im Wasser unmöglich gewesen, und die Erleichterung des Gewichts seines Kopfes gestaltete es überhaupt erst zu einem Wassersäugethier *κατ' ἐξοχήν*.

Allein die Lufträume, die übrigens auch der Bartenwal besitzt, scheinen allein nicht der schweren Aufgabe der hinreichenden Erleichterung des Kopfes gewachsen zu sein. Es kommen vielmehr Fettanhäufungen mannigfacher Art am Kopfe den Lufträumen zu Hülfe:

Beim Zahnwal sind es jene oft colossalen Fettablagerungen auf dem „Schnabel“, welche dem Thier ebenso eine ungewöhnliche Physiognomie verleihen, wie sie das Princip der fischförmigen Umgestaltung des Körpers geradezu durchbrechen. Diese Ablagerungen, bei allen Zahnwalen vorhanden, erreichen oft eine monströse Grösse, so beim Weisswal, beim Grindwal, beim Narwal, vor allem aber beim Dögling und Pottwal, die ja auch den relativ grössten Kopf haben. Bei diesen Thieren aber ist das Fett noch dadurch specifisch leichter gemacht, dass es flüssig, ölartig ist. — Nicht anders aber sind jene beinahe flüssigen Fettmassen am Unterkiefer der Zahnwale aufzufassen, die wir als Markkörper des Unterkiefers kennen lernten. — Bei den Bartenwalen dagegen fehlt die Erleichterung des Schädels durch Fettanhäufung auf dem Schnabel und wohl auch am Unterkiefer. Sie wird aber ersetzt durch eine ausgedehnte Fettunterpolsterung der Zunge (KÜKENTHAL), die so gewaltig ist, dass die Zungenmuskulatur ihr gegenüber ganz in den Hintergrund tritt.

Die Hypothesen, welche bisher über die Bedeutung der Lufträume an der Schädelbasis der Wale aufgestellt sind, sind folgende: G. CUVIER und v. BAER glauben, dass sie an Stelle der verkümmerten Nase zum Riechen dienen. Daran ist aber gar nicht zu denken, denn der Olfactorius fehlt ja, den Zahnwalen wenigstens, so gut wie gänzlich, und in der Wand der Lufträume verzweigt sich nur der Trigemini. RAPP und CLAUDIUS sprechen ihnen die Aufgabe der Schallverstärkung resp. der Schalleitung zu. Aber akustisch kann man ihnen, wie erwähnt, nur die Aufgabe der Isolirung des Labyrinths zugestehen und das auch nur den hintern, das Labyrinth umgebenden Hohlräumen, die also eine doppelte Aufgabe, eine hydrostatische und eine akustische, erfüllen. Auch MONRO ist in dem Irrthum der Schallverstärkung befangen, fügt aber sehr treffend Folgendes hinzu: „oder ob der vorzüglichste Nutzen darinnen besteht, dass sie den Kopf specifisch leichter, gleich einer Schwimmblase machen, damit er desto eher sich auf der Oberfläche der See erhalten könne.“ So hat also schon der Entdecker der Lufträume beim Wal mit Scharfblick ihre bis zu einem gewissen Grade doppelte Function erkannt. MONRO's Ansicht aber blieb ohne Anhänger. Ich habe zum ersten Mal seit MONRO die hydrostatische Bedeutung der Hohlräume, und zwar schon auf dem X. Congress Deutscher Otologen 1901, mit Schärfe hervorgehoben, und DENKER (1902) hat sich hierin meiner Ansicht angeschlossen. — Was die Bedeutung des Fettes am Kopf des Wales anbelangt, so äussert sich darüber ganz allein K. E. v. BAER in folgenden Worten: „Beim

Pottfisch ist der Kopf der leichteste Theil, weil ihn eine ungeheure Menge Fett bedeckt, in der Absicht, dass die Nase der oberste Theil sei.“ — Aus der Anwesenheit der grossen Venennetze in der Wand der Hohlräume schloss K. E. v. BAER auch nebenbei auf eine respiratorische Function derselben. Diese Venennetze sind aber von demselben Standpunkt aus zu beurtheilen wie die Venennetze im Körper der Wale überhaupt, die ja bei diesen Thieren, wie bei den Robben, eine aussergewöhnliche Verbreitung haben. Ich wiederhole darüber das, was ich beim „Rachen“, p. 65, sagte: „Das cavernöse Gewebe ist als weiterer Ausbau des Venensystems zu betrachten, dazu bestimmt, die grossen Mengen des Blutes zu fassen, über welches die Wale (nach BERT bei *Phocaena* doppelt so gross wie beim Hund, auf das Kilogramm Körpergewicht berechnet) und auch die Pinnipedier verfügen, wodurch es ihnen ermöglicht ist, wie man annimmt, eine grosse Menge Sauerstoffs mit wenigen Athemzügen mittelst ihrer grossen Lungen in das Blut aufzunehmen. Diese Annahme wenigstens giebt uns eine plausible Erklärung für die Fähigkeit der Wale, so erstaunlich lange Zeit, nach KÜKENTHAL's Beobachtung bis  $\frac{3}{4}$  Stunde, unter Wasser zu bleiben.“

Beim Rachen setzte ich nun schon des Weitern aus einander, welch grosse Umwälzungen am Vorderkopf der Zahnwale (Drehung und Verlängerung des Präsphenoïds mit deren Consequenzen) eingetreten seien, die allein den Zweck verfolgen, die äussere Nasenöffnung auf die Stirn, d. h. auf annähernd den höchsten Punkt des Körpers bei wagerechter Lage desselben im Wasser, zu bringen und dass diese Verlegung der Nasenöffnung ganz allein respiratorischen Zwecken diene. Fast ebenso grosse Veränderungen aber sind, wie geschildert, an der knöchernen Schädelbasis durch die Anlage der pneumatischen Hohlräume hervorgerufen, und zwar in derselben Absicht, und so können wir denn in Bezug auf die gesammte Umgestaltung des Schädels zusammenfassend Folgendes sagen:

Eine der vornehmsten, wenn nicht die vornehmste Aufgabe beim Uebergang vom Landsäugethier zum Wassersäugethier war es, die labile Gleichgewichtslage im Wasser derart zu gestalten, dass die äussere Nasenöffnung zum Zwecke ungestörter Respiration sich über den Wasserspiegel erhob. Diese Aufgabe ist durch die merkwürdige Umgestaltung des Walkopfes erreicht, und diese Umgestaltung ist also im Wesentlichen aus

dem Bedürfniss nach ungestörter Respiration hervorgegangen.

Was durch sie erreicht ist, das geht am besten aus beistehender Figur hervor, welche dem Werke ESCHRICHT's entlehnt und dessen Original von dem Zeichner CHRISTIAN THORMANN nach der Natur angefertigt ist. Es ist ein grosser Wal, welcher ruhig an der Meeresoberfläche schwimmt oder sich auf ihr treiben lässt. Links bemerkt man die Stirngegend mit der zu einem Nebelstrahl verdichteten Expirationsluft, rechts die Rückenflosse. Man vergleiche hiermit die in jedem Lehrbuch der Zoologie sich vorfindende Abbildung eines Wales oder eines Walskelets, und man wird die grosse Aufgabe würdigen, welche die Natur durch den eigenartigen Umbau des Walschädels vollbracht hat und welche bisher auch nicht annähernd so gewürdigt worden ist, wie sie es verdient.

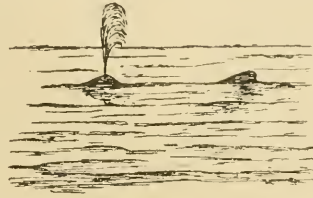


Fig. W. Ein an der Oberfläche des Meeres ruhig schwimmender grosser Wal. Nach ESCHRICHT.

### III. Das innere Ohr.

#### a) Morphologie.

Das Perioticum des Wales wie das Tympanicum werden, was Härte anbelangt, von keinem Landsäugethier erreicht. Die Säge vermag es kaum anzugreifen, und nur die Feile ist im Stande, es zu bearbeiten. Die Entkalkung geht unter starker Gasentwicklung vor sich, und die Zwischensubstanz zerreisst häufig dabei durch die Gasblasen. — Das Aeussere des Perioticums ist zusammen mit dem Tympanicum bereits genügend geschildert und in Fig. G von allen Seiten, in Fig. 10 von unten abgebildet. Zu betonen ist aber nochmals, dass das Perioticum nicht so im Körper liegt, wie es in Fig. G abgebildet ist, sondern dass es mit der Spitze nach vorn innen und mit dem Porus acust. int. schräg nach oben gerichtet ist.

Ueber den gröbern Bau des Labyrinths ist nicht viel Neues zu berichten, nachdem das Labyrinth sehr vieler Säugethiere und auch der Wale von HYRTL und jüngst von DENKER an Ausgusspräparaten einer genauen Untersuchung und Vergleichung unterzogen worden ist. Jedoch ist das Bekannte äusserst eigenartig.

Bringt man einen Ausguss des *Phocaena*-Labyrinths (Fig. X a) mit einem solchen des menschlichen Labyrinths (b), welches als Prototyp des Landsäugethier-Labyrinths gelten kann, dadurch in identische Lage, dass man die Fenster (1 u. 2) und die Bogengänge (3, 4 u. 5) in gleicher Weise orientirt, eine Lage, wie sie der natürlichen annähernd entspricht, so bemerkt man sofort den verschiedenen Verlauf der Schneckenaxe. Beim Menschen verläuft die Axe beinahe horizontal, beim Wal beinahe vertical. Primaten und Cetaceen bilden hierin die Extreme (HYRTL), und die Richtung der Schneckenaxe aller andern Säugethiere bewegt sich zwischen der horizontalen und verticalen. Beim Menschen ist deshalb in der Ansicht von aussen (b) nur

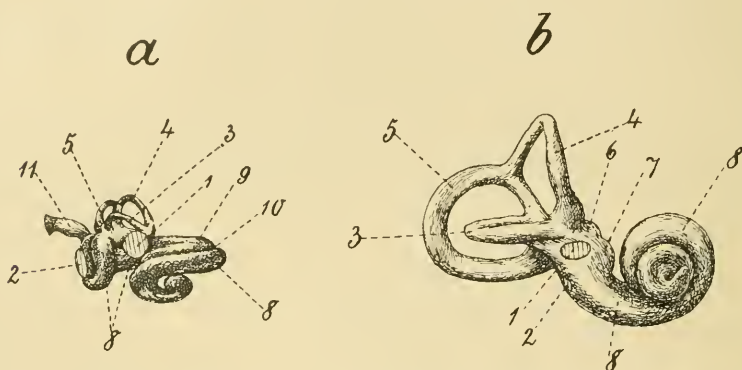


Fig. X. Metallausguss des rechten knöchernen Labyrinths. Ansicht von aussen. 2:1. Die Fenster und die Bogengänge sind in identische Lage gebracht. a *Phocaena*, b Mensch. 1 Fenestra ovalis, 2 Fenestra rotunda, 3 äusserer (horizontaler) Bogengang, 4 vorderer (oberer) Bogengang, 5 hinterer (unterer) Bogengang, 6 Recessus ellipticus, 7 Recessus sphaericus, 8 Schnecke, Ansicht der Scala vestibuli, 9 Schnecke, Ansicht der Scala tympani, 10 Einschnitt zwischen den Scalen für die Lamina spiralis secundaria, 11 Aquaeductus cochleae.

der Ausguss der Scala vestibuli (8) zu sehen, beim Wal ausser der Scala vestibuli (8) auch die Scala tympani (9). Beim Wal sind ausserdem die Scalen durch einen tiefen Spalt (10), in welchem die von HYRTL so genannte Lamina spiralis secundaria lag, von Anfang bis zu Ende getrennt, während beim Menschen ein derartiger, aber sehr seichter Spalt sich nur im Anfangstheil der Basalwindung vorfindet und in der Fig. X b natürlich nicht zu sehen ist. Die Zahl der Windungen der Schnecke beträgt bei *Phocaena*  $1\frac{1}{2}$ — $1\frac{3}{4}$ , bei den übrigen hierauf bisher, und zwar von HYRTL, untersuchten Walen (*Delphinus tursio*, *Monodon monoceros*, *Physeter macrocephalus*, *Balaena mysticetus*, *Balaenoptera rostrata*) ist sie etwas grösser, bis 2 und



etwas darüber. Die Wale und die Sirenen bilden hierin, abgesehen von den Monotremen, unter den Säugethieren das Extrem nach unten, der Mensch mit seinen  $2\frac{1}{2}$  Windungen steht in der Mitte und einige Nager, z. B. *Hydrochoerus* mit beinahe 5 Windungen, an der Spitze. Die Schnecke des Wales ist, wie stets, in Form eines Kegels aufgerollt. Die Rollung selbst aber ist nicht so eng wie beim Menschen.

Das Vestibulum ist beim Menschen und den Landsäugethieren ampullenartig ausgebuchtet, so dass das ovale Fenster (Fig. X b 1) links und rechts vom Vestibulum überragt wird. Bei *Phocaena* aber ist das Vestibulum röhrenartig, das distale Ende der Röhre ist das ovale Fenster (1), und das proximale Ende geht ohne Verjüngung seines Durchmessers in die Scala vestibuli (8) über. Die Röhre des Vestibulums ist ferner sehr merkwürdig gekrümmt, denn sie bildet einen liegenden, nach aussen offenen Halbkreis, welcher proximal in den ebenfalls halbkreisförmigen, aber nach oben offenen Anfang der Scala vestibuli übergeht (8), der sich dann weiter in die übrige horizontal liegende Scala vestibuli (8) fortsetzt. Eine Theilung des Vestibulums, wie beim Menschen, in Recessus ellipticus (6) und sphaericus (7) ist am röhrenartigen Vestibulum des Wales nicht zu erkennen.

Die Bogengänge sind beim Wal genau so angeordnet wie beim Menschen und den Landsäugethieren, der Wal hat also einen äussern oder horizontalen (3), einen vordern oder obern (4) und einen hintern oder untern (5) Bogengang. Seine Bogengänge haben ferner auch je ein schlichtes und ein ampullenartig erweitertes Ende, und die schlichten Enden des vordern und hintern Bogenganges verschmelzen auch vor ihrer Einmündung in das Vestibulum mit einander. Die Bogengänge bilden beim Wal einen so kleinen Kreisabschnitt wie diejenigen keines andern Säugethiers (HYRTL). Die hervorstechendste Eigenthümlichkeit derselben ist aber ihre Kleinheit. Sie ist die Ursache, dass CAMPER sie beim Grönlandwal (1762) und beim Pottwal (1776) überhaupt nicht fand und ihre Existenz daher bei den Walen überhaupt ganz leugnete, was seiner Zeit natürlich grosses Aufsehen erregte. Als nun MONRO sie bei *Phocaena* (1785) gefunden haben wollte, constatirte CAMPER (1787), dass sie auch bei diesem Wal nicht vorhanden seien, und erklärte den Irrthum MONRO's dadurch, dass dieser die angefeilte Basalwindung der Schnecke, wie das aus MONRO's Abbildung auch thatsächlich zu ersehen ist, für einen Bogengang gehalten hatte. Trotzdem wird bis heute die Entdeckung der Bogengänge des Wales allgemein MONRO zugeschrieben. Diese Ehre gebührt aber möglicher

Weise COMPARETTI, welcher 1789 (cf. RAPP) die Bogengänge gesehen haben will. Zweifellos gesehen hat sie aber G. CUVIER (1807), und HYRTL (1845) hat sie zuerst im Ausguss dargestellt.

Der *Aquaeductus vestibuli* (in der Figur nicht zu sehen) entspringt, wie immer, so auch beim Wal, an der medialen Seite des Vestibulums unterhalb des *Crus commune* des vordern und hintern Bogenganges. Er ist an seinem Ursprung noch enger als beim Menschen, erweitert sich aber sehr bald zu einem breiten, von oben nach unten zusammengedrückten Trichter. Der *Aquaeductus cochleae* (11) ist dicker als derjenige des Menschen und nimmt dadurch eine Sonderstellung ein, dass er, statt nach unten, schräg nach oben verläuft. Es ist das die Folge davon, dass er beim Wal ausserhalb des *Perioticums* seinen ursprünglichen Verlauf an der *Dura* beibehalten hat, im Uebrigen aber mit dem *Perioticum* nach unten sank.

Die Nerven, in der Abbildung nicht dargestellt, sind dieselben wie immer, nur ist der *N. cochlearis* des Wales viel dicker als derjenige des Menschen, die Nerven des Vestibularapparats aber sind sehr erheblich dünner.

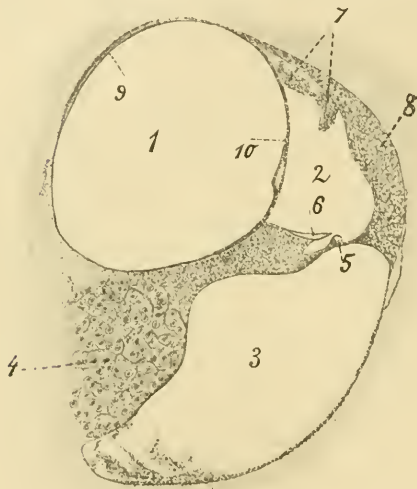
Ueber die Grössenverhältnisse der einzelnen Theile des Labyrinths ist Folgendes zu sagen: Nach CLAUDIUS verhält sich beim Menschen der Inhalt der Schnecke zu dem Inhalt des Vestibulums und der Bogengänge wie 1 : 1,47, beim Weisswal aber wie 1 : 0,057. Das Vestibulum von *Phocaena* ist nach demselben Autor so klein wie dasjenige des Kaninchens, die Bogengänge so klein wie diejenigen des Hamsters, die Schnecke aber grösser als diejenige des Pferdes. — Am Knochenpräparat (Feilpräparat) ist ausserdem noch Folgendes zu sehen: Die *Lamina spiralis primaria* zeigt an ihrem freien Rande die Zusammensetzung aus 2 Lamellen aussergewöhnlich deutlich. Während nun die der *Scala vestibuli* zugekehrte Lamelle, wie immer, eben ist, ist die der *Scala tympani* zugekehrte Lamelle, dort, wo sie an den *Modiolus* anstösst, stark in die *Scala tympani* hinein vorgebaut, eine specielle Eigenthümlichkeit der *Cetaceenlamina*, welche von HYRTL entdeckt, aber in ihrem Wesen nicht erkannt wurde. Das Mikroskop zeigt nun (Fig. Y), dass in der hohlen Vorbauchung das *Ganglion spirale* liegt, dass es sich also um den ROSENTHAL'schen Canal handelt. Dieser Canal ist offenbar deshalb in die *Scala tympani* vorgebaut, weil er in der wenig umfangreichen Spindel keinen Platz fand, die Reduction der Spindel aber erfolgte aus akustischen Gründen (cf. Physiologie). Der Canal folgt der *Lamina spiralis* von der Basalwindung bis in die Spitzenwindung und endigt erst dort, wo

der kurze Hamulus beginnt. Dieses oberste Ende des Canals entbehrt eines knöchernen Abschlusses, was schon HYRTL bemerkte. — Die Lamina spiralis primaria läuft in der Spitzenwindung, wie immer, in den Hamulus aus, der aber ungewöhnlich kurz ist. Das hob ich bereits auf der X. Otologenversammlung hervor — und HENNICKE hat es mittler Weile bestätigt —, weil HYRTL annahm, dass der Hamulus und somit die wichtige Verbindung zwischen Scala tympani und vestibuli, das Helicotrema, dem Wale fehle. Das ist also nicht der Fall, sie ist aber sehr eng. — Im Vorhof bemerkt man statt der gewöhnlichen 5 nur 4 Oeffnungen für die Bogengänge, indem das ampullare Ende des hintern Bogenganges, nicht des vordern, wie DENKER sagt, mit dem schlichten Ende des äussern Bogenganges kurz vor der Einmündung in das Vestibulum verschmilzt. Dasselbe ist nach HYRTL bei den Caniden und Feliden der Fall. — Am nicht macerirten, sondern einfach getrockneten Felsenbein fällt noch Folgendes auf: das Lgt. spirale ist so dick und fest, dass es sich als fortlaufendes Band aus der aufgefalten Schnecke entfernen lässt. Aus demselben Grunde lässt sich die Membrana fenestrae rotundae in toto aus dem runden Fenster als kleines Trichterchen hervorholen. Ihre Verdickung ist, wie diejenige des Trommelfells, ein Beweis für ihre geringe Schwingungsfähigkeit (cf. folgte. Seite). — Beim 68 cm langen Embryo finde ich endlich noch, und zwar nur rechterseits, aus der Apertura externa aquaeductus vestibuli ein 2 mm langes und 1 mm breites, flaches Knochenblatt hervorrage, das von der knöchernen Wand des Aquaeductus entspringt. Es scheint, als ob das Perioticum ursprünglich voluminöser angelegt gewesen wäre und der entbehrliche Theil, die Spongiosa, bald nach der Anlage wieder resorbirt worden wäre mit Ausnahme dieses Knochenblättchens, dessen Resorption also nur eine Frage der Zeit gewesen wäre.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt Folgendes: Beim 7,1 cm langen *Phocaena*-Embryo unterscheidet sich die Entwicklung des Labyrinths durch nichts von derjenigen eines etwa gleich grossen Kalbembryos. Insbesondere sind sämtliche Nervenendstellen durch Verdickung des Epithels bereits kenntlich. Beim 68 cm langen *Phocaena*-Embryo, der mir in andern Dingen so gute Dienste leistete, war das Labyrinth zu schlecht fixirt, um verwerthet werden zu können.

Von den grössern Phocänen zerlegte ich 3 Labyrinth in Serienschritte. Ich erhielt jedoch kein in jeder Beziehung tadelloses Präparat, denn selbst die frischesten Exemplare kamen erst 5—6 Tage nach dem Tode in meine Hände. In den gröbern Dingen sind keine

wesentlichen Abweichungen vorhanden. In der uns am meisten interessirenden Schnecke (Fig. Y) ist das CORTI'sche Organ (5) vorhanden, Einzelheiten lassen sich jedoch nicht mehr erkennen. Die Stria vascularis (7) ist vom Lgt. spirale (8) abgelöst, Einzelheiten sind an ihr auch nicht mehr zu erkennen, was wegen unserer spätern physiologischen Betrachtungen bedauerlich ist. Die REISSNER'sche Membran (10) ist in toto, im Vergleich zu Mensch und Kalb, erheblich verdickt, daneben fällt noch eine stärkere partielle Verdickung auf. Die Verdickung dieser Membran erscheint deshalb von Wichtigkeit, weil sie auf ihre Schwingungsunfähigkeit hinweist (cf. Physiologie); es ist merkwürdig, dass phylogenetisch zur Ruhe gekommene schwin-



gende Membranen nicht atrophiren, sondern hypertrophiren, wie es das Trommelfell und die Membran des runden Fensters beim Wal beweist. Das mächtige Ganglion spirale (4) springt stark, wie erwähnt, gegen die Scala tympani (3) vor. In der Scala vestibuli (1) befindet sich

Fig. Y. Schnitt durch die Schuecke von *Phocaena communis*. 25 : 1. (Das Präparat ist schlecht conservirt.) 1 Scala vestibuli, 2 Ductus cochlearis, 3 Scala tympani, 4 Ganglion spirale, in die Scala tympani vorgebant, 5 CORTI'sches Organ, 6 Membrana tectoria, 7 Stria vascularis, abgelöst vom Lgt. spirale 8, 9 hyaliner Niederschlag, 10 Membrana Reissneri, verdickt.

ein wandständiger, hyaliner Niederschlag (9). An andern Schnitten bemerkt man ihn auch in der Scala tympani, an der REISSNER'schen Membran, im Vestibulum, und in Fig. R b ist der Niederschlag auf der Stapesplatte gezeichnet. Frei von Niederschlägen fand ich die Membrana basilaris. Diese Niederschläge scheinen dort zu Stande zu kommen, wo dem Labyrinthwasser die Möglichkeit der Bewegung entzogen ist (cf. Physiologie). Ein genaueres Studium an frischem Präparaten ist daher von grossem physiologischen Werth, wie denn überhaupt die genauere Untersuchung des frischen Wallabyrinths uns noch manche physiologisch werthvolle Beiträge zu liefern verspricht. — Erwähnenswerth ist noch, dass im Vorhof sich eine Otolithenmembran befindet (HYRTL).

## b) Physiologie.

## Die akustische Function des Labyrinths.

Sinneszellen, denen man akustische Function zugetheilt hat, sind unter den Wirbellosen sehr verbreitet. Sie sitzen entweder frei auf der Körperoberfläche oder in nahe der Körperoberfläche liegenden und mit Wasser gefüllten Bläschen, „Otocysten“, in denen sich Steinchen, „Otolithen“, befinden, oder sie stehen, wie bei den Heuschrecken, in Beziehung zu einer schwingbaren, trommelfellartigen Membran, die sogar durch Muskeln gespannt werden kann. Die Zellen der Otocysten und die Otolithen scheinen sammt und sonders im Dienste der Erhaltung des Körpergleichgewichts zu stehen (siehe unter „statischer Function“). Die übrigen Zellen scheinen ausserordentlich empfindliche tactile Sinneszellen zu sein, welche die Schallwellen der Luft und des Wassers als Gefühlseindrücke zum Bewusstsein bringen; ob aber als Gehörseindrücke, ist sehr unwahrscheinlich und wohl nie, der ganzen Sachlage nach, mit absoluter Sicherheit zu entscheiden. Näheres hierüber findet man bei KOLBE und LANG, und es soll hier nur der Beobachtung von HENSEN an Krebsen gedacht werden, weil sie eine historische Bedeutung erlangt hat: HENSEN fand, dass die „Hörhaare“ von Krebsen, denen er im Wasser starke Töne zuleitete, sich nicht nur bewegten, sondern auch eine Art Abstimmung erkennen liessen durch selectives Mitschwingen, und HENSEN konnte von HELMHOLTZ diese Thatsache demonstrieren. Beide zogen hieraus noch nicht den Schluss, dass die Krebse hören, dieser Schluss aber wurde von Andern vielfach daraus gezogen. Indess wies BEER (1898) überzeugend nach, dass die Krebse höchst wahrscheinlich die Töne nicht hören, sondern fühlen.

Noch weniger glaubte man an dem Hörvermögen der Wirbelthiere im Allgemeinen zweifeln zu dürfen, da sie mit Ausnahme des Amphioxus sämmtlich mit einem Labyrinth ausgestattet seien, das man a priori für das Hörorgan ansah. Insbesondere aber hielt man auch die Fische für hörend, trotzdem sie des CORTI'schen Organs entbehren. Doch KREIDL (1895) wies nach, dass die Fische höchst wahrscheinlich taub seien und dass die Reactionen dieser Thiere, welche man als akustische ansah, als optische oder tactische aufzufassen seien, genau so, wie es BEER später bei den Krebsen fand. Diese Untersuchungen KREIDL's sind in so fern von fundamentaler Bedeutung, als sie zu beweisen scheinen, dass der Vestibularapparat (Vorhof und Bogengänge) in keiner Weise am Höract theilhaftig ist. Denn bekanntlich war von HELMHOLTZ Anfangs der Ansicht, dass dieser Apparat die Geräusche percipire, so lange er doch nicht erkannt hatte, dass für die Geräusche im Princip kein besonderer Aufnahmeapparat angenommen werden müsse, da sie sich nur für das Unperiodische ihrer Schwingungen von Tönen und Klängen unterscheiden. Doch auch dann glaubte er noch dem Vestibularapparat nicht jegliche Schallperception absprechen zu dürfen und reservirte ihn für die Empfindung sehr hoher, quiekender, zischender,

schrillender, knipsender Geräusche, die wohl im Stande seien, die Haare der Otolithensäcke in Schwingung zu versetzen, nicht aber selbst die kürzesten Fasern der Basilar membran wegen ihrer zu starken Dämpfung. Der Annahme von VON HELMHOLTZ konnte man auch deshalb eine gewisse Berechtigung nicht absprechen, wenigstens was die Macula sacculi als akustisches Endorgan anbetrifft, weil diese von den Stößen des Steigbügels direct getroffen wird und weil die Pars inferior labyrinthi, Sacculus und Cochlea resp. Lagena in ihrer phylogenetischen Entwicklung eine starke morphologische Abgrenzung von der Pars superior, dem Utriculus und den Bogengängen erfahren, auf welches beides zuerst HASSE mit voller Schärfe hinwies. Indess scheint man nach den später zu erwähnenden Experimenten (cf. „statische Function“) dem Vestibularapparat heute jegliche Betheiligung am Höract abzusprechen.

So hat denn allmählich, gleichsam per exclusionem, die Ueberzeugung sich Bahn gebrochen, dass zum Hören ausschliesslich das CORTI'sche Organ resp. die Papilla basilaris diene, welches in den ersten Anfängen sich bei den niedern Amphibien und Reptilien vorfindet und bei den Säugethieren seine höchste Vollkommenheit erlangt. Als Sinnesepithel sind die mit Haaren ausgestatteten CORTI'schen Zellen zu betrachten, mit welchen die Dendriten des Ganglion spirale in Contact treten.

Die freie Suspension des CORTI'schen Organs mitten im Wasser des Labyrinth zwischen Scala vestibuli und Scala tympani macht es höchst wahrscheinlich, dass dessen Erregung durch Schwingungen erfolgt, in welche es vom Labyrinthwasser aus versetzt wird. Deshalb entbehrt auch jede Hörtheorie, welche mit der Schwingbarkeit des Apparats nicht rechnet (ADLER's Rhythmustheorie) der Wahrscheinlichkeit. Der HELMHOLTZ'schen Theorie (1863) nun liegt die Schwingungsmöglichkeit des CORTI'schen Organs zu Grunde: Das Ohr hat die Fähigkeit, Klänge in seine Töne aufzulösen, genau wie das Clavier. Rufen wir in dasselbe, nachdem es geöffnet und die Dämpfung weggenommen ist, einen Vocal hinein, so schwingen alle die Saiten des Claviers mit, deren Töne der Vocal enthält. Es fragte sich nur, welche Theile der Schnecke als resonirende zu betrachten seien. HELMHOLTZ dachte zuerst an die CORTI'schen Pfeiler, bis HASSE (1873) nachwies, dass dieselben den Vögeln und Crocodilen fehlen. Schliesslich fand HENSEN, dass die Membrana basilaris wegen ihrer Zusammensetzung aus einzelnen Saiten und wegen der successiven Längenzunahme dieser Saiten von der Basis zur Spitze der Schnecke das geeignetste Resonanzorgan darstelle, eine Anschauung, der sich VON HELMHOLTZ anschloss.

Die Theorie von HELMHOLTZ behauptete bis vor Kurzem unbestritten das Feld. Verschiedene Mängel derselben aber, besonders derjenige, dass sie den Unterschied von Consonanz und Dissonanz nicht genügend erklärt, veranlassten EWALD (1899) und GOLDSCHMIDT (1901), nach einer neuen Theorie zu suchen („Schallbildertheorie“). Wie weit sie die Mängel der HELMHOLTZ'schen Theorie beseitigt, kann hier nicht besprochen werden. Doch müssen wir hier untersuchen, ob sie die anatomischen Verhältnisse in derselben Weise zu ihrem Ausgangspunkt

nimmt, wie das der Vorzug aller HELMHOLTZ'schen physiologischen Untersuchungen ist. Das ist nun nicht der Fall. EWALD-GOLDSCHMIDT nehmen an, dass nicht einzelne Saiten oder Gruppen von Saiten im Labyrinth resoniren, sondern dass die Membrana basilaris in ihrer ganzen Länge bei jedem Tone mitschwingt und dass sie je nach der Menge der Töne sich beim Schwingen in verschiedene Knoten und Bäuche wie eine schwingende Membran theilt. Wäre das der Fall, so würde hierzu eine einfache homogene Membran genügt haben, und es würde die Zusammensetzung der Membrana basilaris aus so vielen Saiten, die in ihrer gleichmässigen Anordnung den Eindruck höchster technischer Vollendung machen, nicht erklärlich sein; und ebenso unerklärlich würde es sein, weshalb die Fasern bei allen Säugethieren dieselbe continuirliche Verkürzung zwischen Spitze und Basis so constant zeigen.

Die einzige Möglichkeit, die HELMHOLTZ'sche Theorie zu beweisen, liegt in der Untersuchung des Menschen, weil dieser uns allein darüber Auskunft geben kann, was er hört und was er nicht hört. Sie liegt in dem Nachweis, wie BEZOLD scharf erkannt hat, dass bei einem Menschen, dessen Gehör in vivo einen ganz bestimmten Ausfall beim Tönen zeigt, post mortem sich eine ganz bestimmte Stelle des CORTI'schen Organs als zerstört erweist. Derartige Tonlücken sind selten und wahrscheinlich nur bei Taubstummten, wo BEZOLD sie vielfach nachwies, vorhanden. Es hängt natürlich vom Zufall ab, dass ein derartiges Ohr einmal zur Section kommt, was bisher noch nicht eingetreten ist. Das Thierexperiment (BAGINSKY, Hund) kann hier nicht von entscheidender Bedeutung sein, denn, ist es schon äusserst schwierig, sich objectiv beim Menschen darüber Rechenschaft zu geben, ob ein Ohr gegebenen Falls noch ganz bestimmte Töne oder überhaupt noch etwas hört, so dürfte das beim Thier fast zur Unmöglichkeit gehören, und Irrthümern (EWALD, labyrinthlose Taube, welche noch hören soll) ist hier Thür und Thor geöffnet. — So ist denn die HELMHOLTZ'sche Theorie auch heute noch diejenige, mit welcher wir allein rechnen können, weil sie, auf anatomischen Verhältnissen sich aufbauend, mittels einfacher physikalischer Gesetze schwierige physiologische Erscheinungen nach Möglichkeit erklärt.

Eine gleich befriedigende Theorie, wie wir sie in der HELMHOLTZ'schen Theorie für die eigentliche Erregung des CORTI'schen Organs haben, besitzen wir für die Art der Zuleitung der Erregung zum CORTI'schen Organ nicht, und die Worte, mit welchen HENSEN im Jahre 1880 dieses Capitel beginnt, die Worte, dass „die Schallwellenbewegung im Wasser des Labyrinths eine nicht unerhebliche Schwierigkeit für unsere Vorstellungen bilde“, bestehen auch heute noch zu Recht. Bei den Luftsäugethieren liegen die Verhältnisse aller-

dings äusserst complicirt. Vielleicht aber lassen sie sich verstehen, wenn man von den einfachern Verhältnissen des Wales ausgeht und von dieser Basis aus die Verhältnisse des Luftsäugethiers betrachtet. Das soll nun in Folgendem geschehen.

Ist die Schallwelle beim Wal an der Steigbügelplatte angekommen, die wir als günstigste Eintrittspforte des Schalles in das Labyrinth kennen gelernt haben, so kann sie auf zwei Wegen zum Corti'schen Organ gelangen. Der erste Weg ist derjenige vom Steigbügel seitlich durch die knöcherne Labyrinthkapsel, welcher beim Wal wegen der Ankylose des Steigbügels ein gangbarer sein muss. Er ist aber der unwahrscheinliche, denn: 1) Nach SAVART's Untersuchung an Platten, die in einem Winkel zusammenstossen, müssen die Moleküle der Labyrinthkapsel in derselben Richtung wie diejenigen des Steigbügels und der ganzen Gehörknöchelchenkette schwingen, d. h. also, in frontaler Richtung. Die Basilarfasern werden bei der senkrechten Richtung der Schneckenaxe des Wales theils günstig, d. h. quer, theils aber ungünstig, d. h. längs von den Schallwellen getroffen werden. Das würde also zu einer ganz ungleichmässigen Erregung des Corti'schen Organs führen. 2) Derselbe Eintritt der Schallwellen in das Labyrinth und somit dieselbe ungünstige Erregung des Corti'schen Organs erfolgt schon ganz allein durch die Verbindung der Bulla mit dem Perioticum, und man würde die Einrichtung des Schalltrichters und die Verdickung der Gehörknöchelchenkette gar nicht verstehen, wäre der Weg der Schallwellen vom Steigbügel aus direct auf das Perioticum derjenige, welcher für die Erregung des Corti'schen Organs bestimmt ist. 3) Der Modiolus ist auf das äusserste reducirt, so stark, dass das Ganglion spirale, wie erwähnt, nicht mehr in ihm Platz hat. Diese Reduction muss aber den directen Leitungsweg durch den Knochen zum Corti'schen Organ äusserst behindern und ist als ein weiteres Glied in der Reihe der isolirenden Momente aufzufassen, als Anpassungserscheinung für das Hören im Wasser. 4) Die Wassersäule des Vorhofs liegt in der directen Verlängerung des Stapes, sie wird also den Hauptstoss der Molecularbewegung empfangen, der Knochen aber nur die seitlichen Ausströmungen. — Aus allen diesen Gründen müssen wir also annehmen, dass der erste Weg als nicht zu vermeidender, aber minderwerthiger Nebenweg der Schallleitung zum Corti'schen Organ anzusehen ist. Als 2. und Hauptweg aber bleibt uns dann beim Wal nur der Weg von der Stapesplatte direct in das Vorhofswasser übrig, genau so wie beim Luftsäugethier.



Im Labyrinthwasser wird sich nun der Schall überall hin, auch in die Bogengänge, fortpflanzen, ohne natürlich die Nervenendstellen des Vestibularapparats zu erregen, deren adäquater Weg höchst wahrscheinlich anders geartet ist, wie wir noch sehen werden. Uns interessirt daher nur der Weg, welchen die Schallwellen zurücklegen werden, um in die Schnecke zu gelangen.

Wäre das Labyrinth statt mit Wasser mit Luft gefüllt, so würden wir ohne Besinnen sagen, dass die Leitung durch den Vorhof in die Schnecke, wie in einem entgegengesetzt gewundenen Sprachrohr, durch stete Reflexion seitens der Rohrwände, bis in die Schneckenspitze erfolgen müsse, ein Weg, den ich in Fig. Z a zu zeichnen und durch

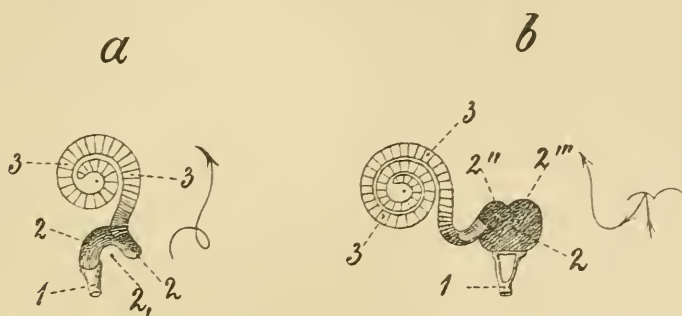


Fig. Z. Durchschnitt durch Steigbügel, Vestibulum und Scala vestibuli. Rechte Seite, ventrale Ansicht. 2:1. a von *Phocaena*, b vom Menschen. (Die neben der Figur stehenden Pfeile geben die Hauptrichtung der Molecularbewegung im Labyrinth an.) 1 Stapes, 2 Vestibulum, 2, Axe, um welche man sich das röhrenförmige Vestibulum des Wales gedreht denken kann, 2'' Recessus sphaericus, 2''' Recessus ellipticus, 3 Scala vestibuli. NB. Nur bei *Phocaena* liegen in obiger Ansicht alle Gebilde schon an und für sich in einer horizontalen Ebene, beim Menschen aber musste die Scala vestibuli in der Figur erst in die horizontale Ebene gedreht werden.

den daneben stehenden Pfeil anzudeuten versucht habe. Ja, es würde in der mit Luft gefüllten Schnecke wahrscheinlich sogar eine totale Reflexion der Schallwellen eintreten, wie in einem geraden Sprachrohr. Denn einerseits ist der Einfallswinkel in einem spirallig aufgewundenen Rohr stets gross, andererseits ist die Differenz der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in Luft und Knochen eine grosse. Im Röhrenknochen (LUCAE) ist sie z. B. 9 Mal so gross, im Eisen 17 Mal so gross wie in der Luft. Für das Felsenbein kennen wir die Zahl nicht, sie dürfte sich wegen der elfenbeinartigen Härte eher dem Eisen als dem Röhrenknochen nähern. Wenn nun Schallwellen aus der Luft auf Wasser fallen, so tritt schon bei einem Einfallswinkel von etwa  $14^{\circ}$  (cf. VAN SCHAIK, p. 125) totale Reflexion ein, obwohl die Fortpflanzungs-

geschwindigkeit im Wasser 4mal so gross ist wie in der Luft. Wenn wir nun auch wegen unserer Unkenntniss des Einfallswinkels im Schneckenrohr und der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles im Knochen des Labyrinths auf eine Berechnung der Verhältnisse verzichten müssen, so sind wir bei dieser Sachlage doch berechtigt, in einem mit Luft gefüllten Schneckenrohr eine totale oder nahezu totale Reflexion anzunehmen.

Füllen wir nun das Schneckenrohr mit Wasser, so werden die Verhältnisse für die totale Reflexion zweifellos ungünstiger wegen der geringern Differenz zwischen Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles im Wasser und im Knochen. Sie können aber verbessert werden, wenn die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Knochen vermehrt wird, wenn er incompressibler gemacht wird. Das ist nun in der Labyrinthkapsel geschehen, und so sehe ich nun die zweite Erklärung für die auffallende Festigkeit der Labyrinthkapsel im Allgemeinen in der Verbesserung der Reflexion.

Es ist nun ganz zweifellos, dass beim Wal wegen der Unbeweglichkeit des Stapes die Schalleitung im Labyrinthwasser eine rein moleculare ist und dass die Reizung des Nervus cochlearis im CORTI'schen Organ durch diese Bewegung herbeigeführt wird, und zwar, wenn wir an der HELMHOLTZ'schen Theorie festhalten, durch Mitschwingen der Saiten der Membrana basilaris. Das letztere zu betonen scheint mir nothwendig zu sein, denn hier und dort findet man in der otologischen Literatur die Ansicht, dass in einem vollkommen mit Wasser gefüllten und allseitig durch feste Wände begrenzten Raum, wie es das Labyrinth bei der (pathologischen) Starrheit beider Labyrinthfenster beim Menschen und auch bei der physiologischen Starrheit beim Wal ist, das Phänomen des Mitschwingens nicht denkbar sei. Das ist aber nicht einzusehen, denn eine Umlagerung der Wassermoleküle, wie sie für das Schwingen gefordert werden muss, ist natürlich auch hier möglich. KAYSER hat das auch experimentell bewiesen: Er umgab die Platte des Sprechtelephons mit einer metallenen Kapsel, füllte die letztere vollkommen mit Wasser und verschloss sie fest. Sprach er gegen die verschlossene Kapsel, so wurden die Worte am Hörtelefon vernommen, ein Beweis dafür, dass eine allseitig vom Wasser umgebene Membran auch im vollkommen abgeschlossenen Raum schwingungsfähig ist. —

Beim Luftsäugethier ist der Vorgang bei der Schalleitung im Labyrinthwasser ein complicirterer, denn durch die Bewegung,

welche dem Steigbügel als Endglied der Gehörknöchelchenkette vom Trommelfell aus mitgetheilt wird, muss im Labyrinthwasser eine zweifache Bewegung entstehen. Denn wenn ein Körper gegen einen andern einen Stoss ausübt, so entsteht natürlich bei genügender Kraft des Stosses eine doppelte Bewegung des gestossenen Körpers, eine Massenbewegung und eine Molecularbewegung. Das ist an sich ja ganz selbstverständlich, indess ist es gut, hierauf etwas näher einzugehen, denn die Erfahrung hat mich wenigstens gelehrt, dass viele naturwissenschaftlich gebildete Menschen dieser fundamentalen Thatsache sich nicht genügend bewusst sind. Es scheint dies daran zu liegen, dass die gemeinsame Betrachtung beider Bewegungen in den Lehrbüchern der Physik nicht besonders angestellt wird, weil sie für die Physik von keiner besondern Bedeutung ist. Ich wenigstens fand ausser kurzen Bemerkungen bei VAN SCHAİK, p. 72, nichts über diesen Gegenstand bei den Physikern. Von den Physiologen aber widmet JOH. MÜLLER, p. 406, dem Thema eine kurze Betrachtung.

Die Molecular- und speciell die hier in Betracht kommende Molecularbewegung und die Massenbewegung sind durchaus verschiedener Art. Das wird uns am ehesten klar, wenn wir sie in folgenden 4 Punkten, welche mir die hervorstechendsten zu sein scheinen, einem Vergleich unterziehen. 1) Das Wesen dieser Molecularbewegung besteht, wie man annimmt, in longitudinal fortschreitenden Schwingungen der hypothetischen kleinsten Theilchen, der Moleküle, womit eine Verdichtung der Theilchen beim Vorschwingen und eine Verdünnung beim Rückschwingen verbunden ist. Diese Schwingungen rufen, vorausgesetzt, dass sie sich mit genügender Frequenz in der Secunde wiederholen, und dass ihre Intensität stark genug ist, in unser Ohr gelangt, eine Gehörsempfindung hervor, die wir Schall nennen. Das Wesen der Massenbewegung dagegen ist eine sichtbare oder auch fühlbare Bewegung einer Masse, d. h. einer Summe kleinster Theilchen. Dass nun diese kleinsten Theilchen sich bewegen müssen, wenn ihre Summe, die Masse, sich bewegt, ist klar. Diese Art der Bewegung der Moleküle aber deckt sich vollkommen mit der Bewegung der Masse selbst. Sie entbehrt also der Verdichtungs- und Verdünnungsschwingungen und fällt deshalb nicht unter den Begriff der Molecularbewegung im physikalischen Sinne. 2) Die Form der Fortpflanzung der Molecularbewegung ist die gerade Linie, ganz gleich, ob das Medium, in welchem die Fortpflanzung erfolgt, ein festes, flüssiges oder gasförmiges ist. Die Form der Massenbewegung ist eine sehr verschiedene, je nachdem der gestossene Körper fest, flüssig, oder gas-

förmig ist, je nachdem er wie das Pendel, die Saite, die Wellen des Wassers, gezwungen ist, immer in seine alte Lage zurückzukehren u. s. w. 3) Die Geschwindigkeit der Fortpflanzung der Molecularbewegung ist unabhängig von der Intensität des Stosses und ist für dasselbe Medium, gleiche Dichtigkeit resp. Elasticität desselben vorausgesetzt, eine constante. Die Geschwindigkeit der Massenbewegung ist ungemein wechselnd und zunächst abhängig von der Kraft des Stosses, ausserdem aber bei festen Körpern von dem Gewicht derselben und von ihrer Reibung an der Umgebung, bei flüssigen und gasförmigen aber von verschiedenen weitem, noch nicht genügend bekannten Momenten. 4) Die Beziehung der Moleküle zu einander wird durch die Molecularbewegung niemals verändert. Auch die Beziehung der Moleküle zur Umgebung ist, abgesehen von jenen minimalen Excursionen, ohne welche ein Schwingen unmöglich ist, nie verändert. Bei der Massenbewegung kann die Beziehung der Moleküle zu einander ebenfalls unverändert bleiben. Sie kann aber auch gestört sein, und zwar entweder vorübergehend, z. B. bei den Wasserwellen, oder dauernd, wenn z. B. ein fester Körper durch den Stoss verbogen oder gar zerbrochen wird. Die Beziehung der Moleküle zu ihrer Umgebung ist bei der Massenbewegung vorübergehend verändert, wenn der Körper gezwungen ist, in seine ursprüngliche Lage zurückzukehren, oder dauernd, wenn das nicht der Fall ist.

Durch das Experiment gelingt es leicht, den Nachweis der gleichzeitigen Erzeugung der Massen- und Molecularbewegung durch einen Stoss zu bringen, und zwar für alle drei Medien: 1) Schlage ich in einer mit Rauch angefüllten Atmosphäre zwei Bücher zusammen, so ist nur in der Nähe der Bücher eine Bewegung des Rauches — Massenbewegung — zu bemerken. Weithin aber, wo der Rauch ruhig bleibt, ist der Schlag hörbar — Molecularbewegung. Die Bewegung des Rauches erfolgt, je nach der Intensität des Schlages, verschieden schnell, jeden Falls aber mit sichtbarer Langsamkeit; der Schall aber pflanzt sich in der Luft ca 333 m in der Secunde fort. 2) Halte ich eine tiefe Stimmgabel von grosser Masse tönend in ein grosses, mit Wasser angefülltes Becken, und zwar nur mit einer Zinke, um die Gabel nicht zu schnell zum Abschwingen zu bringen, so sehe ich nur in nächster Nähe der Gabel eine complicirte Wellenbewegung — Massenbewegung des Wassers. Weithin aber, in die ruhenden Theile des Wassers, pflanzt sich die Molecularbewegung fort, hörbar vermittels einer Glasröhre („Conductor“ JOH. MÜLLER) oder eines Schlauches, dessen eines Ende ich in das ruhende Wasser tauche,

während ich das andere in den Gehörgang stecke, natürlich bei zugehaltenem andern Gehörgang, um das Hören per Luft auszuschliessen, Nebenbei bemerkt, gerathen die Wände des Beckens, wenn sie leicht schwingbar sind, durch die Addition der molecularen Stösse in fühlbare Mitschwingung. Dieser Versuch wird uns später bei der Betrachtung des Stosses des Steigbügels ins Labyrinthwasser grosse Dienste leisten. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellenbewegung des Wassers ist nun im Wesentlichen abhängig von der Tiefe des Wassers (Gebr. WEBER) und ist relativ sehr langsam, denn sie übersteigt selbst im Meere nicht die Geschwindigkeit von 13 m in der Secunde. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles im Wasser aber beträgt ca. 1435 m in der Secunde. 3) Setze ich eine tönende tiefe Stimmgabel mit ihrem Stiel auf einen Tisch, so geräth der Tisch durch Uebertragung der Stielschwingungen auf ihn in fühlbares Zittern — Massenbewegung. Halte ich dabei das Ohr an die Tischplatte, oder, um den Versuch den frühern analog zu gestalten, binde ich an ein Tischbein eine viele Meter lange Schnur und nehme das freie Ende der straff angezogenen Schnur zwischen die Zähne, so höre ich natürlich bei geschlossenen Ohren, um die Luftleitung auszuschliessen, den Ton der Gabel deutlich, ohne dass an dem Ende der Schnur die zitternden Bewegungen des Tisches fühlbar sind — Molecularbewegung. Das Hören geschieht hier per Knochenleitung, von der am Schlusse unserer Betrachtungen ausführlich die Rede sein wird.

Wenn also der Steigbügel in das Wasser des Labyrinth stösst, so muss in letzterm eine Massen- und eine Molecularbewegung entstehen. Wenn nun der Stoss des Steigbügels durch einen Ton erzeugt wird, so sind die Bewegungen einfache. Wird er aber durch ein Tongemenge erzeugt, so sind sie unendlich complicirter, und ich finde kein geeigneteres Vergleichsobject für den vorliegenden Fall als den Phonographen. Denn der Phonograph, d. h. in unserm Fall die Platte des Phonographen und der auf ihr angebrachte Stift, arbeitet bei der Uebertragung der Schallwellen der Luft auf die Walze, wenn auch lange nicht so fein, so doch nach demselben Princip wie das Trommelfell und die Gehörknöchelchen bei der Uebertragung der Schallwellen der Luft auf das Labyrinthwasser. Beim Phonographen bringt die Luft die Platte zum Mitschwingen, zur Beugungsschwingung, zur Massenbewegung in Form von verschieden angeordneten Knoten und Bäuchen. Dieser Massenbewegung folgt der Stift und gräbt in die Walze die complicirten Bewegungen der Platte in Form von entsprechenden Linien ein. Er schält dabei aus der

Walze Wachsfäden aus, und diese Aushebung von Wachsmassen ist die Massenbewegung, welche er in der Walze hervorbringt. Durch die Stöße des Stiftes müssen natürlich auch entsprechende moleculare Stöße in der Walze entstehen. Wir müssten also den so übertragenen Schall naturgetreu hören, wenn wir unser Ohr auf die rotirende Walze legen könnten oder wenn wir MADER's Mikrophon verwendeten, vorausgesetzt, dass das Wachs ein guter Schalleiter ist. Wir könnten aber dieses Experiment demjenigen mit der tönenden Stimmgabel ähnlich machen, wenn wir den Stift des Phonographen statt gegen die Walze in Wasser halten würden. Wir würden dann vermittels des KAYSER'schen Wassertelephons die übertragenen Molecularwellen höchst wahrscheinlich mit Leichtigkeit hören und ausserdem, wenn auch nur minimale, Wasserverschiebungen in der Nähe des Stiftes sehen können. Wenn also bei der Schallübertragung durch den Phonographen und durch das Trommelfell in der Walze und in dem Labyrinthwasser dieselben Bewegungen entstehen, so ist die Nutzenanwendung, welche die Apparate von diesen Bewegungen machen, eine absolut entgegengesetzte. Der Phonograph ist construirt, die Massenbewegungen, d. h. die in die Walze eingetragenen Schwingungscurven zu benutzen. Er benutzt aber die im Momente des Eingrabens entstehende Schallbewegung nicht. Das Ohr hingegen benutzt zur Erregung des CORTI'schen Organs die Molecularbewegung, welche der Steigbügel im Labyrinthwasser durch seine Stöße hervorruft. Es sucht sich aber der bei der schwierigen Uebertragung der Luftschallwellen auf das Labyrinthwasser zwar nothwendigen, aber zur Erregung des CORTI'schen Organs überflüssigen Massenbewegung des Labyrinthwassers nach Möglichkeit zu entledigen. —

Das ist nun der Gedankengang, den wir jetzt weiter verfolgen wollen. Die Massenbewegung des Labyrinthwassers ist keine Wellenbewegung des Wassers, wie beim Stimmgabelversuch, denn zu einer Wellenbewegung, d. h. einem Auf- und Niedergehen des Wassers, gehört eine freie Wasseroberfläche, welche im Labyrinth nicht vorhanden ist. Sie ist vielmehr ein Hin- und Herströmen des Wassers, jedoch von complicirter Art, hervorgerufen durch die complicirte Art der Bewegung des Steigbügels. Wir analysiren dieselbe, indem wir sie in ihre beiden Componenten, eine Hebel- und eine Stempelbewegung, zerlegen:

Die Hebelbewegung hat eine einfache Schiefstellung des Steigbügels zur Folge. Diese Schiefstellung kann eine zwiefache sein: Wie

HENKE und VON HELMHOLTZ nachwiesen, hebt sich bei dem Einwärtsrücken des Hammergriffs das Ende desselben, mit ihm aber auch das Ende des langen Ambosschenkels und schliesslich das Köpfchen des Steigbügels. Daraus resultirt eine Schiefstellung der Steigbügelplatte nach unten, und die Drehung der Platte erfolgt um eine sagittale Axe. Das Einwärtsrücken des Hammergriffs aber kann bewirkt werden sowohl durch die Schallwellen, welche das Trommelfell treffen, als auch durch die Contraction des *M. tensor tympani*. Ferner aber wird die Steigbügelplatte auch durch Zug des *M. stapedius* schief gestellt, und zwar nach vorn, und die Drehung der Platte geht hierbei um eine verticale Axe vor sich. Die Einwirkung auf das Labyrinthwasser ist bei diesen beiden Hebelbewegungen natürlich eine im Princip gleiche, und es genügt daher, um diese Wirkung zu veranschaulichen, nur eine derselben zu betrachten, z. B. diejenige um die sagittale Axe. Um die reine Hebelwirkung zu illustriren, muss man nun annehmen, diese Axe liege fest und theile die Steigbügelplatte in eine obere und untere Hälfte (Fig. AA a). Es würde dann bei der Schiefstellung auf der einen Seite immer genau so viel von der Platte aus dem Vestibulum herausgehoben, wie auf andern Seite in dasselbe hineingedrückt wird. Eine Volumenvermehrung im Vestibulum würde auf diese Weise also niemals eintreten, und deshalb wäre für diese Bewegungsart keine Ausweichsstelle nöthig, und der Apparat würde auch bei sonst vollkommen geschlossener Labyrinthkapsel functioniren. Die Bewegungen aber, welche durch diesen Apparat im Labyrinthwasser entständen, wären: 1) eine Massenverschiebung des Wassers, ein Hin und Herfliessen desselben allein im Bereich der sich drehenden Platte: 2) eine moleculare Bewegung im Wasser, Schallwellen, welche sich durch das ganze Labyrinth fortpflanzen wird. Sie ist in der Richtung des Stosses des Steigbügels am stärksten, wie ja auch die Schallschwingungen in der Luft in der direct in der Schallrichtung liegenden Linie am stärksten sind. Die stärkste Ausnutzung der Schallwellen im Labyrinth wird aber eintreten, wenn der Hauptschallstrahl in die Schnecke gelangt. Um dorthin zu kommen, muss er nun im Vestibulum der Landsäugethiere einen andern Weg einschlagen als im Vestibulum des Wales. Denn bei den Landsäugethiern sowohl wie beim Menschen liegt, wovon ich mich beim Rind, Schaf, Pferd und Hund überzeugt habe, der Eingang in die Scala vestibuli an der Aussenseite des Vestibulums (s. Fig. Z b), also an derselben Seite wie die Fenestra ovalis resp.

die Steigbügelplatte. Die Wellen des Hauptschallstrahles müssen also von der medialen Wand des Vestibulums, gegen welche sie zuerst anprallen, in den Eingang zur Scala vestibuli reflectirt werden. Die mediale Wand ist nun zweigetheilt, in den vordern Recessus sphaericus und den hintern Recessus ellipticus. Die Steigbügelplatte liegt aber dem beide theilenden Knochenrand gegenüber. Sie liegt aber auch höher als der Eingang in die Scala vestibuli. Die ruhende Steigbügelplatte liegt also, was Reflexion anbelangt, nicht günstig zum Eingang in die Schnecke. Diese ungünstige Lage kann nun verbessert werden durch die doppelte Hebelbewegung der Stapesplatte: durch die Schiefstellung nach vorn wird die moleculare Bewegung der hintern Hälfte des Recessus sphaericus, durch die Schiefstellung nach unten der untern Hälfte zugeworfen. Ich will hiermit nur die hohe Wahrscheinlichkeit betonen, dass die Reflexion in den Schneckeneingang hierdurch begünstigt werden muss. Der exacte physikalische Beweis aber muss an einem gut vergrößerten Modell erbracht werden, denn wegen der Kleinheit der ganzen Verhältnisse kann die Construction des Ein- und Ausfallswinkels durch das blossе Augenmaass täuschen.

Nun kann die Schiefstellung der Platte nach unten, wie erwähnt, durch den *M. tensor tympani*, nach vorn durch den *M. stapedius* ausgeführt werden; es kann also die Einstellung der Stapesplatte auf die günstigste Reflexionsstelle im Vestibulum durch die vereinte Wirkung beider Muskeln erzielt werden. Diese combinirte Thätigkeit beider Muskeln wird willkürlich beim sog. Lauschen von Statten gehen, und thatsächlich ist es schon mehrfach, z. B. von GOTTSTEIN, ausgesprochen worden, dass der Stapedius wohl ein Lauschmuskel sei. Das hat auch eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich, weil er sowohl wie die Muskeln des äussern Ohres vom *Facialis* innervirt werden und weil wir bei vielen Thieren, z. B. beim Pferde, bemerken, dass sie bei einem verdächtigen Geräusch ihre Ohrmuscheln der Schallquelle zuwenden. Hierzu kommt die neuerdings von OSTMANN constatirte und bereits erwähnte Beobachtung der Stapediuscontraction beim lauschenden Hunde. In diesem Sinne also kann man beiden Muskeln eine accommodative Thätigkeit einräumen, d. h. also die Thätigkeit, die Schallreflexion im Vestibulum auf ihr Optimum einzustellen, und zwar willkürlich, ohne Abhängigkeit von der Qualität und Quantität des zuge-



führten Schalles. Das Fixiren eines Geräusches mit dem Ohr und das Fixiren eines Gegenstandes mit dem Auge wären also analoge Processe, jedoch durch verschiedene physikalische Processe hervorgebracht, beim Ohr durch Aenderung der Reflexion, beim Auge durch Aenderung der Brechung. Im Ganzen also scheint mir die Schalleitung im Labyrinth mit ähnlicher Präcision zu verlaufen wie die Lichtleitung im Auge, und das hat man sich bisher nicht derart vorgestellt.

Ich möchte noch betonen, dass die Annahme der Verbesserung der Reflexion im Vestibulum durch die Schiefstellung des Steigbügels mir deshalb von besonderm Werth zu sein scheint, weil sie von der vergleichenden Anatomie als Basis ausgeht, denn die einzig plausible Erklärung für den röhrenförmigen Umbau des Walvestibulums ist doch die, dass nach Fortfall der Bewegungsfähigkeit der Stapesplatte das feine Hören dem Wale bei Beibehaltung des ampullenartigen Vorhofs unmöglich geworden wäre und dass die Umwandlung in die Röhrenform diesen Misstand zu bessern trachtet. Der Unterschied ist nur der, dass beim Wal die Reflexion, unabhängig von seinem Willen, stets auf das Optimum eingestellt ist, dass beim Landsäugethier und beim Menschen die Einstellung aber der Willkür unterliegt.

Nun erfolgt aber, wie bemerkt, ausser der bisher betrachteten Hebelbewegung auch noch eine Stempelbewegung der Steigbügelplatte, d. h. die durch die Aufwärtsbewegung des Hammergriffs schief gestellte Stapesplatte wird durch die gleichzeitig hiermit verbundene Einwärtsbewegung des Hammers auch in das Vestibulum hineingestossen. Diese Bewegung kann natürlich, um es zu wiederholen, sowohl durch die Schallwellen hervorgerufen werden, die auf das Trommelfell treffen, als auch durch die Contraction des Tensors. Da nun Wasser so gut wie incompressibel ist (50 : 1000000 bei 1 Atmosphäre Druck), so musste, um diese Bewegung zu ermöglichen, eine Ausweichstelle für das Labyrinthwasser geschaffen werden, und als diese ist zunächst die Membran des runden Fensters zu betrachten, wenn man, wie es allgemein mit Recht geschieht, annimmt, dass die Aquäducte bei den Säugethieren wegen ihrer Enge dem Ausweichen einen zu grossen Widerstand entgegensetzen. Die Stempelbewegung führt wiederum zu einer molecularen und zu einer Massenbewegung im Labyrinthwasser. Die moleculare wird mit der gleichzeitig durch die Hebelbewegung erfolgenden molecularen Bewegung natürlich ein Ganzes bilden und mit ihr denselben Weg einschlagen. Die Massen-

bewegung ist ebenfalls keine Wellenbewegung, sondern wiederum ein Hin und Hergeschobenwerden eines Theiles des Labyrinthwassers, jedoch eines andern Theiles als bei der Hebelbewegung. Um uns zu veranschaulichen, welcher Theil des Wassers hin und her geschoben wird, gehen wir wiederum von ganz einfachen Verhältnissen aus. Die Stempelspritze in Fig. AA b sei an ihrer Spitze durch eine nachgiebige Membran, die Membran des runden Fensters (7), geschlossen. Das Spritzenrohr habe eine kugelige Erweiterung, das Vestibulum (2), und ein gekrümmtes Seitenrohr, die Schnecke. Das Seitenrohr sei durch eine feste Wand, das Homologon der Lamina spiralis ossea, der Länge nach in die Scala vestibuli (4) und Scala tympani (6) getheilt, die Theilung erreiche nicht ganz die Spitze, so dass hier eine Communication, das Helicotrema (5), bleibe; jedoch gehe die Lamina spiralis ossea zunächst einmal bis zur lateralen Wand der Schnecke durch, so dass das Helicotrema also die einzige Communication zwischen den

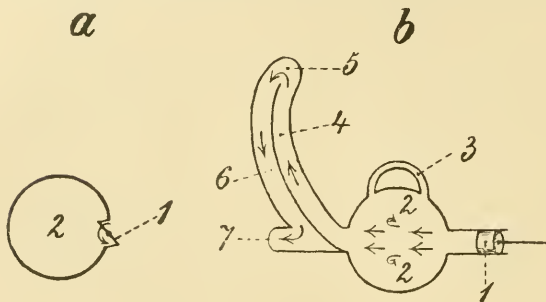


Fig. AA. Schemata zur Massenbewegung des Labyrinthwassers durch die Bewegungen des Steigbügels. a Durch seine Hebelbewegung, b durch seine Stempelbewegung. Die Pfeile geben die Richtung der Massenverschiebung an. 1 Stapes, 2 Vestibulum, 3 Bogengang, 4 Scala vestibuli, 5 Helicotrema, 6 Scala tympani, 7 Membrana fenestrac rotundae.

Scalen sei. Bewegt man nun den Stempel (1) hin und her, so wird die Flüssigkeitssäule zwischen ovalem Fenster, Vestibulum, Scala vestibuli, Helicotrema, Scala tympani hin und her geschoben. Was speciell im Vorhof seitwärts von dieser bewegten Wassersäule liegt, bleibt still, und nur in der Begrenzungsschicht, in welcher das Wasser zerrissen wird, entsteht eine Kreisbewegung (Wirbelbewegung, v. HELMHOLTZ). Die Vorhofsgebilde, besonders aber der Sacculus, liegen ausserhalb der Stromlinie. Bewegt wird lediglich Perilymphe.

Wären nun alle Theile des Apparats auf der Wasserstrecke, die bewegt wird, im Querschnitt so weit, wie die Fläche der Fenestra ovalis resp. die Stapesplatte gross ist, so würden der Stempelbewegung des Stapes weiter keine Hindernisse im Wege stehen als die Reibung der Flüssigkeit in dem Apparat, der Widerstand der Membran des runden Fensters und die Schwere der Flüssigkeitssäule, und die Stempelbewegung würde mit möglichster Leichtigkeit von Statten gehen. Nun

ist aber das *Helicotrema* erheblich kleiner als die *Stapesplatte*; dadurch tritt aber eine Erschwerung der Vorwärtsschiebung der Flüssigkeitssäule vom *Foramen ovale* bis zum *Helicotrema* ein, also auch eine erschwerte Bewegung des *Steigbügels*, die aber nicht im Einklang stehen würde mit dem Zweck, welcher mit der leicht beweglichen Einrichtung der *Gehörknöchelchen* verfolgt wird. Diese Erschwerung kann nun aufgehoben werden, wenn auf dieser Strecke der Flüssigkeit die Möglichkeit geboten wird, auszuweichen. Diese Möglichkeit ist nur im *Ductus cochlearis* gegeben, soweit seine Wände membranös sind, also in der *Membrana Reissneri* und der *Membrana basilaris*. Die erstere ist nun äusserst zart und kann leicht ausweichen. Wie steht es aber mit der *Membrana basilaris*? Das ist eine sehr wichtige Frage. Ueber den Widerstand, welchen diese Membran einem Druck entgegen stellen kann, wissen wir wegen der Kleinheit der Verhältnisse direct nichts. Sie ist zwar dünn, aber auch nachgiebig? Zunächst sind die einzelnen, glashellen, drehrunden, nahe an einander liegenden Saiten, obwohl dünn, doch starr, das wissen wir. Ihre Spannung kennen wir nicht, doch können wir uns eine Vorstellung von ihr machen aus dem Bau des *Spannapparats*, des *Lgt. spirale*. Dieses ist überaus dick, von festen *Bindegewebfasern* gebildet, die zum grössern Theil dem Ansatz der *Membrana basilaris* zustreben. Daraus schliessen wir, dass die Saiten der *Membrana basilaris* scharf gespannt und wenig nachgiebig sind. Angenommen selbst, sie wären nun nicht so fest gespannt, dass sie dem *Steigbügelstoss* nicht nachgeben könnten, so würden sie doch nur nachgeben, wenn keine leichter zu bewegendende Masse von genügendem Volumen im *Ductus cochlearis* vorhanden wäre.

Diese Masse erblicke ich nun in dem Blut der *Stria vascularis*. Die *Stria vascularis* ist jenes räthselhafte Organ im *Ductus cochlearis*, welches im Wesentlichen aus *Capillaren* besteht, die die Eigenthümlichkeit besitzen, bis an (*LEIMBACHER*) das einschichtige, leicht zerfallende, einer *Basalmembran* entbehrende *Epithel* vorzudringen. Gerade in dieser ungeschützten Lage der *Capillaren*, die so oberflächlich ist, dass man bis kürzlich fast allgemein annahm, dass die *Capillaren* sogar bis in das *Epithel* vordringen, erblicke ich die Leichtigkeit, mit welcher das Blut aus denselben gedrückt werden kann. So hätten denn die *Capillaren* der *Stria* die doppelte Function, die bisher für sie angenommene Function der *Lymphfiltration* für den *Ductus cochlearis* und die

Function, durch ihre leichte Zusammendrückbarkeit dem Steigbügel die Möglichkeit der leichten Bewegung zu geben. Diese doppelte Function der Stria wäre der Function des Proc. ciliaris im Auge vergleichbar, welche nach RABL nicht sowohl in der Ausscheidung des Kammerwassers, als besonders in der Regulirung des intraoculären Druckes zu erblicken ist. —

Die Uebertragung der Schallwellen der Luft aufs Trommelfell kommt dadurch zu Stande, dass die Fasern des Trommelfells durch dieselben zum Mitschwingen gebracht werden, ähnlich wie nachher durch die molecularen Stösse des Steigbügels ins Labyrinthwasser die Basilarfasern mitschwingen, und es fragt sich nur, ob es im Trommelfell, wie in der Basilmembran, auch auf verschiedene Töne abgestimmte Fasern giebt. Das ist ja höchst wahrscheinlich wegen der verschiedenen Länge der Radiärfasern des Trommelfells, und es ist auch verschiedentlich nachgewiesen, dass bei Tönen von verschiedener Höhe verschiedene Quadranten des Trommelfells mitschwingen. Die schwingenden Radiärfasern des Trommelfells, die sich ja alle an den Hammer ansetzen, bewegen nicht nur wegen ihrer eigenthümlichen Krümmung den Hammer mit grosser Kraft (VON HELMHOLTZ), sondern müssen in ihm auch entsprechende moleculare Bewegungen hervorbringen. Das geht ja aus unserer Auseinandersetzung über den Stoss eines Körpers gegen einen andern hervor. Es sind dies die molecularen Wellen, die JOH. MÜLLER als die zur Erregung des Corti'schen Organs bestimmten ansah. Zu ihnen werden sich diejenigen molecularen Wellen gesellen, welche aus der Luft auf den Hammer übergehen ohne Vermittlung des Trommelfells, Wellen, wie sie jeder Körper in mehr oder minderer Stärke aufnimmt. Es fragt sich nun, ob anzunehmen sei, dass die Summe dieser molecularen Wellen durch Amboss und Steigbügel hindurch bis ins Labyrinthwasser gelangen, wo sie mit den durch den Stoss des Stapes im Labyrinthwasser erzeugten molecularen Wellen denselben Weg zum Corti'schen Organ einschlagen müssten. Da nun einerseits bei der straffen Fügung der Knöchelchen der Kette die Bewegung des Hammers momentan eine solche des Stapes hervorrufen muss und andererseits die Fortpflanzung der molecularen Wellen vom Hammer zur Stapesplatte eine gewisse, wenn auch sehr kleine Zeit beanspruchen würde, so muss man doch sagen, dass die beiden molecularen Bewegungen im Labyrinthwasser nicht gleichzeitig ablaufen und zum Corti'schen Organ gelangen könnten und dass somit der

ganze Apparat keinen Präcisionsapparat darstellen könnte, wie es doch thatsächlich der Fall ist. Dieses Bedenken lässt es wahrscheinlich erscheinen, dass die gedachten molecularen Schwingungen in der Kette nach Möglichkeit ausgelöscht werden. Das beweisen ja auch die unendlich feinen und mühsamen Untersuchungen MADER'S. MADER fand nämlich vermittels seines Ohrmikrophons, dass die Molecularbewegung in der Kette von aussen nach innen immer schwächer und im Stapes sehr schwach wird. Der ganze Bau der Gehörknöchelchenkette ist nun ganz dazu angethan, die moleculare Fortleitung zu erschweren: Die Gliederung der Kette, die bis zur Grenze der Möglichkeit getriebene Dünne der Knöchelchen und ihre Markhaltigkeit. Endlich scheint auch die ungleiche Länge der Stapesschenkel geradezu dem Zweck zu dienen, die moleculare Leitung durch Interferenz zu schwächen.

So bleibt also die Auffassung v. HELMHOLTZ'S zu Recht bestehen: die Gehörknöchelchenkette ist ein Hebelapparat, welcher geeignet ist, die durch die Schallwellen der Luft erzeugten Bewegungen des Trommelfells unter Verstärkung der Kraft und Verminderung der Excursion auf das Labyrinthwasser zu übertragen. Die Einschlebung einer solchen Maschine zwischen Luft und Wasser aber ist nothwendig, da die directe moleculare Uebertragung von Schallwellen der Luft auf das Wasser sehr mangelhaft ist. Da nun das Wesen des ganzen Apparats nicht darin besteht, die molecularen Wellen der Luft als solche direct auf das Labyrinthwasser einfach zu übertragen, sondern sie erst in Massenbewegung und dann im Labyrinth wieder in Molecularbewegung umzusetzen, so ist es physikalisch richtiger, Trommelfell und Gehörknöchelchen nicht als Schalleitungsapparat, sondern ganz allgemein als Schallübertragungsapparat zu bezeichnen. —

Es giebt über die Schalleitung im Labyrinth in Kürze folgende Ansichten: JOH. MÜLLER (1840) hält sie für eine moleculare. Die Massenbewegung kannte er noch nicht, da er die Bewegung des Stapes noch nicht kannte. VON HELMHOLTZ (1862) sagt von der Verschiebung des Wassers Folgendes: „Die Flüssigkeit des Labyrinths hat nur einen Ausweg, wohin sie vor dem Druck des Steigbügels ausweichen kann, nämlich das runde Fenster mit seiner nachgiebigen Membran. Um dahin zu gelangen, muss aber die Labyrinthflüssigkeit entweder durch das Helicotrema, die enge Oeffnung in der Spitze der Schnecke, hinüberfliessen, von der Vorhofstreppe zur Paukentreppe, oder, da hierzu bei den Schallschwingungen wahrschein-

lich nicht genügende Zeit ist, die membranöse Scheidewand der Schnecke gegen die Paukentreppe hindrängen.“ Ob VON HELMHOLTZ sich nun vorgestellt hat, dass durch diese Verdrängung der Basilmembran die Endzellen des Nervus cochlearis gereizt werden, oder ob er geglaubt hat, dass das durch gleichzeitige Molecularbewegung geschehe, darüber lässt uns der geniale Forscher vollkommen im Zweifel. Dass er aber an moleculare Reizung gedacht hat, lässt sich annehmen, weil er seine ganze Theorie doch auf die Annahme des Mitschwingens der Membrana basilaris gebaut hat, also auf eine moleculare Theorie. HENSEN (1880) und GAD (1892) stützen sich im Wesentlichen auf HELMHOLTZ, erklären sich aber offen für eine Erregung durch Massenverschiebung. Sie sprechen sich auch darüber aus, wie sie sich die Erregung bestimmter Gruppen von Saiten durch diese Kraft vorstellen. HENSEN meint, die abgestimmten Streifen der Membrana basilaris werden am ausgiebigsten der Wasserbewegung nachgeben, die Stelle der geraden Theiltöne am wenigsten. GAD glaubt, dass durch eine Art Schlauchwelle die Membrana basilaris zum Schwingen gebracht werde. Aus der Thatsache aber, dass bei der Stapesankylose und bei andern Zuständen, wo eine Massenbewegung fehlt, doch noch oft gehört werde, schliesst er, dass die Erregung auch durch moleculare Wellen geschehen könne. Das scheint ja nun zunächst paradox zu sein. Betrachtet man aber den Schwingungszustand der Basilarfasern ganz allgemein als den für die Erregung des CORTI'schen Organs adäquaten Reiz, so muss man sagen, dass es gleichgültig ist, ob die Basilmembran durch Massenbewegung oder durch Molecularbewegung in Schwingung versetzt wird. BEZOLD ist unbedingter Anhänger der Erregung durch Massenbewegung und wendet sich besonders auch gegen die dualistische Anschauung von der Erregbarkeit des Acusticus. ZIMMERMANN (1900) glaubt an moleculare Erregung, die dem Labyrinthwasser durch das Promontorium hindurch zugeführt werde, SECCHI (1902) an eine solche durch das runde Fenster. Beide halten den Trommelfellapparat ausschliesslich für einen Accommodationsapparat. Die andern Autoren nähern sich der einen oder der andern der vorgetragenen Ansichten, ohne neue Gesichtspunkte zu haben. —

Unter den klinischen Untersuchungsmethoden des menschlichen Ohres ist die Prüfung der „Knochenleitung“ mittels der Stimmgabel von hervorragender Bedeutung. Setzt man nämlich eine schwingende Stimmgabel mit ihrem Stiel auf den Schädel, so hört man sie deutlich, jedoch viel kürzere Zeit, als wenn man sie mit den Zinken oder, um die Anordnung im Experiment gleich zu machen, mit dem

Stiel kurz vor den Gehörgang hält. SCHWABACH hat es nun zuerst ausgesprochen, dass durch Erkrankung des nervösen Apparats die Knochenleitung verkürzt, durch Erkrankung des Schalleitungsapparats aber verlängert wird. Vielfache klinische Erfahrung hat die Richtigkeit dieser Behauptung bestätigt, und Einwände gegen dieselbe, wie sie z. B. von JACOBSON erhoben werden, sind wegen ihrer vagen Natur unhaltbar. Natürlich muss man in Betracht ziehen, dass dort, wo unsere sonstige klinische Untersuchung eine zweifellose Schädigung des Schalleitungsapparats nachweist, ausserdem auch eine Schädigung des Labyrinths vorliegen, und dass in diesen combinirten Fällen, trotz Schädigung des Schalleitungsapparats, verkürzte Knochenleitung vorhanden sein kann. Unter dieser Einschränkung aber gilt es dem Ohrenarzt als ein wichtiges Axiom: verkürzte Knochenleitung weist als Grund für eine Schwerhörigkeit eine Erkrankung des schallpercipirenden Apparats, verlängerte Knochenleitung aber eine Erkrankung des schalleitenden Apparats nach.

Eine allseitig befriedigende Erklärung für das Phänomen der Knochenleitung im Allgemeinen und der verlängerten Knochenleitung im Besondern giebt es bisher trotz vielfacher Versuche nicht, und es fragt sich, ob wir an der Hand unserer Ansicht über die Schalleitung zu einem annehmbareren Resultat gelangen können. Das scheint mir nun der Fall und quasi eine Probe auf die Richtigkeit unserer Auffassung der Schalleitung zu sein.

Wir betrachten zunächst die Knochenleitung bei normalem Gehör. Vorausbemerkt werden muss, dass sich zur Untersuchung der Knochenleitung hohe Stimmgabeln nicht eignen, weil sie einen so intensiven Ton erzeugen, dass man nicht mit Sicherheit beurtheilen kann, ob man die Gabel per Knochen oder per Luft hört. Man hat deshalb tiefe bis mittlere Stimmgabeln zu wählen, die nur einen schwachen Ton von sich geben. Die Höhe der Stimmgabel liegt je nach der Neigung und Erfahrung der verschiedenen Untersucher zwischen A und c<sup>2</sup>. Diese Stimmgabeln haben nun die gemeinsame Eigenschaft, dass die schwingenden Zinken den Stiel in starke Longitudinalschwingungen versetzen und dass diese sich wiederum dem Schädel mittheilen. Diese Massenbewegung des Schädels ist sehr deutlich wahrzunehmen, nicht nur vom Untersuchten, sondern auch vom Untersucher, wenn er seine Hand auf den Kopf des Untersuchten legt. Das sind also Massenschwingungen des Schädels, und jeder einzelne Punkt der compacten Knochenkapsel muss mitschwingen. Es müssen also auch die Ansatz-

punkte der Radiärfasern des Trommelfells am Annulus tympanicus mitschwingen und in Folge dessen auch das ganze Trommelfell und die Gehörknöchelchenkette, ja, bei dem labilen Zustande dieses Apparats sogar mit erheblicherer Excursion als der Schädel selbst. Dieses a priori anzunehmende Mitschwingen des Schalleitungsapparats ist auch bewiesen durch experimentelle Untersuchungen LUCÆ's und POLITZER's. Die Grösse der Mitschwingung wird im Wesentlichen davon abhängig sein, ob die Richtung der Erschütterung senkrecht auf die Ebene des Trommelfells oder parallel zu ihr erfolgt. Man kann sich dieses sehr schön klar machen mittels eines Tambourins. Führt man einen Schlag mit der Hand auf die Breitseite des hölzernen Rahmens, so ertönt das Instrument nur schwach, schlägt man aber gegen die Kante, so ertönt es stark. Es schwingt also das Trommelfell am gesunden Ohr durch die Stimmgabel vom Knochen aus in gleicher oder doch ähnlicher Weise wie von der Luft aus, und in gleicher Weise stösst die Stapesplatte ins Labyrinthwasser und setzt durch moleculare Bewegung desselben unter Eliminirung der Massenbewegung die Basilarfasern in Schwingung. — Es tritt nun besonders bei Stimmgabeln von geringerm Gewicht ein Zeitpunkt ein, wo die Schwingungen der Zinken nicht mehr genügen, den Stiel, geschweige denn den Schädel in Massenschwingungen zu versetzen. Trotzdem aber hört man den Ton der Gabel vom Knochen aus noch auf längere oder kürzere Zeit. In diesem Stadium muss also die Erregung des CORTI'schen Organs von einer andern Kraft ausgelöst werden: die Schwingungen der Zinken rufen ausser der Massenbewegung auch eine Molecularbewegung im Stiel hervor. Man kann sie mittels des Gehörs nachweisen, wenn man den Stiel der Gabel in der Richtung des Gehörgangs vor denselben hält. Setzt man nun die Stimmgabel auf den Knochen, so muss natürlich auch die moleculare Bewegung der Gabel auf den Knochen übergehen, und so haben wir denn bei der Betrachtung der sogenannten Knochenleitung ausser der Massenbewegung auch die Molecularbewegung des Schädels zu betrachten. Sie muss das CORTI'sche Organ entweder direct vom Knochen aus erreichen mit Umgehung des Labyrinthwassers oder durch das letztere hindurch. Für die Reizung des CORTI'schen Organs ist der erste Weg der minderwerthige, was besonders daraus hervorgeht, dass die Knochenleitung bei Fixirung des Schalleitungsapparats (cf. später) verstärkt ist, ohne dass der Knochen eine Veränderung erfahren zu haben braucht. Es bleibt als Hauptweg der Weg



durch das Labyrinthwasser, und es fragt sich nun, wie wir uns diesen Weg des Nähern zu denken haben: Setzt man die Stimmgabel z. B. auf den Warzenfortsatz oder in nächster Nähe des Gehörgangs auf den Schädel, so werden die molecularen Wellen, welche von der Stimmgabel ausgehen, zum Labyrinth von aussen nach innen gelangen, also transversal das Felsenbein durchsetzen. Das Ringband und die Stapesplatte stehen aber senkrecht zu dieser Richtung. In dieselben wird der Schall natürlich ebenfalls fortgeleitet, doch nimmt die moleculare Bewegung in ihnen nicht etwa die Richtung, wie sie diese Gebilde haben, also eine longitudinale Richtung an, sondern sie behält nach SAVART's Untersuchungen der molecularen Fortpflanzung in Platten, die in einem Winkel zusammenstossen, die ursprünglich transversale Richtung bei. Die molecularen Bewegungen in der Stapesplatte treffen also die Labyrinthfläche der Platte senkrecht und werden deshalb mit Leichtigkeit in das Labyrinthwasser übergehen, und zwar in derselben Richtung, in welcher die vom Knochen aus bewegte und in das Labyrinthwasser stossende Stapesplatte die molecularen Wellen in das Labyrinthwasser entsendet. Beide schlagen also gemeinsam im Labyrinthwasser die zur Erregung des CORTI'schen Organs günstigste Richtung ein, gelangen also zur medialen Vestibularwand und werden von ihr in den Eingang zur Scala vestibuli reflectirt. Der Uebergang von Schallwellen vom Knochen auf die Stapesplatte wird aber bei gesundem Ohr erleichtert werden, wenn beim Lauschen auf das Ausklingen der auf den Schädel aufgesetzten Stimmgabel der Stapes ins Labyrinth hineingedrückt und das Ringband dadurch stärker angespannt wird, denn wir wissen, dass eine straffere Schnur besser leitet als eine schlaffe. Diese moleculare Bewegung addirt sich nun, solange die Massenschwingung des Schädels dauert, zu der molecularen Bewegung, welche durch den stossenden Steigbügel im Labyrinthwasser erzeugt wird, übernimmt dann aber später allein die Erregung des CORTI'schen Organs. — Setze ich nun die Stimmgabel auf einen andern Punkt des Schädels, z. B. den Scheitel oder das Hinterhaupt, so höre ich sie schwächer. Die Erklärung ist leicht zu geben: die Schallwellen gehen vom Stimmgabelstiel strahlenförmig aus, die mittlern Strahlen werden bei diesem Ansatzpunkt der Stimmgabel in das Gehirn eindringen, und es fragt sich nur, ob sie bei der geringen Consistenz dieses Organs in demselben nicht ganz und gar vernichtet werden. So geht also dieser

Theil der Schallwellen für das Ohr im Allgemeinen verloren. Nur die Randstrahlen werden vom Knochen unter mehrfacher Reflexion an der Knochenoberfläche in ihm fortgeleitet, gelangen zum Theil zum Warzenfortsatz resp. zur nähern Umgebung des Gehörgangs und von hier aus in derselben transversalen Richtung zum Labyrinth, als wenn die Gabel ursprünglich an einer dieser Stellen aufgesetzt worden wäre.

Die Knochenleitung am schwerhörigen Ohr ist leicht verständlich bei Erkrankung des nervösen Apparats. Die hier vorhandene Verkürzung der Knochenleitung ist ebenso wie die Verkürzung der Luftleitung auf eine verminderte Erregbarkeit der percipirenden Elemente zurückzuführen, woran kaum Jemand gezweifelt hat. Man könnte höchstens die Frage aufwerfen, ob bei reiner Erkrankung des Schalleitungsapparats nicht auch gelegentlich einmal eine Verkürzung der Knochenleitung vorhanden sein könnte. Aus unsern Auseinandersetzungen geht hervor, dass dem so sein könnte, wenn das Ringband des Steigbügels pathologisch erschlafft wäre. Eine derartige Erschlaffung wäre am ehesten denkbar bei traumatischen Einflüssen und bei acutem Mittelohrkatarrh, bei dem Verkürzung in der That nicht selten beobachtet werden kann. — Die Erklärung der Verlängerung der Knochenleitung wird uns nach unsern Betrachtungen der physiologischen Knochenleitung wenig Schwierigkeiten bereiten. Bei allen hier in Betracht kommenden Veränderungen des Mittelohres, Exsudatansammlung in der Pauke, einfacher Einziehung des Trommelfells, Perforation oder gar Verlust desselben, genuiner Stapesankylose etc. ist nämlich eine Fixirung (BEZOLD) des ganzen Gehörknöchelchenapparats oder wenigstens eine solche der Stapesplatte vorhanden. Das schwingungsunfähigere Trommelfell resp. die Stapesplatte kann also bei der Erschütterung des Kopfes durch die Stimmgabel nur in geringerm Maasse in Schwingungen versetzt werden als am gesunden Ohr, was auch aus den Experimenten LUCÆ's und POLITZER's hervorgeht. Käme die Erschütterung bei der Knochenleitung also allein in Betracht, so müsste die letztere bei den genannten Zuständen verkürzt sein. Wenn sie also bei diesen Zuständen verstärkt ist, so muss diese Verstärkung allein auf Rechnung der zweiten Kraft, welche von der Stimmgabel ausgeht, auf die moleculare Kraft zu setzen sein. Bei der stärkern Anspannung des Ringbandes bei den gedachten Veränderungen, welche jeden Falls stärker

ist als die durch die Accommodation hervorgerufene, muss die moleculare Bewegung noch ungeschwächter vom Rahmen des ovalen Fensters auf die Stapesplatte, den besten Ausgangspunkt für die Erregung des Corti'schen Organs, übertragen und deshalb das Corti'sche Organ stärker gereizt werden, was in der Verlängerung der Knochenleitung seinen Ausdruck findet. Wie aber beim gesunden Ohr, so wird auch bei fixirtem Schalleitungsapparat die Stimmgabel vom Scheitel oder vom Hinterhaupt schlechter vernommen werden als vom Warzenfortsatz, trotzdem aber verlängert, was ja aus unsern frühern Auseinandersetzungen hervorgeht. — Bisher wurde nun auf die moleculare Uebertragung der Schallwellen, welche sowohl beim gesunden Ohr als beim Ohr mit fixirtem Schalleitungsapparat, bei letzterm natürlich mehr als bei erstem, vom Knochen auf das Trommelfell und von da weiter durch die Gehörknöchelchen zur Stapesplatte gelangen müssen, keine Rücksicht genommen. Sie werden sich zu denen auf das Ringband in die Stapesplatte gelangenden Wellen addiren. Ihre Rolle muss jedoch eine sehr nebensächliche sein, denn 1) ist die moleculare Leitung innerhalb der Gehörknöchelchenkette, wie ja früher aus einander gesetzt wurde, an sich nicht gut; 2) ist bei genuiner Stapesankylose, bei welcher die Knochenleitung exquisit verlängert zu sein pflegt, der Stapes zwar fixirt, Trommelfell, Hammer und Amboss aber nicht; 3) ist selbst bei vollständigem Verlust von Trommelfell, Hammer und Amboss die Knochenleitung ebenfalls stark verlängert. Von HENSEN wurde für die Knochenleitung, um den Weg derselben gleichzeitig durch die Bezeichnung festzulegen, der Ausdruck *cranio-tympanale Leitung*, d. h. Leitung vom Schädel durch das Trommelfell, im Gegensatz zur *aëro-tympanalen Leitung*, der Luftleitung, gebraucht. Von vielen Ohrenärzten wird diese klangvolle Bezeichnung ebenfalls angewandt. Aus unsern Auseinandersetzungen geht hervor, dass die Bezeichnung den Kern der Sache sehr wenig berührt und dass es bei der guten deutschen und zu Missverständnissen nicht Anlass gebenden Bezeichnung „Knochenleitung“ vorerst bleiben muss. —

Von den Erklärungen der verstärkten Knochenleitung bei Fixirung des Schalleitungsapparats genießt die MACH-POLITZER'sche Schallabflusstheorie ein grosses Ansehen. Sie geht von der Voraussetzung aus, dass der Schalleitungsapparat, nachdem er durch die dem Knochen aufgesetzte Stimmgabel in Schwingung versetzt ist, einen Theil der Schallwellen nach aussen durch den Gehörgang abgiebt. Sei nun der

Apparat schwingungsunfähig, so sei auch der Schallabfluss verhindert, und es würden jetzt die Schallwellen durch Reflexion wiederholt dem Labyrinth zugeführt und deshalb das CORTRI'sche Organ verstärkt erregt. Diese Theorie entbehrt, wie auch LUCÆ bewiesen hat, durchaus der Berechtigung. Am meisten förderte uns noch BEZOLD, der unermüdlische Forscher auf dem Gebiet der functionellen Diagnostik der Ohrenkrankheiten, auch in dieser Sache besonders dadurch, dass er erkannte, dass das gemeinsame, physikalisch bedeutungsvolle Moment bei allen Störungen der Schalleitung die Fixation des Leitungsapparats und der daraus resultirende bessere Uebergang der Töne vom Knochen aus auf den fixirten Apparat sei. Indess das unentwegte Festhalten an der Anschauung, dass die Basilarfasern des CORTRI'schen Organs durch Massenschwingungen des Labyrinthwassers zum Schwingen gebracht würden, liess auch ihn zu keiner einheitlichen Erklärung der Verlängerung der Knochenleitung kommen. — Die von WEBER gefundene Thatsache, dass bei zugehaltenem, übrigens gesundem Ohr die auf den Scheitel aufgesetzte Stimmgabel von diesem Ohr verstärkt wahrgenommen wird, kann auf dieselbe Weise erklärt werden wie die Verlängerung der Knochenleitung bei Fixirung der Leitungskette, wenn man hierbei den Finger so tief in den Gehörgang einführt, dass man annehmen kann, dass durch die comprimirte Luft des Gehörganges das Trommelfell und die Gehörknöchelchen im Schwingen beeinträchtigt werden. Hält man jedoch das Ohr nur leicht zu, so fällt die Fixirung fort, und wir bedürfen jetzt einer andern Erklärung für die Verstärkung der Knochenleitung. Am wahrscheinlichsten ist es, dass die im abgeschlossenen Gehörgang durch die Stimmgabeltöne zum Resoniren gebrachte Luftsäule die Schwingungen, in welche das Trommelfell durch die Erschütterung der Stimmgabel versetzt wird, vergrössert, eine Erklärung, die sich im Wesentlichen mit der bereits von WEBER selbst und später von RINNE, TOYNBEE und LUCÆ gegebenen Erklärung deckt.

### Die statische Function des Labyrinths.

Seit GOLTZ (1870) fasst man die nicht akustische Function des Labyrinths unter dem Sammelnamen der statischen Function zusammen. Man will hiermit sagen, dass diese statische Function uns über das Verhältniss unseres Körpers zum Raum belehrt. Für diese Function spricht zunächst die anatomische Anordnung der Nervenendstellen des sogenannten Vestibularapparats, d. h. des „Otolithen“- und Bogengangapparats; denn nicht nur die Nervenendstellen des Utriculus, des Sacculus und der Lagena (letztere bei den

Säugethieren fehlend), sondern auch diejenigen der Ampullen sowie die Bogengänge selbst stehen in drei Ebenen auf einander senkrecht.

Experimentell wissen wir vom Otolithenapparat: entfernt man Krebsen, Tintenfischen, Quallen, Meeresschnecken die Otocysten resp. die Otolithen (DELAGE, 1886; ENGELMANN, 1887; VERWORN, 1891; BEER, 1899; ILYIN, 1901), so vermögen diese Thiere nicht mehr ihre gewohnte labile Gleichgewichtslage beizubehalten, sie schwimmen bald auf der Seite, bald auf dem Rücken, überschlagen sich, bewegen sich im Kreise u. s. w. Diesen vielen Experimenten über Ausfallserscheinungen steht nur eines, aber ein interessantes über Reizerscheinung zur Seite: Krebse mit offenen Otocysten stossen bei der Häutung ihre Sandotolithen mit aus und füllen sich dann die Otocysten wieder mit Sand. KREIDL (1893) liess solche Krebse ihre Otocysten sich nun mit Eisenpulver anfüllen und konnte dann beobachten, dass die Thiere bei Annäherung des Elektromagneten sich von demselben abdrehen, um ihr durch die Verschiebung der eisernen Otolithen dem Gefühl nach gestörtes Gleichgewicht wieder herzustellen. Aus allen diesen Gründen betrachtet man den Otolithenapparat der Wirbellosen als Sinnesorgan zur Beibehaltung des körperlichen Gleichgewichts im Allgemeinen. — So leicht nun die Otolithenbläschen der Wirbellosen zugänglich sind, so schwer sind es diejenigen der Wirbelthiere. Reinliche Versuche an diesen Thieren liegen deshalb nicht vor, indess wissen wir, dass Fische, denen man das ganze Labyrinth entfernt (LÖB, 1888; KREIDL, 1892; BETHE, 1894; LEE, 1898), sich genau so wie jene „entstateten“ Wirbellosen verhalten. Da nun auch der Bau der Otocysten der Wirbellosen und der Vorhoffsäckchen der Wirbelthiere ein sehr ähnlicher ist, so schliesst man mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass auch die letztern der Erhaltung des Körpergleichgewichts dienen. Das Nähere siehe bei LANG (1903), dem auch die vorstehenden Daten entnommen sind.

Seitdem FLOURENS (1828) nachwies, dass die Zerstörung der Bogengänge der Taube ganz bestimmte Gleichgewichtsstörungen des Kopfes zur Folge hat, sind diese Versuche in geradezu verwirrender Fülle wiederholt worden. Die Einwände, dass es sich hierbei nicht um eine Bogengangsverletzung, sondern um Nebenverletzungen, besonders des Kleinhirns, gehandelt habe, sind seitdem insbesondere durch BREUER und EWALD beseitigt worden, so dass man heute Folgendes sagen kann: Setzt man an einem frei gelegten häutigen Bogengang die Endolympe durch Streichen oder durch Einsetzen eines Capillarröhrchens (BREUER) in Bewegung (Reizversuch), so tritt eine Drehung des Kopfes in der Ebene des betreffenden Bogenganges ein. Dasselbe tritt beim Menschen ein, bei welchem ein knöcherner Bogengang bei Mittelohroperation eröffnet wird oder bereits eröffnet vorgefunden wird. Wird nun beim Thier der Bogengang durchschnitten (Ausfallsversuch), so tritt bei beabsichtiger Bewegung des Kopfes eine Drehung in der Ebene dieses Bogenganges ein. Aus alledem hat man geschlossen, dass der Bogengangsapparat zur Wahrnehmung der Richtung der Drehbewegung des Kopfes dient. Weiter auf dieses noch keines-

wegs abgeschlossene Gebiet an dieser Stelle einzugehen, würde zu weit führen, denn das Gebiet ist für unsere Betrachtungen des Walohres nicht von tiefer Bedeutung. Wer nähere Aufschlüsse über dasselbe wünscht, findet sie bei v. STEIN, Die Lehre von den Functionen der einzelnen Theile des Ohrlabyrinths, 1894.

PANSE (1899) hat, gestützt auf unsere Kenntnisse von der Function der Bogengänge, nachzuweisen versucht, dass eine gewisse Beschaffenheit der Bogengänge mit einer bestimmten körperlichen Bewegungseigenthümlichkeit der Thiere coincidire. Zunächst fand er, dass Thiere mit ungeschickten Bewegungen relativ weite Bogengänge haben und umgekehrt. Prägnante Beispiele von erstern sind das Seepferdchen, die Seenadel, die Blindwühle und unter den Säugethieren das Faulthier. Bekannte Beispiele von letztern sind die Raubthiere im Allgemeinen (HYRTL) und die Wale im Besondern (PANSE). In der That, liest man in den Beschreibungen der Seefahrer, mit welcher Schnelligkeit und Geschicklichkeit selbst die grossen Wale ihre Riesenleiber durch das Meer bewegen, wie die kleinern Arten, besonders *Delphinus delphis* und *Phocaena*, welche gern die Schiffe begleiten, selbst einen schnell fahrenden Dampfer spielend umschwimmen, wie sie auf- und niedertauchen, bald im Wasser, bald in der Luft, aus der Flut herauschiessend, sich überschlagen, so muss man sagen, dass der Wal ein ausserordentlich geschickter Schwimmer ist. Man stellt sich nun seit BREUER die Reizung der Cristae ampullares, die quer vor dem Eingang in die Bogengänge stehen und mit langen Haaren ausgestattet sind, so vor: Wird ein mit Wasser gefüllter Ring, als welchen man den Bogengang mit seiner Ampulle betrachten kann, um seine Axe gedreht, so bleibt das Wasser in Folge seines Beharrungsvermögens zunächst zurück, und die in den Ring hineinragenden Haare der Cristae machen eine rückläufige Bewegung. Diese Bewegung der Haare stellt den adäquaten Reiz der Cristae dar, der uns als drehende Bewegung des Kopfes in einer bestimmten Ebene, und secundär des ganzen Körpers, zum Bewusstsein kommt. Die Gegner dieser geistreichen Theorie (MACH und DELAGE) haben eingewendet, dass bei der grossen Enge der Bogengänge eine derart freie Beweglichkeit der Endolympe in denselben sich nicht annehmen lasse, da die Adhäsion der Flüssigkeit in einem so engen Rohre zu gross, die Beharrungsträgheit der Endolympe bei ihrer geringen Masse aber zu klein sei. — Je capillarer nun die Bogengänge sind, um so geringer muss die Verschieblichkeit des Wassers sein; sie muss also beim Wal sehr gering sein, folglich muss auch die Reizung der Ampullenhaare und demnach

auch die augenblickliche Orientirung über die feinsten Bewegungen, wie wir sie doch bei allen geschickt sich bewegendem Thieren annehmen müssen, nicht besonders gross sein, die Gleichheit der Reizschwelle bei allen Thieren allerdings vorausgesetzt. Auch die Theorie von MACH und DELAGE, welche einen wechselnden Druck der Endolympe auf die Sinneshaare bei verschiedener Bewegung des Kopfes annimmt, bringt uns kaum einen Schritt der Erklärung für die von PANSE gefundene wechselseitige Beziehung näher, und so giebt uns die Physiologie keine Erklärung für die Thatsache, dass Enge der Bogengänge und Geschicklichkeit der Bewegungen in der Thierreihe oft coincidiren und umgekehrt. Jeden Falls aber müssen wir uns der Ansicht PANSE's anschliessen: „auffallende Kleinheit der Bogengänge kann nicht als Entartung betrachtet werden, wenn mit ihr keine auffallende Erweiterung verbunden ist.“ Fragen wir uns aber, weshalb der Wal so reducirte Bogengänge bekommen hat, so giebt es meines Erachtens keine andere Antwort als: der hohe Werth des Gehörs für den Wal (cf. später) war das bestimmende Moment für die röhrenförmige Verengerung des Vorhofs, und an diesem kleinen Vorhof hatten grosse Bogengänge nicht Platz.

Weiter giebt PANSE der Vermuthung Ausdruck, dass die Stellung der Bogengänge und die Hauptbewegungsrichtung der Thiere in wechselseitiger Beziehung stehen dürften. Er exemplificirt dabei auf *Balaena mysticetus*, deren äusserer Bogengang vertical gestellt sei, wie das aus einer Abbildung von HYRTL hervorgehe, und der, wie allen Walen, die Möglichkeit der horizontalen Fortbewegung nach der Seite nicht gegeben sei, was aus der horizontalen Stellung der Schwanzflosse hervorgehe. Dem gegenüber möchte ich bemerken, dass HYRTL bei der Genauigkeit, mit welcher er auf diese Verhältnisse eingeht, es im Text gewiss hervorgehoben hätte, wenn bei *Balaena* der äussere Bogengang nicht wagerecht stände, und dass bei *Phocaena* der äussere Bogengang wagerecht steht, vorn von Anfang an, hinten nach kurzem Verlauf. Ich glaube deshalb, dass die Figur HYRTL's in unbeabsichtigter Weise etwas illustriert, was nicht vorhanden ist, und finde die Erklärung dafür in der schwierigen Wiedergabe derartiger Verhältnisse, wenn sie so klein sind.

Zum Schluss noch eine Bemerkung: Es giebt verschiedene Gattungen von Knochenfischen, bei denen die Schwimmblase direct oder durch Vermittlung von Knöchelchen, dem sogenannten WEBER'schen Apparat, in Berührung mit dem häutigen Labyrinth tritt. Man glaubt, dass das eine Einrichtung sei, vermittelst deren die Fische sich über die

Tiefe, in der sie sich befänden, orientiren könnten. Man stellt sich das so vor, dass der Druck des Wassers die Schwimmblase zusammendrücke und dass der Druck in der Schwimmblase, auf das Labyrinth fortgepflanzt, dem Fisch durch Vermittlung des statischen Organs zum Bewusstsein komme. Beim Wal haben wir nun eine ähnliche Einrichtung: Im Dach des Sinus peripetrosus (cf. Fig. 14 3) liegt der Saccus endolymphaticus und der Ductus perilymphaticus. Vermehrt sich nun der Druck in den Sinus pneumatici, so wird er sich auf den Sacculus mit seiner breiten Fläche und auch auf den röhrenartigen Ductus fortpflanzen und so den Binnendruck im Labyrinth erhöhen. Die Sinus pneumatici sind nun im Allgemeinen nur nach unten nicht vom Knochen des Schädels direct begrenzt, doch sind sie auch hier durch das vorgelagerte, sehr breite und starke Zungenbein vor dem Wasserdruck geschützt, so dass man annehmen kann, der Druck des Wassers könne die Sinus in nennenswerther Weise nicht zusammendrücken. Indess, in den Sinus liegen ja eine Menge starker Venen. Diese werden beim Tauchen anschwellen, theils deshalb, weil beim Fortfall der Athembewegungen im Allgemeinen eine Erschwerung der Blutcirculation eintritt, theils aber deshalb, weil die abführende Vene dieser Sinus, die Jugularis externa, ihrer oberflächlichen Lage am Halse wegen von einem stärkern Wasserdruck zusammengedrückt werden muss. Durch die Schwellung der Venen aber muss der Luftdruck in den Sinus erhöht werden, der seinerseits wieder auf den Saccus und Ductus sich fortpflanzen wird. Eine derartige Aulehnung an die Verhältnisse des Fisches würde uns ja nicht wundern bei der vollkommen fischartigen Umgestaltung der äussern Körperform des Wales. Es ist also möglich, dass die Einrichtung keine bedeutungslose ist.

### Schluss.

#### Das Gehör des Wales.

Es ist Volksglaube, dass der Wal höre. Ja, aus der Sage des HERODOT, dass Arion, als er gezwungen wurde, ins Meer zu springen, von einem Delphin, durch des Meisters Gesang und Saitenspiel herbeigelockt, sicher ans Land getragen wurde, geht hervor, dass dieser Glaube schon sehr alt ist und dass dem Wal sogar ein grosses musikalisches Verständniss zugeschrieben wird.

Die Wissenschaft aber fordert Beweise. LANG findet die Möglichkeit des Nachweises, dass ein Thier hört, in folgenden 3 Punkten:



1) Ein Weg, um festzustellen, ob ein Thier hört, ist seine „Reaction auf Schallwellen“. Hier aber müssen wir alle andern Einwirkungen, optische und besonders tactische, ausschliessen, was bekanntlich unter Umständen nicht leicht ist. 2) „Wir dürfen mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass ein Thier hört, wenn es eine Stimme hat.“ Das gilt jedoch nur mit einer gewissen Einschränkung. Denn es giebt Thiere, welche Geräusche mit musikalischem Charakter von sich geben, die man als „Stimme“ betrachten kann, trotzdem diese Thiere höchst wahrscheinlich die von ihnen hervorgebrachten Laute nicht hören, sondern fühlen, z. B. Heuschrecken, Grillen, Laut gebende Fische. 3) „Wir dürfen mit an Gewissheit grenzender Zuversicht annehmen, dass ein Thier hört, wenn es ein Sinnesorgan besitzt, dessen Bau im Wesentlichen mit dem unseres eignen Gehörorgans übereinstimmt.“ An der Hand dieser drei LANG'schen Forderungen für den Nachweis des Gehörs der Thiere wollen wir jetzt das Gehör des Wales untersuchen.

Höreexperimente, wie sie an Fischen und Krebsen im Aquarium angestellt worden sind, sind beim Wal unmöglich. Wenigstens ist der Versuch, kleine Wale in Teichen zur Beobachtung zu halten, wie er im Londoner Zoologischen Garten und auch von BREHM gemacht wurde, stets missglückt, da die geängstigten, rubelosen Thiere bald starben. Aus den Schilderungen von Walfischjägern, besonders älterer Zeit, die in Menge von BREHM zusammengestellt sind, geht hervor, dass man, wenn man sich einem Wal nähert, um ihn zu harpuniren, jeden Laut vermeidet, welcher dem Thier, sei es durch die Luft, sei es durch das Wasser zugetragen werden könnte, dass man aber, wenn man eine Herde Wale dem Lande zutreiben will, einen Höllenlärm theils durch Schreien und Johlen, theils durch Ruderschläge macht. Wenn der Wal nun überhaupt hört, so ist es nach den Erfahrungen, die wir an uns beim Untertauchen bis zur Füllung der Ohren mit Wasser machen, sicher, dass er, weil sein äusseres Ohr geschlossen ist und weil er ausserdem noch mit ihm unter der Wasseroberfläche schwimmt, nur das vernimmt, was im Wasser vor sich geht, dass er aber, was in der Luft vor sich geht, gar nicht oder nur höchst mangelhaft hört. CLAUDIUS schreibt: „Ein an der Oberfläche des Meeres ruhender Walfisch wird durch ein leises Geräusch im Wasser oder an einem das Wasser berührenden festen Körper aufgeschreckt; und Delphine werden in manchen Gegenden durch Klopfen auf den Bootrand wie Wild gejagt; gegen Luftschallwellen sind die Cetaceen dagegen schwerhörig. In der Nähe eines ruhenden Walfisches kann man schreien, selbst

Flintenschüsse thun, ohne dass er es hört.“ CLAUDIUS giebt nicht an, woher er diese Kenntniss hat, und ich konnte in der Literatur auch seine Quelle nicht finden. Jeden Falls aber hat die Angabe von CLAUDIUS die höchste Wahrscheinlichkeit für sich.

Indess, die Richtigkeit aller derartigen Beobachtungen vorausgesetzt, möchte ich folgende Einwände gegen die Folgerung machen, welche man aus ihnen für das Gehör des Wales zieht. 1) Thiere, welche die Gefahr nicht kennen, welche ihnen vom Menschen droht, sind unter Umständen bis zu dem Augenblick, wo sie die Gefahr kennen lernen, bei der Annäherung des Menschen furchtlos und zutraulich. Das scheint bei den Walen nicht anders zu sein: Delphine und Phocänen, die Bewohner unserer heimischen Meere, auf welche nicht gejagt wird, umspielen bekanntlich mit Vorliebe die Schiffe. Die grossen Wale indess, denen seit Jahrhunderten nachgestellt wird, sind scheu. Doch giebt es auch Ausnahmen. RAWITZ giebt die Mittheilung wieder, welche ihm der Capitän des deutschen Schleppnetzfishdampfers „August“ machte, welcher zufällig in dieselbe *Megaptera*-Herde gerathen war, welche RAWITZ beobachtete: „Da war es nun für die sämmtliche Bemannung des Schiffes ein zuerst komischer, dann aber Besorgniss erregender Anblick, dass die Wale immer gegen die sich schnell drehende Schraube des Schiffes zu schwimmen suchten (das Walbot fuhr natürlich ganz langsam). Sie kamen der Schraube mit ihren Köpfen so bedenklich nahe, dass der Kapitän einen Zusammenstoss wiederholt befürchtete, welcher der Schraube, mindestens aber dem benachbarten Steuersteven sicherlich nicht gut bekommen wäre. Alles Schreien und sonstige Lärmen der Matrosen, das Bewerfen der Wale mit Kohlenstücken — so dicht kamen die Thiere an das Schiff — konnte sie nicht vertreiben. Erst dann verzogen sie sich, als das Schiff von ihrem eigentlichen Aufenthaltsorte sich etwas entfernt hatte. Man kann in dieser Thatsache eine Aeusserung der Neugier der Wale sehen, welche durch die ihnen unbekannt schnelle Drehbewegung der Schraube erregt wurde.“ Das Geräusch, welches von der Schraube des Dampfers ausging, mussten die Wale hören, wenn sie überhaupt hören — und sie mussten die sich drehende Schraube auch sehen — und doch flohen sie nicht, weil sie dem ungewohnten Sinnesindruck gegenüber noch harmlos waren. 2) Andererseits, wenn ein Wal vor einem Ruderschlag das Weite sucht, ist das noch kein Beweis dafür, dass er den Ruderschlag auch gehört hat, denn er kann das Ruder auch gesehen haben, er kann auch den Schlag durch Vermittlung des Wassers gefühlt haben, denn Fische suchen auf einen Ruder-

schlag hin auch das Weite. Indess kann man den tactilen Reflex bei Walen wohl ausschliessen, denn im Gegensatz zu den Fischen ist der Hautsinn der Wale schlecht entwickelt, denn die Haut des Wales hat nur sehr spärliche Nerven (KÜKENTHAL). — Also in Summa sind unsere Schlüsse, welche wir aus der einfachen Beobachtung des Verhaltens der Wale Geräuschen gegenüber ziehen können, in Bezug auf das Gehör des Wales nur mit Vorsicht zu benutzen.

Sehr vorsichtig müssen wir uns auch der Stimme der Wale gegenüber verhalten. Wenn wir die Stimme als Beweis für das Gehör eines Thieres heranziehen, so gehen wir von der Voraussetzung aus, dass die Stimmlaute von den Thieren in der Absicht erzeugt werden, sich dadurch andern Geschöpfen ihrer Art bemerkbar zu machen, und schliessen daraus, dass die Thiere hören, weil sonst ihre Stimme gar keinen Zweck haben würde. Alle akustischen Aeusserungen aber, welche unbeabsichtigte Begleiterscheinungen einer Lebensthätigkeit, vor allem aber gewisser psychischer Vorgänge sind, werden nicht als stimmliche Ausdrücke gelten können. Nun liest man häufig, dass Wale, die verfolgt wurden, die harpunirt waren, die gestrandet waren, geschrien, gestöhnt, geschnauft, gepustet hätten, und alle derartigen in der Angst, im Schmerz, im Todeskampf hervorgestossenen Laute werden wir nicht als solche stimmlichen Laute gelten lassen, aus welchen wir auf das Gehör der Thiere einen Schluss ziehen können.

Naturforscher, die Walfischjagden beiwohnten, wissen uns nur wenig über die Stimme der Wale zu berichten, da sie alle jene „unechten“ stimmlichen Laute nicht als Stimme im Sinne einer Sprache anerkennen. (Unter Sprache möchte ich ganz allgemein alle stimmlichen Laute verstehen, welche das Thier zur Verständigung mit seines Gleichen hervorbringt.) Das beweist natürlich nicht, dass der Wal überhaupt keine „echten“ stimmlichen Laute von sich gebe, da ja viele Thiere nur selten und zu bestimmten Zeiten, zur Zeit der Brunst, und in diesem Falle oft nur die Männchen, ihre Stimme ertönen lassen. Man kann auch nicht sagen, dass die Wale deshalb keine Stimme haben könnten, weil sie keine Stimmbänder haben, und hat mit Recht darauf hingewiesen, dass eine Stimme durch jedes schwingbare Organ in den Luftwegen hervorgebracht werden könne, und als solche Organe kann man beim Wal die langen und dünnen Aryknorpel und die ebenso beschaffene Epiglottis ansehen. Man ist ferner nicht berechtigt, zu sagen, dass eine Stimme der Wale ihren Zweck ganz verfehlen müsse, denn sie könne doch nicht von den Walen, selbst wenn sie hörten, wahrgenommen werden, da der Wal ja

nur an der Oberfläche des Wassers, also in die Luft hinein schreien könne. Aber weshalb soll denn der Wal unter Wasser nicht schreien können? Er wird es, ohne dass Wasser ihm in die Kehle läuft, vermögen, sobald sein Exspirationsdruck stärker ist als der Druck des Wassers, also in den oberflächlichen Wasserschichten, und das ist ja sein gewöhnlicher Aufenthalt. Vielleicht wissen wir so wenig über die Stimme der Wale, weil der Wal gewöhnlich unter Wasser schreit. Aber selbst, wenn er in die Luft hineinschreit, wird man das im Wasser, wenn auch schwächer, hören, denn die schwingenden Wände der Luftwege müssen ihre Schwingungen auf das Wasser übertragen.

Vom Buckelwal aber wissen wir durch LILLJEBORG, COCKS, RAWITZ u. A., dass er eine Stimme hat. RAWITZ beobachtete eine etwa 40 Kopf starke Herde dieser Thiere. Sie brachten, ungestört dahinschwimmend, ein lautes Geheul hervor, „es hörte sich wie das Durcheinander zahlreicher mächtiger Dampfsirenen an. Mit tiefen Tönen begann das Geheul, um allmählich zu sehr hohen anzusteigen und in tiefen wieder zu enden. Es wurde also eine ganze Tonscala durchlaufen, es war nicht etwa ein einzelner Ton.“ Die Thiere schienen sich in der Brunst zu befinden, denn sie schwammen paarweise zusammen. „Nie trennten sich dieselben; zusammen stiegen sie in die Tiefe, zusammen tauchten sie auf, gleichzeitig brachten sie ihr sirenenartiges Geheul hervor.“

Bei dieser Unsicherheit der Beobachtung am lebenden Thier sind nun unsere anatomischen Kenntnisse des Walohres doppelt werthvoll für die Beurtheilung des Gehörs dieser Thiere: Die Schalleitung ist in eclatanter Weise dem Wasser angepasst durch die akustische Isolirung des Labyrinths, durch die Einrichtung des Schalltrichters, durch die Verbesserung der Schalleitung in der Gehörknöchelchenkette, durch die Verbesserung der Reflexion im Vorhof. Der Schall percipirende Apparat ist gut entwickelt. Mit diesen Apparaten ausgerüstet, muss der Wal hören. Hörte er nicht, dann wäre schliesslich auch der Umbau des Schalleitungsapparats gar nicht erfolgt, und der Schall percipirende Apparat wäre untergegangen. —

Vergleichen wir nun, um die Wichtigkeit des Gehörs für den Wal zu begreifen, die Sinnesorgane des Wales mit den Sinnesorganen des Fisches, des höchst organisirten autochthonen — *sit venia verbo* — Wasserthiers: Der Fisch hat einen ausgezeichneten Olfactorius, dem Zahnwal ist er zu Grunde gegangen, und dem Bartenwal ist er im Begriff zu Grunde zu gehen, weil der Olfactorius der Säugethiere im Wasser suspendirte

Riechstoffe nicht riechen kann. Das Auge des Fisches und des Wales kann man als gleichwerthig betrachten, denn das Auge des Wales hat sich vorzüglich dem Wasser angepasst, es ist fischähnlich geworden. Der Fisch hat ein ausgedehntes, hoch entwickeltes Hautsinnesorgan, das Seitenorgan, das wahrscheinlich der Empfindung der Erschütterung des Wassers dient. Der Wal hat in seiner Haut nach Untersuchungen von KÜKENTHAL nur sehr wenige Nerven und empfindet selbst sehr unsanfte Berührungen sehr wenig, was unter anderm aus dem eben gegebenen Bericht des Capitäns des „August“ hervorgeht. So dürfte also der Wal den ihm abhanden gekommenen Geruchsinn und den nur schlecht entwickelten Hautsinn durch seinen vollkommnen, dem Wasserleben angepassten Gehörsinn ersetzen. Auge und Ohr, das sind die Sinnesorgane, mittels deren der Wal im Wesentlichen sich über seine Umgebung orientirt, und da bei dem Dämmerzustand, welcher im Wasser herrscht, das Auge der Wasserthiere nicht entfernt die Wichtigkeit hat wie das Auge der Landthiere, so müssen wir sagen, das Ohr ist für den Wal das wichtigste Sinnesorgan.

Nun wird Jeder sagen — und es ist das bei der Betrachtung des Gehörs der Wasserthiere im Allgemeinen schon öfters ausgesprochen worden — was soll denn dem Wasserthier das Gehör, da es doch eigentlich im Wasser nichts zu hören giebt! Für den Wal giebt es aber sehr viel im Wasser zu hören. Es sind vor allen Dingen Geräusche, welche von ihm selbst ausgehen: das Geräusch des Blasens, welches für jede Walart charakteristisch ist, wird nicht nur in die Luft, sondern auch in das Wasser fortgepflanzt durch die in Schwingung versetzten Wände der Luftwege. Ebenso ist es mit der Stimme des Wales, so weit sie vorhanden ist. Der Schwanzschlag des Wales, welcher nach Art der Schraubenbewegung eines Schiffes erfolgt, wird hörbar sein. So können die Wale sich durch ihr Ohr zusammenfinden und zusammenhalten zur Erhaltung der Art. — Aber das Ohr warnt sie auch vor Gefahren: der allen Walen gemeinsame Feind, der selbst den grössten Wal anzugreifen kein Bedenken trägt, ist der furchtbare Schwertwal. Seine Nähe wird sich dem Ohr bemerkbar machen. Der Feind besonders der grossen Wale ist die Küste. Das Getöse der Brandung wird vom Wal gehört, und er ist gewarnt. — Das Ohr dient endlich dem Wal auch zum Auffinden seiner Beute: Der Schwertwal hört seine Opfer, seine Stammesgenossen. Der Bartenwal wird seine Beute, das Plankton, zwar nicht mit dem Ohre er-

kennen, auch wohl nicht *Hyperoodon*, der Tintenfischfresser, vielleicht aber die Zahnwale, welche Fische fressen. Denn wir kennen schon jetzt gegen 80 Species „musicirender“ Fische, Fische, welche nach LANG „durch Klopföne, Reibtöne, Streichtöne, Muskeltöne einen wahren Spektakel im Wasser vollführen“. Und ich möchte diese Betrachtungen mit der ebenso zutreffenden wie humoristischen Bemerkung LANG's schliessen, für alle diejenigen berechnet, welche sich nicht davon haben überzeugen lassen, dass es für den Wal im Wasser etwas zu hören gebe: „Unstreitig ist uns Landratten das wässerige Element so fremd, dass wir mit unserm Urtheil über die intimen Lebensverhältnisse der Wasserthiere vorsichtig sein müssen.“

### Anhang.

#### Die Blutcirculation in der Schädelhöhle.

Die Obliteration der Carotis interna bei *Phocaena* in ihrem Verlauf durch die Paukenhöhle legte mir die Frage nahe, in welcher Weise der Ersatz für dieselbe als wichtigstes blutzuführendes Gefäss des Gehirns sich gestalte. Zur Entscheidung derselben standen mir 4 abgeschnittene Köpfe von *Phocaena* zur Verfügung. Ich injicirte 2 Köpfe von den Hauptarterien des Halses, der Carotis externa und der Occipitalis (cf. Fig. T) aus — eine Vertebralis hat *Phocaena* nicht. Trotz maximalen Injectionsdruckes blieben die Arterien des Cavum cranii vollkommen frei von Injectionsmasse. Die Präparation der so injicirten Arterien ergab, dass sie bis in die feinsten Zweige gefüllt waren, dass aber keiner der letztern durch die Schädelbasis hindurchtrat. Ich stand vor einem Räthsel. Bei STANNIUS fand ich schliesslich, dass 2 grosse Arterien, die Arteriae meningeae spinales, bei *Phocaena* aus dem Wirbelcanal in die Schädelhöhle ziehen. Ich injicirte jetzt an den beiden andern Köpfen je eine dieser Arterien, während ich die andere abklemmte, und erhielt so eine prächtige Füllung der Arterien des Cavum cranii. Die Präparation der Arterien gab eine zweite Ueberraschung: nur die Arterien der Schädelhöhle waren injicirt und nur bei dem einen Kopfe noch schwach der hintere obere Theil des Corpus fibro-cavernosum pterygoideum. Es besteht also bei *Phocaena* die sehr merkwürdige und bisher unbekannte Einrichtung, dass das ganze Gehirn arteriell ausschliesslich vom Wirbelcanal aus versorgt wird und zwar durch enorm erweiterte Artt. meningeae spinales. Diese Artt. meningeae spinales (Fig. BB 1), je eine auf jeder Seite,

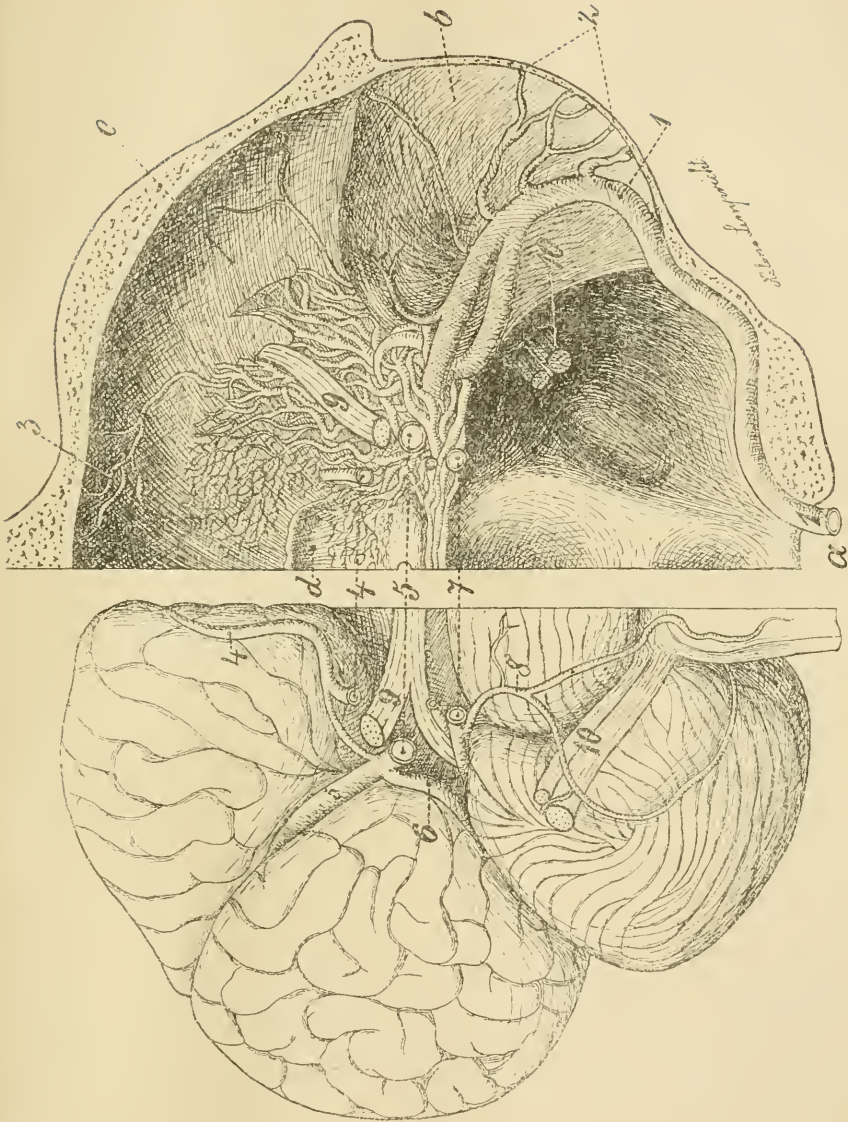


Fig. BB. Arterieller Blutlauf im Cavum cranii von *Phocaena*. Rechte Seite. Das Gehirn ist aus der Schädelbasis herausgenommen und nach links hinübergelegt. *a* Hinterhauptslloch, *b* mittlere Schädelgrube, *c* vordere Schädelgrube, *d* Türkensattel. 1 Art. meningea spinalis, 2 Artt. meningee cerebrales posteriores et mediae, 3 Artt. meningee cerebrales anteriores, 4 Art. corporis callosi, 5 Art. fossae Sylvii, 6 Art. profunda cerebri, 7 Art. cerebelli superior, 8 Art. cerebelli inferior, 9 N. opticus, 10 N. acusticus und facialis. Natürliche Grösse.

treten durch das grosse Hinterhauptsloch (*a*) in die Schädelhöhle ein, verlaufen in einem weiten, nach aussen convexen Bogen durch die mittlere Schädelgrube (*b*), wo sie Artt. meningae cerebrales posteriores et mediae (*2*) nach oben entsenden, wenden sich dann nach innen und erzeugen seitwärts vom Türkensattel (*d*) ein colossales, in der Dura gelegenes Rete mirabile, aus welchem sämmtliche übrigen Gefässe des Cavum cranii hervorgehen, und zwar: ein Rete mirabile ophthalmicum [in der Figur in der Nähe des Opticus (*9*)]; Arteriae meningae cerebrales anteriores (*3*); eine Art. corporis callosi (*4*), welche in dem einen Falle durch einen dünnen Ast mit der Art. fossae Sylvii verbunden war; eine mächtige Art. fossae Sylvii (*5*), aus welcher als Ast entspringt: eine Art. prof. cerebri (*6*); eine Art. chorioidea (in der Figur zwischen *6* und *7*); eine Art. cerebelli superior (*7*), welche abgiebt: eine Art. cerebelli inf. (*8*), aus welcher die Art. auditiva int. entspringt.

STANNIUS sagt über den Ursprung der Meningeae spinales bei einem  $1\frac{3}{4}$  Fuss (55 cm) langen Embryo von *Phocaena* Folgendes: Im hintern Mediastinum liegt neben der Wirbelsäule jederseits ein 4 Zoll breites Rete mirabile, welches aus den Artt. thoracicae posteriores und aus sämmtlichen Artt. intercostales entsteht. Dieses Rete mirabile entsendet Fortsätze durch die Intervertebrallöcher; aus ihnen entsteht ein Rete spinale und aus ihm jederseits eine Art. meningeae spinalis. BARKOW bildet die Verhältnisse bis zum Hinterhauptsloch sehr deutlich und STANNIUS von hier ab weiter, aber sehr undeutlich, ab; v. BAER sagt, dass das Gehirn von *Phocaena* sehr blutarm sei, offenbar hat er mit zu schwachem Druck injicirt, so dass die Injectionsmasse die Retia mirabilia nur schlecht passirte.

Beim 68 cm langen Embryo, wo die Carotis int. noch weit ist (cf. Fig. S a), ist die Art. meningeae spinalis noch eng, viel enger als die Carotis int. — An der Innenfläche des knöchernen Schädels hinterlässt die Art. meningeae spinalis in der mittlern Schädelgrube von dort ab, wo die Arterie sich nach innen wendet, eine breite, höchst charakteristische Rinne. Diese Rinne fand ich bei sämmtlichen mir zur Verfügung stehenden Zahnwalschädeln (*Delph. delphis*, *Delph. rostratus*, *Globiocephalus melas*, *Monodon monoceros*) und auch bei einem Schädel von *Balaenoptera musculus*, so dass wir zu sagen berechtigt sind, dass wahrscheinlich bei allen Walen das Gehirn ausschliesslich vom Wirbelcanal aus ernährt wird.

Bei allen Landsäugethieren besteht eine vordere und eine hintere Ernährung des Gehirns, vorn durch die Carotis int. oder, wo diese



obliterirt, also bei den Wiederkäuern, durch die Maxillaris int., hinten durch die Art. vertebralis oder durch die Art. occipitalis.

Der Wal vermag in ungeheure Tiefen zu tauchen, bis zu 1000 m hinab, wie das feststeht. In solcher Tiefe lastet ein sehr starker Wasserdruck auf ihm, und auch ein schwächerer dürfte sehr wohl im Stande sein, seine Carotis am Halse zu comprimiren. Das würde beim tiefen Tauchen zu einer schlechten Blutversorgung des Gehirns führen. Durch die ausschliessliche Ernährung des Gehirns vom incompressiblen Spinalcanal aus ist eine Circulationsstörung im Gehirn beim Tauchen ausgeschlossen, und so haben wir denn in dieser Einrichtung eine ganz ausgesprochene Anpassungserscheinung an das Leben im Wasser zu erblicken.

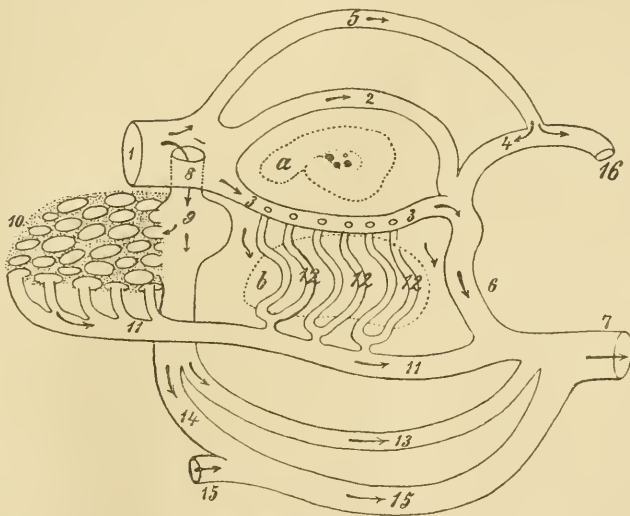


Fig. CC. Schema des venösen Blutlaufs im Cavum cranii und an der Basis cranii bei *Phocaena*. 1 Sinus cavernosus, 2 Sinus petrosus superior, 3 Sinus petrosus inferior, 4 Sinus transversus, 5 Sinus longitudinalis, 6 Vena jugularis interna, 7 Vena jugularis externa, 8 Emissarium foraminis laceri medii, 9 Bulbus venosus epibullaris, 10 Corpus fibro-cavernosum pterygoideum, 11 Vena pterygoidea, 12 Corpus cavernosum bullae, 13 Ramus bulbi venosi ad jugularem internam, 14 Ramus bulbi venosi ad jugularem externam, 15 Vena jugularis ext., 16 ad Plexum venosum spinalem, a Petrosum, b Bulla tympanica.

Eine ähnliche, wenn auch nicht so vollkommene Emancipirung vom äussern Druck vollzieht sich beim Wal nun auch im venösen Blutlauf des Schädels, welchen ich in Fig. CC zu zeichnen versucht habe: Der Sinus petrosus superior (2) obliterirt, wie erwähnt, bei ältern Thieren vollkommen (cf. Fig. A), und der Sinus petrosus inf. (3) wird

sehr eng, ebenso die Jugularis int. (6). Auch das vordere venöse Emissarium (8) wird bei ältern Thieren, wie das die Betrachtung der Schädel ergibt, bedeutend enger, und so vollzieht sich denn mit zunehmendem Alter des Wales auch der Blutrückfluss aus dem Gehirn im Wesentlichen durch den Sinus longitudinalis (5) in die grossen venösen Plexus des weiten Wirbelcanals (16).

### Zusammenfassung.

1. Das rudimentäre äussere Ohr des Wales zeigt in seinem Bau so grosse Aehnlichkeit mit dem äussern Ohr des Seehundes, dass man annehmen kann, das äussere Walohr habe, als es noch functionsfähig war, in derselben Weise functionirt wie das äussere Seehundohr. Dieses ist im Wasser geschlossen, und der Schluss findet durch den Druck des Wassers statt. An der Luft aber wird es durch Muskelzug geöffnet. Als nun der Wal dauernd im Wasser blieb und sein Körper eine derartige Umänderung erfuhr, dass auch bei der gewöhnlichen Ruhelage an der Oberfläche des Wassers das äussere Ohr sich unter der Wasserlinie befand, hatte der Wal keine Veranlassung mehr, sein Ohr zur Aufnahme von Schallwellen der Luft zu öffnen. Die Ohrmuskeln wurden deshalb rudimentär, und das stets geschlossene äussere Ohr verfiel demselben Schicksal.

2. Beim Zahnwal ist eine Drehung des vordern Keilbeins und zugleich eine Verlängerung desselben eingetreten. Hauptsächlich hierdurch ist es erreicht, dass die äussere Nasenöffnung auf der Höhe der Stirn liegt. Das hat den Vortheil, dass der Wal bei horizontaler Ruhelage an der Oberfläche des Wassers ungestört athmen kann. Durch diese Umgestaltung des Vorderschädels ist die Rachenöffnung der Ohrtrumpete nach oben verlagert und die Tubengaumen-Musculatur am Tubenostium so spitz abgknickt, dass der Tubenantheil der Muskeln nicht mehr functioniren konnte und deshalb verschwand. Der durch den Verlagerungsprocess an der Tube ausgeübte Längszug, zusammen mit einem Querzug, welcher einerseits durch das aus hydrostatischen Gründen (cf. 3) erfolgte Abrücken der Schädelbasis von der Tube, andererseits durch das Bindegewebe der Schädelbasis am distalen Tubenende ausgeübt wurde, führte zur partiellen Lösung des distalen Tubenendes von der Bulla tympanica und von der Schädelbasis, zu einer trabeculären Umgestaltung der Innenfläche der Tube, zu einem Klaffen der Tube und zum Untergang des Tubenknorpels. — Die Eröffnung des allein nicht klaffenden Tubenostiums geschieht durch den *M. salpingo-*

pharyngeus, durch den Rest des Gaumentheils des *M. dilatator tubae* und — in eigenartiger Weise — durch den *M. constrictor pharyngis superior*. Die Eröffnung der Tube findet, wie stets, nur beim Schlingact statt. Schlingt der Wal nun, während er sich mit der durch den Wasserdruck geschlossenen Nasenöffnung unter Wasser befindet, so wird die Luft im Mittelohr verdünnt, wie beim Menschen, der bei zugehaltener Nasenöffnung schlingt (TOYNBEE'scher Versuch). Eine Schädigung der Schalleitung aber, wie beim Menschen, tritt beim Wal nicht ein, da sein Schalleitungsapparat fixirt ist.

3. An der Schädelbasis des Wales befinden sich eine grössere Anzahl voluminöser Lufträume. Zu ihrer Entfaltung dienen eine Reihe besonderer knöcherner Fortsätze. Die Lufträume werden von einer Schleimhaut ausgekleidet, deren Mutterboden die Schleimhaut der Paukenhöhle ist. Sie haben die offenbare Aufgabe, den relativ grossen Kopf des Wales derart zu erleichtern, dass das äussere Nasenloch bei horizontaler Ruhelage des Körpers sich über Wasser befindet. Denselben Zweck dienen die merkwürdigen Fettanhäufungen auf dem „Schnabel“ der Zahnwale, der hyperplastische Markkörper des Unterkiefers der Zahnwale und der Fettkörper unter der Zunge der Bartenwale. — Zusammenfassend kann man sagen, dass der Umbau des ganzen Walschädels im Wesentlichen die Möglichkeit der Respiration bei horizontaler Ruhelage erstrebt, eine der Grundbedingungen für den dauernden Aufenthalt im Wasser.

4. Die arterielle Blutversorgung des Gehirns geschieht beim Wal vom Wirbelcanal aus durch enorm erweiterte *Artt. meningae spinales*. Auch der Abfluss des venösen Blutes aus dem Gehirn findet zum grössten Theil durch den Wirbelcanal statt. Durch diese Verlegung der Blutzufuhr und -abfuhr in den incompressiblen Wirbelcanal ist die Blutcirculation im Gehirn der Beeinflussung durch den Druck des Wassers entzogen, eine notwendige Voraussetzung für das Hinabtauchen in grössere Tiefe.

5. Schalleitung beim Wal. Beim Wal ist eine Ankylose der Gehörknöchelchen eingetreten. Man kann sie als Folge der Bewegungsunfähigkeit der Gehörknöchelchen auffassen: die letztern können bewegt werden durch das durch Schallwellen zur Schwingung gebrachte Trommelfell und durch die accommodativ oder reflectorisch erfolgende Zusammenziehung des *M. tensor tympani* und *M. stapedius*. Erstere Möglichkeit fällt beim Wal wegen der Obliteration seines Gehörganges fort. Es scheint daher im Meere die Gelegenheit zur Action

der Muskeln nicht häufig genug gegeben zu sein, um die Ankylose zu verhindern.

Beim Wal sind Einrichtungen vorhanden, welchen man die Fähigkeit zugestehen muss, die Schalleitung zum ovalen Fenster zu verbessern: 1) Die ankylotischen Gehörknöchelchen sind stark verdickt und verdichtet. Das ist um so auffallender, als das ganze übrige Knochensystem des Wales stark reducirt ist zur Erleichterung seines specifischen Gewichtes. 2) An der Aussenfläche der Bulla hat sich eine trichterförmige Einziehung des Knochens gebildet. Sie entsteht durch zwei sehr merkwürdige Processe, durch Abrücken der lateralen Bullawand und durch Umkehrung der Concavität des äussern Gehörgangs nach vorn. Mit der Trichterspitze ist der verdickte Proc. Folianus des Hammers verwachsen. Der Trichter ist als functioneller Ersatz der Ohrmuschel aufzufassen. Das Trommelfell ist durch das Abrücken der Bulla aus der Schalleitung ausgeschaltet, und der Leitungsweg ist: Schalltrichter, Proc. Folianus, Hammerkopf, Ambosskörper, langer Ambosschenkel, Steigbügel. Die Schalleitung in der Gehörknöchelchenkette ist eine moleculare.

Beim Wal sind Einrichtungen vorhanden, welchen man die Fähigkeit zugestehen muss, die Schalleitung zum Labyrinth auf einem andern als dem angegebenen Wege zu verschlechtern: 1) Das Tympano-Perioticum ist nach Möglichkeit von den übrigen Schädelknochen abgerückt und durch Lufträume von ihm getrennt. 2) Das Perioticum ist vom Tympanicum nach Möglichkeit abgerückt. 3) Das Perioticum ist, wie die Gehörknöchelchen, verdichtet.

Beim Wal sind Einrichtungen vorhanden, welchen man die Fähigkeit zugestehen muss, die Resonanz der in der Paukenhöhle eingeschlossenen Luft zu verhindern: 1) Die Schleimhaut der Paukenhöhle ist verdickt und gelockert. 2) Die Paukenhöhle beherbergt einen Körper von cavernösem Bau, das gewucherte cavernöse Gewebe, welches die beim Wal durch die Paukenhöhle ziehende und obliterirte Carotis interna umgiebt.

Die Verschlechterung der Schalleitung vom Schädel direct auf das Labyrinth und die Verhütung der Resonanz in der Paukenhöhle bezwecken möglichste Beseitigung der Interferenz der auf diesen Wegen in das Labyrinth eintretenden Schallwellen mit jenen Schallwellen, welche durch das ovale Fenster ins Labyrinth eintreten — akustische Isolirung des Labyrinths. Diese ist beim Wal

erforderlich wegen der Leichtigkeit des Uebergangs der Schallwellen vom Wasser durch die Knochen auf das Labyrinth.

Die Schalleitung im Labyrinth kann beim Wale aus verschiedenen Gründen, deren vornehmster der Umbau des Tympano-Perioticums selbst ist, von der Steigbügelplatte im Wesentlichen nur durch das Labyrinthwasser des Vorhofs und der Schnecke zur Membrana basilaris gehen, nicht aber von der Steigbügelplatte durch den Knochen des Labyrinths zur Membrana basilaris. Bei der Ankylose der Steigbügelplatte und bei der Verstopfung der Nische des runden Fensters durch gewucherte Schleimhaut kann die Schalleitung im Labyrinthwasser nur eine moleculare sein. Im Schneckenwasser ist die moleculare Leitung eine günstige, weil wegen der Dichtigkeit der Labyrinthkapsel eine Reflexion der Schallwellen von den Labyrinthwänden eintreten muss, die einer totalen nahe kommt. Im Vorhof des Wales ist sie so günstig wie in der Schnecke, weil er röhrenartig nach Art der Schnecke umgebaut ist.

Die geschilderten Verhältnisse stellen eine vollendete Anpassung des Schalleitungsapparats an das Leben im Wasser dar. Diese Anpassung des Ohres ist für den Wal so wichtig, weil seine Sinnesorgane mit Ausnahme von Auge und Ohr rudimentär geworden sind. Die Wahrscheinlichkeit liegt sehr nahe, dass im Wasser hinreichend genug Schallquellen vorhanden sind, deren Erkennung dem Wal von Nutzen ist.

6. Schlüsse, welche sich aus der Schalleitung beim Wal auf diejenige bei den Landsäugethieren und dem Menschen ziehen lassen. Beim Landsäugethier und beim Menschen erfolgt der Eintritt der Schallwellen in das Labyrinth ebenfalls durch das ovale Fenster. Das ergibt sich, ganz abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit, dass bei den Landsäugethieren und dem Menschen der Eintritt ein anderer sein sollte als beim Wal, aus dem Vergleich verschiedener, bei den Landsäugethieren und beim Menschen sich vorfindender anatomischer Verhältnisse unter einander gleichsam per exclusionem.

Der Uebergang der Schallwellen der Luft auf das Labyrinthwasser ist erheblich schwieriger als der Uebergang der Schallwellen des Wassers auf das Labyrinthwasser. Zur Ueberwindung dieser Schwierigkeit ist beim Landsäugethier und beim Menschen zwischen Luft und

Labyrinthwasser ein Hebelapparat (v. HELMHOLTZ), die Gehörknöchelchenkette, eingebaut. Das durch die Luftschallwellen in Massenschwingung versetzte Trommelfell setzt diesen Hebelapparat in Bewegung. Dadurch werden die Schwingungen des Trommelfells unter Verminderung der Excursion und Vermehrung der Kraft (von HELMHOLTZ) mittels der Stapesplatte auf das Labyrinthwasser übertragen. Die molecularen Wellen nun, welche dem Gehörknöchelchen theils durch Schwingung der Trommelfellfasern, theils direct aus der Luft zugeführt werden, gelangen nicht in das Labyrinthwasser, sondern werden in der Kette kraft ihres Baues ausgelöscht.

Der Stoss der Steigbügelplatte erzeugt im Labyrinthwasser eine Doppelbewegung, wie jeder Körper, der gegen einen andern beweglichen Körper einen Stoss ausübt, eine Molecular- und eine Massenbewegung. 1) Die Molecularbewegung ist, wie beim Wal, dazu bestimmt, die Basilarfasern durch Mitschwingen in Bewegung zu setzen. Der Gang der molecularen Wellen ist im Vorhof der Landsäugethiere und des Menschen ein anderer als beim Wal. Denn wegen seiner ampullenartigen Ausweitung und wegen der Lage des ovalen Fensters und des Eingangs in die Schnecke an derselben, an der äussern Wand des Vorhofs, ist die Reflexion viel ungünstiger als im röhrenförmigen Vorhof des Wales. Diese Ungunst der Reflexion kann entsprechend der gegenseitigen Lage von ovalem Fenster und Eingang in die Schnecke durch Schiefstellung der Stapesplatte einerseits nach unten, andererseits nach vorn derart verbessert werden, dass der von der Stapesplatte ausgehende Hauptschallstrahl von der innern Wand des Vorhofes aus direct in den Eingang der Schnecke hinein reflectirt wird. Die Schiefstellung kann durch combinirte Action des Tensor tympani und Stapedius herbeigeführt werden. Diese Muskeln vermögen also die Reflexion im Vorhof auf das Optimum einzustellen. Dieses „Fixiren“ des Schalles durch die Muskeln ist eine Art Accommodation, wir nennen es „Lauschen“. 2) Die Massenbewegung im Labyrinthwasser ist ein Hin- und Herströmen desselben, keine Wellenbewegung. Diese Massenverschiebung ist nothwendiger Weise mit dem Stoss der Stapesplatte ins Labyrinthwasser verknüpft, doch hat sie mit der Reizung des CORTI'schen Organs direct nichts zu thun, denn die Saiten der Basilmembran würden durch den Stoss des Steigbügels nur bewegt werden, wenn keine leichter zu verdrängende Masse im Labyrinth von genügendem Volumen vor-

handen wäre. Die erste Masse, welche hier in Betracht kommt, ist diejenige Masse des Labyrinthwassers, welche durch das Helicotrema gegen die Membran des runden Fensters hin verschoben werden kann. Sie genügt allein nicht, den Stoss des Steigbügels abzufangen, weil das Helicotrema von kleinerer Fläche ist als die Stapesplatte. Die zweite Masse ist das Blut in den Capillaren der räthselhaften *Stria vascularis*. Sie liegen so oberflächlich, und die *Membrana Reissneri* ist so nachgiebig, dass man ihnen die Aufgabe, den Stoss des Steigbügels abzufangen, wohl zumuthen kann.

Eine akustische Isolirung des Labyrinths, wie sie beim Wal besteht, ist beim Landsäugethier nicht so nothwendig, denn der Uebergang der Schallwellen aus der Luft auf das Labyrinthwasser ist an und für sich schwer. Akustisch isolirend wirken bei den Landsäugethieren die Lufträume in der Nähe des Labyrinths und die Dichtigkeit der Labyrinthkapsel. Resonanz vermindern in der Paukenhöhle wirken unregelmässige Gestaltung der Paukenhöhle, Theilung durch Scheidewände u. s. w.

Für den Ohrenarzt ist von grosser diagnostischer Wichtigkeit die Prüfung der Schallzuleitung durch die Schädelknochen mittels einer auf den Schädel aufgesetzten schwingenden Stimmgabel („Knochenleitung“). Durch die Schwingungen der Zinken werden im Stiel der Gabel fühl- und sichtbare Massenschwingungen und hörbare Molecularschwingungen erzeugt. Beide gehen vom Stiel auf den Schädel über. Die Massenbewegung des Schädels versetzt das Trommelfell und die Gehörknöchelchen in Schwingung (LUCAE und POLITZER) in derselben Weise, wie es die Schallwellen der Luft thun, und in derselben Weise stösst der Stapes ins Labyrinthwasser, in ihm moleculare Bewegung erzeugend, welche die Basilarfasern unter Eliminirung der gleichzeitig erzeugten Massenbewegung des Labyrinthwassers in Schwingung versetzen. Die gleichzeitig von der Stimmgabel ausgehenden Molecularwellen gelangen durch den Knochen und das Lgt. annulare auf die Stapesplatte und von hier aus in das Labyrinthwasser, und zwar in derselben Richtung (nach SAVART) wie die durch den Stoss erzeugten Molecularwellen. Solange nun die Stimmgabel den Schädel erschüttert, müssen sich beide Arten molecularer Willen im Labyrinthwasser addiren. Hat die Erschütterung aber ihr Ende erreicht, so erfolgt von jetzt ab die Erregung der Basilarfasern allein durch die vom Gabelstiel noch ausgehenden molecularen Wellen. Bei vielen Mittelohraffectionen ist die Knochenleitung ver-

längert (SCHWABACH). Bei ihnen ist der Schalleitungsapparat und in letzter Linie das Lgt. annulare stärker angespannt (BEZOLD). Das gespannte Ligament aber leitet die molecularen Wellen vom Knochen zur Stapesplatte besser als das ungespannte. Diese Besserleitung führt zur längern Erregung der Basilarfasern, zur „verlängerten Knochenleitung“. Die Massenschwingung aber ist an der Verlängerung der Knochenleitung gänzlich unbetheiligt, denn sie ist ja bei den in Betracht kommenden Zuständen der Norm gegenüber vermindert, weil bei der Fixirung des Schalleitungsapparats dessen Schwingbarkeit vermindert ist.

---



## Literaturverzeichnis.

- ADLER, Eine Rhythmus-Theorie des Hörens, in: Z. Ohrenhklde., V. 41, 1902.
- APRATO und DOMINICI, Ueber die Function der Luftsäcke beim Pferde. Ref. in: Oesterr. Vierteljahrsschr. wiss. Veterinärkunde, V. 21, 1864.
- v. BAER, Die Nase der Cetaceen, erläutert durch Untersuchung der Nase des Braunfisches (*Delphinus phocaena*), in: Isis (OKEN), V. 2, Heft 8, 1826.
- BARKOW, Die Blutgefäße, vorzüglich die Schlagadern der Säugethiere, in ihren wesentlichen Verschiedenheiten, Theil 4, Breslau 1866.
- BEAUREGARD, Recherches sur l'appareil auditif chez les mammifères, in: J. Anat. Physiol., 1894.
- BEER, Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunction, in: Arch. ges. Physiol., V. 73, 1898.
- BERT, Sur la quantité de sang et d'oxygène contenue dans le corps d'un marsouin: comparaison avec le chien, in: CR. Soc. Biol. Paris, (6) V. 5, 1878.
- BEZOLD, Das Hörvermögen der Taubstummen, Wiesbaden 1896.
- , Erklärungsversuch zum Verhalten der Luft- und Knochenleitung etc., in: Gesammelte Abhandlungen u. Vorträge, Wiesbaden 1897.
- BOENNINGHAUS, Zur Anatomie und Physiologie des Walohres, in: Verh. Deutsch. otolog. Ges., Vers. 10, 1901.
- , Der Rachen von *Phocaena communis* LESS. Eine biologische Studie, in: Zool. Jahrb. V. 17, Anat., 1902.
- BRANDT, Untersuchung über die Gattung des Klippschliefer, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, V. 14, 1869.
- BRONN, Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Abth. 5, Bd. 1, Leipzig 1874—1900.
- CAMPER, PIERRE, Abhandlung über das Gehör des Caschelotts oder Pottfisches, 1762; Abhandlung über den Sitz des beinernen Gehörwerkzeuges selbst in den Walfischen, 1776; beides in: CAMPER's kleinere Schriften, deutsch von HERBELL, Leipzig 1784 (V. 1) und 1785 (V. 2).
- , Anmerkungen über gegenwärtiges Werk von MONRO. Bildet den Anhang zu: MONRO's Werk über die Fische.

- CLAUDIUS, Physiologische Bemerkungen über das Gehörorgan der Cetaceen und das Labyrinth der Säugethiere, Kiel 1858.
- CUVIER, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, deutsch von MECKEL, Theil 2, Leipzig 1809.
- , Rapport fait à la classe des sciences mathématiques et physiques sur divers Cétacés pris sur les côtes de France, principalement sur ceux qui sont échoués près de Paimpol, le 7 janvier 1812, in: Ann. Mus. Hist. nat. Paris, V. 19, 1812.
- DENKER, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Gehörorgan der Säugethiere nach Knochenschnitten und Corrosionspräparaten, Leipzig 1899.
- , Zur Anatomie des Gehörorgans der Cetacea, in: Anat. Hefte (MERKEL, BONNET), V. 19, 1902.
- DORAN, Morphology of the Mammalian ossicula auditus, in: Trans. Linn. Soc. London, (2) V. 1, Zool., 1879.
- ESCHRICHT, Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Walthiere, Leipzig 1849.
- ESCHWEILER, Unzulängliche Stützen von ZIMMERMANN'S Theorie der Mechanik des Hörens und ihrer Störungen, in: Arch. Ohrenhkd., V. 55, 1902.
- EWALD, Eine neue Hörtheorie, in: Arch. ges. Physiol., V. 76, 1899.
- FLOWER, On Risso's Dolphin, Grampus griseus (Cuv.), in: Trans. zool. Soc. London, V. 8, 1874.
- , Einleitung in die Osteologie der Säugethiere, Leipzig 1888.
- GAD, Physiologie des Ohres, in: SCHWARTZE, Handbuch der Ohrenheilkunde, Leipzig 1892.
- GEORGE, Monographie anatomique des Mammifères du genre Daman, in: Ann. Sc. nat., (7) V. 1, Zool., 1874.
- GOLDSCHMIDT, Ueber Harmonie und Complication, Berlin 1901. Ausführl. Referat, in: Biol. Ctrbl., V. 22, 1902.
- HAGENBACH, Die Paukenhöhle der Säugethiere, Leipzig 1835.
- HAMMERSCHLAG, Ueber Athem- und Pulsationsbewegungen am Trommelfell, in: Wien. med. Wochenschr., 1896.
- , Ueber den Tensorreflex, in: Arch. Ohrenhkd., V. 56, 1899.
- HARTMANN, Experimentelle Studien über die Function der Eustachischen Röhre, Leipzig 1879.
- HASSE, Zur Morphologie des Labyrinths der Vögel; das Gehörorgan der Schildkröten; das knöcherne Labyrinth der Frösche; das Gehörorgan der Fische; alles in: HASSE, Anat. Studien, V. 1, Leipzig 1873.
- , Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorgans der Wirbelthiere, Supplement zu: Anat. Studien, V. 1, Leipzig 1873.
- v. HELMHOLTZ, Die Lehre von den Tonempfindungen, Braunschweig 1862, 5. Aufl., 1896.
- , Die Mechanik der Gehörknöchelchen und des Trommelfells, in: Arch. ges. Physiol., V. 1, 1868.

- HENNICKE, Ueber die Anpassung des Gehörorgans der Wassersäugethiere an das Leben im Wasser, in: Monatschr. Ohrenhklde., 1902.
- HENSEN, Beobachtung über die Thätigkeit des Trommelfellspanners, in: Arch. Anat. Physiol., 1878.
- , Physiologie des Gehörs, in: HERMANN, Handbuch der Physiologie, V. 3, Theil 2, Leipzig 1880.
- HERTWIG, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere, 6. Aufl., Jena 1898.
- HOWES, Some points in the anatomy of the porpoise (*Phocaena communis*), in: J. Anat. Physiol., V. 14, 1880.
- HUNTER, Observations on the structure and oeconomy of whales, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 77, 1787. (Deutsch von JOH. GOTTL. SCHNEIDER, Leipzig 1797.)
- HYRTL, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere, Prag 1845.
- JACOBSON, Lehrbuch der Ohrenheilkunde, Leipzig 1898.
- KAYSER, Ueber akustische Erscheinungen in flüssigen Medien, in: Z. Ohrenhklde., V. 37, 1900.
- KOLBE, Einführung in die Kenntniss der Insecten, Berlin 1893.
- v. KOSTANECKI, Zur Morphologie der Tubengaumenmuskulatur, in: Arch. Anat. Entw., 1891.
- KREIDL, Ueber die Perception der Schallwellen bei den Fischen, in: Arch. ges. Physiol., V. 61, 1895; V. 63, 1896.
- KÜKENTHAL, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren, in: Jena. Denkschr., V. 3, 1893.
- , Die Wale der Arktis, in: Fauna Arctica (RÖMER-SCHAUDINN), Jena 1900.
- LANG, Ob die Wasserthiere hören? in: Mitth. naturw. Ges. Winterthur, Heft 4, 1903.
- LEIMGRUBER, Embryologisch-anatomische Studien über die Stria vascularis, in: Z. Ohrenhklde., V. 42, 1903.
- LÖWENBERG, De l'échange des gaz dans la caisse du tympan, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 83, 2, 1876.
- LUCAE, Ueber die Respirationsbewegungen des Trommelfells, in: Arch. Ohrenhklde., V. 1, 1864.
- , Zur Function der Tuba Eustachii, *ibid.* V. 3, 1867.
- , Zur Function der Tuba Eustachii und des Gaumensegels, in: Arch. path. Anat., V. 64, 1875.
- , Zum Mechanismus des Gaumensegels und der Tuba Eustachii beim Normalhörenden, in: Arch. path. Anat., V. 74, 1878.
- , Zur Lehre der cranio-tympanalen Schalleitung, *volgo* Knochenleitung, in: Arch. Ohrenhklde., V. 50, 1900. (Daselbst auch die weitere Literatur.)
- , Ueber das Verhalten der Schalleitung durch die Luft zur Leitung durch feste Körper, in: Arch. Ohrenhklde., V. 57, 1903.

- MACH und KESSEL, Die Function der Trommelhöhle und der Tuba Eustachii, in: SB. Akad. Wiss. Wien, V. 66, Abth. 3, Heft 1—5, 1872.
- —, Beiträge zur Topographie und Mechanik des Mittelohrs, *ibid.* V. 3, 1874.
- MADER, Mikrophonische Studien am schalleitenden Apparat des menschlichen Gehörorgans, *ibid.* V. 109, Abth. 3, 1900; auch in: *Congres internat. Médecine, Sect. d'Otologie, Paris 1900.*
- MAGNUS, Beobachtungen über das Verhalten des Gehörorgans in comprimierter Luft, in: *Arch. Ohrenhklde., V. 1, 1864.*
- MONRO, Vergleichung des Baues und der Physiologie der Fische mit dem Bau des Menschen und der übrigen Thiere (1785); deutsch von SCHNEIDER, Leipzig 1787.
- MÜLLER, JOHANNES, Handbuch der Physiologie des Menschen, V. 2, Coblenz 1840.
- MURIE, Notes on the white-beaked Bottlenose, *Lagenorhynchus albigrostris* GRAY, in: *Linn. Soc. London, Zool., V. 11, 1873.*
- —, On the organization of the Caaing whale, *Globiocephalus melas*, in: *Trans. zool. Soc. London, V. 7, 1874.*
- —, *Anat. of the Sea-lion*, in: *Proc. zool. Soc. London, V. 7.*
- NUVOLI, Beitrag zur Physiol. des Mittelohrs, in: *Arch. ital. di Otol., V. 10, 1900; Autorreferat in: Internat. Ctrbl. Ohrenhklde., V. 1, 1902.*
- OSTMANN, Ueber die Reflexerregbarkeit des *Musc. tensor tympani* durch Schallwellen und ihre Bedeutung für den Höract, in: *Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abthlg., 1898; Auszug in: Verh. Deutsch. otolog. Ges., Vers. 7, 1898.*
- —, Zur Function des *Musculus stapedius* beim Hören, in: *Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abth., 1899.*
- PANSE, Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gleichgewichts- und Gehörorgans, in: *Klin. Vorträge, 1899.*
- PETER, Die Ohrtrompete der Säugethiere und ihre Anhänge, in: *Arch. mikrosk. Anat., V. 43, 1894.*
- POLITZER, Ueber eine Beziehung des Trigeminus zur Eustachischen Ohrtrompete, in: *Würzburg. naturw. Zeitschr., V. 2, 1861.*
- —, Beiträge zur Physiologie des Gehörorgans, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, V. 43, Abth. 2, Heft 1—5, 1861.*
- —, Ueber ein neues Heilverfahren gegen Schwerhörigkeit in Folge der Unwegsamkeit der Eustachischen Ohrtrompete, in: *Wien. med. Wochenschr., V. 13, 1863.*
- POORTEN, Zur Streitfrage, ob die Tuba Eustachii am Lebenden offen oder geschlossen? in: *Monatsschr. Ohrenhklde., V. 8, 1874.*
- RABL, Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse, in: *Z. wiss. Zool., V. 5, 1900.*
- RAPP, Die Cetaceen zoologisch-anatomisch dargestellt, Stuttgart und Tübingen 1837.

- RAWITZ, Die Anatomie des Kehlkopfs und der Nase von *Phocaena communis*, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., V. 17, 1900.
- , Ueber Megaptera boops FABR., nebst Bemerkungen zur Biologie der norwegischen Mystacoceten, in: Arch. Naturg., Jg. 1900, No. 1.
- REKTORŽIK, Ueber das Vorkommen eines Sinus venosus im Canalis caroticus des Menschen, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-physik. Cl., V. 32, 1858.
- ROSENTHAL, Ueber die Sinnesorgane der Seehunde, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., V. 12, 1825.
- REYHER, Ueber die Veränderungen der Gelenke bei dauernder Ruhe, in: Deutsche Z. Chirurgie, V. 3, 1873.
- RÜDINGER, Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Tuba Eustachii des Menschen und der Säugethiere, in: Monatsschr. Ohrenhklde., 1867, 1868, 1869.
- , Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Tuba Eustachii, in: Bayr. ärztl. Intelligenzblatt 1865; ausführl. Referat von v. TRÖLTSCHE, in: Arch. Ohrenhklde., V. 3, 1867.
- , Ueber einen Luftsack an der Tuba Eustachii der Fledermäuse, in: Monatsschr. Ohrenhklde., 1869.
- , Ueber die Möglichkeit der Verschlussung der Tuba Eustachii beim Menschen, *ibid.* 1869.
- , Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Ohrtrompete, München 1870.
- RUGE, Ueber die Gesichtsmusculatur der Halbaffen, in: Morph. Jahrb., V. 11, 1886.
- VAN SCHALK, Wellenlehre und Schall, Braunschweig 1902.
- SCHNEIDER, Monographie der Nematoden, Berlin 1866.
- SCHWALBE, Lehrbuch der Anatomie des Ohres, Erlangen 1887.
- , Inwiefern ist die menschliche Ohrmuschel ein rudimentäres Organ? in: Arch. Anat. Entw., 1889, Supplementband.
- SECCHI, Das runde Fenster als einziger Weg für die Uebertragung der Töne aus der Luft auf das Labyrinth, Turin 1902; Besprechung von RIMINI, in: Z. Ohrenhklde., V. 41, 1902.
- STANNIUS, Beschreibung der Muskeln des Tümmers (*Delphinus phocaena*), in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1849.
- TANDLER, Ueber ein Corpus cavernosum tympanicum beim Seehund, in: Monatsschr. Ohrenhklde., 1899.
- TOYNBEE, Die Krankheiten des Gehörorgans, deutsch von Moos, 1863.
- v. TRÖLTSCHE, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ohrtrompete, in: Arch. Ohrenhklde., V. 2, 1867.
- TYNDALL, Der Schall, Braunschweig 1869.
- VALSALVA, Tractatus de aure humana, Lugduni Batavorum 1742.
- WEBER, EDUARD, Ueber den Mechanismus des menschlichen Gehörorgans, in: Verh. sächs. Ges. Wiss., V. 3, 1851.
- WEBER, ERNST HEINRICH und WILHELM, Wellenlehre, auf Experimente gegründet, Leipzig 1825.

- ZAUFGAL, Die normalen Bewegungen der Rachenmündung der Eustachischen Röhre, in: Arch. Ohrenhkd., V. 9, 1875.
- ZIMMERMANN, Die Mechanik des Hörens und ihre Störungen, Wiesbaden 1900.
- ZUCKERKANDL, Ueber die Venen der Retromaxillargrube und deren Beziehungen zu dem Gehörorgan, in: Monatsschr. Ohrenhkd., 1876.
- , Ueber die Ohrtrompete des Tapir und des Rhinoceros, in: Arch. Ohrenhkd., V. 22, 1885.
- , Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ohrtrompete, *ibid.* V. 23, 1886.
- , Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ohrtrompete, in: Monatsschr. Ohrenhkd., 1896.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 12.

Fig. 1. Ansicht der rechten Kopfseite einer 105 cm langen *Phocaena* nach Entfernung der Unterhautfettschicht. 3 : 5.

- |   |  |
|---|--|
| <p><i>a</i> äussere Ohröffnung nebst einem quadratischen Stückchen der dieselbe umgebenden Haut, nach vorn unten abgezogen</p> <p><i>a</i>, wirkliche Lage der äusseren Ohröffnung nebst dem betr. quadratischen Hautstückchen</p> <p><i>b</i> „Spritzloch“ (äusseres Nasenloch)</p> <p><i>c</i> Unterhautfettschicht, in der medianen Sagittallinie durchschnitten</p> | <p>1 vorderstes Ende des grossen, den ganzen Körper bedeckenden Hautmuskels</p> <p>2 <i>M. occipito-auricularis superficialis</i></p> <p>3 <i>M. orbito-auricularis</i></p> <p>4 <i>M. orbicularis oculi</i></p> <p>5 oberflächlicher Spritzsackmuskel</p> |
|---|--|

Fig. 2. Dieselbe Ansicht. In der Mitte ist auch die unter dem Hautmuskel lagernde Fettschicht entfernt. 3 : 5.

- |  |  |
|--|--|
| <p><i>a</i> herabgezogene äussere Ohröffnung wie in Fig. 1</p> <p><i>b</i> äusserer Ohrgang, rein membranöser Theil desselben</p> <p><i>b</i>, äusserer Ohrgang, von Knorpel bedeckter Theil desselben</p> <p><i>c</i> knöcherne Paukenkapsel</p> <p><i>d</i> <i>Crista occipitalis externa</i></p> <p><i>e</i> <i>Crista temporalis</i></p> <p><i>f</i> Spritzloch</p> <p><i>g</i> Unterhautfettschicht (homogen)</p> | <p><i>h</i> unter dem Hautmuskel lagernde Fettschicht (grobkörnig)</p> <p>1 <i>M. occipito-auricularis profundus</i> (2 cm lang)</p> <p>1, dessen 11 cm lange Sehne</p> <p>2 <i>M. zygomatico-auricularis</i></p> <p>3 <i>M. splenius</i></p> <p>4 tiefe Musculatur des Spritzsacks</p> <p>5 <i>M. temporalis</i></p> <p>6 Sehne des <i>M. complexus</i></p> <p>7 <i>M. orbicularis oculi</i>.</p> |
|--|--|

Fig. 3. Ventrale Ansicht der Weichtheile an der seitlichen Schädelbasis. Länge des Thieres etwa 90 cm. 3 : 4.

Fig. 4. Dieselbe Ansicht nach horizontaler Durchtrennung der Weichtheile etwa 1 cm dorsal von Fig. 3. Länge des Thieres 105 cm. 3 : 4.

Fig. 5. Dieselbe Ansicht nach horizontaler Durchtrennung der Weichtheile etwa 1 cm dorsal von Fig. 4. Länge des Thieres 125 cm. 3:4.

Bezeichnungen für Fig. 3, 4 und 5:

1 Pars superior des Rachen- schlauchs	13 N. trigeminus, Ast II
2 M. pterygoideus internus	14 N. trigeminus, Ast III
3 M. mylo-hyoideus	15 Art. carotis externa
4 M. temporalis	16 Vena pterygoidea
5 bindegewebige Bedeckung der Bulla tympanica	17 Bulla tympanica
5, Corpus fibro-cavernosum ptery- goideum	17,, Proc. posterior bullae
5,, Lgt. pterygoideum	18,, Corpus venosum tympanicum
6 Corpus adiposum mandibulae	18 Pterygoid
7 Tuba Eustachii, distaler Theil	18, Pterygoid, palatinaler Antheil
8 Vestibulum pneumaticum	19 Palatinum
9 Sinus pneumaticus pterygoideus	19, Ala palatina
10 Sinus pneumaticus maxillaris	20 Maxillare
10, Eingang in den Sinus pneu- maticus frontalis	21 Zygomaticum
11 Sinus pneumaticus temporalis	22 Proc. postorbitalis frontalis
12 Bulbus oculi	23 Proc. zygomaticus squamosi
12, Stiel des Bulbus oculi	23, Proc. falciformis squamosi
	23,, Fossa glenoidalis
	24 Mandibula
	25 Articulatio stylohyoidea.

#### Tafel 13.

Fig. 6. Medianer Sagittalschnitt durch den Schädel eines 125 cm langen Thieres, rechte Seite. 3:4. Das knöcherne Septum des Nasen- und Rachenrohrs ist reseziert, der Rachenschlauch bis auf sein oberstes Stück entfernt.

1 „Spritzsack“ (Weichtheile der Nase)	6 oberstes Ende des Rachen- schlauchs
2 reseziertes Nasen- und Rachen- septum	7 Orificium tubae pharyngeum
3 knöchernes Nasenrohr	8 Tuba Eustachii, proximale Hälfte
4 knöcherne Rachenrinne, in welcher der Rachenschlauch lag	8, Tuba Eustachii, distales Ende
5 Präspheoid	9 Fenestra pterygoidea
	10 Tympano-Perioticum
	11 Proc. basi-occipitalis.

Fig. 7. Rechte Ohrtrumpete eines 115 cm langen Thieres, Innenansicht. Die Ohrtrumpete ist längs der ventralen Kante aufgeschnitten, die laterale Seite liegt in der Ebene des Papiers, die mediale Seite ist aufgeklappt.

1 laterale Wand	5 Processus tubae ad bullam
2 mediale Wand	6 dicke, glatte Partie der lateralen Wand.
3 Ostium pharyngeum tubae	
4 Tubensichel	



Fig. 8. Bulla tympanica und distales Tubenstück in ventraler Ansicht, die äussere Lippe der Bulla entfernt, die Tube aufgeschnitten. Rechte Seite. Embryo von 68 cm. 2 : 1. (Irrthümlich ist diese Figur nicht auf 3 : 2 verkleinert, wie Fig. 9, zu welcher sie ein Seitenstück bildet.)

- |  |                                |
|--|--------------------------------|
| 1 mediane Tubenwand mit sichel-<br>förmiger Endigung | 3 Corpus cavernosum tympanicum |
| 2 Eingang in das Vestibulum pneu-<br>maticum         | 3, vorderer Stiel desselben    |
|  | 4 Sporn des Trommelfells       |
|  | 5 innere Bullalippe.           |

Fig. 9. Bulla tympanica und distales Tubenstück in ventraler Ansicht, die äussere Lippe der Bulla entfernt, das Vestibulum pneumaticum aufgeschnitten. Rechte Seite. Thier von 125 cm. 3 : 2.

- |   |                             |
|---|-----------------------------|
| 1 taschenförmige Endigung der<br>medianen Tubenwand | 3, vorderer Stiel desselben |
| 2 Vestibulum pneumaticum                            | 4 Sporn des Trommelfells    |
| 3 Gefässkörper der Paukenhöhle                      | 5 innere Bullafläche        |

Fig. 10. Bulla tympanica und Perioticum in ventraler Ansicht. Auch die innere Lippe der Bulla und der Gefässkörper der Paukenhöhle sind entfernt. Rechte Seite. Thier von 105 cm. 2 : 1.

- |  |  |
|--|--|
| 1 äussere Wand der Bulla               | 12 Proc. Folii mallei  |
| 2 Glaspalte                            | 13 Incus   |
| 3 Proc. tubarius bullae                | 14 Stapes  |
| 4 Petrosum                             | 15 M. tensor tympani   |
| 5 Spitze des Petrosums                 | 16 M. stapedius  |
| 6 Promontorium                         | 17 N. facialis   |
| 7 Proc. posterior (mastoideus) petrosi | aa Grenzlinie zwischen ursprünglichem Paukenhöhlenraum und dem durch laterale Ausbauchung der Bulla neu erworbenen Paukenhöhlenraum. |
| 8 Fenestra ovalis                      |  |
| 9 Fenestra rotunda                     |  |
| 10 Sporn des Trommelfells              |  |
| 11 Malleus                             |  |

Fig. 11. Perioticum, ventrale Ansicht. Junges Thier. 2 : 1.

- |   |   |
|---|---|
| 1 Fenestra ovalis   | 7 Verbindungsfläche mit dem Proc. post. tympanici |
| 2 Fenestra rotunda  | 8 laterale Wand des Hiatus epitympanicus          |
| 3 Spitze des Perioticums, in der Rinne verläuft der M. tensor tympani | 9 Grübchen für den Hammerkopf                     |
| 4 Proc. anterior petrosi  | 10 Befestigungsstelle des kurzen Ambosschenkels   |
| 5 Proc. posterior (mastoideus) petrosi                                | 11 Rinne für den N. facialis                      |
| 6 Verbindungsfläche mit dem Proc. tubarius tympanici                  | 12 Apertura tympanica canalis Falloppiae.         |

Fig. 12. a) Annulus tympanicus (die punktirte Linie) und äusserer Gehörgang in der Ansicht von innen. 2 : 1.

- |   |  |
|---|--|
| 1 Proc. sigmoideus tympanici (vordere Gehörgangswand) | 3, Vordere Spitze des Kopfes des Proc. post. Tympanici, die hintere obere Gehörgangswand bildend |
| 2 Proc. medius tympanici (untere Gehörgangswand)      | 4 Innenfläche der äusseren Wand des Tympanicums  |
| 2, Höhlung im Proc. medius                            | 5 Incisura Rivini.   |
| 3 Proc. post. tympanici                               |  |

b) Annulus tympanicus. 2 : 1.

- |  |  |
|--|--|
| Abschnitt 1 Knochenkamm mit groben Knochenzacken | Abschnitt 4 Knochenkamm mit feinen Knochenzacken |
| „ 2 Rinne  | „ 5 glatter Knochenkamm                          |
| „ 3 glatter Knochenkamm                          | „ 6 Rinne.                                       |

c) Trommelfell in der Ansicht von innen-oben. 2 : 1.

- |                                       |                                    |
|---------------------------------------|------------------------------------|
| 1 Sporn des Trommelfells              | fells am rudimentären Hammergriff. |
| 2 Befestigungsfläche des Trommelfells |                                    |

Fig. 13. Lateraler Sagittalschnitt durch den Schädel eines 116 cm langen Thieres. Linke Seite. 3 : 4.

- |  |  |
|--|--|
| 1 Tuba Eustachii                                   | 15 Proc. frontalis maxillaris  |
| 2 Vestibulum pneumaticum                           | 16 Frontale  |
| 3 Sinus pneum. maxillaris                          | 17 Palatinum   |
| 4 Sinus pneum. frontalis                           | 18 Pterygoideum  |
| 5 Cavum tympani                                    | 19 Knochen der Schädelbasis  |
| 6 Sinus pneum. peripetrosus                        | 20 Proc. alaris squamosi   |
| 7 Sinus pneum. peribullaris                        | 21 Petrosum, davon abgesprengt das:  |
| 8 Corpus fibro-cavernosum pterygoideum             | 22 Tympanicum; Petrosum und Tympanicum liegen nicht im Schnitt, sondern 1—2 cm davor |
| 9 Bulbus venosus epibullaris                       | 23 Proc. basioccipitalis, schräg getroffen, daher so breit                           |
| 10 Art. meningea spinalis                          | 24 Condylus occipitalis  |
| 11 Sinus (venosus) petrosus superior               | 25 M. pterygoidei  |
| 12 Sinus (venosus) transversus                     | 26 II. Ast des Trigeminus  |
| 13 Corpus cavernosum tympanicum                    | 27 Art. maxillaris int.  |
| 14 zu einem cavernösem Gewebe verdickte Dura mater |  |

Fig. 14. Blick in die Schädelbasis, rechte Seite. Junges Thier von 105 cm Länge. Die Dura und die Knochen der mittlern Schädelgrube zum Theil entfernt, so dass das ganze Petrosum, der Sinus pneumat. peripetrosus und die Sinus venosi petrosi sichtbar sind. Natürliche Grösse.

- |                                     |                               |
|-------------------------------------|-------------------------------|
| 1 Petrosum                          | 8 Sinus (venosus) transversus |
| 2 N. acustico-facialis              | 9 Sinus (venosus) cavernosus  |
| 3 Sinus pneumaticus peripetrosus    | 10 Emissarium sinus cavernosi |
| 4 Ductus perilymphaticus            | 11 vordere Schädelgrube       |
| 5 Saccus endolymphaticus            | 12 mittlere Schädelgrube      |
| 6 Sinus (venosus) petrosus superior | 13 hintere Schädelgrube.      |
| 7 Sinus (venosus) petrosus inferior |                               |

# Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmusculatur der Urodelen.

## II. Theil <sup>1)</sup>).

Von

Dr. L. Drüner,

Stabsarzt bei der Kaiser Wilhelms-Akademie in Berlin.

---

Mit Tafel 14—25 und 44 Abbildungen im Text.

### Einleitung.

Bei *Salamandra* und *Triton* waren es im Wesentlichen je zwei Formen der Ontogenie, welche dem Vergleich zu Grunde gelegt wurden, die frei lebende Larvenform und die geschlechtsreife umgewandelte Form. Die vergleichende Anatomie hat sich in erster Linie mit den entwickelten Formen zu befassen. Die Heranziehung der Perennibranchiaten machte indessen auch das Studium der Larven nothwendig, eine unmittelbare Anknüpfung an die umgewandelten Salamandriden ist unmöglich. Die Beziehungen zwischen der Larvenform und den Perennibranchiaten sind dagegen leicht erkennbar, und dies hat schon BOAS <sup>2)</sup> zu der Auffassung geführt, dass *Siren*, *Menobranchus* und *Proteus* Larvenformen seien, welche von caducibranchiaten Urodelen abstammen, die einst eine Umwandlung besaßen und erst später zum ausschliesslichen Wasserleben zurückkehrten. Sie verloren im Laufe der Weiterentwicklung durch Anpassung an besondere Existenzbedingungen die Fähigkeit der Umwandlung und bildeten ihre Larvenform in eigenartiger Weise fort. Sie stammen also von Formen der Ontogenese eines Caducibranchiaten-Stammes ab, deren Hauptformen wir nicht kennen, und sie sind keine alten Formen, welche der gemeinsamen Stammform nahe stehen, sondern erst neuerdings abgeänderte, die gewisser Maassen die einst auch in ihrem Stammbaum vorhandene umgewandelte Form abgestossen haben.

---

1) I. Theil s. Bd. 15, Anat., 1902, p. 435 ff.

2) In: Morph. Jahrb., V. 3, 1882, p. 559—564.

Eine gemeinsame Stammform der Urodelen anzunehmen mit Kiemenbogen, welche als Träger von Kiemenbüscheln (ektodermalen Ursprungs) und Kiemenplättchen dienen, mit Lungen, welche nicht als Athmungsorgane, sondern als blosse aërostatische Apparate functioniren, nachdem bereits bei den Dipnoern zur Athmung dienende Lungen vorhanden waren, mit penta- bzw. tetradactylen Extremitäten, an denen Ober- und Unterarm bzw. Ober- und Unterschenkel bereits gebildet sind, mit einer Bauchmusculatur, deren hohe Differenzirung nur aus den Anforderungen des Landlebens zu verstehen ist<sup>1)</sup> — das ist nicht möglich<sup>2)</sup>. Die Perennibranchiaten sind eben Larvenformen ebenso wie die Larvenformen der Salamandriden und Siredon, welche in der Phylogenie des Urodelenstammes niemals Realität besessen haben. In der Stammesgeschichte hat niemals eine entwickelte Form existirt, welche gleichzeitig Kiemenbogen mit Kiemenbüscheln und -Plättchen, Lungen und penta- (bez. tetra- oder tri-)dactyle Extremitäten besass. Die Perennibranchiaten sind eben so wenig wie die Larven für die Stammesgeschichte zu verwenden, bevor nicht die in ihren Formen enthaltenen Cänogenien erkannt und ausgemustert sind.

Der Vergleich der entwickelten umgewandelten Formen der Caducibranchiaten ist es, welcher hier Maass giebt, welcher erst sein Licht in die Ontogenie werfen muss, um erkennen zu können, was in ihren Formen palingenetischen, was cänogenetischen Ursprungs ist, und daraus kann erst ein Verständniss der Perennibranchiaten-Anatomie angebahnt werden.

Diese von GEGENBAUR herrührende Art des Gedankenganges hat ein grosse Zahl von hervorragenden vergleichend morphologischen Untersuchungen geleitet. Sie hat schon die Anschauungen von BOAS beherrscht und ist bis zum heutigen Tage der unentbehrliche Wegweiser für eine grosse Zahl von Forschern gewesen. Auch die Bahn meiner Untersuchungen hat sie vorgezeichnet.

## I. Vergleichung.

### 1. Abschnitt. Caducibranchiaten.

Von den hier untersuchten entwickelten Urodelenformen reihen sich drei zu einer Gruppe eng zusammen, *Salamandra*, *Triton* und *Amblystoma*. Die höchst differenzirte Form ist im Allgemeinen *Sala-*

1) MAURER, Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmusculatur bei den urodelen Amphibien, in: Morph. Jahrb., V. 18.

2) Vergl. BOAS, in: Morph. Jahrb., V. 7, 1882, p. 559—564.

*mandra*, daran reiht sich *Triton*, am tiefsten steht *Amblystoma*. Schon das Skelet zeigt dies.

Alle drei Formen weisen als Theile des Hyoid-Kiemenbogenskelets ein vorderes Zungenbeinhorn, das der Hyoidbogen bildet, und ein hinteres Zungenbeinhorn, das aus Cerato- und Hypobranchiale 1 und Hypobranchiale 2 sich zusammensetzt, ausserdem die Copula auf, an welcher sich zwischen vorderm und hinterm Zungenbeinhorn ein neu gebildetes Paar von Knorpelstäben, die hintern Radien (*Salamandra*) oder ein aus drei Theilen zusammengesetzter Knorpelbügel (*Amblystoma*, *Triton*) findet.

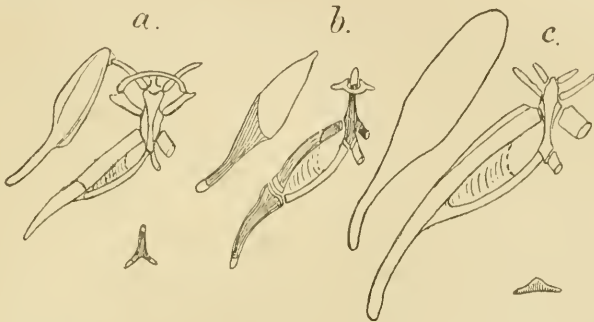


Fig. A. Hyoidskelet von *Amblystoma mavortium* (a), *Triton taeniatus* (b) und *Salamandra maculosa* (c).

Im Bereich des Hyoidbogens ist bei *Salamandra* eine Lösung zwischen Cerato- und Hypohyale eingetreten, ersteres bildet vorn eine breite Knorpelplatte, welche sich nach hinten in einen gebogenen, ziemlich kurzen Knorpelstab fortsetzt. Das Hypohyale bleibt mit der Copula in Zusammenhang und bildet das vordere Radienpaar, das keinerlei Verbindung mit dem Ceratohyale bewahrt. Bei *Triton taeniatus* finden wir vorn die gleiche breite Knorpelplatte des Ceratohyale. Der hintere Stab zeigt aber eine knöcherne Diaphyse, welche hinten wieder ein knorpliges Ende trägt. Die vordere breite Knorpelplatte läuft spitz zu, und diese Spitze bleibt frei vom Ansatz des *M. ceratohyoideus* (*internus*). Unter etwa 10 untersuchten Exemplaren von *Triton taeniatus* fand ich zweimal diese Knorpelspitze von der breiten Platte abgeschnürt, einmal unvollständig, einmal vollständig. KALLIUS<sup>1)</sup> fand ebenfalls bei *Triton* (*sp.?*) kleine Knorpelstäbchen, welche dem Vorderende des Ceratohyale anhaften,

1) KALLIUS, Beiträge zur Entwicklung der Zunge, in: Anat. Hefte, V. 16, 1901, p. 568, 570; Textfig. 11 u. 13, Tafelfig. 7.

und deutet sie als Hypohyalia. Mir erscheint diese Auffassung nicht ganz einwandfrei. Die Hypohyalia trennen sich bei *Triton taeniatus* während der Metamorphose von den Ceratohyalia in der gleichen Weise wie bei *Salamandra* und sind auch in vorgeschrittenen Umwandlungsstadien noch neben dem knorpligen Vorderende der Copula aufzufinden, später verschwinden sie vollständig<sup>1)</sup>. Bei *Amblystoma*, der dritten Form, ist die mediale Verbindung des Hyoidbogens stets erhalten. Das Ceratohyale ist am Vorderende durch eine vordere und hintere Kante ebenfalls verbreitert, aber noch nicht zu einer so gleichmässig dünnen breiten Platte umgestaltet wie bei *Salamandra* und *Triton*. Den Kern bildet die kräftig entwickelte mittlere Gräte, deren vordere Spitze durch ein dickes Band mit dem lateralen ventralen Ende des Hypohyale verbunden ist. Das mediale dorsale Ende des Hypohyale heftet sich an der Spitze der Copula an. Das hintere Ende des Ceratohyale ist fest durch Bänder am Quadratknorpel und dem caudalen Fortsatz der Mandibula befestigt. Die beiden Bänder der Larvenform bleiben erhalten. Das hintere Ende des Ceratohyale von *Amblystoma* ist also dem der umgewandelten Salamandrin nicht ganz homolog. Dem Ceratohyale der Salamandrin fehlt der dorsale Zipfel mit dem Lig. hyomandibulare. Beides geht während der Metamorphose verloren. *Amblystoma* hat hier im Skelet einen primitivern Charakter bewahrt, der sich unmittelbar von der Larvenform ableitet. Die Salamandrinlarven zeigen das gleiche Verhalten, das sich dadurch als palingenetisches in ihrer Ontogenie kund thut.

Von der *Amblystoma*-Form führt der Weg divergent einerseits zu *Triton*, andererseits zu *Salamandra*. In der Stammesgeschichte beider ist ein *Amblystoma*-Stadium zu suchen. Das hintere Zungenbein-

---

1) Die Hypohyalia von *Triton taeniatus* bleiben während der Metamorphose noch lange im Zusammenhang mit der Copula erhalten. Sie legen sich nach der Lösung vom Ceratohyale nach caudal um. Das Ceratohyale verliert bald jeden Zusammenhang mit ihnen. Wenn später an seiner Spitze kleine Knorpelstückchen liegen, die keine Verbindung mit der Copula haben, so kann es sich meiner Ansicht nach nur um sekundäre Abschnürungen vom Ceratohyale handeln, wie auch ich sie beobachtete. Auch beim erwachsenen *Triton cristatus* habe ich Reste der Hypohyalia stets vermisst. Von dem kleinen Knorpelstäbchen, welches dorsal der Spitze der Copula anliegt und sich mit bindegewebiger Unterbrechung zur Mitte des Knorpelbügels fortsetzt, habe ich nie, auch nicht in Serien, etwas nachweisen können. Bei *Triton taeniatus* und *Triton cristatus* war hier nur ein Band vorhanden; auch bei *Amblystoma* findet sich ein solches.

horn ist bei *Salamandra* aus 2 Knorpelstäben zusammengesetzt, von denen der vordere aus dem Cerato- und Hypobranchiale 1 durch Verwachsung beider Theile, der hintere aus dem Hypobranchiale 2 hervorgeht. Die Verbindung beider unter einander ist bald eine knorpelige, bald eine bindegewebige. Mit der Copula sind sie beide beweglich durch eine bindegewebige Zwischenschicht verbunden.

Hierin liegt ein Unterschied, welcher das hintere Zungenbeinhorn des Salamanders von dem von *Amblystoma* unterscheidet. Bei *Amblystoma* sind beide Knorpelstäbe von der Copula nur unvollständig geschieden, bilden eine zum Theil noch zusammenhängende Knorpelmasse mit ihr, während sie unter einander nur lose durch die zwischen ihnen ausgespannte Membrana intercartilaginea vereinigt sind. Das Ende des Hypobranchiale 2 ist niemals mit dem Ceratobranchiale 1 knorpelig verschmolzen, sondern nur durch Bindegewebe mit ihm verlöthet. Es ist das ein Ausdruck der geringern Beweglichkeit der beiden Knorpelstäbe an der Copula und einer grössern Verschieblichkeit unter einander. *Triton* zeigt in diesem Punkte die höchste Differenzirung. Die beiden Theile des 1. Kiemenbogens bleiben gegen einander beweglich, verschmelzen nicht knorpelig, sondern die bindegewebige Zwischenschicht trennt sie. Jeder der beiden Theile erhält eine knöcherne Diaphyse. Auch mit der Copula vereinigt das Hypobranchiale 1 Bindegewebe. Das Hypobranchiale 2 bleibt ein dünner Knorpelstab, der mit dem Köpfchen des Ceratobranchiale 1 und mit der Copula durch Bindegewebe verbunden ist. Grössere Festigkeit, gepaart mit Beweglichkeit, ist dadurch erzielt. Auch die Copula, welche bei *Amblystoma* und *Salamandra* sich knorpelig erhält, verknöchert bei *Triton*. Vom Copulastiel bleiben bei *Amblystoma* und *Salamandra* theils verknöcherte Reste zurück, bei *Triton* fehlen im erwachsenen Zustande seine Spuren ganz.

Das hintere Radienpaar von *Salamandra maculosa*, eine Neubildung während der Metamorphose, ist das Homologon des der Copula aufsitzenden Bügels bei *Triton* und *Amblystoma*, der bei *Amblystoma* aus einem paarigen und einem unpaaren mittlern Stück besteht. Bei *Triton taeniatus* bildet sich der Bügel durch Verschmelzung von Knorpelstücken, die als Auswüchse der Copula entstehen. Das knorpelige Kehlkopf-Luft-röhren-Skelet zeigt auch bei *Amblystoma* das primitivste Verhalten darin, dass sich der vordere Theil des secundären Kehlkopf-Luftröhren-Skelets nicht als gesonderter Knorpel abschnürt und dadurch Selbständigkeit erlangt, sondern mit den Seitenknorpeln der Trachea eine zusammenhängende Masse bildet, an deren vorderm Ende durch die Musculatur am Kehlkopfeingang der Knorpel in bestimmte Formen geprägt wird.

Bei *Triton* und *Salamandra* dagegen wird der vordere Theil als secundärer Kehlkopfknorpel, Proarytaenoid, selbständig. Er schnürt sich ganz von den die Seite der Trachea deckenden Luftröhrenknorpeln ab.

Bei der weitgehenden Uebereinstimmung im Bau des Skelets ist die Gleichförmigkeit im Bau der Musculatur und der sie versorgenden Nerven nicht überraschend.

Bei allen dreien ist das motorische Gebiet des Facialis durch den Beitritt der IX.—VII. Anastomose mit Glossopharyngeus-Bestandtheilen gemischt. Dieses Gebiet wird bei *Salamandra* durch die Mm. subhyoideus (geniohyoideus lateralis)<sup>1)</sup>, inter ossa quadrata, quadratopectoralis und Cephalodorso-mandibularis dargestellt.

*Triton* zeigt die gleiche Anordnung, nur ist der M. quadratopectoralis weniger stark entwickelt, und der M. cephalodorso-mandibularis ist durch Verlust des Ursprungs von der Fascia cephalodorsalis zu einem M. cephalo-mandibularis geworden. Der M. inter ossa quadrata ist kräftiger als bei *Salamandra* und zeigt einen weiter hinauf reichenden Ursprung. Dem gegenüber liegen die Verhältnisse bei *Amblystoma* wesentlich einfacher. Der M. interhyoideus der Larvenform ist hier nicht wie bei *Salamandra* und *Triton* in 2 gesonderte Theile, M. subhyoideus und M. inter ossa quadrata, zerlegt. Er ist einheitlich geblieben und zeigt nur in so fern den Anfang dessen, was bei jenen weiter fortgebildet ist, als die hintersten Theile des Muskels auf das Lig. hyoquadratum übergehen und so zwar durch Vermittlung dieses Bandes das Quadratum als punctum fixum benutzen, aber noch nicht unmittelbar auf diesen Skelettheil ihren Ursprung verschieben. Damit in engem Zusammenhang steht die weniger bewegliche Befestigung des Hinterendes des Ceratohyale am Quadratum bei *Amblystoma*, während bei *Salamandra* und *Triton* das Lig. hyoquadratum zu einem langen losen Bande wird, das dem M. subhyoideus zu seiner Verkürzung weiten Spielraum lässt. Auch hier wird in der ungetheilten Form des Muskels bei den Larven ein palingenetischer Charakter zu sehen sein.

Der M. quadratopectoralis ähnelt dem von *Triton*. Eine Verschiedenheit zeigt aber der M. cephalodorso-mandibularis. Die Gestalt gleicht wohl im Allgemeinen der von *Salamandra maculosa*. Der Ursprung von der Dorsalfascie ist kräftig und breit und reicht weit nach hinten. Der Unterschied aber liegt in dem Verlaufe des Nerven. Der

---

1) Die Bezeichnung M. subhyoideus, welche von E. GAUPP bei Anuren gebraucht wird, scheint mir für den im 1. Theil als Geniohyoideus lateralis nach WALTER benannten Muskel geeigneter zu sein.



R. jugularis tritt bei *Salamandra* und *Triton* vor dem Muskel zwischen ihm und Quadratum nach aussen und schlingt sich um seine Aussen-seite, bis er am hintern dorsalen Rande des M. quadrato-pectoralis wieder verschwindet.

Bei *Amblystoma* dagegen lässt er den Muskel fast ganz vor sich und seitlich liegen; nur vereinzelte, von der Labyrinthwand entspringende Bündel des Muskels ziehen medial und hinter ihm vorüber. Nach der im 1. Theil (p. 447) aufgestellten Ableitung wurde in diesem Verlauf des R. jugularis ein primitiver Charakter gesehen. Es wurde angenommen, dass durch den Schwund des dorsalen Theiles der 1. Kiemen- (2. Schlund-)spalte Facialis und Glossopharyngeus zunächst engere Fühlung gewonnen und hier als Vorläufer der IX.—VII. Anastomose ein Plexus entstand, welcher in dem Maasse, wie die functionellen Aufgaben der benachbarten und zum Theil schon gemischten Muskelgebiete enger verbunden wurden, weiter in die Tiefe rückte und unter fortschreitender Vermischung der Muskelemente schliesslich zu dem einfachen Nervenstrang wurde, den wir jetzt allgemein bei den Urodelen an der Seite des Petrosums finden. Aber nicht die ganze Facialis-musculatur wurde von dieser Vermischung ergriffen. Es blieben Theile von IX-Beimischungen frei, und da die Vermischung zunächst hinten begonnen habe, so wurde angenommen, dass diese reine Facialis-musculatur ursprünglich vor der Stelle lag, wo sich die IX.—VII. Anastomose dem R. jugularis beigesellte, und oral von dem R. jugularis selbst, welcher in die gemischte Musculatur eintrat. Bei *Salamandra* und *Triton* finden wir die gesammte Facialis-musculatur, die von IX-Beimischungen freie (tiefe Abtheilung des M. cephalodorso-mandibularis der Larve) und die gemischte hinter dem Nerven, bei *Amblystoma* dagegen liegt der grössere Theil der reinen Facialis-musculatur vor, der kleinere hinter dem Nerven. Die gemischten Elemente, welche der oberflächlichen Abtheilung des M. cephalodorso-mandibularis angehören, liegen ebenfalls vor dem Nervenstamm. Es fragt sich, ob hierin ein Uebergang erhalten geblieben ist zwischen dem Zustand von *Salamandra* und *Triton* und dem, welcher als Ausgangspunkt gesucht werden muss.

Die Spuren dieser Umgestaltungen werden nicht unwesentlich dadurch vervollständigt, dass hier bei *Amblystoma* die IX.—VII. Anastomose nicht allein motorische Elemente enthält wie bei *Salamandra* und *Triton*, sondern auch sensible bezw. sensorische. Aus der IX.—VII. Anastomose gehen nicht allein motorische Fasern für den R. jugularis hervor, sondern auch solche für einen Hautast des VII., welcher sich

um den vordern Rand des *M. cephalodorso-mandibularis* nach caudal und dorsal herumschlägt, und ausserdem ein feiner Nerv, welcher sich mit dem *R. alveolaris* vereinigt. Die Vermischung hat nicht allein die dorsalen Theile des motorischen, sondern auch die des sensiblen Gebietes der beiden Nerven betroffen. Bei *Salamandra* und *Triton* scheinen aber diese letzt erwähnten Verbindungen verloren gegangen und nur die motorische Verbindung mit dem *R. jugularis* übrig geblieben zu sein.

Die vordere Grenze des motorischen Facialisgebiets bildet dorsal das Quadratum, daran anschliessend der Unterkiefer und ein medial neben ihm gelegene Schleimhautfalte, die *Plica hyomandibularis*, deren Beziehungen zur 1. Schlundspalte nun, wie ich hoffe, klarer bestimmt sind<sup>1)</sup> als im 1. Theile. Diese bei den umgewandelten Formen fast verstrichene Falte, welche sich ventral von der 1. Schlundspalte entwickelt, trennt bei den erwachsenen Salamandriden wie bei *Amblystoma* das motorische Facialis- und Trigemiusgebiet nicht mehr scharf von einander. Es findet sich in ihrer Nachbarschaft eine Vermischung. Bald sind es Elemente des VII., welche nach vorn in das Gebiet des V. übergewandert sind, bald mischen sich umgekehrt vereinzelte Bündel der Trigemiusmusculatur dem VII. Gebiet bei. Während diese beginnende Vermischung bei den Salamandriden erst nach der Metamorphose festgestellt wurde, fand sie sich bei *Amblystoma* aber bereits bei der Larvenform.

Im motorischen Facialisgebiet hat also bei *Amblystoma* zum Theil die umgewandelte Form gegenüber den Salamandriden primitivere Charaktere bewahrt. *Amblystoma* besitzt einen noch nicht differenzirten *M. interhyoideus*, während bei den Salamandriden derselbe in einen *M. subhyoideus* und *M. inter ossa quadrata* zerfallen ist. Wir erkennen hierin eine Uebereinstimmung mit den Verhältnissen der Salamandridenlarven und finden darin einen palingenetischen Charakter der Ontogenie der Salamandriden. Ob der Verlauf des *R. jugularis* VII+IX hinter dem grössten Theil des *M. cephalodorso-mandibularis* bei *Amblystoma* sich als ein Uebergangszustand von dem anzunehmenden Verlauf hinter der gesammten Facialismusculatur erhalten hat, wie im 1. Theil dieser Arbeit angenommen wurde, dafür werden die Befunde von *Amphiuma* neue Gesichtspunkte bringen.

Dieser primitive Charakter, den *Amblystoma* gegenüber den Salamandriden einnimmt, tritt auch in dem motorischen Gebiet der Kiemen-

1) Siehe Anhang 1 zur Anlage VII.

bogennerven, des Glossopharyngeus und des 2.—4. Kiemenbogennerven, hervor.

*Amblystoma* hat stets 4 Arterienbogen, die sich ontogenetisch und phylogenetisch von den Kiemengefäßen ableiten. *Triton* und *Salamandra* variiren hier aber häufig. Oft fehlt der 3. Arterienbogen oder ist nur streckenweise erhalten; auch die Verbindung zwischen Carotis interna und Aortenbogen kann bei *Salamandra* und *Triton* ganz fehlen, niemals stellt sie ein Gefäß von nennenswerthem Umfang dar, und sie ist gewiss meist übersehen worden. Bei *Amblystoma* dagegen ist sie stärker als der aus der 1. Kiemenvene hervorgehende Stamm der Carotis interna und stellt den Hauptzufluss für die Carotis dar, die somit sich aus 2 Wurzeln zusammensetzt. Auch das Verbreitungsgebiet der Carotis interna weicht in einem wichtigen Punkt von dem von *Salamandra* und *Triton* ab. Während dort die Versorgung der Unterkiefergegend durch die Arteria mandibulo-jugularis erfolgt, welche am Aortenbogen gemeinsam mit der Verbindung zwischen Aortenbogen und Carotis interna abgeht, erhält der Unterkiefer sein Blut bei *Amblystoma* aus der Carotis interna durch eine Arterie, welche gemeinsam mit der Arteria petrosa lateralis in der Nähe des Facialisaustritts von ihr abgeht und neben dem R. alveolaris am Quadratum ventralwärts verläuft und auf diesem Wege die Artt. jugulares abgiebt. Ich bezeichne dieselbe als Arteria quadrato-mandibularis. Auch die Embryonen von *Salamandra* und die *Triton*-Larven weisen sie neben der Art. mandibulo-jugularis auf. Welche Bedeutung dies hat, kann erst später erörtert werden.

Zwischen den Arterienbogen nun treten die dorsalen Theile des M. cephalo-dorso-pharyngeus von dorsal und aussen nach ventral und innen hindurch. Bei *Salamandra* sind stets nur zwei noch erhalten, der, welcher zwischen 2. und 3., und der, welcher zwischen 3. und 4. Aortenbogen hindurch passirt. Sie sind Abkömmlinge der Mm. levator arc. branch. 3 und 4 der Larve.

Bei *Triton* findet sich bisweilen noch eine dritte dorsale Abtheilung, welche von dem Levator arcus branchialis 2 der Larve abstammt. Nur hat eine Zusammendrängung des Ursprungs stattgefunden. Sämmtliche drei Theile gehen vom Schädel aus; *Triton* hat einen M. cephalo-pharyngeus, dem ein Ursprung an der Rückenfasce fehlt. *Amblystoma* übertrifft nun wieder *Triton* darin, dass hier auch der M. levator arcus branchialis 1 bei der umgewandelten Form erhalten bleibt, so dass hier also dem M. cephalo-dorso-pharyngeus vier dorsale Abtheilungen eigen sind, von denen aber die vordere selb-

ständig ist als die andern. Auch die Nerven von *Amblystoma* zeigen den ursprünglichen Befund. Wir finden bei *Amblystoma* alle 4 Kiemennerven der Larve wieder. Der Glossopharyngeus hat seine ursprüngliche Lage vor der Stelle, wo die Sehne der von ihm versorgten ersten dorsalen Abtheilung des genannten Muskels die Carotis interna kreuzt, beibehalten, während der IX. bei *Salamandra* und *Triton* aus diesem Verbande gelöst ist. Bei *Triton* giebt er an der Seite des M. ceratohyoideus einen sensorischen Hautnerven, den R. cutaneus retrocurrens, ab, der auch bei der Salamanderlarve vorhanden ist, *Amblystoma* indessen auch in der Larvenform fehlt. Der 2. Kiemenbogenerv tritt bei *Amblystoma* durch die Lücke zwischen Pars dorsalis 1 und 2 des M. cephalo-dorso-mandibularis. Er versorgt die Pars 2 und gelangt in die Spalte zwischen 1. u. 2. Arterienbogen, von wo aus er einen gemischten Ast ventralwärts und oralwärts sendet, welcher sich mit einem aus dem R. recurrens-intestinalis X. sowie aus dem 3. und 4. Kiemenbogenerven stammenden Zweige verbindet und seine motorischen Aeste dem M. ceratohyoideus (internus), seine sensiblen der den Pigmentkörper bekleidenden und ihm benachbarten Haut, vielleicht auch diesem selbst giebt. Medial und dorsal von dem 1. Arterienbogen giebt er mehrere Schleimhautäste zur seitlichen und ventralen Rachenwand, unter denen der ventralste, sein Endast, sich nach oralwärts bis in die hintern Theile der Zunge als R. lingualis erstreckt. *Salamandra* und *Triton* fehlen die ventralen Hautäste, und der dorsale motorische Ast — welcher natürlich bei *Salamandra* nicht vorhanden ist, da der Muskel fehlt — geht bei *Triton* (wahrscheinlich) von dem gemeinsamen Stamme des 2. und 3. Kiemenbogenerven aus.

Der 3. Kiemenbogenerv ist bei *Amblystoma* in der gleichen Stärke vorhanden wie der zweite; er zeigt auch dieselbe Verzweigung und denselben Verlauf. Er tritt zwischen Pars dorsalis 2 und 3 hindurch und liegt dann zwischen 2. und 3. Arterienbogen. Bei *Salamandra* und *Triton* ist er dagegen schon sehr reducirt.

Es fehlt ihm hier ein ventraler, motorischer Antheil an der Versorgung des M. ceratohyoideus internus fast immer, und der Schleimhautbereich, den er beherrscht, ist sehr eingeengt gegenüber dem bei *Amblystoma*.

Der ventrale Theil des 4. Kiemenbogenerven endlich fehlt bei *Salamandra* und *Triton* gänzlich, nur in den motorischen Nerven für die Pars dorsalis 4 ist sein Rudiment zu erblicken. Bei *Amblystoma* dagegen ist er kräftiger und vollständiger erhalten, als bei den Salamandriden der 3. Kiemenbogenerv. *Amblystoma* zeigt also in diesem

Gebiet Bildungen, welche selbst in der Ontogenie der Salamandriden zum Theil schon rückgebildet, zum Theil in rudimentärer Form erhalten sind.

Das Vorhandensein der Pars dorsalis 1 des *M. cephalo-dorso-mandibularis* bei *Amblystoma* und das Vorkommen des *M. levator arcus branchialis* 1 bei den Salamandridenlarven stellt es über allen Zweifel, dass in der Phylogenie der Salamandriden dieser Muskel auch einst vorhanden gewesen ist. Damit aber ist die Frage noch nicht vollständig gelöst. Demjenigen, für welchen es feststeht, dass die Formen der Salamandridenlarven keine phylogenetische Bedeutung haben, wird es freilich nahe liegen, anzunehmen, dass auch die Musculatur des Kiemenkorbes so, wie sie uns jetzt bei den Larven entgegentritt, niemals Realität in der Phylogenie gehabt hat, und er wird sich sagen, dass das Vorkommen eines *M. levator arcus branchialis* 1 bei den Salamandridenlarven und das der Pars dorsalis 1 bei *Amblystoma* dafür spricht, dass dieser Muskel in der Phylogenie auch bei dem verwandelten Salamander einst vorhanden gewesen ist, als die Metamorphose noch nicht so hoch differenzirt war wie jetzt bei den Salamandriden und noch ähnlich verlief wie bei *Siredon-Amblystoma*. In der Phylogenie der Salamandriden ist auch ein Stadium vorhanden gewesen, welches, wie jetzt noch *Amblystoma*, 4 Partes dorsales des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* besass und deren hintere Kiemenbogenerven noch eben so gut erhalten waren wie bei *Siredon*. Damals werden auch bei den Larven die *Mm. levatores arc. br.* vollzählig und kräftig ausgebildet gewesen sein, und ebenso werden die hintern beiden Kiemenbogenerven, der umgewandelten Form entsprechend, vollständig erhalten gewesen sein. Ein entwickeltes, ausgewachsenes Stadium aber, in welchem diese Muskeln in ihrer jetzt bei den Larvenformen vorhandenen Gestalt an die Kiemenbogen sich befestigten, hat es in der Stammesgeschichte nicht gegeben.

Wir werden aber weiter unten sehen, dass wir uns mit dieser Antwort noch nicht ganz zufrieden geben können.

Die durch die Untersuchung von *Siredon-Amblystoma* neu hinzugekommenen Thatsachen, welche für den Verlust von mindestens einem Kiemenbogensegment zwischen 4. Kiemenbogen und Kehlkopf der Urodelen sprechen, werden weiter unten abgehandelt werden. Sie sind ausschliesslich der Ontogenie entnommen. Bei der umgewandelten Form fanden sich keine Merkmale, welche die Abgrenzung einer Pars dorsalis 5 des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* gestatteten oder ein Rudiment des 5. Kiemenbogenerven erkennen liessen.

Der *M. dorso-laryngeus* stimmt bei allen drei Formen in bemerkenswerther Weise überein. Er ist von eng begrenzter gleichförmiger Ausdehnung und umschlingt als parallelfasriges Muskelbündel die Pharynxwand in fast rein transversaler Richtung, um an der Sehne und der *Inscriptio tendinea* sein Ende zu finden. Vereinzelte aberirende Fasern, welche an der Trachealwand ansetzen, kommen nur selten vor.

Die Innervation der ventralen Muskeln des Glossopharyngeus und Vagus zeigt im Wesentlichen Uebereinstimmung bei den drei Formen. Der vorderste dieser Muskeln, der *M. ceratohyoideus* (internus), wird hauptsächlich vom Glossopharyngeus, ausserdem aber von einem oder mehreren feinen Nerven versorgt, deren Bestandtheile verschiedene waren. Bei den Salamandriden setzten sie sich meist aus einem Aste des *R. recurrens intestinalis X.* und des 2. Kiemenbogennerven zusammen, seltener betheiligte sich auch der dritte. Der eine oder andere dieser Bestandtheile konnte auch ganz fehlen, so dass der Nerv bald nur vom 2. Kiemenbogennerven, bald ausschliesslich vom *R. recurrens intestinalis X.* geliefert wurde. Immer aber war ein verhältnissmässig kräftiger ventraler Vagusnerv leicht aufzufinden, welcher neben dem Glossopharyngeus den *M. ceratohyoideus* versorgte.

Bei *Amblystoma* betheiligten sich an der Zusammensetzung dieses Nerven der 2., 3. und 4. Kiemenbogennerv und der *R. recurrens intestinalis X.* und er enthielt ausser motorischen Fasern für den *M. ceratohyoideus* (int.) auch noch sensible, und trotzdem war der ganze Nerv relativ und absolut viel feiner als bei den Salamandriden.

Dass das Uebergreifen der hintern Kiemenbogennerven und des *R. recurrens intest. X.* nach vorn in das Glossopharyngeusgebiet nicht bei den umgewandelten Formen der Salamandriden durch Anpassung während des Lebens nach der Metamorphose allmählich entstanden sein kann, ist selbstverständlich. Die Nerven müssten ja mit ihren Muskelfasern die Arterienbogen ventral übersprungen haben. Die vergleichende Anatomie muss vielmehr die Erklärung für diesen Befund in einer frühern Zeit der Geschichte des Urodelenstammes suchen, zu welcher an der Ventralseite der Arterienbogen eine zusammenhängende Musculatur sämtlicher Kiemenbogennerven und des *R. recurrens intestinalis X.* bei den entwickelten Formen bestand. Zu dieser Zeit müsste bereits eine Vermischung der einzelnen Muskelgebiete entstanden sein und die Elemente des *R. recurrens int. X.* nach vorn bis in das Gebiet des Glossopharyngeus geführt haben.

Nach Fortfall der Musculatur, welche diesen Uebergang einst vermittelte, blieb der Nerv als Denkmal dieses Entwicklungsganges zurück. Bei *Menopoma*, *Cryptobranchus* und *Amphiura* müsste sich Gelegenheit dazu bieten, diesen Punkt vergleichend anatomisch aufzuklären. Wir müssten hoffen, dort ähnliche Befunde zu erheben wie bei den Larven der Salamandriden und bei Siredon, welche ja die eine Verbindung bildende Musculatur in den Mm. subarcuales aufweisen. Sie müssten diese Ueberwanderung des Gebiets des R. recurrens intestinalis X. in das der vordern Kiemenbogennerven bis zum Glossopharyngeus um so deutlicher zeigen, als es sich um grosse Thiere handelt, deren Nerven leichter darzustellen sind als die der Salamandriden und von *Amblystoma*. Indessen diese Erwartung wird trotzdem getäuscht. Die Frage wird bei der Besprechung der Befunde bei den Derotremen weiter verfolgt werden.

Nur die Kehlkopfmusculatur bei *Amblystoma* zeigt uns Befunde, welche wohl nicht in der Phylogenie der Salamandriden als Uebergangszustand zu suchen sind. Wir finden bei *Amblystoma* einen sehr kräftig entwickelten M. sphincter laryngis neben einem ebenfalls kräftig entwickelten M. laryngeus ventralis. In der Ontogenie von Siredon stehen auch schon bei sehr jungen Larven jene beiden Muskeln neben einander. Von einem M. laryngeus dorsalis zeigt sich in keinem Stadium der Ontogenie eine Spur. Und doch haben die Untersuchungen E. GÖPPER'S, die H. H. WILDER'S und die meinigen gelehrt, dass die beiden Mm. laryngei dorsalis und ventralis, welche eng zusammengehören, als die Vorläufer der Ausbildung des M. constrictor aditus laryngis zu betrachten sind. Wir finden hier bei *Salamandra* in der Larvenperiode, bei *Triton* auch bei der umgewandelten Form, die Mm. laryngei dorsalis und ventralis neben dem Sphincter laryngis Anfangs allein als ausgebildete Muskeln neben der noch nicht functionsfähigen Anlage des letztern. *Triton* zeigt uns also hier die ursprünglichsten Verhältnisse, die wohl auch in der Phylogenie von *Salamandra* einst vorhanden gewesen sind, wie der übereinstimmende Befund der Salamanderlarve wahrscheinlich macht. Dass auch in der Phylogenie von *Amblystoma* ein ähnlicher Zustand einst vorhanden war, kann demnach kaum zweifelhaft sein.

Auch im Kehlkopfskelet prägt sich eine wichtige Differenz aus.

Trotz der specialisirten Musculatur ist bei *Amblystoma* die primitive Form des secundären Kehlkopf-Luftröhren-Skelets, der knorpelige Zusammenhang zwischen beiden, erhalten geblieben, während bei den Salamandriden sich der Kehlkopfknorpel als Proarytänoid vom Luft-

röhrenskelet abschnürt. Hierin liegt eine Divergenz der Entwicklung des Salamandrinenstammes von dem von Siredon.

Wenn wir noch einmal den Vergleich der drei umgewandelten Formen *Salamandra*, *Triton* und *Amblystoma* überblicken, so finden wir bei *Amblystoma* einige zweifellos primitivere Verhältnisse, so in dem M. interhyoideus, dem noch eine Sonderung in die Mm. subhyoideus und inter ossa quadrata fehlt, in dem Verlauf des R. jugularis hinter dem grössten Theil des M. cephalo-dorso-mandibularis und in der vollständigen Erhaltung der Partes dorsales des M. cephalo-dorso-pharyngeus und der hintern beiden Kiemenbogennerven. Es lag nahe, diese primitivern Verhältnisse, welche sich an der umgewandelten eben so wohl wie bei der Larvenform fanden, in dem Salamandridenstamme ebenfalls bei den umgewandelten Formen der Vorfahren zu suchen, mit deren Umbildung die Larvenform nicht vollständig gleichen Schritt gehalten haben mochte. Nur der Bau des Kehlkopfs und seiner Musculatur stand nicht im Einklang mit den im Salamandridenstamm als Vorläufer des jetzigen Zustandes anzunehmenden Verhältnissen, sondern zeigte eine gewisse specialisirte Einseitigkeit. Die Unterschiede des Baues zwischen Larvenform und umgewandelter Form sind bei *Amblystoma*-Siredon am geringsten, bei *Triton* grösser, bei *Salamandra* am ausgeprägtesten. Dies zeigt sich auch in der Erhaltung des Pigmentkörpers, der als Rudiment der Kiemengefässe und seiner Nerven bis in alle Einzelheiten den Zusammenhang mit der äussern Haut noch erkennen lässt, während bei den Salamandriden in den Epithelkörperchen viel spärlichere Reste des Larvenzustandes zurückgeblieben sind. Aber auch hier haben die Rr. cutanei jugulares des IX. und der beiden folgenden Kiemenbogennerven die alten Beziehungen zur Haut der frühern Kiemengegend festgehalten.

---

Unvermittelt stehen neben den 3 vorstehend besprochenen nahe verwandten, umgewandelten Formen die der Derotremen *Menopoma*, *Cryptobranchus* und *Amphiuma*.

Die ersten beiden Formen gehören verwandtschaftlich eng zusammen. Ihr Bau stimmt nicht allein in wesentlichen Punkten, sondern auch in den meisten Einzelheiten genau überein, und den ersten Untersucher muss das Vorhandensein nur zweier Kiemenbogen bei *Cryptobranchus* gegenüber viere bei *Menopoma* gewiss überrascht haben. Das Offenbleiben der 4. Kiemenspalte zwischen Ceratobranchiale 3 und 4 haben *Menopoma* und *Amphiuma* zwar gemeinsam.



In den meisten andern Punkten finden sich aber so tief gehende Verschiedenheiten, dass die verwandtschaftlichen Beziehungen dadurch als sehr lockere erscheinen. Dass es sich bei *Cryptobranchus* und *Menopoma* um Caducibranchiaten handelt, deren Larvenstadium mit dem der Salamandriden und Siredon in wesentlichen Punkten übereinstimmt, beweist der Bau der Arterienbogen und der Rudimente der Kiemenbüschelgefäße, welche bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* fast eben so vollständig sind wie bei *Amblystoma*.

Bei *Menopoma* fehlt im Bereich des ersten Arterienbogens eine Carotisdrüse. Wie bei den Larvenformen der Salamandriden und bei Siredon finden sich zwischen 1. Kiemenarterie und den beiden Carotiden 3 weit von einander getrennte Communicationen. Nur sind diese hier relativ viel kräftiger als dort. Die Hauptmasse des Blutes passirt ja bei den Larven der Salamandriden zunächst den Capillarkreislauf des 1. Kiemenbüschels. Die Communicationen zwischen Carotis externa und Kiemenarterie sind noch enge Gefäße, kaum dicker als Capillaren.

Hier bei *Menopoma* ist die Circulation die gleiche wie bei den umgewandelten Salamandriden. Das Blut strömt aus der 1. Kiemenarterie durch die mächtig ausgebildeten Communicationen in die beiden Carotiden, nur sind diese Communicationen noch nicht zu einem cavernösen Gefässknäuel vereinigt. Von der Kiemenarterie geht aber ausserdem eine Gefässchlinge aus, welche sich im Epithelkörper in Capillaren auflöst, und diese ist meist noch mit dem Epithel des Kiemenloches an seiner Vorderwand verwachsen. Die Gefässchlinge dehnt so ihre Zweige bis zur Haut des Kiemenloches aus. Da wo der Epithelkörper mit der Haut verwachsen war, fand sich zweimal ein Divertikel der äussern Haut, das als Rudiment der 2. Kiemenspalte aufzufassen ist. Die Gefässchlinge kehrt zu dem 1. Arterienbogen zurück und mündet in denselben ziemlich weit dorsal an der Umbiegungsstelle hinter der Spitze des Ceratobranchiale 1 ein, bisweilen vereint mit der dorsalsten der 3 Communicationen.

Bei *Cryptobranchus* ist eine Carotidendrüse bereits vorhanden. An Stelle der breiten Communicationen zwischen 1. Kiemenarterie und den beiden Carotiden hat sich ein Gefässknäuel gebildet, das diese Verbindungen enthält. Im Uebrigen finden wir die Rudimente des Kiemenbüschel-Kreislaufes fast in demselben Zustand. Von der Carotidendrüse geht auch bei *Cryptobranchus* eine lange Gefässchlinge aus, welche sich in dem Epithelkörper in Capillaren auflöst, aber die nahen Beziehungen zur äussern Haut sind verloren gegangen. Auch der 2. und 3. Arterienbogen weisen bei beiden, *Cryptobranchus* und

*Menopoma*, eine Gefässschlinge auf, an denen sich bisweilen noch kleine Epithelkörper feststellen liessen. Nur sind diese Gefässschlingen hier viel kleiner. Der 4. Arterienbogen und die Art. pulmonalis stimmen bei *Menopoma* in der Regel mit der der Salamandridenlarven überein, seltner mit den erst durch die Umwandlung erworbenen Verhältnissen der erwachsenen Salamandriden. *Cryptobranchus* zeigt stets den bei den umgewandelten Salamandriden vorhandenen Befund.

Im Allgemeinen stehen die Kiemengefäss-Rudimente also auf derselben Höhe, wie wir sie bei *Amblystoma* finden, nur fehlt das hier reichlich vorhandene Pigment. Bei *Amblystoma* ist die Entwicklung aus den Gefässen der Kiemenbüschel während der Metamorphose festgestellt. Die Gleichartigkeit der Rudimente lässt auf die Gleichartigkeit der Kiemenbüschel vor der Metamorphose schliessen. Wir müssen also annehmen, dass die Larven von *Cryptobranchus* und *Menopoma* im Bau der Kiemenbüschel mit denen von den Salamandriden und von Siredon im Wesentlichen übereinstimmen. Viel weniger vollständig gelang es bei *Amphiuma*, hier aus dem Bau des entwickelten Thieres auf den der Larven zu schliessen. Rudimente der Kiemenbüschelgefässe und Epithelkörper wurden hier nicht gefunden. Von besonderem Interesse ist bei *Amphiuma* aber die Lage des Truncus arteriosus zum Kehlkopf und die Beschaffenheit der Lungenarterie und des 4. Arterienbogens. Das Herz ist viel weiter nach hinten gerückt als bei irgend einem andern Urodelen. Es liegt caudal vom Schultergürtel, und die Arterienbogen müssen schräg oral und lateral eine weite Strecke zurücklegen, um zu ihren Kiemenbogen zu gelangen. Der erste Arterienbogen, die Carotis communis, ist sehr kräftig, wird aber von dem 2. Arterienbogen an Grösse noch übertroffen. Der 3. Arterienbogen ist dagegen zu einem haarfeinen Gefässe geworden, das nur mit Mühe aufzufinden ist. Ein 4. Arterienbogen fehlte bei den von mir untersuchten beiden Exemplaren ganz. Die Arteria pulmonalis entspringt am Truncus arteriosus in unmittelbarer Nachbarschaft des 3. Arterienbogens und wendet sich am Herzbeutel sofort caudalwärts.

Man könnte hierin eine Fortbildung dessen sehen, was sich bereits bei den Salamandriden während der Metamorphose vorbereitet und bei *Cryptobranchus* ebenfalls in die Erscheinung tritt. Hier entwickelt sich der 4. Arterienbogen, welcher in der Larvenperiode nur ein sehr feines Gefäss darstellt, zu einer mächtigen Arterie, während der ursprüngliche Zufluss der Arteria pulmonalis aus der dorsalen Verbindung zwischen 3. und 4. Arterienbogen ganz unscheinbar wird. Man

könnte nun annehmen, dass dieses Gefäss bei *Amphiuma* völlig dem Untergang anheimgefallen sei und dass die Art. pulmonalis dadurch freien Spielraum erhalten habe, um mit dem Herzen caudalwärts zu rücken. Hiermit aber stimmt die Lage zu den Nerven nicht überein: der N. laryngeus recurrens umschlingt bei sämtlichen untersuchten Salamandriden, bei *Amblystoma*, *Cryptobranchus* und *Menopoma*, die Art. pulmonalis. Es muss dies auch unbedingt nach den Lagebeziehungen der Kiemengefässe und Nerven aller untersuchten Larven bei einer Arteria pulmonalis der Fall sein, welche aus einer 4. Kiemenbogenarterie hervorgegangen ist. Da bei *Amphiuma* diese Beziehungen fehlen, kann die Arteria pulmonalis auch nicht aus dem 4. Arterienbogen abgeleitet werden. Nur ihr Ursprung am Truncus arteriosus liegt an der Stelle, an welcher auch bei den Vorfahren von *Amphiuma* einst die 4. Kiemenbogenarterie abgegangen ist. *Amphiuma* vermehrt also die bei den Urodelen vorhandenen Verschiedenheiten in Lage und Ursprung der Art. pulmonalis um eine, welche für die vergleichende Anatomie von besonderer Bedeutung ist.

Wir finden bei *Amphiuma* zum ersten Male Anklänge an die Verhältnisse bei den Amnioten. Auch ihre Arteria pulmonalis kann nicht aus einer 4. Kiemenarterie abgeleitet werden, da der N. laryngeus recurrens nicht sie, sondern (nur links bei den Säugethieren) den Ductus botalli umschlingt.

Die Frage, ob dieser von einem 3. (5.) oder 4. (6.) Kiemenarterien-(Visceral-)bogen abzuleiten ist, kann nicht aus den Befunden der Amphibien beantwortet werden, wie es Boas<sup>1)</sup> gethan hat, sondern muss die Ontogenie der Amnioten zum Ausgangspunkt nehmen. Nur *Amphiuma* könnte unter den Urodelen für einen Vergleich in Betracht kommen. Da hier aber der 4. Arterienbogen völlig rückgebildet und die Ontogenie nicht bekannt ist, bleibt es zweifelhaft, ob der 4. oder 3. Arterienbogen als Homologon des Ductus botalli anzusehen ist. Es kommt darauf an, ob dieser sich als 3. oder 4. Arterienbogen bei den Amnioten entwickelt. Beides wäre mit den Befunden bei den Urodelen vereinbar.

*Amphiuma* zeigt also auch in dem Verhalten der Arteria pulmonalis Besonderheiten, die eine weite Entfernung von den beiden andern Derotremen anzeigen. Letztere stimmen dagegen mit den bei den

1) J. E. V. BOAS, Ueber die Arterienbogen der Wirbelthiere, in: Morphol. Jahrb., V. 13, 1888.

Salamandriden und bei Siredon gefundenen Verhältnissen der Arterienbögen überein.

Tief einschneidende Verschiedenheiten zeigt aber das Hyoid-Kiemenbogen-Skelet.

Bei den Salamandriden liegt das Eigenartige der Veränderung des Hyoidbogens während der Metamorphose einmal in der Lösung zwischen Cerato- und Hypohyale und in der Vermehrung der Beweglichkeit des Hinterendes des Knorpels durch den Fortfall des Lig. hyomandibulare und der Verlängerung des Lig. hyo-quadratum und der Differenzirung des M. interhyoideus in einen M. inter ossa quadrata und M. subhyoideus (genio-hyoideus lateralis). Bei *Menopoma* ist die Verbindung des Hinterendes des Ceratohyale am Quadratum eine festere geworden. Das Hinterende selbst ist zu einer Rolle umgestaltet. Der Ursprung des M. interhyoideus am Ceratohyale und an dem zwischen diesem einerseits und Quadratum und Unterkiefer andererseits ausgespannten Bandapparate liegt so, dass dieser Muskel auf die Bewegungen des Hyoidbogens kaum einen erheblichen Einfluss auszuüben vermag. Der ganze Muskel hat hier die Function eines Zusammenschnürers und Hebers des Mundhöhlenbodens angenommen und ähnelt mithin in der Function dem M. inter ossa quadrata der Salamandriden. Die Bewegungen des Hyoidbogens, soweit sie nicht passive, indirecte, vom Kieferbogen oder den Kiemenbogen und der Copula übertragene sind, werden nur vom M. cephalo-dorso-mandibularis durch Druck auf die Rolle verursacht.

Während bei den Salamandriden die Lösung des Hyoidbogens von der Copula erfolgt und jederseits das Ceratohyale ein frei bewegliches, selbständiges Skeletstück wird, bleibt hier eine mittlere Verbindung zwischen beiden Seiten bestehen, deren Abstammung aus dem vordern Theil der Copula am wahrscheinlichsten ist<sup>1)</sup>. Der mittlere Zusammenhang des Hyoidbogens bleibt also gewahrt; die Trennung erfolgt im Bereich der Copula.

Bei den Salamandriden ist bereits bei der Larve das Hypobranchiale 1 die Hauptstütze aller Kiemenbogen. Dies spricht sich auch in der festen, breiten Verbindung mit dem Ceratobranchiale 1 aus, dessen Vorderende wiederum das Hypo- und Ceratobranchiale 2

1) Es wäre indess auch wohl möglich, dass die Hypohyalia sich von der Copula zuerst gelöst und secundär mit einander verbunden hätten (vgl. Anlage VI). Nur die Untersuchung der Ontogenie könnte hier Gewissheit bringen.

stützt. Das Ceratobranchiale 2 wird in seiner Lage mehr durch seine Verbindung mit dem Ceratobranchiale 1 erhalten als durch die mit dem Hypobranchiale 2. Man könnte hierin eine auf den Zustand nach der Metamorphose hindeutende Cänogenie sehen. Es ist auch zu berücksichtigen, dass dieser Befund in der weitem Rückbildung des Hypobranchiale 2 bei *Amphiuma*, *Menobranchus* und *Proteus* eine Fortsetzung findet.

Bei den erwachsenen Salamandriden liegt überall der Schwerpunkt des hintern Zungenbeinhorns in dem Hypo- und Ceratobranchiale 1. Bei *Triton* verknöchern beide, während das Hypobranchiale 2 ein zarter, runder, gebogener, federnder Knorpelstab bleibt. Bei *Menopoma* dagegen ist die Verbindung des 1. Kiemenbogenknorpels, welcher aus der Verwachsung des Hypo- und Ceratobranchiale 1 hervorgeht, mit dem in beiden Theilen verknöcherten 2. Kiemenbogen eine sehr lose geworden. Denkt man sich den 1. Kiemenbogenknorpel ganz fort, so stimmt der Rest des Kiemenbogenskelets mit dem ganzen von *Menobranchus* fast vollständig überein. Die Rolle, welche bei *Menobranchus* das Hypobranchiale 1 spielt, hat bei *Menopoma* das Hypobranchiale 2 übernommen. Das Hypobranchiale 2 befindet sich bei *Menobranchus* in demselben Stadium der Rückbildung und in der gleichen Lage am Ceratobranchiale 1, wie das Hypobranchiale 3 von *Menopoma* am Ceratobranchiale 2.

In den erwachsenen Salamandriden einerseits und in *Menopoma* andererseits scheinen mithin zwei völlig verschiedene, gleichartige Endproducte zweier Entwicklungsrichtungen vorzuliegen.

*Cryptobranchus japonicus* schliesst sich in dem Bau seines Hyoid-Kiemenbogen-Skelets eng an *Menopoma* an. Wir finden die gleichen Theile im Hyoidbogen: ein mächtiges Ceratohyale, das in seiner vordern Hälfte viel breiter ist als das von *Menopoma*, aber der Verknöcherung in der Mitte entbehrt, ein gebogenes Hypohyale und zwischen den Hypohyalia beider Seiten dieselben von dem vordern Theil der Copula abzuleitenden Knorpelstücke. Auch hier finden wir dieselbe Lösung des knorpeligen Zusammenhangs im Bereich der Copula wie bei *Menopoma*.

Der hintere Theil der Copula trägt die breite Knorpelplatte, welche der Zungenschleimhaut zur Unterlage dient. Der 1. Kiemenbogen bleibt wie dort Zeit Lebens knorpelig. Beide Theile desselben verwachsen zu einem Stück. Die beiden Theile des 2. Kiemenbogens verknöchern dagegen und bleiben getrennt. Der einzige bemerkens-

werthe Unterschied besteht in dem Fehlen des Skelets der beiden folgenden Kiemenbögen.

Noch prägnanter drückt sich die enge Zusammengehörigkeit der beiden Formen in dem Bau der Musculatur und der sie versorgenden Nerven aus.

Die Uebereinstimmung ist hier eine bis in fast alle Einzelheiten vollständige. Das Facialisgebiet umfasst dieselben Muskeln wie bei *Amblystoma*. Auch hier durchsetzt der durch die IX—VII. Anastomose verstärkte R. jugularis den M. cephalo-dorso-mandibularis und trennt eine oberflächliche vordere von einer tiefern hintern Abtheilung, die wieder bei beiden, bei *Cryptobranchus* und *Menopoma*, durch eine weite Lücke von der Abtheilung des Muskels geschieden ist, welche von der Fascia cephalo-dorsalis entspringt. Diese Lücke dient bei beiden Formen den gleichen Gebilden zum Durchtritt, dem M. levator arcus branchialis 2, einer starken Vene, welche das Gebiet der Vena jugularis externa mit dem der V. jugularis interna verbindet, und dem R. jugularis der Arteria mandibulo-jugularis, welche neben den Aesten des R. jugularis VII+IX. sich verzweigt. Der M. interhyoideus ist bei beiden Formen ebenso gestaltet wie bei *Amblystoma*. Der M. ceratohyoideus externus fehlt, wie bei allen andern umgewandelten Urodelen. Als Zeugniß dafür, dass er bei der Larvenform vorhanden war, haben sich bei den beiden Derotremen die gleichen, vom R. jugularis ausgehenden Nervenrudimente erhalten. Der Abkömmling des M. interbranchialis 1 stellt als M. cephalo-dorso-pectoralis bei beiden eine breite, die Kiemenregion deckende Muskelplatte dar, welche caudal an den M. interhyoideus anschliesst.

Trotz des Fehlens des 3. und 4. Kiemenbogens bei *Cryptobranchus* finden wir mit einer Ausnahme auch im Bereich der Kiemenbogennerven dieselben Muskeln wie bei *Menopoma*.

Ein M. lev. arc. branch. 1 fehlt bei beiden Formen<sup>1)</sup>. Die drei andern sind ganz gleich gebildet, und auch der von einem M. levator arc. branch. 4 abzuleitende M. dorso-pharyngeus 4 ist bei beiden Formen gleich. Nur setzen die Mm. lev. arc. br. 3 und 4 bei *Cryptobranchus* an dem Lig. cerato-pectorale, an Stelle der Ceratobranchialia 3 und 4 bei *Menopoma*, an. Sie werden aber, wie bei den umge-

1) Der bei dem grössern Exemplar von *Cryptobranchus* dargestellte Muskel, welcher an der Spitze des Ceratobranchiale 1 inserirte, war mit einiger Wahrscheinlichkeit als aberrirendes Bündel des Lev. arc. br. 2 anzusehen.

wandelten Salamandriden und bei *Amblystoma*, durch den 2. und 3. Arterienbogen abgegrenzt.

Im ventralen Gebiet liegt der auffallendste Unterschied in dem Fehlen der Mm. subarcuales recti bei *Cryptobranchus*. Die Mm. ceratohyoideus (internus) und subarcuales obliqui stimmen wieder bei beiden Formen nur in so fern nicht überein, als dies in dem Ausfall des Ceratobranchiale 3 und 4 begründet liegt. Der Ursprung der bei *Menopoma* von diesen Skelettheilen entspringenden Muskeln ist bei *Cryptobranchus* auf das Lig. branchio-pectorale gerückt. Dadurch sind die Mm. lev. arc. branch. 2 und 3 mit dem M. interbranchialis 4, wie bei *Salamandra*, zu einem engeren Verband, zu einem M. (cephalo-) dorso-pharyngeus, zusammengetreten.

Der Eindruck der Gleichartigkeit des Bildes, welches die Musculatur darbietet, wird dadurch ein vollständiger, dass beide Formen hinter dem M. lev. arc. branch. 4 den als M. dorso-pharyngeus 4 bezeichneten eigenartigen Muskel und die als M. dorso-pectoralis abgesprengte Portion des M. trapezius in ganz gleicher Ausbildung aufweisen.

Dem entspricht auch die Gleichartigkeit der Nervenversorgung. Als einzige Verschiedenheit ist hier das Fehlen eines ventralen Theiles des 4. Kiemenbogennerven bei *Cryptobranchus* zu nennen.

Facialis, Glossopharyngeus und Vagus bieten sonst eine bis in die Einzelheiten der Verzweigung gehende Uebereinstimmung, nur liegt der Glossopharyngeus bei *Cryptobranchus* oberflächlicher als bei *Menopoma*, wo er auf eine kleinere oder grössere Strecke seines Verlaufs in den M. ceratohyoideus eingebettet ist. Wie bereits oben erwähnt, erhält der letzt genannte Muskel bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* seine Nerven ausschliesslich aus dem Glossopharyngeus. Zwar fand sich bei *Cryptobranchus* ein äusserst feines Nervenfädchen, welches den 2. Kiemenbogennerven mit dem Glossopharyngeus ventral von der Carotisdrüse verband. Es war eher anzunehmen, dass es sensible oder vasomotorische Elemente aus dem IX. zu der Carotisdrüse führte. Aus weiter hinten gelegenen Kiemennerven gelangen keine motorischen Fasern in den M. ceratohyoideus (int.). Bei *Menopoma* fehlte ventral jede Verbindung mit den hintern Kiemenbogennerven.

Dagegen dehnt der 2. Kiemenbogennerv sein motorisches Innervationsgebiet weiter caudal in das Gebiet des 3. Kiemenbogennerven aus. Er innervirt bei *Cryptobranchus* beide Mm. subarcuales obliqui. An der Versorgung des 2. betheiligte sich der 3. Kiemenbogennerv, dessen ventraler Ast ausserordentlich reducirt erschien, nur mit einem

minimalen Aestchen. Eine äusserst feine Verbindung nach dem R. recurrens intestinalis X. liess sich darstellen. Ob sie aber motorische Elemente dieses Nerven in das Gebiet der Kiemenbogennerven führte, blieb fraglich.

Bei *Menopoma* waren diese Nerven dank der Persistenz der Mm. subarcuales recti und der relativ stärkern Ausbildung der Mm. subarcuales obliqui kräftiger entwickelt. Auch hier versorgt der 2. Kiemenbogennerv fast ausschliesslich die Mm. subarcuales obliqui; nur ein kleiner, sehr variabler Zweig des 3. Kiemenbogennerven betheiligte sich dabei. Auch die Mm. subarcuales recti wurden zum grössten Theil vom 2. Kiemenbogennerven, ausserdem von feinen Zweigen des 3. und auch des 4. Kiemenbogennerven und des N. recurrens intestinalis X. versorgt. Der 3. M. subarcualis rectus, welcher vom Ceratobranchiale 3 zum Ceratobranchiale 4 verläuft, wird zum grössten Theil von dem letzt genannten Nerven versorgt.

In dieser Art der Nervenvertheilung liegt ein Unterschied von der bei den Salamandriden. Hier wie dort finden wir im ventralen motorischen Gebiet der Kiemenbogennerven Rückbildungserscheinungen. Bei *Menopoma* sind sie am wenigsten ausgebildet und beschränken sich auf das Gebiet des 3. und 4. Kiemenbogennerven. Es ist im Gegensatz zu den Salamandriden hauptsächlich der 2. Kiemenbogennerv als Ersatz eingetreten. Der R. recurrens intestinalis X. betheiligt sich nur mit einem feinen Nerven an der Innervation des Muskelgebiets des 3. und 4. Kiemenbogennerven. Ebenso ist es bei *Cryptobranchus*, nur ist der ventrale Theil des 4. Kiemenbogennerven ganz rückgebildet.

Bei den Salamandriden dagegen finden wir den R. recurrens bis in das Gebiet des Glossopharyngeus vorgedrungen, nachdem er den 3. und 4. Kiemenbogennerven ganz verdrängt, den 2. in seiner Ausdehnung sehr beschränkt hat. Eine Vorstufe stellt *Amblystoma* dar. Wie bereits oben erwähnt, liegen die Befunde bei diesen umgewandelten Formen so, dass ein allmähliches Vordringen des 2. Kiemenbogennerven und des R. recurrens in das Glossopharyngeusgebiet bei ihnen nicht denkbar erschien. Eine vergleichend anatomische Untersuchung musste die Erklärung in Befunden bei niedern Formen suchen, bei welchen noch die Muskelgebiete der Kiemenbogennerven ventral von den Kiemenpalten in Zusammenhang stehen, wie dies bei *Menopoma* der Fall ist. Allein hier zeigen sich ganz andere Befunde als die, welche eine Ableitung jener der Salamandriden gestatteten. Es ist hier nicht nur das ventrale IX. Gebiet und das des 2. Kiemenbogennerven noch ganz frei von Elementen, welche von caudal her vorgedrungen sind, sondern



der 2. Kiemenbogennerv hat sogar seinen Bereich in den des in Rückbildung begriffenen 3. und 4. Kiemenbogennerven caudalwärts vorgeschoben. Das Vordringen des R. recurrens intestinalis X. nach oral ist noch in den allerersten Anfängen und beschränkt sich auf das Gebiet des 4. Kiemenbogennerven. Es liegen also bei den Salamandriden und Siredon einerseits, bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* andererseits zwei verschiedene Entwicklungsrichtungen von einem gemeinsamen Ausgangspunkt vor. Dieser ist in einer umgewandelten Form mit 4 Kiemenbogen hinter dem Hyoidbogen zu suchen, deren 4 Kiemenbogennerven auch in ihrem ventralen motorischen Gebiet noch annähernd stark entwickelt waren oder von denen doch nur der hinterste oder die beiden hintersten eine geringe Reduction aufwiesen. Die Form der ventralen Muskeln wird wohl eine ähnliche gewesen sein wie bei *Menopoma*. Es werden wie dort in diesem hypothetischen Ausgangsstadium in der Urodelenphylogenie Mm. subarcuales recti und obliqui und im Glossopharyngeusgebiet ein M. cerato-hyoideus (internus) vorhanden gewesen sein.

Die Vermischung der ventralen motorischen Gebiete, die Einwanderung des R. recurrens intestinalis X. von hinten her und das gemeinsame Vordringen dieser in dem Plexus subceratobranchialis verbundenen ventralen Nervengebiete in den Bereich des Glossopharyngeus ist den Salamandriden und *Amblystoma* eigentümlich und fehlt *Menopoma* und *Cryptobranchus* noch gänzlich. Aus diesen Befunden entwickelt sich die Frage, ob die Einwanderung der hintern Kiemenbogennerven in die Gebiete vorderer und in das Glossopharyngeusgebiet zu einer Zeit stattgefunden hat, wo noch eine Continuität dieser Muskeln nach der Metamorphose bestand, wie bei *Menopoma*, oder zu einer Zeit, als die höhere Differenzierung diese Continuität nach der Metamorphose bereits aufgehoben hatte.

Es fragt sich, ob die übrigen Urodelen in diesem Punkt durch den Vergleich eine Lösung bringen.

---

Ein besonderes Interesse bietet der Kehlkopf von *Menopoma* und *Cryptobranchus* sowohl in Bezug auf den Bau des Skelets wie den der Muskeln.

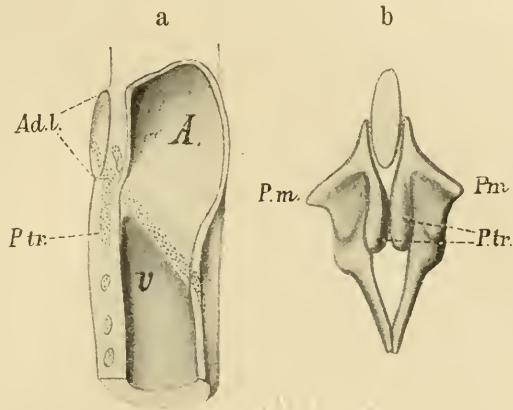
Bei beiden Formen beginnt etwas hinter der Mitte der Seite des Kehlkopfeingangs jederseits ein hyaliner Knorpelstab als feine Spitze, welche der Kehlkopfschleimhaut unmittelbar anliegt. Seine Längsaxe ist schräg von oral-dorsal nach caudal und ventral gerichtet, und die hintern Enden der beiden Knorpel, der rechten und linken Seite, be-

rühren sich ventral unmittelbar hinter der Ringmusculatur und werden hier durch straffe Bindegewebszüge mit einander verbunden. Auch das hintere Ende ist eine ziemlich dünne Spitze. Der Knorpel liegt auf dieser ganzen Strecke der Kehlkopfschleimhaut dicht an. Etwa in der Mitte verdickt er sich mächtig und trägt hier einen seitlichen Fortsatz, den Proc. muscularis, für den Ansatz der Sehne des M. dorsolaryngeus. Unmittelbar unter diesem Ansatz ist der Knorpel am dicksten und giebt an seiner dorsalen Seite einem zweiten dicken Fortsatz Ursprung, welcher neben der dorsalen Hälfte des Kehlkopflumens caudalwärts gerichtet ist und nach caudal an Umfang zunimmt. Am mächtigsten ist er da, wo die Muskelfasern des Dorsolaryngeus in die Sehne übergehen. Hier ist die Sehne auch mit diesem Fortsatz verwachsen. Diese Stelle liegt unmittelbar caudal vom Ringmuskel seitlich an der Grenze zwischen Larynx und Trachea. Von dort aus geht der Fortsatz continuirlich in das die Trachea dorsal und lateral umlagernde Polster über.

Die Structur dieses Fortsatzes ist nun keine einheitliche. Er besteht aus einer grössern Zahl einzelner hyaliner Knorpelinseln, welche von Faserknorpel umgeben sind. Dieser Faserknorpel geht wiederum continuirlich in das straffe Bindegewebe über, welches die ganze Kehlkopf-Luftröhren-Wand umkleidet und oral in das Lig. hyolaryngeum sich fortsetzt. Es finden sich, wie bereits GÖPPERT bei *Siren* und *Amphiuma* erkannt hat, hier alle Uebergänge von den zu Inseln angeordneten hyalinen Knorpelzellen in die Zellen des Faserknorpels bis zu denen des Bindegewebes in allen Abstufungen. Es dürfte wenige zu histologischen Demonstrationen gleich geeignete Objecte hierfür geben. Die hyalinen Knorpelinseln dieses Fortsatzes stehen bei *Menopoma* nicht durch hyalinen Knorpel mit dem erst beschriebenen Knorpelstab in Verbindung, welcher die Klammer bildet, dieser ist überall wohl charakterisirt und leicht von seiner Umgebung abgrenzbar. Makroskopisch kann man ihn unter dem Präparirmikroskop dem mikroskopischen Befunde in der Serie entsprechend stets leicht isoliren. Es gelingt dies bei *Cryptobranchus* ebenso gut wie bei *Menopoma*. Diesen hyalinen Knorpelstab bezeichne ich als Cartilago lateralis laryngis. In ihm sehe ich den directen Abkömmling eines Kiemenbogenknorpels, welcher demselben Kiemensegment angehört wie der M. dorsolaryngeus. Im ersten Theil dieser Arbeit wurde wahrscheinlich zu machen gesucht, dass das Kiemensegment mindestens das 6. hinter dem Hyoidbogen ist.

Die Lage, welche er bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* einnimmt, kann freilich nicht mehr als ganz ursprünglich angesehen werden. Ursprünglich wird die Klammer wohl mehr transversal dem für die Luftathmung umgestalteten ventralsten Theil des Tractus intestinalis angelegen haben. Jetzt ist sie schräg gestellt. Sie scheidet an dem Kehlkopflumen zwei Theile, einen vordern ventralen von einem hintern dorsalen, welcher in das Tracheallumen continuirlich übergeht. (Vergl. die Textfigur B.)

Fig. B. a Sagittalschnitt durch den Kehlkopf von *Cryptobranchus*. *A* Vestibulum, *V* Laryngotrachealraum, zwischen beiden die Glottis; *Ad.l* Aditus laryngis, punktiert ist die Cartilago lateralis und die Knorpelinseln im Trachealrohr. b Cartilago lateralis von *Cryptobranchus*. *Pm* Processus muscularis, *P.tr* Processus trachealis, von der Dorsalseite gesehen.



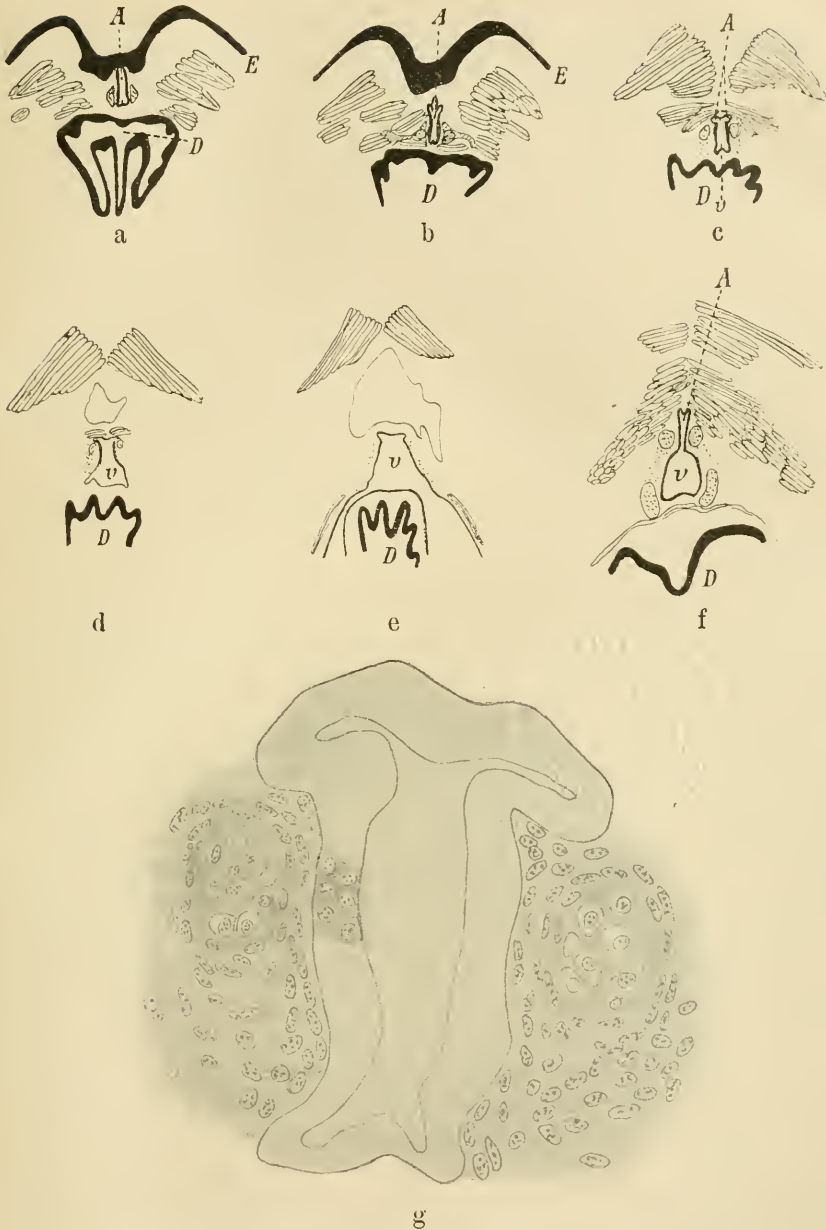
Auf dem medianen Sagittalschnitt ist das am besten zu erkennen. Zwischen beiden liegt die Glottis. Hier passen bei Schliessung des Kehlkopfes die dicht unter der Schleimhaut liegenden Innenränder der Cartilago lateralis auf einander.

Bei *Cryptobranchus* findet sich in so fern eine Abweichung von *Menopoma*, als hier der Processus trachealis durch eine hyalinknorpelige Brücke bereits mit der Cartilago lateralis verbunden ist. Eine weitere Fortsetzung dieses Entwicklungsganges finden wir bei *Siredon*, wo die Lücke zwischen diesen beiden Fortsätzen durch Knorpel ausgefüllt ist, und so wird das primäre Kehlkopfskelet, die Cartilago lateralis laryngis, zu einer glockenförmigen Gestalt umgebildet. Die Glocke besteht aus einer rechten und linken Hälfte, welche vom Scheitel her aus einander geklappt werden können, und zwar durch den Zug des *M. dorso-laryngeus*. Dieser bewirkt die Oeffnung des Gewölbes, welches den Laryngo-Tracheal-Raum an der Stimmritze gegen das Vestibulum abschliesst. Gleichzeitig öffnet sich der Kehlkopfeingang und Vestibulum durch Vermittlung der vordern Knorpelspitze, welche bis zur Mitte des Kehlkopfeingangs nach vorn reicht. Der hinter dem Muskelfortsatz den Kehlkopf umschliessende Ringmuskel ist der Anagonist,

welcher die beiden Hälften zusammenklappt. Nach caudal geht bei *Amblystoma* die Larynxumwandlung continuirlich in die theils faserknorpelige, theils hyalinknorpelige Trachealwandung über, und so denke ich mir aus dem primären Kehlkopfskelet das secundäre, ungegliederte Kehlkopf-Luftröhrenskelet bei Siredon hervorgegangen, welches die Cartilago lateralis als Baustein mit umschliesst. Der ventrale vordere Rand enthält sie. Aus dem secundären Kehlkopf-Luftröhren-Skelet schnürt sich bei den Salamandriden der vordere Theil als Proarytänoid ab. Mit dieser Ableitung steht die Ontogenie der Salamandriden und von Siredon-*Amblystoma* in Einklang. Wir finden auch hier bei ältern *Triton*-Larven und bei 4—5 cm langen Siredon denselben noch völlig isolirten Knorpelstab, welcher als feine Spitze neben dem Kehlkopfeingang beginnt, bei diesen Formen aber in fast rein transversaler Richtung dem Kehlkopf anliegt, nur wenig nach caudal schräg gestellt ist und auch hier den Vorhof von dem Laryngotrachealraum scheidet und so der Stimmritze zur Unterlage dient. Er wird ventral vom Kehlkopf durch Bindegewebe mit dem Knorpel der andern Seite zu der gleichen Klammer vereinigt wie bei *Menopoma*. Nur hat dieselbe bei *Menopoma* eine mehr schräge, bei Siredon und den Salamandriden eine fast rein transversale Lage. Auch ist die Entfernung der ventralen Knorpelenden von einander eine relativ grössere als bei *Menopoma*, namentlich bei den Salamandriden, Fig. C.

Ein gewisser Unterschied in der Entwicklung zeigt sich aber schon zwischen Siredon und *Triton* einer- und *Salamandra* andererseits. Während bei den ersten beiden der Knorpelstab, die Cartilago lateralis, auch in der Ontogenie sich verhältnissmässig lange wohl abgrenzbar erhält, verbreitert er sich bei *Salamandra* bald, und es kommt hier eigentlich in keinem Stadium der Ontogenie der ursprüngliche Knorpelstab isolirt zur Beobachtung, sondern gleichzeitig und mit der Cartilago lateralis im Zusammenhang verknorpelt der Processus trachealis. Es legt sich hier also von vorn herein auch in der Ontogenie ein Proarytänoid an, welches mehr ist als die Cartilago lateralis laryngis, welches diese in seinem ventralen und vordern Rand enthält. Diese ontogenetische Abkürzung bei *Salamandra* wird mit der frühzeitigen Entwicklung des *M. sphincter laryngis* in Zusammenhang zu bringen sein.

Aber auch bei *Triton* schliesst die Cartilago lateralis ventral vom Luftwege nicht mehr so eng zusammen, wie dies bei in unmittelbarem Anschluss an die Verhältnisse von *Menopoma* und *Cryptobranchus* bei Siredon der Fall war. Bei *Triton* sowie bei *Salamandra* bildet sich ventral eine von einer Membrana überbrückte breite Lücke zwischen



g

Fig. C a—g. a—e Frontalschnitte. Kehlkopf einer *Triton*-Larve. f Kehlkopf von *Siredon* von ca. 4 cm Länge, ebenfalls frontal. Cartilago lateralis durch Doppelpunkte bezeichnet. Sehne des *M. dorsolaryngeus* schraffirt. Zellenreiches Gewebe an der Seite des Larynx und der Trachea punktiert. A Vestibulum des Larynx, V Laryngotrachealraum, D Darmcanal. 18,7:1.

den beiden Kehlkopfknorpeln aus, die dadurch ihren ventralen Zusammenhang verlieren, während dieser bei *Siredon* noch erhalten bleibt.

Die Musculatur des Kehlkopfs von *Cryptobranchus* und *Menopoma* zeigt ein Verhalten, das sich mit dem der Salamandriden leicht in Beziehung setzen lässt. Die vorhandenen Unterschiede erklären sich auf den ersten Blick aus der Wanderung des Kehlkopfs nach vorn, deren Weg der Verlauf des M. dorso-laryngeus und der Nerven und Gefäße anzeigt. Bei *Cryptobranchus* ist dieser Process etwas weiter fortgeschritten als bei *Menopoma*. Bei dem erstern liegt der Kehlkopf ganz vorn in dem von den beiden Hypobranchialia 2 gebildeten Winkel und ist durch das kurze dicke Ligamentum hyo-laryngeum an der vordern Vereinigung der beiden vordern Enden dieses Knochens befestigt. Bei *Menopoma* liegt der Kehlkopf noch zwischen den hintern Enden der Hypobranchialia 2 (vergl. die Textfiguren F und P<sup>2</sup>). Das Lig. hyo-laryngeum ist dem entsprechend länger.

Umgekehrt ist die nach oral umgebogene Strecke des M. dorso-laryngeus und des Gefässnervenstrangs bei *Cryptobranchus* relativ länger.

Mit der Wanderung des Kehlkopfs nach vorn geht eine Verschiebung des Herzens nach hinten einher. Das Herz liegt bei den Salamandridenlarven und bei *Siredon* so, dass der Kehlkopf etwa der Mitte des Herzbeutels dorsal aufliegt und die mit der Mittellinie durch eine starke Sehnenmasse verbundene Austrittsstelle der Arterienbogen aus dem Herzbeutel am Kopf des Truncus arteriosus eine verschiedene grosse Strecke oral vom Kehlkopf sich befindet. Bei den Salamandridenlarven und bei *Siredon* setzen die vordersten Fasern des auf eine lange Strecke der Mittellinie vertheilten breiten M. interbranchialis 4 an dieser Sehnenmasse an. Während der Metamorphose ändert sich dies in so fern, als die Breite der Insertion dieses Muskels an der Mittellinie relativ — bei *Siredon-Amblystoma* auch absolut — verringert wird und dadurch der Truncus arteriosus mit dem vordern Ende des Herzbeutels unmittelbar vor den Kehlkopf nach hinten rückt.

An der Beziehung des M. interbranchialis 4 zu dem Truncus arteriosus ist auch bei *Cryptobranchus* und *Menopoma* festgehalten. Dieser Muskel (bezw. die Pars subpharyngea seu ventralis des M. dorso-pharyngeus bei *Cryptobranchus*) setzt hier an dem dicken Bindegewebspolster an, welches den Truncus arteriosus an der ventralen Mittellinie, hier nur ventral von der Trachea, anheftet. Wir werden sehen, dass bei *Siren* und *Amphiuma* auch diese Beziehung aufgegeben ist.

Dorsal von diesem Muskel ist nun der Larynx nach vorn gewandert, und dorsal davon verläuft daher auch der *M. dorso-laryngeus* mit den Kehlkopferven und Gefässen neben der Trachea oralwärts zum Kehlkopf. Bündel des Dorsolaryngeus, welche an der Seite der Trachea ansetzen, fehlen bei *Menopoma* stets; bei *Cryptobranchus* war bei dem grossen Exemplar ein solches vorhanden. Und zwar verläuft dieses caudal neben der Pars ventralis (*M. interbranchialis* 4), fand sich also in der gleichen Lage wie die aberrirenden Fasern des Muskels bei *Salamandra* (1. Theil, fig. 11).

Aber auch wenn die Verschiebung des Kehlkopfes nach vorn in der Ontogenese von *Cryptobranchus* und *Menopoma* nachgewiesen würde und damit der Ausgang von Zuständen der Phylogenie beleuchtet würde, welche denen der Salamandridenlarven ähnlich wären, so könnte damit doch der secundäre Verlust dieser Wanderung des Kehlkopfes bei den Salamandriden, wie ihn GEGENBAUR<sup>1)</sup> als möglich angedeutet hat, in Einklang gebracht werden.

Wir finden die Vorwärtswanderung in den verschiedenen Stadien, bei *Menopoma* im Beginn, weiter vorgeschritten bei *Cryptobranchus*, ausserdem aber noch bei *Siren* und *Amphiura*. Bei *Siren* hält die Verschiebung des Kehlkopfes etwa die Mitte zwischen den beiden erstgenannten Formen, bei *Amphiura* ist sie noch nicht ganz so weit vorgeschritten wie bei *Menopoma*. Die stammesgeschichtliche Verwandtschaft von *Amphiura* und *Siren* wird schwerlich eine viel engere sein als zwischen *Amphiura* und den Cryptobranchiaten. Das Vorhandensein der Verlagerung des Kehlkopfes bei diesen verwandtschaftlich ziemlich weit von einander stehenden Formen könnte für die Annahme aufgeführt werden, dass sie eine Eigenthümlichkeit des ganzen Urodelenstammes war und bei Salamandriden und Siredon secundär rückgebildet wurde, wenn die mit dieser Vorwärtswanderung einhergehenden Umgestaltungen der Musculatur und des Kehlkopflufröhrenskelets übereinstimmende, von einander abzuleitende wären. Wir werden aber sehen, dass sie bei *Cryptobranchus* und *Menopoma* andere sind als bei *Siren* und wieder andere als bei *Amphiura*. Die Verschiedenheiten lassen sich nicht von einander herleiten, wohl aber auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückführen. Fast völlige Uebereinstimmung im Bau der Kehlkopfmusculatur zeigen nur *Menopoma* und *Cryptobranchus*. Wir finden bei beiden die *Mm. laryngei dorsalis* und *ventralis* und den *M. spincter laryngis*. Uebereinstimmend mit den

1) Epiglottis, p. 52.

Salamandridenlarven ist der *Laryngeus ventralis* bedeutend stärker ausgebildet als der *Laryngeus dorsalis* und schräg nach vorn ventral vom Larynx zur Mittellinie gerichtet, während der *Laryngeus dorsalis* mehr transversal verläuft. Dass die Schrägstellung des Muskels eine viel stärkere geworden ist als bei den Salamandriden, hängt eng mit der Aenderung der Verlaufsrichtung des *M. dorsolaryngeus* durch die Wanderung des Kehlkopfes nach vorn zusammen. Während er bei den Salamandridenlarven und bei *Siredon* von der Seite her an den Kehlkopf herantritt, gelangt er bei jenen von caudal nach oral mit seiner auch hier relativ gleich langen Sehne zum Muskelfortsatz der *Cartilago lateralis*, welcher stark vorspringt und einen Winkelhebel darstellt. Der Punkt, wo die Sehne in den Muskel übergeht, liegt bei den Salamandridenlarven um fast die ganze Länge der Sehne von dem hintern Ende der *Cartilago lateralis* bzw. dem *Proarytaenoid* entfernt. Hier bei *Menopoma* hat die Sehne aber hinter dem Sphincter laryngis eine zweite Anheftung an dem Laryngotrachealrohr an einem hyalinen Knorpelvorsprunge, den ich als *Processus muscularis accessorius* oder *spurius* bezeichnen will, gewonnen. Bei *Cryptobranchus* fehlte diese zweite Anheftung, ein Beweis, dass sie eine ganz neu erworbene Einrichtung darstellt. Auch die Art des Ursprungs der *Mm. laryngei* ist eine etwas andere als bei den Salamandridenlarven und bei *Siredon*. Während bei diesen die Sehne selbst frei von Muskelbündeln der *Mm. laryngei* war, die Fasern derselben von einer *Inscriptio tendinea* ausgehen, an deren andern Seite der *M. dorsolaryngeus* endete, finden wir bei den *Cryptobranchiatis*, dass die Sehne selbst dem grössten Theile der Muskelfasern der *Mm. laryngei* Ursprung giebt und dass nur die hintersten Fasern beider mit solchen des *Dorsolaryngeus ventral* und *dorsal* eine kurze *Inscriptio tendinea* bilden. Hier am Uebergang des *M. dorsolaryngeus* in die Sehne lag bei *Menopoma* die neu erworbene zweite Befestigung an dem *Processus muscularis accessorius*. Dass die veränderte Lage des *M. dorsolaryngeus*, welche durch die Verschiebung des Kehlkopfes nach vorn bedingt ist, diese Umgestaltung verursacht hat, leuchtet ohne Weiteres ein. Die Annäherung der Stelle, an welcher die Muskelfasern in die Sehne übergehen, an das Trachealskelet unterhalb des Ringmuskels ist eine unmittelbare Folge davon. Sie wird die Ursache für die Ausbildung eines hyalinen Knorpelkernes an dieser Stelle und für die zweite Anheftung der Sehne geworden sein. Bei den Salamandridenlarven hatte der *M. dorsolaryngeus* zugleich die Function als *Constrictor* des Pharynx hinter dem *Aditus laryngis* gemeinsam mit den *Mm. laryngei*, namentlich dem *M. laryngeus*



dorsalis. Diese Function fällt mit der Aenderung der Verlaufsrichtung durch die Verschiebung des Kehlkopfes nach vorn fort, und wir sehen neue Einrichtungen entstehen, welche demselben Zwecke, den des Abschlusses des Pharynx hinter dem Kehlkopfe, dienen.

Bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* sind sie völlig gleicher Art. Der mächtig verbreiterte Levator arcus branchialis 4 (bezw. dieser und der mit ihm vereinigte Levator arcus br. 5) übernimmt hier die Bildung eines neuen Constrictors. Nur die vordern Bündel heften sich an das Ceratobranchiale 4, die hintern bilden einen breiten, in der Mitte sanduhrförmig eingeschnürten Muskel, welcher an der Seite der Trachea dorsal vom Herzbeutel ansetzt und einen Seitenzipfel zu der 3. Incriptio tendinea recti sendet, ein Ueberbleibsel der alten Beziehungen, welche früher in dem Ligamentum branchio-pectorale bestanden. Dieses finden wir bei *Siredon*, *Amphiuma* sowie bei den Perennibranchiaten und, zu einem Lig. branchio-pericardiacum umgestaltet, auch bei den Salamandridenlarven. Es ist wohl zweifellos dem ganzen Stamme der Urodelen eigen. Zwischen diesem bisweilen auch noch bei *Menopoma* typisch ausgebildeten Bande und der Pharynxwand hindurch hat sich der M. levator arcus branch. 4 nach ventral und medial vorgeschoben und hat die neue Anheftung an der Seitenwand der Trachea gewonnen. Die vordersten Bündel begleiten den M. dorsolaryngeus nach vorn und setzen dicht hinter dem Kehlkopf an der Trachea an, nachdem sie sich ventral am Dorsolaryngeus vorbeigeschoben haben. So bildete sich der M. dorsopharyngeus 4 und übernahm die durch die Wanderung des Kehlkopfes für den Dorsolaryngeus nicht mehr ausführbare Function der Zusammenschnürung des Pharynx. Neben ihm hielt der M. interbranchialis 4 die alten Beziehungen zum Truncus arteriosus fest und wurde ein Synergist des neuen Constrictors dadurch, dass auch er seine Wirksamkeit nun hinter dem Kehlkopfeingange entfaltete, während er bei den Salamandriden vor demselben liegt. Die Verkürzung des M. dorsopharyngeus 4 wird durch die Anheftung an der starren Seitenwand der Trachea wohl eine Zusammenschnürung des Pharynx verursachen, aber den Luftweg durch die Anspannung der ventralen Membran desselben offen halten.

Ganz anders sind die bei *Siren* und *Amphiuma* entstandenen Einrichtungen, welche aus demselben Bedürfnisse entspringen, wie weiter unten sich zeigen wird.

---

Die Uebereinstimmung der beiden Cryptobranchiaten *Menopoma* und *Cryptobranchus* ist in allen Theilen ihres anatomischen Baues eine

grosse. Auf dem von mir untersuchten Gebiete liegt sie in der gleichen mittlern Verbindung des Hyoidbogens und der Lösung von der Copula, in der Verknöcherung des Cerato- und Hypobranchiale 2 und der Lösung dieser beiden Skelettheile von der Verbindung mit dem zu einem Stück verschmelzenden 1. Kiemenbogenknorpel. Zwischen den beiden ersten Kiemenbogen spannt sich eine ziemlich breite, weite Excursionen gestattende Membran<sup>1)</sup> aus. Ferner zeigen beide Formen die blattförmig verbreiterte Copula. Im Bereich der Musculatur zeichneten beide die durch einen Spalt von einander geschiedenen Abtheilungen des M. cephalodorso-mandibularis und der die vordere Abtheilung durchquerende R. jugularis aus. Ferner waren beiden die Partes dorsales 2, 3 und 4 des M. cephalodorso-pharyngeus eigen, nur dass sie bei *Menopoma* an den Kiemenbogen ansetzten, während bei *Cryptobranchus* nach Verlust des 3. und 4. die Insertion der beiden hintern auf das Ligamentum branchio-pectorale übergegangen war. Am eclatantesten trat die Uebereinstimmung beider Formen in der Wanderung des Kehlkopfes nach vorn und in den damit verbundenen Veränderungen, der Bildung des neuen Pharynxconstrictors aus der Pars dorsalis 4, bzw. aus dem M. levator arc. branch. 4 hervor. Auch die Bildung der Nerven zeigte bis ins Einzelste gehende Uebereinstimmung.

---

Es ist das Verdienst R. WIEDERSHEIM'S, darauf aufmerksam gemacht zu haben, dass die beiden asiatischen Formen *Ranodon* und *Ellipsoglossa* im Bau ihres Schädels und Hyoidskelets weitgehende Uebereinstimmung mit den Cryptobranchiaten zeigen, und er weist diesen beiden Formen in seinem Stammbaum der Urodelen (p. 541, in: Morphol. Jahrb., V. 3) eine Zwischenstellung zwischen jenen einerseits und den Salamandriden und *Amblystoma* andererseits an. Auf den von mir untersuchten Gebieten liegt die Uebereinstimmung in dem Bestehen einer mittlern Verbindung des Hyoidbogens und einer Lösung desselben von der Copula, in dem Erhaltenbleiben beider Theile des 2. Kiemenbogens und in ihrer Verknöcherung, endlich in der auch hier vorhandenen blattförmigen Verbreiterung des vordern Theiles der Copula. Auch die Form des Hyoidbogens lässt einen directen Vergleich mit der der Cryptobranchiaten zu. Daneben können

---

1) Das Vorkommen einer directen Verbindung zwischen Hypobranchiale 2 und dem 1. Kiemenbogenknorpel auf der linken Seite eines grossen Exemplares von *Cryptobranchus* (Fig. P<sup>2</sup>) weist auf das vermuthlich regelmässige Vorhandensein bei den Larven hin.

aber auch Uebereinstimmungen mit den Salamandriden nicht unbenutzt bleiben. Solche liegen in der Art der Befestigung des Hypobranchiale 2 an der Copula und der Form des diese Befestigung tragenden Fortsatzes der Copula, ferner in der Form des 1. Kiemenbogenknorpels, endlich auch in der losen Verbindung des Hinterendes des Hyoidbogens mit dem Quadratum durch ein langes Band.

Die Untersuchung der Musculatur bereitete durch die Aufdeckung der weitgehenden Uebereinstimmung mit den Salamandriden eine gewisse Ueberraschung. Wir finden an Stelle des Cephalo-dorso-pectoralis der Cryptobranchiaten einen *M. quadrato-pectoralis*, welcher mit dem der Salamandriden auch in seiner Lage zu Nerven und Gefässen völlig übereinstimmt. Wir finden im ventralen Bereich des VII. auch die für die Salamandriden ganz charakteristische Differenzirung des *M. interhyoideus* in einen *M. inter ossa quadrata* und einen *M. subhyoideus*, dessen Uebereinstimmung mit dem der Tritonen eine vollständige ist. Seine Lage zu dem *M. ceratohyodeus* (*internus*) verstärkt diesen Eindruck. Hierzu kommt die Lage des Kehlkopfs und seiner Muskeln zum *Truncus arteriosus*, die Ausbildung des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* und *dorso-laryngeus*, welche im Wesentlichen die gleiche ist wie bei *Salamandra* und *Triton*, und die der Zungenmusculatur, welche ebenfalls im Allgemeinen die bei den Salamandriden bekannte Anordnung aufweist. Dem gegenüber sind die mit den Cryptobranchiaten übereinstimmenden Befunde weniger auffallend. Ganz gleichartig mit dem der Cryptobranchiaten ist die Bildung des *M. cephalo-dorso-mandibularis*. Seine Theile und ihre Lage zu Nerven und Gefässen sind ganz denen der Cryptobranchiaten gleich gebildet.

Auch in der Form des *M. cephalo-dorso-pharyngeus*, in dem Vorhandensein der 3 *Partes dorsales* 2, 3 und 4, kann ebenso gut eine Beziehung zu den Cryptobranchiaten wie zu den Salamandriden gesehen werden, um so mehr, als wir hier die Verbindung mit einem Muskel wiederfinden, der sonst nur bei den Cryptobranchiaten im umgewandelten Zustand vorkommt, nämlich zu dem hintern *M. subarcualis obliquus*, welcher gegenüber den *Partes dorsales* 2 und 3 an der *Inscriptio pharyngea lateralis* entspringt. Der vordere *M. subarcualis obliquus* geht wie bei den Cryptobranchiaten von dem *Ceratobranchiale* 2 aus.

Auch der Kehlkopf zeigt bei näherer Betrachtung in der (ganz dem Befunde bei *Menopoma* entsprechenden) isolirten Bildung der *Cartilago lateralis* und im Trachealskelet Befunde, welche sich eng an die der Cryptobranchiaten anschliessen, obgleich der Kehlkopf nicht

nach vorn gewandert ist, welche aber mit den Salamandriden in keine directe Verbindung zu bringen sind. In der fast vollständigen Rückbildung der Mm. laryngei liegt wieder eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den Salamandriden. Wir finden also wie in einem Bastard Bildungen scheinbar weit von einander entfernter Formen vereinigt, und es fragt sich, wie dieses Bild zu verstehen ist.

Die Erklärung kann in verschiedener Weise gesucht werden, je nachdem man auf die Uebereinstimmung mit den einen oder andern Formen mehr Werth legt.

Rechnet man *Ellipsoglossa* zu den Salamandriden und sieht in den mit jenen übereinstimmenden Verhältnissen ihres Baues den Ausdruck enger Stammesverwandtschaft, so wird man für die mit den Cryptobranchiaten übereinstimmenden Bildungen entweder eine Ableitung von denen der Salamandriden suchen oder die der Salamandriden von den bei *Ellipsoglossa* gefundenen herleiten müssen. *Ellipsoglossa* könnte entweder eine über die der Salamandriden hinausgehende, von ihr abzuleitende Differenzirung der Metamorphose erfahren haben oder einer umgewandelten Stammform der Salamandriden nahe stehen. Für den Hyoidbogen könnte man annehmen, dass sich die bei *Ellipsoglossa* bestehende mittlere Verbindung entwickelt hat, nachdem vorher eine Lösung von der Copula in der Art bestand, wie sie jetzt bei den Salamandriden zu finden ist. Diese Lösung müsste zunächst mit dem Fehlen einer mittlern Verbindung einhergegangen sein. Das Fehlen dieser mittlern Verbindung in Folge der Trennung zwischen Hypo- und Ceratobranchiale (*Salamandra maculosa*, *Triton taeniatus*) war ja das Charakteristische dieser Formen, welches sich unmittelbar aus der bei *Amblystoma* noch bestehen bleibenden, aber gelockerten Verbindung mit dem Vorderende der Copula herleiten liess. Die Formen der Copula und der Radien an ihr bei den umgewandelten Salamandriden standen hiermit in Uebereinstimmung.

Bei *Ellipsoglossa* vermisst man jede Anlehnung sowohl in der Form des vordern Theils des Hyoidbogens wie in der der Copula. Man müsste an die vollständige Neubildung der mittlern Verbindung zwischen den Hypohyalia und an einen Schwund des vordern Endes der Copula, das bei den Salamandriden durch die Entwicklung der Radien als Stütze der Zunge eine ganz charakteristische Form erhält, glauben, um eine Ableitung zu ermöglichen. Dem gegenüber weist der bis in Einzelheiten durchzuführende Vergleich mit den Cryptobranchiaten darauf hin, dass in der mittlern Verbindung bei diesen der fehlende vordere Theil der Copula zu suchen ist. Bei ihnen besteht ja auch noch der

mittlere Zusammenhang mit dem hintern Theil der Copula durch starke Bänder. Auch die beginnende Lösung des Hyoidbogens aus dem Verband mit dem hintern Theil der Copula unter Wahrung des mittlern Zusammenhangs bei *Amphiuma* bietet eine Analogie für die gleichen Verhältnisse bei den Cryptobranchiaten und charakterisirt sie gegenüber denen von *Ellipsoglossa* als die einfachern, welche denen ähnlich gewesen sein müssen, aus welchen sich die von *Ellipsoglossa* hervorbildeten. Diese Formen wären aber wohl auf eine gemeinsame Grundform mit den Salamandriden zurückzuführen, nicht aber von diesen ableitbar. Die Bildung des langen zarten Knorpelfadens aus der massiven Kette bei den Cryptobranchiaten zwischen beiden Ceratohyalia ist nicht ohne Parallele. Ich brauche nur an das zu einem langen Knorpelfaden ausgezogene hintere Ende des Ceratobranchiale 1 bei *Spelerpes* zu erinnern. Die Möglichkeit der zweiten Ableitung, dass in der Phylogenie der Salamandriden eine *Ellipsoglossa*-ähnliche Form zu suchen ist, wird durch das Vorhandensein der *Amblystoma*-Form, welche als unmittelbare Vorstufe der Salamandriden nicht zu verkennen ist, abgeschnitten. Die Ableitung von *Ellipsoglossa* aus Cryptobranchiaten ähnlichen Vorfahren ist nur unter der Voraussetzung möglich, dass die Differenzirung des M. interhyoideus in einen M. interossa quadrata und M. subhyoideus polyphyletisch, bei den Salamandriden und bei *Ellipsoglossa* unabhängig von einander, entstanden ist, dass die Aehnlichkeit beider eine Convergenzerscheinung ist, die durch die Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen bei beiden Formen zu der mächtigen Ausbildung der Zunge und ihres Bewegungsapparats führte. Die Lösung des Hyoids von seiner hintern festen Verbindung am Quadratum, die Differenzirung des M. interhyoideus zu den beiden Mm. inter quadrata und subhyoideus und die Ausbildung des M. genio-glossus gehen hier Hand in Hand und gehören zu demselben Erscheinungscomplex.

Bei den Salamandriden ist sie eng mit der Lösung des Hyoidbogens aus seiner Verbindung mit der Copula verknüpft. Wir hatten aber hier bereits eine gewisse Divergenz darin gefunden, dass nach dieser Lösung bei *Salamandra* das Hypohyale als vorderes Radienpaar erhalten blieb, während es bei *Triton* während der Metamorphose zu Grunde geht, und darin, dass bei *Salamandra* das hintere Radienpaar nicht zu einem Knorpelbügel umgeformt wird. Dies spricht dafür, dass auch hier innerhalb der Salamandriden noch eine gewisse Divergenz mit dem Beginn der Differenzirung der beiden Muskeln aus dem Interhyoideus einsetzte. Auch bei den Salamandriden charakterisirt

sich diese Differenzirung so als eine Erwerbung jüngsten Datums, und der Vergleich mit der nahe verwandten Form *Amblystoma*, welcher jene Differenzirung noch ganz fehlt, bekräftigt diese Annahme.

Diese Ueberlegung rückt die Bildung der Hyoidmusculatur bei den Salamandriden in ein anderes Licht und erleichtert die Vorstellung, dass auch bei *Ellipsoglossa* auf ähnlicher Grundlage ähnliche Formen entstanden sind. Die Aehnlichkeit der Grundlage liegt in der festen Verbindung des Hinterendes des Ceratohyale mit dem Quadratum und der damit in engem Zusammenhang stehenden Einheitlichkeit des M. interhyoideus bei *Amblystoma* für die Salamandriden und bei den Cryptobranchiaten für *Ellipsoglossa*. Bei *Amblystoma* sowohl wie bei den Cryptobranchiaten machen sich auch schon die ersten Spuren einer Theilung des M. interhyoideus durch die Ueberwanderung der hintern Bündel dieses Muskels auf das Lig. hyoquadratum und das Quadratum selbst bemerkbar. Verschieden aber sind beide in der Gestaltung des Vorderendes des Hyoidbogens und seiner mittlern Verbindung.

Bei *Amblystoma* gewinnt der Hyoidbogen während der Metamorphose seine freiere Beweglichkeit durch Verlängerung des Hypohyale und Lockerung seiner Verbindungen mit Copula und Ceratohyale. Bei den Cryptobranchiaten spricht Vieles dafür, dass diese Lösung im Bereich der Copula wahrscheinlich auch während der Metamorphose erfolgte. Die Ceratohyalia beider Seiten bleiben durch eine Kette von 4—5 Knorpeln in der Mitte im Zusammenhang. Dem entsprechend ist auch bei *Ellipsoglossa* diese mittlere Verbindung vorhanden, aber in Anpassung an die veränderte Function des M. inter quadrata und M. subhyoideus ist sie zu einem langen dünnen Knorpelfaden umgestaltet, welcher die gleiche Beweglichkeit gestattet wie bei den Salamandriden. Es ist also die morphologisch bedeutsame Verbindung zwischen den beiden Ceratohyalia beibehalten, aber functionell an ganz andere Bedingungen angepasst und verändert. Die Convergenz erhellt aus dieser Erscheinung am deutlichsten.

Zu dem gleichen Ergebniss führt die Betrachtung des 1. und 2. Kiemenbogens und seiner Musculatur von diesen Gesichtspunkten aus.

Die Verbreiterung des aus dem Hypobranchiale 1 hervorgegangenen Theils des 1. Kiemenbogenknorpels ist mit der bei den Salamandriden vergleichbar, ebenso die Form des hintern dorsalen Fortsatzes der Copula und ihrer Verbindung mit dem Hypobranchiale 2, die so geformt ist, wie sie im ganzen Urodelenstamme einst vorhanden gewesen sein muss, aber vielfach verändert worden ist, z. B. bei den Cryptobranchiaten

und Perennibranchiaten. Der wesentlichere Unterschied von den Salamandriden liegt aber in dem Vorhandensein eines Cerato- und Hypobranchiale 2 bei *Ellipsoglossa* und *Ranodon*, und zwar in verknöchertem Zustand, während bei den Salamandriden nur das Hypobranchiale 2 übrig bleibt, und dieses ist fast ausnahmslos knorpelig, während die beiden Theile des 1. Kiemenbogens bei mehreren Formen verknöchern. Nur bei *Triton viridescens* ist nach den Angaben von WIEDERSHEIM<sup>1)</sup> neben dem Cerato- und Hypobranchiale 1 auch das Hypobranchiale 2 verknöchert, ein Befund, dem aber nach dem Vergleich mit allen andern Salamandriden keine tiefere morphologische Bedeutung zugesprochen werden kann, sondern der unmittelbar von dem knorpeligen Zustand bei allen andern Salamandriden abzuleiten ist. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei *Ranodon* und *Ellipsoglossa*. Hier ist das Hypobranchiale 2 von der unmittelbaren Verbindung mit dem 1. Kiemenbogen ganz ausgeschlossen. Das ebenfalls mit einer knöchernen Diaphyse ausgestattete Ceratobranchiale 2 liegt der Innenseite des 1. Kiemenbogenknorpels an, ist aber hier mit ihm durch ziemlich weite Excursionen gestattende straffe Faserzüge verbunden. Die Verbindung des Hypobranchiale 2 mit dem 1. Kiemenbogen bei den Salamandriden leitet sich unmittelbar von der der Larvenform her, die, nach dem Vergleich mit allen andern Urodelen und auch mit der ausnahmsweise bei *Cryptobranchus* gefundenen Verbindung (vergl. Fig. F) zu schliessen, allen Urodelen zukommt. Wenn sie bei *Ellipsoglossa* im umgewandelten Zustand bei gleichzeitiger Erhaltung des Ceratobranchiale 2 fehlt, so müssen wir annehmen, dass sie in der Ontogenie ebenso wie bei den Cryptobranchiaten entweder während der Metamorphose oder schon früher in der Larven- oder embryonalen Periode verloren gegangen ist und dass dies bei beiden Formen die gleiche Entstehungsursache hat. Der *M. ceratohyoideus internus* umschliesst so mit seinem Ursprung die Ceratobranchialia 1 und 2, und obgleich seine Form mit der der Salamandriden übereinstimmt, müssen wir seiner Entwicklung einen so wesentlich andern Weg zuschreiben, dass auch hier nur die Annahme einer Convergenzerscheinung zum Verständniss führen kann. Die Aehnlichkeit zeigt sich auch in der Innervation. Hier wie dort empfängt der Muskel ausser vom Glosso-pharyngeus auch Aeste aus hintern Kiemenbogenerven. Bei den Salamandriden war dabei der 2. und 3. Kiemenbogenerv und ausserdem der *R. intestinalis* X. theilhaftig. Bei *Ellipsoglossa* stellte die einmalige

---

1) In: Morphol. Jahrb., V. 3, 1877, tab. 24, fig. 89.

Präparation an einem nicht ideal erhaltenen Exemplar die Beteiligung des 2. Kiemenbogennerven sicher. Auszuschliessen war aber auch hier eine Verbindung mit dem 3. und dem R. intestinalis X. nicht, wenn sie auch nach Auffindung der sonstigen Uebereinstimmung der Innervation der Mm. subarcuales obliqui mit der bei *Cryptobranchus* nicht sehr wahrscheinlich war. Es steht damit jedenfalls fest, dass auch in der Innervation hier Verhältnisse sich herausgebildet haben, die wenigstens in Bezug auf die Beteiligung des 2. Kiemenbogennerven mit denen der Salamandriden übereinstimmen. Und auch hier wird die gleiche Ueberlegung wie dort es unmöglich erscheinen lassen, dass diese Beteiligung des 2. Kiemenbogennerven an der Innervation des Ceratohyoideus (internus) durch allmähliche Ueberwanderung bei den umgewandelten erwachsenen Formen stattgefunden hat. Der 2. Kiemenbogennerv versorgt bei *Ellipsoglossa* ausserdem das Gros der Mm. subarcuales obliqui, auf die sein ventrales motorisches Gebiet bei *Cryptobranchus* beschränkt ist. Eine Ueberwanderung von Muskelementen von dem einen in das andere Nervengebiet während des Lebens nach der Metamorphose wäre nun wohl bei *Menopoma* erklärlich, wo die Mm. subarcuales recti in der gleichen Richtung wirken wie der M. ceratohyoideus, nicht aber bei Formen, die nur Mm. subarcuales obliqui besitzen, deren functionelle und morphologische Abgrenzung gegen den M. ceratohyoideus überall eine scharfe ist.

Auch hier zeigt der Wegweiser zu einem Verständniss auf die Ontogenie hin. Dass aber das Vorhandensein und die Innervation dieser bei *Ellipsoglossa* bereits rudimentären Mm. subarcuales obliqui als ein weiterer Ausdruck für ihre enge stammesgeschichtliche Verwandtschaft mit den Cryptobranchiaten aufzufassen ist, wird um so deutlicher, wenn man den Ursprung und die Insertion dieser Muskeln und ihre Beziehungen zu dem M. cephalo-dorso-pharyngeus näher ins Auge fasst.

Bei *Ellipsoglossa* geht von dem hintern Ende des Ceratohyale ein ziemlich langes Band nach hinten und heftet sich an das vordere Ende der Inscriptio tendinea pharyngea lateralis, da wo die Pars dorsalis 2 des M. cephalo-dorso-pharyngeus an sie ansetzt. Diese Pars dorsalis 2 ist nun, wie der Vergleich aus der Lage zum 1. und 2. Arterienbogen und aus der Innervation und der Entwicklungsgeschichte durch die unmittelbare Beobachtung der Metamorphose bei Siredon-*Amblystoma* und *Triton* lehren, der Abkömmling des Levator arcus branchialis 2.

Bei allen andern Formen, bei welchen dieser Muskel seinen Ansatz an der Inscriptio pharyngea lateralis nimmt, fehlt das Cerato-



branchiale 2. Hier aber ist es erhalten geblieben, und dies führt zu der Annahme, dass dieser Muskel erst secundär seine Verbindung mit dem Skelettheil gelöst hat.

Das oben erwähnte Band ist bei *Cryptobranchus* ebenfalls als Ligamentum ceratohyoideum vorhanden. Es geht vom hintern Ende der Rolle des Ceratohyale zum dorsalen Ende des Ceratobranchiale 1 und setzt sich von dort als dorsale Verstärkung des Zwischenbands zwischen 1. und 2. Kiemenbogen auf die Spitze des letztern und von dort in das Ligamentum branchiopectorale fort, welches das Homologon der Inscriptio pharyngea lateralis ist. In der Flucht dieses Bandes liegen die Spitzen der Ceratobranchialia 1 und 2 dicht neben einander, und an der dorsalen Spitze des Ceratobranchiale 2 entspringt bei *Cryptobranchus* der vordere M. subarcualis obliquus. Der Vergleich mit *Menopoma* zeigt, dass er zu diesem weit nach dorsal verschobenen Ursprung bei *Cryptobranchus* erst kürzlich gelangt ist. Unmittelbar dahinter am Ligamentum branchiopectorale entspringt der hintere M. subarcualis obliquus von *Cryptobranchus*. Bei *Ellipsoglossa* sind die dorsalen Spitzen der Ceratobranchialia 1 und 2 aus dem Verbinde des Lig. ceratohyoideum gelöst und damit die beiden Ursprungsstellen der Mm. subarcuales obliqui weit aus einander gerückt. Der Ursprung des vordern am Ceratobranchiale 2 wird durch eine lange Sehne vermittelt. Der hintere geht von der Inscriptio pharyngea lateralis gegenüber den Partes dorsales 2 und 3 aus und hat also ebenfalls die schon bei *Cryptobranchus* vorhandenen Beziehungen festgehalten. Etwas anders ist nur der Ansatz. Er erfolgt an der Fascie unter dem M. geniohyoideus (von ventral gesehen). Hierin liegt eine Abweichung von *Cryptobranchus* und eine Anlehnung an Verhältnisse, wie wir sie bei allen untersuchten Larvenformen gefunden haben und die wohl auch in der Stammesgeschichte der Cryptobranchiaten einst vorhanden waren.

Auch der M. cephalo-dorso-pharyngeus zeigt, wie schon aus den vorstehenden Erörterungen hervorging, weitgehende Uebereinstimmung mit den Cryptobranchiaten sowohl in der Art des Ursprungs der 3 Partes dorsales wie in ihrer Verbindung mit der Inscriptio tendinea und durch diese mit der Pars subpharyngea und dem hintern M. subarcuales obliqui. Dem gegenüber stösst der Vergleich mit den Salamandriden und *Amblystoma* auf Unterschiede, sobald er in Einzelheiten eingeht. Bei der Gegenüberstellung mit *Amblystoma* fällt die bei *Ellipsoglossa* fehlende Pars dorsalis 1 auf, die eine relative Verschiebung der Ursprünge der andern nach hinten mit sich brachte.

*Triton* weicht in der Concentration der Ursprünge aller 3 Pars dorsales (von denen übrigens die Pars 2 meist fehlt) am Schädel wesentlich ab, und *Salamandra*, bei der nach der Metamorphose die Pars 2 stets fehlt, zeigt durch die Verschiebung der ganzen Pars 3 und des vordern Theils der Pars 4 auf den Schädel ebenfalls Unterschiede, die bei dem Vergleich mit den Cryptobranchiaten ganz fort-fallen.

Wesentlich verschieden aber ist die Pars dorsalis 4 bei den Cryptobranchiaten einerseits, bei *Ellipsoglossa* andererseits gebildet. Bei den Cryptobranchiaten setzte nur das vorderste schwache Bündel am Ceratobranchiale 4, bezw. an der Inscriptio pharyngea lateralis (Lig. branchiopectorale) an. Der grösste Theil des Muskels war zu einem neuen Pharynxconstrictor umgebildet. Diese Umgestaltung war mit der Vorwärtswanderung des Kehlkopfs in engen Zusammenhang gebracht worden. Hier, bei *Ellipsoglossa*, liegt der Kehlkopf an der Stelle, welche auch für die Cryptobranchiaten als Ausgangspunkt der Wanderung angenommen werden musste, und dem entsprechend fehlt auch diese nur für die Cryptobranchiaten spezifische Umformung der Pars dorsalis 4. Sie ist bei *Ellipsoglossa* die mächtigste von den drei vorhandenen, setzt aber ganz an der Inscriptio pharyngea lateralis an.

Dem entsprechend erfüllt der Bau des Kehlkopfs die Erwartung, noch ursprünglichere, aber doch an die der Cryptobranchiaten eng anschliessende Verhältnisse zu finden. Die Cartilago lateralis ist noch völlig isolirt. Ihr fehlt ein Processus trachealis. Ihre ventrale Verbindung zu einer Klammer ist wie bei jenen erhalten. Während bei den Cryptobranchiaten die Verlängerung der Trachea zu einer dorsalen Verschmelzung ihrer Seitenpolster geführt hat und sie dadurch zu einem nur ventral von einer Membran geschlossenen Röhre geworden ist, bleiben die Seitenpolster bei *Ellipsoglossa* auch in der dorsalen Mittellinie getrennt und zeigen die auch bei *Amphiuma* und *Siren* für den grössten Theil der Querschnitte typische Halbmondform zu beiden Seiten der Trachea. Hierin liegt ein weiter Abstand von den Salamandriden, die davon nichts mehr erkennen lassen. Die Kehlkopfmusculatur auf der andern Seite bietet durch das Fehlen der Mm. laryngei, durch das fast isolirte Vorhandensein des Constrictors und die lange Sehne des M. dorso-laryngeus dem äussern Ansehen nach zunächst viel Aehnlichkeit mit der der Salamandriden, aber der Umstand, dass sowohl die oralen wie die caudalen Bündel des Constrictors bei *Ellipsoglossa* hier andern Ursprung oder Ansatz zeigen, verwischt diesen Eindruck erheblich.

Es fragt sich, wie das Fehlen oder doch ganz rudimentäre Vorhandensein eines *M. laryngeus ventralis* zu der überaus kräftigen Ausbildung beider Muskeln bei den Cryptobranchiaten in Beziehung zu setzen ist? Ist die phylogenetische Entwicklung des Cryptobranchiaten-Kehlkopfs von einem Zustand ausgegangen, wie wir ihn jetzt noch bei *Ellipsoglossa* finden, und ist die Ausbildung der *Mm. laryngei*, anknüpfend an eine embryonale Anlage, eine Folge der Verschiebung des Kehlkopfs? oder liegt der gemeinsame Ausgangspunkt in einer Form, deren Kehlkopf noch nicht nach vorn gewandert war, aber beide Muskeln neben dem Constrictor in guter Ausbildung besass? Ich nehme das letztere an. Auch unter den Salamandriden haben wir beide Formen bei nahe verwandten Thieren neben einander. *Salamandra* giebt den Besitz der *Mm. laryngei* nach der Metamorphose auf. *Triton taeniatus* bewahrt ihn sich. Es würde nicht überraschen, wenn *Ranodon* mehr von ihnen zeigte als *Ellipsoglossa*.

Auch die starken, nicht an der Mittellinie entspringenden vordern und hintern Bündel des Constrictors deuten darauf hin, dass die Laryngei in der Stammesgeschichte von *Ellipsoglossa* in nicht ferner Zeit vorhanden waren.

Wenn auch die veränderte Lage des Kehlkopfs bei den Cryptobranchiaten viel zu der Eigenartigkeit ihrer Ausbildung beigetragen haben und für die veränderte Ursprungsweise an der Sehne des *M. dorsolaryngeus* maassgebend gewesen sein mag, so ist doch wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass die *Mm. laryngei* in der Phylogenie niemals so rudimentär waren wie bei *Ellipsoglossa*. Wir haben also auch hier in der äussern Aehnlichkeit mit *Salamandra* eine Convergenzerscheinung zu sehen, neben der sich sehr primitive Merkmale im Bau des Skelets erhalten haben.

Was endlich die hypobranchiale spinale Musculatur betrifft, so sei auch hier kurz auf die enge Anlehnung an die der Cryptobranchiaten hingewiesen, der bedeutende Abweichungen in der Zahl der Inscriptionen und in dem Ursprung des *M. omohyoideus* gegenüberstehen. Viel Uebereinstimmendes hat dagegen *Siredon-Amblystoma*, das ja der gemeinsamen Stammform der Urodelen viel näher steht als die Salamandriden.

---

Ein ganz anderes und in vieler Beziehung sehr interessantes Bild bietet die Präparation von *Amphiuma*, dessen weiter Abstand von den Cryptobranchiaten trotz der gleichen äusserlichen Merkmale das Vorhandensein von 4 Kiemenbogen und des Kiemenloches zwischen 3. und

4. Kiemenbogen sofort einleuchtet, wenn man die tiefgreifenden Unterschiede in der sonstigen Organisation ins Auge fasst. Schon das Skelet zeigt dies auf den ersten Blick. Zwar ist auch hier eine Lockerung des Hyoidbogens von dem Kiemenbogenskelet eingetreten, während der mittlere Zusammenhang des Hyoidbogens erhalten blieb. Ihr Sitz ist aber ein anderer als bei den Cryptobranchiaten. Dort war (meiner Annahme gemäss) ein ganzes Stück der Copula zwischen den beiden Hypohyalia erhalten geblieben, und die ganze Strecke diesem Stück von dort bis zur Ansatzstelle der Hypobranchialia 1 war in ein Band umgewandelt. Hier bei *Amphiura* dagegen finden wir zwischen den beiden Hypohyalia eine grössere Zahl von kleinen Knorpelstücken, welche wohl von der vordersten Spitze der Copula abzuleiten sein werden, und diese sind durch ein nur kurzes breites Band mit dem Hauptstück der Copula, einer langen knöchernen Diaphyse mit knorpeligen Epiphysen, verbunden. An dem hintern Ende derselben befestigt sich der 1. Kiemenbogen, welcher aus einem verknöcherten Stück besteht und auch die Ceratobranchialia 2, 3 und 4 trägt. Ein Hypobranchiale 2, welches bei den Cryptobranchiaten der Hauptträger des ganzen Kiemenapparats ist, fehlt *Amphiura*. Wenn man noch die ganz andere Form des Hyoidbogens und das Fehlen der blattförmigen Fortsätze der Copula, die für die Cryptobranchiaten, *Ellipsoglossa* und *Ranodon* so charakteristisch waren, ins Auge fasst, wird man zugeben müssen, dass das Hyoid-Kiemenbogenskelet von *Amphiura* eher Anklänge an das der Perennibranchiaten *Proteus* und *Menobranchus*, bei denen das Hypobranchiale 2 rudimentär ist und die Stütze des Kiemenapparats ebenfalls ausschliesslich vom Hypobranchiale 1 gebildet wird, als an das der Cryptobranchiaten zeigt.

Aber dass diese Anklänge nicht der Ausdruck einer nähern Stammverwandschaft sind, wird klar, wenn man die sonstigen bedeutenden Verschiedenheiten der Organisation und namentlich den Bau von *Siren* in Betracht zieht, welche im Allgemeinen der primitivste Vertreter unter den Perennibranchiaten ist und ihrer Stammform am nächsten steht, aber mit *Amphiura* nichts gemein hat als die von der gemeinsamen Stammform aller Urodelen abzuleitenden Formen. Diese lassen sich auch bei *Amphiura* erkennen, nicht allein im Hyoidkiemenbogenskelet, sondern auch in dem des Kehlkopfs, das dieselben primitiven Verhältnisse zeigt wie das der Cryptobranchiaten und von *Ellipsoglossa*. Wir finden auch hier eine einfache hyalinknorpelige Klammer, welche an der Seite des Kehlkopfringauges jederseits spitz

beginnt, sich dann zu einer Platte verbreitert, deren innerer Kante die Kehlkopfschleimhaut im Verlauf der Stimmritze fest aufsitzt. Ventral vom Luftweg schliesst sich die schräge Klammer unter allmählicher Verjüngung ihrer beiden Schenkel, deren Enden durch straffes Bindegewebe verlöthet sind. GÖPPERF fand bei dem von ihm untersuchten Exemplar eine knorpelige Verschmelzung.

Ein hyalinknorpeliger Processus trachealis fehlt. Caudal und dorsal setzen sich an die Knorpelklammer unmittelbar die seitlichen Faserpolster der Trachea an, welche den typischen halbmondförmigen Querschnitt zeigen. Diese enthalten weiter caudalwärts wie bei *Ellipsoglossa* und den Cryptobranchiaten Knorpelkerne, vereinzelt Zellen und Nester hyaliner Knorpelsubstanz, welche auch hier hauptsächlich in der Mitte der Seite des Polsters und in der dorsalen Kante liegen. Eine knorpelige Verschmelzung der dorsalen Kanten beider Seiten auf kleinere oder grössere Strecken, wie sie bei *Siren* und den Cryptobranchiaten gefunden wird, scheint aber (nach den Angaben E. GÖPPERF's zu schliessen) bei *Amphiuma* nicht vorzukommen. Weiter caudal nimmt die Masse des hyalinen Knorpels auf dem Querschnitt im Bereich des Ansatzes des M. dorso-trachealis zu, und für eine Strecke ist fast das ganze Polster hyalinknorpelig. Nur die ventrale Kante bewahrt sich den faserigen Charakter. Aehnliches findet sich bei *Siren*, während bei *Ellipsoglossa* und den Cryptobranchiaten der hyaline Knorpel in diesen Polstern stets geringere Ausdehnung hat. Es kommt hier über die Bildung einzelner Knorpelinseln nicht hinaus.

Constant bei allen diesen Formen ist die hyalinknorpelige Klammer, welche den Kehlkopf vom Eingang nach der ventralen Seite schräg umschliesst und mit ihren innern Kanten das Vestibulum vom Trachealraum scheidet. *Amphiuma* zeigt uns dieselbe primitive Form des Knorpels wie *Ellipsoglossa*.

Das Facialisgebiet der Musculatur wird durch die Lage der Muskeln zu den Nerven besonders bemerkenswerth. Es umfasst dieselben Muskeln wie bei den andern Urodelen mit nicht sehr wesentlichen Besonderheiten. Aber die Lage dieser Muskeln zu dem R. jugularis ist eine andere.

Dieser Nerv verläuft hier medial und hinter dem M. cephalo-dorso-mandibularis, und die IX.—VII. Anastomose gesellt sich nicht dem Stamm des Nerven bei, sondern theilt sich vorher in viele Zweige, welche den einzelnen motorischen Aesten des R. jugularis sich beigesellen und so mit ihnen einen zwischen M. cephalo-dorso-mandibularis

und *M. interhyoideus* gelegenen Plexus bilden. Auch der *R. cutaneus mandibulae medialis* bleibt an der medialen Seite des Muskels. Nur den *R. cutaneus mandibulae lateralis* finden wir in der Lage, welche bei den Salamandriden sämtliche 3 äussern Facialisäste einnehmen, nämlich am vordern Rande des Muskels hervortretend (Textfig. D).

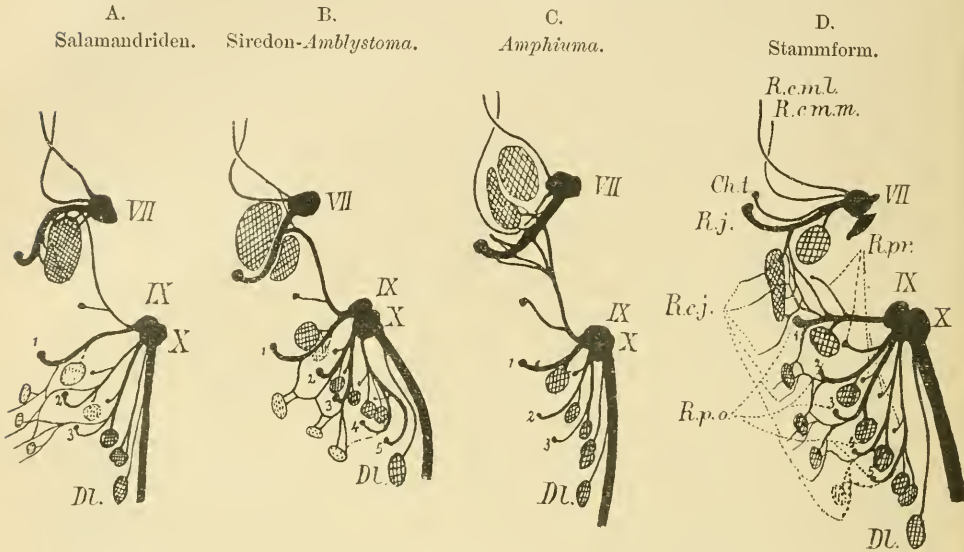


Fig. D. Schema der Lage des Facialis und der Kiemenbogennerven zu den von ihnen versorgten dorsalen Muskeln. Frontalschnitte. VII Facialis, IX Glossopharyngeus, X Vagus, 1—5 1.—5. Kiemenbogennerv, Ramus posttrematicus (*R.p.a.*), *DL* *M. dorsolaryngeus*, *R.c.m.l.* Ramus cutaneus mandibulae lateralis, *R.c.m.m.* medialis, *Ch.t.* Chorda tympani (Ramus alveolaris), *R.j.* *R. jugularis*, *R.c.j.* Rami cutanei jugularis, *R.pr.* Rami praetrematici. Die Muskelquerschnitte sind schraffirt, wenn auch beim umgewandelten Thier vorhanden, oder punktiert, wenn nur bei Larven vorhanden.

Wenn wir die Lagebeziehungen des Facialis zu seiner Musculatur bei den bisher untersuchten Urodelenformen noch einmal überblicken, so finden wir folgende drei Zustände. (Siehe Textfigur D.)

1) Bei den Salamandriden liegt der ganze *M. cephalo-dorso-mandibularis* caudal von dem *R. jugularis*, dem sich viel weiter medial nahe dem Austritt aus dem Schädel bereits die IX.—VII. Anastomose beigesellt. Die *Rr. cutanei mand. med.* und *lat.* treten ebenfalls an seinem vordern Rande nach aussen. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei *Menobranchus* und *Siren*. (Schema A.)

2) Bei *Siredon-Amblystoma* treten nur die *Nn. cutanei mandibulae medialis* und *lateralis* am vordern Rande des Muskels nach aussen.

Der R. jugularis lässt den grössern Theil des Muskels lateral und oral, den kleinern medial und caudal liegen; dieser letztere wird ausschliesslich vom VII. versorgt. Die IX.—VII. Anastomose gesellt sich viel weiter medial dem Stamm des R. jugularis bei. (Schema B.)

3) Bei *Amphiuma* tritt nur der R. cutaneus mandibulae lateralis am vordern Rande des Muskels nach aussen. R. cutan. mand. med. und R. jugularis bleiben medial und hinter dem Muskel. Der R. jugularis bildet mit der IX.—VII. Anastomose einen Plexus. (Schema C.)

Es fragt sich, ob dieser Zustand für die ersten beiden einen Ausgangspunkt bildet oder eine andersartige Differenzirung von einem gemeinsamen Ausgangspunkte aus darstellt.

Bei der früher gemachten Annahme war die Entwicklung der IX.—VII. Anastomose so gedacht, dass sich zuerst ein peripherer Plexus in der sich mischenden Musculatur des IX. und VII. gebildet habe. Ein Plexus liegt bei *Amphiuma* noch vor. Die von dem IX. in den VII. übergehenden Aeste schienen hier ausschliesslich motorische zu sein. *Amblystoma* mit seinen auch sensiblen Verbindungen hat mithin in diesem Punkt ein Merkmal mehr aus der Entstehungsgeschichte bewahrt, das auch bei *Amphiuma* vorhanden gewesen sein wird oder vielleicht noch vorhanden ist, ohne dass deren Nachweis bisher gelang. Diese sensible Verbindung kann aber unmöglich bei der Lagerung des M. cephalo-dorso-mandibularis zu Stande gekommen sein, wie wir sie jetzt finden. Bei der Bildung dieses gemischten sensiblen und sensorischen Plexus müssen die Nerven an der Oberfläche der Facialis-musculatur gelegen haben, und unmittelbar unter der Haut werden sich die ersten Verbindungen zwischen Aesten des VII. und IX. hergestellt haben. Der damals von IX.-Elementen noch freie Haupttheil der dorsalen VII. Musculatur muss medial von diesem in Bildung begriffenen Plexus gelegen haben, und es fragt sich, ob vor oder hinter dem Facialisstamme. Die Kiemenbogenerven treten in der Regel vor dem zu ihnen gehörigen M. levator arc. br. nach aussen. Danach müsste man annehmen, dass einst der zu dem Facialis gehörige Levator des Hyoidbogens ebenfalls caudal von dem VII. Stamme gelegen habe. Also in dem Winkel, den Facialis- und Glossopharyngeusantheil des R. jugularis mit einander bilden, muss man den ursprünglichen Ort der unvermischten dorsalen VII. Musculatur suchen.

Von seiner Oberfläche, unmittelbar unter der Haut, müssen sich die Muskelemente abgelöst haben, welche mit solchen des Glossopharyngeus sich vermischten. Von diesem in Schema D dargestellten Zustand aus lassen sich die der jetzt lebenden Urodelen so ableiten,

dass mit dem zunehmenden Dickenwachsthum der reinen und mit IX. Elementen gemischten Facialismusculatur sich die an ihrer Oberfläche neugebildeten Elemente je nach der Lage und dem Verlauf des durch die IX.—VII. Anastomose verstärkten R. jugularis bald hinter, bald vor diesem lagerten und Anheftung an der Schädelswand oder an der Dorsalfascie oder dem 1. Kiemenbogen suchten.

Auch die Lagerung zu den Hautästen kann dadurch bei den verschiedenen Urodelen eine verschiedene werden, wie aus dem Verlauf des N. cutaneus mandibulae medialis an der medialen Seite des Muskels bei *Amphiuma* hervorgeht. Wir haben also in dem Facialisgebiet bei keinem der untersuchten Urodelen einen primitiven Zustand vor uns, von dem sich die der andern ableiten liessen, sondern sehen in den gefundenen Formen Differenzirungen, welche auf den nun bezeichneten gemeinsamen Ausgangspunkt bei der Stammform hinweisen<sup>1)</sup>.

Natürlich lag es nahe, für diese Ableitung in der Ontogenie neue Grundlagen und Anhaltspunkte für die Ursache der Vermischung der beiden motorischen Gebiete zu suchen. Davon wird weiter unten die Rede sein.

Ebenso wie den Cryptobranchiaten fehlt auch *Amphiuma* ein M. ceratohyoideus externus. Das ventrale Facialisgebiet, dem die Mm. interhyoideus und quadrato-pectoralis angehören, enthält aber, ebenso wie bei allen andern Urodelen, Glossopharyngeus-Elemente, deren Herkunft aus der IX.—VII. Anastomose noch unaufgeklärt erscheint. Nach der oben gegebenen Ableitung kann wohl die Einwanderung von dorsalen IX.-Elementen in die oberflächlichen Theile der dorsalen Facialismusculatur verständlich erscheinen, nicht aber in die ventralen, welche bei dem ausgebildeten *Amphiuma* durch eine Lücke von der dorsalen getrennt ist. Es fehlt bei diesen wie bei allen umgewandelten Formen die Brücke, auf welcher die Glossopharyngeus-Elemente in die ventrale Facialismusculatur vorgedrungen sein können. Diese Brücke könnte der M. ceratohyoideus externus einst gebildet haben. Aber es ist fraglich, ob dieser Muskel einer ausgebildeten Form im Urodelenstamm — die Perennibranchiaten sind zunächst nicht in Betracht zu ziehen, da sie als Larven angesprochen wurden — überhaupt je eigen gewesen ist. Auch diese Frage wird erst bei Besprechung der ontogenetischen Befunde weiter behandelt werden.

1) Hierin weiche ich von meinem im 1. Theil ausgesprochenen Ansicht ab.



Bemerkenswerth im Facialisgebiet ist dann noch der N. lateralis VII., der unter den Urodelen allein *Amphiuma* zukommt. Er verläuft seitlich neben dem mittlern R. lateralis X. Es scheint sich um einen in gleicher Richtung wie die Seitenäste des Vagus ausgebildeten Hautast, R. cutaneus jugularis des Facialis, zu handeln, der bei den andern Urodelen nur geringere Dimensionen und eine geringere, auf die Kiemenregion beschränkt bleibende Ausdehnung hat. Die ausserordentliche Zunahme der Zahl der Körpersegmente bei *Amphiuma* und die damit verbundene Vergrösserung des von den Seitenästen versorgten Hautgebiets mag wohl den Anstoss dazu gegeben haben, dass ein Facialisast in die Innervation der mittlern Seitenlinie hineingezogen wurde.

Das motorische Glossopharyngensgebiet ist vollständiger als das der Cryptobranchiaten, da ihm ein Levator arc. br. 1 eigen ist. In das ventrale Gebiet sind bereits Bestandtheile des 2. Kiemenbogennerven vorgedrungen, der M. ceratohyoideus (internus) erhält einen kräftigen ventralen Ast von diesem. Aber es fehlen noch Elemente der hintern Kiemenbogennerven und des R. recurrens intestinalis X., welche bis ins Glossopharyngensgebiet vordringen.

Das Gebiet des 3. und 4. Kiemenbogennerven ist fast ebenso stark reducirt wie bei *Salamandra*. Dem 3. Kiemenbogennerven fehlt ein ventrales motorisches Gebiet, dem 4. auch ein ventraler sensibler Ast.

Der R. recurrens intestinalis X. innervirt auch hier die ventralen Kiemenbogenmuskeln Mm. subarcuales recti und obliqui zum grössten Theil und dringt bis in das Gebiet des 2. Kiemenbogennerven vor. Der Verlauf des R. laryngeus recurrens entspricht der nach vorn gerückten Lage des Kehlkopfs, dessen Musculatur im Allgemeinen mit der der Cryptobranchiaten übereinstimmt. Schon GÖPPEKer und H. H. WILDER haben sie beschrieben. Wir finden einen Sphincter laryngis, vor dem seitlich der M. dorso-laryngeus mit seiner Pars laryngea durch eine Sehne inserirt; von dieser Sehne gehen nach dorsal und ventral die Mm. laryngei dorsales und ventrales zur Mittellinie. Ringfasern, welche oral vom Ansatz der Sehne des M. dorso-laryngeus an der Cartilago lateralis lagen, wie sie GÖPPEKer beschreibt<sup>1)</sup>, fehlen den von mir untersuchten Exemplaren.

Aber bei dem einen derselben war das medialste Bündel des Pars laryngea, des M. dorso-laryngeus und des M. laryngeus ventralis gesondert, aus der Verbindung mit der Sehne des Dorsolaryngeus

1) In: Morph. Jahrb., V. 26, p. 316.

gelöst. Es zeigt sich darin ein Uebergang zu Verhältnissen, wie wir sie bei *Siren lacertina* finden werden.

Durch die Wanderung des Kehlkopfs nach vorn hat auch hier der an der *Cartilago lateralis* inserirende Theil des *M. dorso-laryngeus* seine Aufgabe als Constrictor des Pharynx verloren und ist zu einem reinen Erweiterer des Kehlkopfs geworden. Auch hier hat sich, wie bei den Cryptobranchiaten, daraus das Bedürfniss der Neubildung eines Constrictors oder der Verstärkung des vorhandenen ergeben. Bei den Cryptobranchiaten hatte diesen neuen Constrictor der *M. levator arcus branchialis* 4(+5) geliefert. Hier, bei *Amphiuma*, wird dies durch die hintern Theile des stark verbreiterten *M. dorso-laryngeus* erreicht, welche in transversaler Richtung ventral vom Pharynx nach der Mittellinie verlaufen und an der Seitenwand der Trachea ansetzen. Ihre Verkürzung muss ähnlich wie bei den Cryptobranchiaten den Pharynx verschliessen, ohne aber den Luftweg zu verlegen, da das gerade in dieser Gegend mit zahlreichen hyalinen Knorpelkernen durchsetzte Seitenskelet der Trachea ein Zusammenklappen der Wände bei seitlichem Zuge verhindert, ja vielmehr eine Spannung der ventralen und dorsalen Membran und damit ein Offenhalten des Lumens gewährleistet. Ventral von diesem Muskel geht der *M. interbranchialis* 4 zur Mittellinie ventral von der Trachea. Während aber bei allen bisher beschriebenen Urodelen der Muskel dorsal vom *Truncus arteriosus* zur Mittellinie gelangt, ist diese Beziehung hier bei *Amphiuma* gelockert. Seine Verkürzung wird eher auch eine Verengerung des Luftweges durch Druck auf denselben herbeiführen können. Seine hauptsächlichste Bedeutung scheint aber in der Bewegung des 4. Kiemenbogens zu liegen, der der Oeffnung und Schliessung des Kiemenlochs dient.

Wir sehen also bei *Amphiuma* ganz ähnliche Einrichtungen entstehen wie bei den Cryptobranchiaten, aber aus ganz anderm Material. Das ist leicht mit der polyphyletischen Ableitung der Wanderung des Kehlkopfs nach vorn in Einklang zu bringen, würde aber unverständlich bleiben, wenn man die Verschiebung der Larynx als eine dem ganzen Stamm eigene, monophyletische, bei einigen Gattungen (*Salamandriden*, *Ellipsoglossa*) wieder aufgegebene Erscheinung betrachten wollte.

---

Damit ist die Uebersicht über die ohne Rückhalt als Gegenstand der vergleichenden Anatomie anzusehenden Urodelenformen, welche ich untersucht habe, beendigt. Es sind nur wenige, und eine weitere

Ausdehnung meiner Untersuchung auf zahlreichere Formen wäre wünschenswerth gewesen, war aber nach den zur Verfügung stehenden Mitteln an Material und Zeit nicht ausführbar und bleibt spätern Untersuchern vorbehalten.

## II. Entwicklung.

Bevor ich nun auf die drei Perennibranchiaten *Siren*, *Proteus* und *Menobranchus* eingehe, will ich die für die phylogenetische Ableitung wichtigen Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte kurz zusammenstellen.

Ganz konnten sie auch in den vorstehenden Erörterungen nicht ausser Acht gelassen werden. Die Bezeichnung der zu den Arterienbogen gehörigen Nerven der umgewandelten Salamandriden, des *Amblystoma* und der *Ellipsoglossa* z. B., ist schon aus der Larvenform, die ja der Ontogenie im engeren Sinne angehört, übernommen, und erst die Kenntniss der Metamorphose, einer Periode der Ontogenie, stellt hier den Vergleich auf eine sichere Basis. Zwar wurde sie nur bei *Amblystoma* und den Salamandriden, *Salamandra* und *Triton*, untersucht. Aber ihr Gang bei diesen erlaubt auch auf die Umwandlung der übrigen Caducibranchiaten Schlüsse, die eine Vorstellung über den allgemeinen Verlauf derselben bei ihnen geben können.

Es ist kaum zu bezweifeln, dass auch *Cryptobranchus*, *Menopoma* und *Ellipsoglossa* und wahrscheinlich auch *Amphiura* in ihrer Ontogenie Larvenformen haben, welche wie die Salamandriden einen M. ceratohyoideus externus neben dem internus und 3 Kiemenbüschel mit einem bei allen gleichartigen Gefäss- und Muskelapparat haben. Die Rudimente der Nerven und der Gefässe, welche die umgewandelten Thiere aufweisen, lassen diesen Schluss als gesichert erscheinen.

Wenn somit die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte eines oder weniger Caducibranchiaten auf der einen Seite die Annahme erlaubt, dass auch bei den übrigen ähnliche Vorgänge sich in der Ontogenie abspielen, so deckt sie auf der andern Seite Lücken auf, die eine Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte der übrigen Caducibranchiaten verkleinern oder vielleicht sogar ausfüllen könnten. Namentlich die Ontogenie von *Amphiura* und *Menopoma* würde auf diesem Gebiet gewiss wichtige Resultate zu Tage fördern.

Erst wenn auf Grund einer genauen Kenntniss der entwickelten Formen die Entstehung derselben bei allen Urodelen genau bekannt geworden wäre, würde für eine vergleichend anatomische Betrachtung derselben die wünschenswerthe Basis gewonnen sein.

Das Wenige, was meine Arbeit im Verein mit den mir bekannten Literaturangaben für dieses Ziel vorbereitet hat, will ich unter allem Vorbehalt hier mittheilen.

Die drei hier untersuchten Larvenformen von *Salamandra*, *Triton* und *Amblystoma* zeigen eine grössere Uebereinstimmung in ihrem Bau als die umgewandelten Thiere nach der Metamorphose. Die Umwandlung vollzieht sich bei allen dreien ziemlich schnell. Ein Unterschied liegt in der Grösse der Larvenformen. Während bei *Triton* und *Salamandra* sie beim Eintritt der Metamorphose eine ziemlich constante Länge haben, bei guter Ernährung auch nur geringe Verschiedenheiten in Bezug auf das Alter aufweisen und aus der Metamorphose Thiere von nahezu constanter Grösse hervorgehen, die dann zu den um das Vielfache grössern Salamandern oder Tritonen heranwachsen, fehlt diese Gleichartigkeit bei *Amblystoma*. Die Metamorphose kann bei sehr verschieden alten und grossen Thieren einsetzen, und dem entspricht die verschiedene Grösse nach ihrem Abschluss. Meist stellt sich die Umwandlung erst bei grossen Larven ein, und die umgewandelten Thiere überschreiten diese Grösse im spätern Leben nicht oder nur wenig. Abgesehen hiervon ist die Uebereinstimmung der Larvenformen mit einander aber eine überraschende. Sie zeigt sich in allen Theilen der Anatomie, in dem Bau der Schädelkapsel, des Kieferapparats (Palatinum und Vomer), der Bauchmuskulatur, der Eingeweide, der Extremitäten und wohl am prägnantesten in der Beschaffenheit der Hyoid- und Kiemenbogengegend.

Trotz des ungeheuren Grössenunterschieds zwischen einer *Salamandra*- oder *Triton*-Larve einerseits, einem grossen Axolotl andererseits ist der Bau des Hyoid-Kiemenbogen-Skelets fast vollkommen gleich.

Abgesehen von der Grösse der einzelnen Theile und der Verknöcherung des Copulastieles bei Siredon bieten alle drei Urodelenlarven genau die gleichen Bestandtheile in genau derselben Form, kaum dass geringe Unterschiede in dem Grössenverhältniss der Skeletstücke zu einander festzustellen wären. In dem Bau der Weichtheile, Muskeln, Nerven und Gefässe treten jedoch schon einige Verschiedenheiten hervor, welche für die Gestaltung des umgewandelten Thieres nach der Metamorphose ihre Bedeutung haben.

Es ist bereits oben auf das Fehlen des *M. levator arc. br. 2* bei *Salamandra maculosa* hingewiesen worden, welches dem einer *Pars dorsalis 2* eines *M. cephalo-dorso-pharyngeus* nach der Metamorphose

entspricht. Auch die rudimentäre Ausbildung des 3. und 4. Kiemenbogenerven bei der Larve von *Salamandra* und *Triton* trägt schon den Zuschnitt für das umgewandelte Thier, ebenso wie die frühzeitige Verlegung des Ursprungs des Levatores arcuum auf den Schädel. Auch in der Form und Lage des *M. cephalo-dorso-mandibularis* kann man die Richtung auf das umgewandelte Thier wohl erkennen. Aber diese geringen Verschiedenheiten treten ja ganz zurück gegenüber der Gleichförmigkeit des übrigen Baus.

Im **Facialis-Gebiet** hat der *M. ceratohyoideus externus* das Hauptinteresse zu beanspruchen. So gleichartig er bei allen drei Formen in Gestalt und Innervation ist, ebenso constant ist sein Untergang während der Metamorphose, auf den bei *Amblystoma* noch die Nervenrudimente hindeuteten. Diese fanden sich ja auch bei *Cryptobranchus*, *Menopoma* und *Ellipsoglossa*, sie bewiesen die Existenz des Muskels auch in der Ontogenie, bei der Larvenform dieser Derotremen. Und nach dem Vergleich mit den Perennibranchiaten kann wohl kein Zweifel daran bestehen bleiben, dass der *M. ceratohyoideus externus* allen Urodelenlarven ebenso eigenthümlich ist wie die Kiemenbüschel mit ihren Muskeln, und wie diese verschwindet er bei den Caducibranchiaten während der Metamorphose. Daraus entsteht die Frage nach der Phylogenie des Muskels. Hat er, da er sich bei keiner umgewandelten Form nach der Metamorphose erhält, überhaupt je in der Phylogenie bei einer entwickelten Form existirt, ist er nicht vielleicht ein Muskel, der ebenso wie die der Kiemenbüschel besondern Ansprüchen der Ontogenie seine Ausbildung verdankt und von je her in der Ontogenie bei dem Uebergang zur entwickelten Form zu Grunde ging? Oder gab es in der Urodelen-Phylogenie eine allen Zweigen derselben gemeinsame Stammform mit Kiemenbüscheln und einem *M. ceratohyoideus externus* im ausgewachsenen Zustand?

Formen der Ontogenie sollen erst dann als Denkmäler phylogenetischer Zustände angesehen werden dürfen, wenn sie zu denen niedrer Thierclassen in Beziehung zu setzen sind. In der Urodelen-Phylogenie dürfte nur dann bei entwickelten Formen ein *M. ceratohyoideus externus* angenommen werden, wenn sich bei den nächsten Stammverwandten der Urodelenvorfahren ein solcher Muskel vorfände. Nun sind wohl bei Dipnoern und Ganoiden Muskeln vorhanden, welche in Ansatz und Ursprung eine gewisse Aehnlichkeit mit dem *M. ceratohyoideus externus* der Urodelen haben. Indessen sie bieten so vieles Andersartige in ihrer Lage, Wirkung und Coordination mit den übrigen Kiemenbogenmuskeln, dass sie einen directen Vergleich mit dem *M. ceratohyoideus externus*

der Urodelen nicht aushalten und vielmehr als Differenzierungsproducte der ursprünglichen Facialismusculatur der Selachier erscheinen, deren oberflächliche Aehnlichkeit mit denen der Urodelen polyphyletisch entstanden ist. Ich sehe den *M. ceratohyoideus externus* daher als einen für die Urodelenlarven spezifischen Muskel an und stelle ihn in eine Reihe mit den Kiemenbüschelmuskeln der folgenden Visceralbogen. Zwischen dem dorsalen Ende des Ceratobranchiale 2 und den mittlern Theilen des Ceratobranchiale 1 kommt es bei Siredon zu der Bildung ganz ähnlich verlaufender Muskelfasern dadurch, dass die am meisten medial gelegenen Bündel der Musculatur des 1. Kiemenbüschels nicht in dieses ausstrahlen, sondern von dorsal nach ventral continüirlich hindurchlaufen und so eine Wirkung zwischen dem Ceratobranchiale 2 und 1 zu entfalten vermögen, die der des *M. ceratohyoideus externus* zwischen Ceratobranchiale 1 und Ceratohyale entspricht. Dächte man sich eine allmähliche Rückbildung des 1. Kiemenbüschels unter weiterer Ausbildung dieser Muskelfasern bei einem Siredon, so würden dadurch zwischen 1. und 2. Kiemenbogen ganz ähnliche Verhältnisse geschaffen werden, wie sie jetzt zwischen Hyoid- und 1. Kiemenbogen bei der Larvenform zu finden sind: Zwischen dem Levator arcus branch. und dem ventralen *M. interbranchialis* (subarcualis obliquus bezw. *ceratohyoideus internus*) würde ein Muskel liegen, welcher vom dorsalen Ende des Ceratobranchiale 2 lateral von der 2. Kiemen- (3. Schlund-) spalte in ventraler und oraler Richtung zu den mittlern und ventralen Theilen des Ceratobranchiale 1 verläuft. (Vgl. Stereogramm 14.)

Seiner Abstammung von den *Mm. levatores et depressores* des 1. Kiemenbüschels gemäss würde der Muskel eine gemischte Innervation aus dem Glossopharyngeus und 2. Kiemenbogennerven erhalten. Dieser Zustand des Glossopharyngeus-Kiemensegments würde mit dem des Facialissegments in einem frühern Entwicklungsstadium völlig übereinstimmen. Auch im Gebiet des Hyoidbogens wird die erste Anlage des Levator arcus, aus der die tiefe Abtheilung des *M. cephalodorso-mandibularis* hervorgeht, ausschliesslich vom Facialis versorgt und ist frei von Glossopharyngeus-Elementen. Diese sind den Theilen der Facialismusculatur zugetheilt, aus denen der *M. ceratohyoideus externus* und dann auch die oberflächlichen Theile des *M. cephalodorso-mandibularis* sich entwickeln. Wann die Einwanderung der IX. Elemente in das VII.-Gebiet in der Ontogenie von Siredon erfolgt, liess sich nicht sicher bestimmen. Die ontogenetischen Entwicklungsvorgänge zeigten die IX.—VII.-Anastomose von Anbeginn an in einer Lage, die nach dem Vergleich nicht als primitive angesehen werden

konnte. Der *M. cephalo-dorso-mandibularis* lag von vorn herein lateral und caudal von der IX.—VII.-Anastomose, während sein ursprünglicher Ort in dem Winkel, den IX.—VII.-Anastomose und VII. bilden, angenommen werden musste. Diese Ableitung des *M. ceratohyoideus externus* von einer Kiemenbüschel-Musculatur, welche der des 1. Kiemenbüschels ähnlich war, erhält durch die Entwicklungsgeschichte weitere Stützpunkte. Einmal zeigt das Auftreten des *RUSCONI*'schen Häkchens am Kieferbogen und das Vorhandensein einer von dem mandibularen Arterienbogen ausgehenden Gefässchlinge in dasselbe, dass auch hier am Kieferbogen eine den Kiemenbüscheln an die Seite zu stellende Bildung besteht<sup>1)</sup>, und es wäre ungereimt, wenn gerade der Hyoidbogen, welcher bei vielen andern Vertretern der Träger von Kiemenanlagen ist, bei den Urodelen in der Stammesgeschichte ganz ausser der Reihe stets kiemenlos gewesen sein sollte. Dann finden wir aber auch in der Entwicklungsgeschichte Merkmale, welche direct darauf hindeuten, dass einst in der Ontogenie der Urodelen in frühern Perioden der Phylogenie ein Hyoid-Kiemenbüschel bestanden hat. Am Hyoidbogen bildet sich ein den Anlagen des *RUSCONI*'schen Häkchens und der Kiemenbüschel an den hintern Visceralbogen homodynamer Fortsatz, welcher aber bald genug andere Wege in seiner weitem Entwicklung einschlägt. Das steht wohl zweifellos mit dem Fehlen eines Arterienbogens in dem Hyoidbogen und einer Gefässchlinge in dem Fortsatz in engstem Zusammenhang (vergl. Anhang 1 zu Anl. VII)<sup>2)</sup>. Der Hyoidbogen wird in seiner Entwicklung von vorn herein für seine mechanischen Functionen angepasst, und von den einst vorhandenen Kiemenanlagen haben sich nur Spuren erhalten. Das Gefässsystem lässt nichts mehr von ihnen erkennen. Aber das Verständniss der Entwicklung der Hyoidbogenmusculatur wird durch die Vorstellung, dass auch der Hyoidbogen einst ein Kiemenbüschel mit *Mm. depressores* und *levatoros branchiarum* besass, erleichtert. Sie rückt die Entstehung der IX.—VII.-Anastomose aus einem Kiemenbüschelplexus und die erste Beimischung von *Glossopharyngeus*-Elementen unter die *Facialis*-musculatur im Bereich der Kiemenbüschelmuskeln in eine Reihe mit den Thatsachen, welche uns von den jetzt noch vorhandenen drei Kiemenbüscheln bekannt sind. Die allmähliche Umwandlung des peripherischen Kiemenbüschelplexus in die an der Seite der Schädelwand

---

1) Vergl. F. MAURER, in: *Morph. Jahrb.*, V. 13 u. 14.

2) Siehe auch BRAUER, *Entwicklung und Anat. der Gymnophionen*, in: *Zool. Jahrb.*, V. 12, *Anat.*, 1898.

gelegene einfache Verbindung erhellt aus der bereits früher besprochenen Textfigur D auf S. 404. Auch der Vergleich der entwickelten Formen drängte zu der Annahme.

Die vorstehende Auffassung über die Entstehung des *M. ceratohyoideus externus* schliesst einige Folgerungen von allgemeinerer Bedeutung in sich.

Die Beimengung der IX. Elemente zu denen des VII. war ursprünglich, analog wie bei dem jetzt bestehenden 1. Kiemenbüschel, auf die *Mm. levatores* und *depressores branchiarum* beschränkt, und mit der auch damals wohl in irgend einer Form schon bestehenden Metamorphose ging diese gemischte Musculatur zu Grunde, ohne bei dem entwickelten Thier Spuren zu hinterlassen. Anders wurde dies mit der allmählichen Rückbildung des Hyoidkiemenbüschels im Laufe der Generationen und der Umbildung eines Theils seiner Musculatur zu andern Zwecken. Diese Musculatur nahm nun an Mächtigkeit zu und überdauerte in der Ontogenie die von vorn herein rudimentäre Anlage des Kiemenbüschels. Die Ursachen für diese Umgestaltungen sind in der Ausbildung des Bewegungsmechanismus des Kiefer- und Hyoidbogens während der Larvenperiode der Ontogenie zu suchen. Der Muskel dehnte dann ventral und dorsal sein Gebiet weiter aus. Dorsal wurde die reine Facialismusculatur, die tiefe Portion des *M. cephalo-dorso-mandibularis*, von neuen gemischten Elementen überlagert, die vom *M. ceratohyoideus externus* abstammten. Und ebenso theilt der neue Muskel seine Elemente dem ventralen Theil der Facialismusculatur, dem *M. interhyoideus* und *interbranchialis 1*, zu. Im ventralen wie im dorsalen Gebiet erwies sich die gemischte Musculatur leistungsfähiger als die reine und trat allmählich ganz an die Stelle derselben.

Dies verschaffte ihr auch Dauer über die Metamorphose hinaus im umgewandelten Thier. Während der *M. ceratohyoideus externus*, der Stammmuskel, in der Umwandlung zu Grunde geht, kommen seine Abkömmlinge, die oberflächliche Abtheilung des *M. cephalo-dorso-mandibularis* und die *Mm. interhyoideus*, bezw. *subhyoideus*, *inter quadrata* und *quadrato-pectoralis*, erst beim umgewandelten Thier zur vollen Entfaltung. Ist diese Ableitung, wenigstens in den Grundzügen, richtig, so zeigt sie, dass auch auf dem Gebiet der vergleichenden Myologie Umgestaltungen sich vollziehen, deren Verständniss durch einen blossen Vergleich der entwickelten Formen nicht zu gewinnen ist. Die Einwanderung der IX. Elemente in das VII. Gebiet kann niemals bei entwickelten Formen stattgefunden haben, sondern vollzieht sich von



den ersten Anfängen bis zur höchsten Ausbildung vor der Metamorphose, also in einer Periode der Ontogenie. Der *M. ceratohyoideus externus* bildet auch jetzt noch den Vermittler für diese Ueberwanderung. Sein Fehlen bei allen caducibranchiaten Urodelen schliesst die Möglichkeit einer Erklärung aus dem Vergleich der entwickelten Formen aus. Erst die nach Maassgabe der genauen Kenntniss der entwickelten Formen ausgeführte Untersuchung der Larvenform, der Metamorphose und der frühern Embryonalentwicklung liefert den Schlüssel zu einem Verständniss. Wenn man in der segmentalen embryonalen Anlage der Musculatur der Visceralbogen nach dem biogenetischen Grundgesetz ein von den Selachier-ähnlichen Vorfahren der Urodelen vererbtes palingenetisches Moment sieht, muss man im Bereich des Hyoidbogens die Entwicklung des *M. ceratohyoideus externus* als Cänogenie bezeichnen. Diese Cänogenie bleibt aber nicht auf die Ontogenie beschränkt, sondern geht in die umgewandelte Thierform, in das entwickelte geschlechtsreife Stadium über, und zwar in einer Gestalt, die ein Verstehen dieser Cänogenie aus dem Vergleich ohne Kenntniss der Ontogenie unmöglich machen würde. Nur die ontogenetische Forschung vermag hier die in den entwickelten Organismus übergegangenen Cänogenien zu enträthseln und so der vergleichenden Morphologie den Weg zu ebenen<sup>1)</sup>.

Zu einem ähnlichen Ergebniss führt die Betrachtung der ventralen Muskelgruppe der **Kiemenboggennerven**. Der Vergleich der entwickelten Formen hatte keine genügende Erklärung für die Ueberwanderung der hintern Kiemenboggennerven und des *R. recurrens intestinalis X.* in das motorische Gebiet der vordern Kiemenboggennerven bis zum Glossopharyngeus zu geben vermocht. Wir finden sie zwar in verschiedenen Stufen der Ausbildung einmal bei *Amphiura* und dann bei *Amblystoma* und den Salamandriden, aber sie erschienen als die Endproducte getrennter Entwicklungsrichtungen. Die Verschiebung, wie sie bei *Amphiura* uns vor Augen tritt, konnte nicht als Vorstufe der bei *Amblystoma* und den Salamandriden gefundenen angesehen werden, weil die sonstigen Charaktere eine nähere Verwandtschaft ausschlossen. Ausgangspunkte waren nur bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* zu suchen. Wenn man annimmt, dass in der Phylogenie der Salamandriden und von *Amblystoma* ebenfalls einst ein *Menopoma*-ähnliches Stadium vorhanden gewesen ist, in dem nach der Metamorphose 4 Kiemenbogen erhalten blieben, so hat die Annahme am

---

1) Vergl. in: Anat. Anz., V. 23, 1903, p. 565.

meisten für sich, dass auch bei dieser Stammform wie bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* eine Vermischung der ventralen motorischen Kiemenbogensnerven noch nicht stattgefunden hatte. Wie bereits oben ausgeführt, weisen die Verhältnisse bei *Siredon* sogar darauf hin, dass noch primitivere Zustände um jene Zeit vorhanden waren als bei den *Cryptobranchiaten*, dass die Betheiligung der einzelnen Kiemenbogensnerven an der Innervation der ventralen Kiemenbogensmuskeln eine gleichmässiger war als bei jenen und sich auf das zugehörige Kiemensegment beschränkte. Der *R. recurrens intestinalis X.* war um diese Zeit sicher nicht über das 4. Kiemenbogenssegment hinaus nach vorn gedrungen. Mit dieser Annahme wird die Verschiebung der motorischen Elemente des *R. recurrens int. X.* und der hintern Kiemenbogensnerven in das Gebiet der vordern bis zum Glossopharyngeus in eine Periode der Phylogenie verlegt, in der die Metamorphose bereits andere Formen angenommen hatte und mit dem Verlust der hintern 3 *Ceratobranchialia* und mit der Rückbildung der *Mm. subarcuales recti* und *obliqui* einherging. Ja die Thatsache, dass bei den Salamandriden die aus dem 2. und 3. Kiemenbogensnerven und dem *R. recurrens intestinalis X.* stammenden Nerven für den *M. ceratohyoideus internus* viel kräftiger sind als bei *Amblystoma*, spricht dafür, dass sogar mit der fortschreitenden Ausgestaltung der Metamorphose im Stamme der Salamandriden der Process der Ueberwanderung von motorischen Vaguselementen in den *M. ceratohyoideus internus* noch weitere Fortschritte gemacht hat. Wenn dies der Fall ist, so kann es nur während der Ontogenie vor der Metamorphose geschehen sein und in embryonalen Vorgängen eine Erklärung finden. Der Nachweis der Einwanderung von motorischen Elementen des *R. recurrens intestinalis X.* und der hintern Kiemenbogensnerven in das Gebiet der vordern während der Ontogenie am 9.—14. Tage bei *Siredon* liefert hier eine neue Unterlage<sup>1)</sup>. Man bedarf nur der Annahme, dass in dem Stamme der Salamandriden diese Einwanderung während der Ontogenie in der Folge der Generationen allmählich zugenommen hat, um eine Erklärung für die stärkere Ausbildung dieser Nerven bei *Salamandra* und *Triton* zu finden. Und wenn man sich nach einem Grunde für diese Bewegung in der Ontogenie umsieht, so kann man ihn darin erblicken, dass durch den Verlust der *Mm. subarcuales recti* und *obliqui* während der Metamorphose ihr Einfluss

1) J. PLATT hat den Nachweis theilweise bereits früher bei *Necturus* geführt, in: *Morph. Jahrb.*, V. 25, 1898.

auf die Vererbung um so geringer wurde, je kürzer die Larvenperiode im Verhältniss zum spätern Leben dauerte. Dagegen erhielten die auch im spätern Leben nach der Umwandlung nothwendigen und weiter ausgebildeten Muskeln in der Ontogenie allmählich breitem Raum und engten die in ihrer ontogenetischen Anlage schwächer werdenden Elemente mehr und mehr ein, bis sie sie ganz verdrängten.

Da nun die Larvenform die ventralen Bewegungen des Kiemenskelets nach wie vor braucht, die palingenetischen Anlagen für dieselben aber zu schwach sind, treten die kräftigern Anlagen von Muskeln, die erst nach der Metamorphose zu ihrer vollen Entfaltung kommen, mit ihrem Ueberschuss für die rudimentären Theile ein, und so kommt eine Fälschung in das ursprüngliche palingenetische Bild, eine Cänogenie in der Innervation der Musculatur. Im 3. und 4. Kiemensegment (5. u. 6. Visceralbogen) finden wir noch dieselben Muskeln, wie sie aller Wahrscheinlichkeit nach auch bei der Stammform einst existirt haben, aber diese Muskeln werden nicht mehr von dem Nerven des Kiemenbogens versorgt, dem der Muskel nach Ansatz und Ursprung angehört, sondern von dem R. recurrens intestinalis X., der von caudal in das Gebiet der in Rückbildung begriffenen hintern Kiemenbogenerven eingebrochen ist.

Dieser Process geht mit einem andern im Glossopharyngeusgebiet einher, dessen Beginn wohl in etwas spätere Zeiten der Stammesgeschichte zu verlegen ist als der vorstehend gezeichnete. Bei den Cryptobranchiaten *Menopoma* und *Cryptobranchus* ist der M. ceratohyoideus internus noch ein reiner Glossopharyngeusmuskel. Der IX. Nerv verfügt selbst über motorische Elemente genug, um den Bedarf auch nach der Metamorphose zu decken. Die Umgestaltung des Bewegungsmechanismus während der Metamorphose, die auch bei den Cryptobranchiaten, ähnlich wie bei Siredon, wahrscheinlich erst bei ziemlich grossen Thieren einsetzt, ist keine so tiefgreifende wie bei Siredon und den Salamandriden. Auch bei Siredon ist noch der Grössenunterschied zwischen dem M. ceratohyoideus internus der Larvenform und dem des *Amblystoma* verhältnissmässig viel geringer als bei den Salamandriden. Aber die mit der Umgestaltung des Hyoid-Kiemenbogen-Skelets für die Bewegung der neuen Zunge geschaffenen mechanischen Ansprüche an den M. ceratohyoideus internus sind doch so gewaltige, dass nun für seinen Aufbau alles verwandt werden muss, was an motorischen Elementen in der Nähe zu erreichen ist. Es hat sich auch im Glossopharyngeusgebiet so durch die schnell gesteigerten Ansprüche an seine Leistungsfähigkeit ein locus minoris resistentiae

gebildet, in den von caudal her der Ramus recurrens intestinalis X. vordringt und den 2. Kiemenbogennerven und mit ihm die Rudimente des 3. und eventuell auch des 4. mit sich reisst. Es ist die einzige Seite, von der aus ein solcher Zuwachs für das ventrale IX. Gebiet möglich erscheint. Ist den schon in Rückbildung begriffenen Kiemenbogennerven vom 2. an gemeinsam mit dem R. recurrens intestinalis X. nun erst wieder im M. ceratohyoideus internus ein neues Absatzgebiet für seine motorischen Elemente gesichert, das ihnen auch nach der Metamorphose eine Existenz bietet, so beginnt auch wieder der Einfluss auf die Vererbung sich zu mehren, und so sehen wir bei den Salamandriden den Antheil des 2. Kiemenbogennerven und des R. recurrens intestinalis X. von der Innervation des M. ceratohyoideus internus viel stärker entwickelt als bei *Amblystoma*. Die Rückbildung des 3. und 4. Kiemenbogennerven, die bei *Amblystoma* noch meist an dem Plexus subceratobranchialis sich betheiligen, war wohl im Stamme der Salamandriden schon zu weit fortgeschritten, um sie noch dazu zu befähigen, an einer neuen Aufgabe in der Concurrenz mit dem R. recurrens intestinalis X. und dem 2. Kiemenbogennerven mit Erfolg sich zu betheiligen. So blieben sie gegenüber diesen mehr und mehr zurück, und nur ausnahmsweise findet sich bei den Salamandriden noch eine Betheiligung jener Nerven an dem Plexus subceratobranchialis.

Gesteigert werden diese neuen Bewegungen in der Entwicklung durch die zunehmende Verschiebung des Grössenverhältnisses zwischen Larve und ausgewachsenem, geschlechtsreifem Thier im Stamme der Salamandriden. Der Einfluss der bei dem umgewandelten Thier erhaltenen motorischen Nervengebiete auf die Vererbung wird dadurch ein immer überwiegenderer und führt schnell zu einem Verschwinden der übrigen auch in der Larvenform. Die cänogenetische Umgestaltung der Larvenform schreitet immer weiter fort. Bei der freilebenden Larve ist ja die Verschiebung der Muskelemente in ihre neuen Gebiete längst vollendet. Sie erfolgt schon in früher embryonaler Zeit unter dem Einfluss der von der umgewandelten Form her durch die Vererbung gekräftigten oder geschwächten Anlagen. Die Cänogenien der Larvenform gehen aber auf das umgewandelte Thier über. Auch hier kann eine Erklärung dieser Cänogenien nicht aus dem Vergleich der umgewandelten Formen, sondern aus der Erkundung der Ontogenese im Verein mit diesem Vergleich gefunden werden.

Allein die Ontogenie hat doch auch Gebiete, auf denen sie völlig neue Thatsachen zu Tage fördert, die ihre selbständige Bedeutung in

der phylogenetischen Beurtheilung haben und denen sich der Vergleich der entwickelten Formen unterordnen muss.

Hierher gehören die Befunde bei den Larvenformen, welche auf den Verlust von wenigstens einem Visceralbogen hinter dem 4. Kiemen- (6. Visceral-)bogen und vor der *Cartilago lateralis* hindeuten. Die bereits im ersten Theil dieser Arbeit bei *Triton*- und *Salamandra*-Larven beschriebenen neuen Thatsachen werden durch solche bei Siredon nicht unwesentlich vervollständigt. Es fand sich hier bei den Larven sowohl ein Nerv, dessen Verbindung mit dem 4. Kiemenbogennerven und dessen Verlauf im Verein mit der Abgabe eines R. praetrematicus für den 4. Kiemenbogen ihn als 5. Kiemenbogennerven kennzeichneten. Dazu kam der Fund eines rudimentären 5. Kiemenplättchens bei jüngern Larven und der Rudimente der 6. Schlundspalte, deren Uebereinstimmung mit den bei den Salamandridenlarven gefundenen nach Lage und Art so vollständig waren, dass meines Erachtens dadurch jetzt der Verlust mindestens eines Visceralbogens hinter dem 6. und vor dem Kehlkopfknochen als gesichertes Ergebniss der ontogenetischen Untersuchung betrachtet werden kann. Selbstverständlich basirt sie auf der vergleichend anatomisch ermittelten Thatsache, dass es Wirbelthiere mit 7 Kiemenbogen hinter dem Hyoidbogen giebt. Mit dieser wäre aber ebenso gut die frühere Anschauung vereinbar gewesen, nach welcher die *Cartilago lateralis* von einem 5. Kiemenbogen abgeleitet wurde. Die Abänderung dieser von GEGENBAUR und H. H. WILDER zuerst aufgestellten und von E. GÖPPERT später weiter ausgeführten Ableitung wurde durch ausschliesslich der Ontogenie angehörende neue Befunde nothwendig.

Mit der Erkenntniss, dass in der Urodelen-Phylogenie einst hinter dem 4. Kiemen- (6. Schlund-)bogen noch einer oder mehrere vor demjenigen gelegen haben, welcher sich zum Kehlkopfknochen umwandelte, ist indessen die Frage noch keineswegs ergründet. Dass der 5. Kiemen (7. Schlund-)bogen in der Ontogenie einst einen ähnlichen Bau hatte wie jetzt der 4. der Larven, dafür spricht die Auffindung des rudimentären 5. Kiemenplättchens und der Vergleich des 5. Kiemenbogennerven von Siredon mit dem 4. und 3. der Salamandriden. Auch die Musculatur bietet Anhaltspunkte genug dafür. Dunkler ist schon der Ausblick auf die entwickelten Formen, die zu derartigen Larven gehörten. Wurden in der Metamorphose einzelne Kiemenbogen rückgebildet oder gab es damals umgewandelte Formen mit 5 Kiemenbogen ohne Kiemenbüschel und ohne *M. ceratohyoideus externus*? Noch unklarer werden die Bilder, die man sich von den Stammformen

zur Zeit der Bildung des Kehlkopfkorpels aus einem Visceralbogen zu machen versucht. Welcher Art war die Beschaffenheit der Kiemenbogen, ihrer Nerven und Gefäße um diese Zeit? Bestand der Visceralbogen damals noch bei der ausgewachsenen Form oder waren es nur noch in der Ontogenie vorübergehend angelegte Rudimente, welche durch die Bildung der Luftwege und seiner Abschlussvorrichtungen zu einer zweiten Periode des Daseins bei der ausgewachsenen Form herangezogen wurden? Diese und viele andere Fragen könnten gewiss nur durch den Vergleich neuer Zwischenformen eine Unterlage erhalten. Bis dahin können sie nur dazu dienen, zu zeigen, wie wenig das Dunkel, welches über der stammesgeschichtlichen Forschung schwebt, durch einen einzelnen schwachen Lichtstrahl sich aufhellt, dessen Leuchtkraft nicht einmal dazu ausreicht, die Umrisse des Gegenstands, den er trifft, erkennen zu lassen. Aber es giebt ja noch genug näher liegende Fragen, welche der Lösung vielleicht zugänglicher sind, auch im Gebiet des Kehlkopfs.

Zwei ontogenetische Thatsachen sind es hier, die mir von besonderer Bedeutung zu sein scheinen:

1) Die Anlage des Hyoidbogenskelets besteht zuerst aus paarigen, von einander getrennten Anhäufungen von embryonalen Bildungszellen, die alsdann ventral und medial mit einander verschmelzen. Im vorknorpeligen Stadium bildet das ganze Hyoid-Kiemenbogen-Skelet eine zusammenhängende Masse. Erst mit der stärkern Ausbildung der hyalinen Zwischensubstanz gliedert sie sich dadurch, dass an den Stellen der Gelenke oder Syndesmosen die Knorpelzellen sich in Faserknorpel- oder sogar Bindegewebszellen umwandeln und zierliche Polster zwischen den Enden der nun getrennten Knorpelstücke bilden. Das Perichondrium schliesst bei *Siredon* und den Salamandriden diese Bindegewebspolster mit ein. Diese Differenzirung setzt bei den einzelnen Formen zu verschiedenen Zeiten ein und zeigt auch Unterschiede in der Ausbildung. So behält z. B. das Hypobranchiale 2 bei *Amblystoma* relativ viel länger seine homogene Verbindung mit der Copula als bei *Salamandra* und *Triton*.

2) Das Laryngo-Trachealskelet legt sich bei den Salamandriden und bei *Siredon* in Form mehrerer isolirter Zellenanhäufungen in der Wand der obern Luftwege an, von denen die vorderste neben dem Kehlkopf im Bereiche der spätern Kehlkopfmusculatur liegt und bei *Triton* und *Siredon* auch noch selbständig bleibt, wenn sie sich in einen Knorpelstab, die *Cartilago lateralis*, umwandelt. Später tritt eine Vereinigung der einzelnen Knorpel- oder Vorknorpelinseln durch ein

Zwischengewebe ein, das dann hier knorpelige, dort faserknorpelige, dort bindegewebige Beschaffenheit annehmen kann und bei *Siredon* von einer dicken Haut umschlossen wird, die auch die knorpeligen Theile mit umfasst und hier in das Perichondrium continuirlich übergeht. Ganz den gleichen Befund zeigen *Menopoma*, *Cryptobranchus*, *Ellipsoglossa* und *Siren*. Die specielle Differenzirung bei den einzelnen Formen erscheint als Anpassung an die besondern mechanischen und aero- bzw. hydrostatischen Anforderungen. Etwas anders verhalten sich *Menobranchus* und *Proteus*, wovon weiter unten die Rede sein wird. Hier werden wir wie im Hyoid-Kiemenbogen-Skelet Reductionserscheinungen in den Vordergrund treten sehen, die aber sehr wohl den Ausgangspunkt von einer *Siren*-ähnlichen Form erkennen lassen.

Nach GEGENBAUR bildet bei Salamanderlarven vor der Metamorphose, also in einem ontogenetischen Stadium, das Laryngo-Tracheal-Skelet einen zusammenhängenden paarigen Knorpelstab, der sich vom Kehlkopfeingang zu beiden Seiten des Luftwegs nach caudal erstreckt. Aus demselben sondern sich später durch Abschnürung im Bereich des Kehlkopfs das Arytaenoid, im Bereich der Trachea die mehr oder weniger von einander geschiedenen Trachealknorpel. GEGENBAUR sah in diesem Knorpelstab eine einheitliche Bildung und leitete ihn von einem Kiemenbogenknorpel (dem 5. bekanntlich) ab. Bei *Menobranchus* und *Proteus* fand er das von der Salamanderlarve nur in der Ontogenie durchlaufene Stadium in einer entwickelten niedern Form realisiert. Auch hier finden sich (etwas anders als bei den Salamanderlarven geformte) Knorpelstäbe zu beiden Seiten des Kehlkopfs, die bei *Menobranchus* sich continuirlich in die Seitenknorpel der Trachea fortsetzen, bei *Proteus* in so fern schon eine höhere Differenzirung zeigen, als der Trachealknorpel viel länger ist und auf einem caudalen Ende in eine Reihe von Knorpelstücken zerfällt. Darin wurde gewissermaassen eine Vorbereitung zu dem bei den Salamandriden verwirklichten Zerfall in ein im Bereich des Kehlkopfs gelegenes Arytaenoid und in die Trachealknorpel erblickt.

E. GÖPERT hat GEGENBAUR's Lehre übernommen und durch seine Gründe H. H. WILDER, welcher etwa gleichzeitig mit GEGENBAUR den 5. Kiemenbogenknorpel als Ausgangspunkt für das Laryngeal-Skelet bezeichnete, für GEGENBAUR's Ableitung des ganzen Laryngo-Tracheal-Skelets von dem 5. Kiemenbogenknorpel gewonnen. Wie bereits oben erörtert, ist meine Auffassung eine andere und nähert sich in wesentlichen Punkten wieder der frühern Ansicht H. H. WILDER's,

die mit Andeutungen R. WIEDERSHEIM's in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie in engem Zusammenhang stehen. Ich habe dieser Anschauung bereits oben Ausdruck gegeben. Hier bleiben nur noch wenige Punkte hervorzuheben.

GEGENBAUR's Anschauung stützt sich auf die Thatsache, dass das Kehlkopf-Luftröhren-Skelet bei Salamanderlarven kurz vor der Metamorphose einen continuirlichen Knorpelstab bildet. Dem gegenüber zeigt die Entwicklung des Hyoid-Kiemebogen-Skelets, dass Knorpelanlagen verschiedener Abkunft mit einander verschmelzen und sich später den mechanischen Anforderungen an das Skelet entsprechend wieder in einzelne Stücke sondern können, und zwar durch Umwandlung knorpeliger oder vorknorpeliger Stellen in Bindegewebspolster. Die vorübergehende Verschmelzung des Laryngo-Tracheal-Skelets zu einem Knorpelstab bei *Salamandra* beweist also um so weniger etwas für die einheitliche Abstammung, als sie bei *Triton* und *Amblystoma* nicht vorhanden ist.

Dass ich nun die Cartilago lateralis von *Proteus* und *Menobranchus* für eine rudimentäre und nicht eine primitive Form halten muss, soll in Folgendem zur Erörterung kommen.

### III. Vergleichung.

#### 2. Abschnitt. Die Perennibranchiaten.

Die grosse Uebereinstimmung der Anatomie der Perennibranchiaten mit Siredon und den Salamandridenlarven auf allen Gebieten will ich hier nicht noch einmal darstellen. Sie leuchtet auch auf dem eng begrenzten Gebiet der Kiemengegend aus der Beschreibung (Anlagen IV und V, Theil I und Anlage X, Teil II) ohne weiteres ein. Die Anreihung an eine der umgewandelten Caducibranchiatenformen ist unmöglich. Auch meiner Ueberzeugung nach stellen die Perennibranchiaten eigenartig veränderte Larvenformen dar, die die Fähigkeit der Umwandlung verloren haben. Allerdings sind die Gründe, welche mich dazu bestimmt haben, etwas anders als die, welche für BOAS maassgebend waren<sup>1</sup>).

Der Vergleich der bekannten Larvenformen der Caducibranchiaten mit *Menopoma* und *Cryptobranchus* hatte zu dem Ergebnis geführt, dass auch diese in ihrer Ontogenie ein Larvenstadium durchmachen. Der Bau dieser Larven müsste aber in vielen Dingen als ursprüng-

1) Vergl. S. 361, Einleitung.



licher angenommen werden als der von Siredon. Dem umgewandelten Thiere entsprechend wird auch in der Larvenform der *R. recurrens intestinalis* X. an der ventralen Seite der Kiemenbogen noch nicht so weit vorgedrungen sein wie in der Stufenfolge von Siredon zu den Salamandriden. Die dort einsetzenden Eigenthümlichkeiten der Innervation im ventralen Bereich der Kiemenmusculatur erklärten sich als Cänogenien, die in der zunehmenden Differenzirung der umgewandelten Form ihren Grund hatten. Mit dem Verlust der Ceratobranchialia 2—4 nach der Metamorphose ging eine sich steigernde Schwächung der zugehörigen sensiblen und motorischen Nervengebiete bei den Salamandriden einher. Nur da konnten sie erhalten bleiben, wo entweder bei den erwachsenen Thieren die betreffenden Theile nicht zu Grunde gingen, wie bei *Menopoma*, oder wo die Larvenperiode relativ lange dauerte und die Grösse des erwachsenen umgewandelten Thiers die der Larve nicht übertraf, wie bei Siredon-*Amblystoma*.

Auch bei *Amphiura* führte die Metamorphose zu Rückbildungserscheinungen im ventralen Bereich der Kiemenbogennerven. Aber das Bild, welches uns hier entgegentritt, ist wieder ein anderes. Während bei den Cryptobranchiaten der Glossopharyngeus sich ganz rein erhielt und der zweite Kiemenbogennerv fast allein in das geschwächte ventrale Gebiet des 3. und 4. Kiemenbogennerven eindrang, wird bei *Amphiura* ähnlich wie bei den Salamandriden und bei Siredon der Ersatz fast allein vom *R. recurrens intestinalis* X. geliefert, während gleichzeitig der zweite Kiemenbogennerv mit einem kräftigen Ast für den *M. ceratohyoideus internus* in das Glossopharyngeusgebiet vordringt. Der *R. recurrens intestinalis* X. aber reicht noch nicht in das IX. Gebiet nach vorn. Wenn auch hier ein Vergleich nicht so tief in die Einzelheiten dieser Verschiebung und ihrer Ursache eindringen kann wie bei den Salamandriden und Cryptobranchiaten — es fehlt ja leider noch an der Kenntniss der Larvenform von *Amphiura*, und ähnliche, nahe verwandte entwickelte Formen giebt es auch nicht —, so bleibt doch über die allgemeine Auffassung dieser Veränderungen in der Nervenvertheilung gegenüber der bei den Stammformen anzunehmenden Innervation als Wirkungen der Metamorphose kein Zweifel, und es ist ebenso sicher, dass sie schon in der Larvenform von *Amphiura* vorhanden sind.

Ganz ähnliche Innervationsverhältnisse wie bei *Amphiura* finden wir im ventralen Kiemenbogensgebiet auch bei *Siren*. Der sehr kräftige *M. ceratohyoideus internus* wird von dem IX. und einem starken Ast des 2. Kiemenbogennerven versorgt, die *Mm. subarcuales recti*

und obliqui werden zum kleinern Theil vom 2. Kiemenbogennerven, zum grössern vom R. recurrens intestinalis X. versorgt. *Menobranchnus* und *Proteus* weichen in einem Punkte wesentlich ab. Die Bethheiligung des 2. Kiemenbogennerven an der Innervation des M. ceratohyoideus internus fehlt<sup>1)</sup>. Dieser Muskel ist hier sehr klein und entspricht ganz dem der Salamandridenlarven. Bei *Siren* dagegen ist er zu einem kräftigen Muskel ausgestaltet, ähnlich wie bei den Caducibranchiaten nach der Metamorphose. Eine Erklärung für diese Erscheinung kann in verschiedener Richtung gesucht werden.

Entweder kann man annehmen, dass in der Ahnenreihe von *Siren* ein M. ceratohyoideus internus vorhanden war, welcher nach Form und Grösse dem der Salamandridenlarven entsprach, Spindelform hatte und mittels einer langen dünnen Sehne am Hyoidbogen ansetzte. Die noch jetzt vorhandene starke Ansatzsehne am Hyoidbogen und die Lage zu Nerven und Gefässen steht mit dieser Annahme im Einklang. Der jetzt vorhandene grosse Muskel mit doppelter Innervation (IX. und 2. Kiemenbogennerv) ist dann entwicklungsgeschichtlich unmittelbar von dem kleinen, allen Larvenformen eigenen Muskel abzuleiten, der auch in der Stammesgeschichte von *Siren* einst ausschliesslich vom IX. versorgt wurde. Nicht näher zu bezeichnende mechanische Anforderungen der Bewegung des Mundhöhlenbodens mochten eine Vergrösserung des Muskels verursacht haben, zu der dann der 2. Kiemenbogennerv noch herangezogen werden musste. Es wäre so durch Convergenz eine Aehnlichkeit mit *Amphiuma* entstanden.

Oder aber man kann in dem gleichen Bau den Ausdruck einer Stammesverwandtschaft sehen und annehmen, dass *Siren* einst Vorfahren hatte, deren umgewandelte Formen einen M. ceratohyoideus internus besaßen, gleich dem von *Amphiuma*, und dass die Form des Muskels bei *Siren* der letzte Anklang an diese verloren gegangene umgewandelte Form darstellt. Aber die grossen Unterschiede des übrigen Baues sprechen dagegen. Bei der nahen Verwandtschaft von *Siren* mit *Menobranchnus* und *Proteus* wäre zudem anzunehmen, dass auch sie die Bethheiligung des 2. Kiemenbogennerven aufwiesen. Mir scheint daher die erste Erklärung mehr für sich zu haben. Klarer liegt aber die Sache in dem ventralen Gebiet der hintern Kiemenbogennerven. Hier finden wir Rückbildungserscheinungen im Bereich des 3. und 4. Kiemenbogennerven, welche die bei *Siredon* und *Meno-*

1) Nach nochmaliger Controlle dieser Angabe (1. Theil meiner Arbeit, p. 453 u. 465 Fussnote) durch erneute Präparation halte ich sie nun für gesichert.

*poma* weit überschreiten und an die beiden Salamandriden heranreichen. Der *R. recurrens intestinalis* X. ist in das ventrale motorische Gebiet des 3. und 4. Kiemenbogennerven als Ersatz eingetreten. Stammt nun *Siren* unmittelbar von Urodelen ab, die der oben bezeichneten Stammform nahe standen, so wäre diese Reduction des 3. u. 4. Kiemenbogennerven-Gebiets nicht verständlich. Es wäre nicht ersichtlich, weshalb die Nerven rudimentär wurden, obwohl Skelet und Gefäße sich erhielten und dieselben mechanischen Anforderungen an die Leistungen der Muskeln stellten. Bei *Siredon* hat sich ja sogar ein Kiemenbogennerv hinter dem 4. Kiemenbogen erhalten. Darin findet die Regel ihre Bestätigung, dass die Nerven im Allgemeinen am zähesten die alten Beziehungen festhalten und häufig die letzten Urkunden für weit zurückliegende Veränderungen sind.

Bei *Siren* bedarf also die hochgradige Rückbildung der ventralen Theile des 3. und 4. Kiemenbogennerven ihrer besondern Erklärung. Leicht verständlich scheint sie mir unter der Annahme, dass in der Stammesgeschichte von *Siren* einst eine hoch differenzirte Metamorphose bestand, die mit dem Untergang der vom 3. und 4. Kiemenbogen versorgten ventralen Musculatur einherging und dadurch auch in der Larvenform analoge Cänogenien hervorrief, wie wir sie bei den Salamandridenlarven fanden.

Nach Verlust der umgewandelten Form blieb der rudimentäre Charakter auf diesem Gebiet bestehen. Auf andern Gebieten kam es zu neuen Veränderungen, die nur diesem Zweige des Urodelenstammes zukommen, theils erblicken wir Rückbildungs- theils Neubildungserscheinungen. Im Facialisgebiet sind es die eigenartigen Ausbildungen der *Mm. cephalo-hyo-mandibularis* und *levator hyoidei*, die durch die erhöhten mechanischen Anforderungen an das Skelet bedingte Umschliessung des Facialisstammes von einem längern Knochen canal und die Entfernung des Austritts des *R. palatinus* von dem der übrigen Aeste, das starke Uebergreifen des Facialis in das ventrale Trigemimusgebiet, welche den eigenthümlichen, von den Caducibranchiaten abweichenden Charakter des Baues von *Siren* kennzeichnen.

Die Rückbildung der Kiemenspalte zwischen Hyoid- und 1. Kiemenbogen bedeutet den Verlust einer Eigenthümlichkeit aller echten Larvenformen.

Der Austritt des IX. aus einer in der Regel durch Knochen- substanz völlig abgeschlossenen besondern Oeffnung ist aus gleichen Gründen zu verstehen wie die Gestaltung des Facialis canals.

Das dorsale Kiemennerven-Gebiet zeigt im Uebrigen Uebereinstimmung mit den andern Urodelen, das ventrale wurde bereits besprochen. Von besonderm Interesse ist die Kehlkopfgegend. *Siren* war eins der vier Urodelen, welche die Wanderung des Kehlkopfs nach vorn zeigten. Aehnlich wie bei *Amphiuma* haben die hintern Theile des M. dorso-laryngeus die Function der Zusammenschnürung des Pharynx und gleichzeitigen Offenhaltung der Trachea übernommen, indem sie Anheftung an der Seite der Trachea gewannen. Die vordern Bündel dieser Pars trachealis bilden mit dem M. laryngo-trachealis ventralis eine Inscriptio tendinea, die mit der Trachea unmittelbar hinter dem Kehlkopf verwachsen ist. Die Zugrichtung des Muskels setzt sich so durch Vermittlung des Lig. hyolaryngeus bis zur Hyoid-copula fort. Die Pars trachealis des Dorsolaryngeus schliesst bei *Siren* unmittelbar an die Pars laryngea an. Bei *Amphiuma* dagegen sind sie durch einen weiten Spalt von einander getrennt.

Während im Bau des M. dorso-laryngeus aber noch eine gewisse Uebereinstimmung mit dem von *Amphiuma* festzustellen ist, weicht, wie in Anlage X hervorgehoben, der Bau des M. interbranchialis 4 ganz von den bei *Amphiuma* gefundenen Verhältnissen ab. Der vordere Theil entspringt am Ceratobranchiale 3 und 4 und begiebt sich zum Hypobranchiale 2, ähnlich wie der vordere Theil des M. interbranchialis 3 bei *Proteus*; der Rest geht mit Ausnahme von wenigen Fasern dorsal vom M. dorso-laryngeus zur Seitenwand der Trachea und zur Pharynxwand und hat damit ebenfalls eine ganz neue Lage und Function gewonnen, indem er den Pharynx zusammen zu schnüren vermag, ohne zugleich auf die Trachea und den Truncus arteriosus zu wirken.

Die bereits bei *Amphiuma* gelockerte Beziehung des M. interbranchialis 4 zu dem Truncus arteriosus ist also vollständig aufgegeben. Er ist zum Theil zu einem Synergisten der Pars trachealis des Dorsolaryngeus geworden, zum Theil hat er neue Functionen durch den Ansatz am Hypobranchiale 2 gewonnen, die bei *Proteus* wiederkehrt. Dazu kommt der M. omo-arcualis, welcher seiner Innervation nach ebenfalls zum M. interbranchialis 4 gehört. Er kommt in rudimentärer Form auch *Menobranchus* und *Proteus* zu. Ausserdem hat nur noch *Ellipsoglossa* ein Muskelbündel, das auf die Existenz des gleichen Muskels bei der Larve schliessen lässt.

Der Ausblick nach der phylogenetischen Entstehung dieser Verhältnisse zeigt, dass auch hier wohl ein gemeinsamer Ausgangspunkt für beide Formen vorgelegen hat, dass aber von diesem aus

wie auf allen andern Gebieten getrennte Wege eingeschlagen worden sind.

Noch deutlicher wird dies bei Betrachtung der Kehlkopfmusculatur.

Alle Caducibranchiaten besitzen einen Sphincter laryngis, neben dem die *Mm. laryngei dorsales* und *ventrales* verschiedenartige Grade der Ausbildung oder Rückbildung aufweisen. Die Ringmuskeln liegen bei allen hinter, caudal von der Ansatzsehne des *M. dorso-laryngeus*. Auch *Siren* hat einen Ringmuskel. Und das Aussehen desselben lässt zunächst nicht ahnen, wie gross die Verschiedenheiten seines Baues und seiner Lage von denen aller Caducibranchiaten sind. Von der ventralen Seite her gesehen, scheint sich die Structur am meisten an die bei *Menopoma* anzuschliessen. Aber die Präparation zeigt, dass die Ringmuskelfasern oral von dem Ansatz des *M. dorso-laryngeus* ganz oberflächlich die an der Seite durch eine Zwischensehne unterbrochenen Theile, die *M. laryngei*, als dünne Schicht bedecken.

Die unmittelbare Ableitung dieses Zustandes von dem bei *Amphiuma* und bei den Cryptobranchiaten gefundenen ist ebenso wenig möglich wie bei dem Bau des *M. dorso-laryngeus* und *interbranchialis* 4. Die meiste Aehnlichkeit scheint mir *Menopoma* zu haben, bei dem der *M. dorso-laryngeus* eine zweite Anheftung am *Processus muscularis accessorius* gewonnen hat. Von dieser Stelle und weiter oral von der Sehne entspringen die *Mm. laryngei dorsales* und *ventrales*. Denkt man sich diese Sehne mit den zugehörigen Theilen des *Mm. laryngei* fort, so ist der Zustand demjenigen von *Siren* annähernd gleich geworden. Ich nehme an, dass der Punkt des Kehlkopfknorpels, an welchem bei *Siren* der *M. dorso-laryngeus* ansetzt, dem *Processus accessorius* von *Menopoma* entspricht und der echte palingenetische *Proc. muscularis* vor dem Sphincter gesucht werden müsste. Ich sehe in dem Sehnenstreifen von der Seite des Sphincters, welcher von dem *Processus accessorius* nach vorn zur Spitze des Kehlkopfknorpels zieht — derselbe war bei dem untersuchten Exemplar nur an der einen Seite deutlich ausgeprägt — ein Rudiment der ursprünglichen Sehne des *M. dorso-laryngeus*. Die Wanderung des Kehlkopfs nach vorn hat hier also, von dem gleichen Zustand ausgehend wie bei *Menopoma* und *Amphiuma*, zu weitgehenderen Veränderungen geführt. Der Sphincter ist durch Aufgabe des ursprünglichen Ansatzes des *M. dorso-laryngeus* unter Vermittlung einer langen Sehne und durch die Rückbildung der von dieser ausgehenden Theile der *Mm. laryngei* an die Oberfläche gerückt und liegt nun oral von dem neuen Muskelansatze, dem *Proc. muscularis accessorius*, der gleichzeitig den *Mm. laryngei* bei ihrer Fortbildung in der bei *Siren* ein-

geschlagenen Richtung neue Ansatzpunkte bot. Ihre Anordnung zu einem Ringmuskel mit 4 Quadranten bildete bei zunehmendem Dickenwachstum an der Seite des Kehlkopfknorpels die breiten Zwischensehnen aus, und dadurch wurde der frühere Sphincter allmählich entbehrlich. Nur als schwache oberflächliche Schicht bleibt er erhalten.

Nicht allein der *M. dorso-laryngeus*, sondern auch die *Mm. laryngei* haben also hier ihre eigenartigen Verstärkungen erfahren; die der letztern beschränkt sich aber nicht auf den Larynx selbst, sondern lässt auch einen neuen Muskel entstehen, welcher ventral von Kehlkopf und Trachea liegt, den *M. laryngo-trachealis ventralis*. Die *Inscriptio tendinea* zwischen ihm und dem mittlern Theile des *M. dorso-laryngeus* ist eine Fortsetzung der *Inscriptio tendinea* zwischen *Pars laryngea M. dorso-laryngei* und den *Mm. laryngei dorsales* und *ventrales*. Diese *Inscriptio* ist also weder im Bereich des Kehlkopfs noch in dem der Trachea frei wie bei den Salamandriden und *Siredon*, sondern mit dem Laryngotracheal-Skelet verwachsen. Damit ist ein Weg angebahnt, der auch bei *Menobranchus* und *Proteus* zu etwas andern mit Rückbildungserscheinungen verbundenen Umformungen geführt hat.

Bei *Menobranchus* bildet der *M. dorso-laryngeus* eine breite Platte, welche accessorische Ursprünge an dem *Lig. branchio-pectorale* gewonnen hat und mit einer Portion den Pharynx dorsal umfasst. Auch bei *Proteus* ist der auf die Dorsalfascie beschränkte Ursprung des Muskels bedeutend verbreitert. Bei beiden Formen ist sein Ansatz nicht auf eine kleine Stelle an der *Cartilago lateralis* beschränkt und durch eine Sehne vermittelt wie bei den *Caducibranchiaten*, sondern die Muskelfasern selbst setzen in einer breiten Linie an der Seite des Laryngotracheal-Skelets an. Ventral sind sie von dem breiten *M. interbranchialis 3* überlagert. Bei *Siren* und *Amphiuma* war eine Vorwärtswanderung des Kehlkopfs die Ursache für die Verbreiterung des Muskels gewesen. Sollte nicht bei *Proteus* und *Menobranchus* aus der Verbreiterung des Muskels darauf geschlossen werden dürfen, dass in ihrer Phylogenie einst auch ein Stadium vorhanden war, in dem der Kehlkopf eine ähnliche Configuration zeigte wie bei *Siren*?

Im Allgemeinen bieten *Menobranchus* und *Proteus* gegenüber *Siren* zahlreiche Reductionserscheinungen dar. Die stammesgeschichtliche Verwandtschaft der drei Formen ist, nach den zahlreichen übereinstimmenden Merkmalen zu urtheilen, eine ziemlich enge und mag etwa ebenso nahe sein wie die der Salamandriden mit *Siredon*, während die der *Cryptobranchiaten* mit *Ellipsoglossa* und *Ranodon* von mir als eine bedeutend nähere geschätzt wird. Die Verschiedenheiten (Lage

des R. jugularis VII. bei *Siren* und *Menobranchus* vor dem M. cephalo-dorso-mandibularis, bei *Proteus* hinter und medial von dem grössern Theil desselben, Ausbildung der ventralen Kiemenmusculatur) stehen ungefähr auf der gleichen Höhe wie in dem Ast des Urodelenstamms, welchem Siredon und die Salamandriden angehören. Dass *Proteus* und *Menobranchus* unter einander näher verwandt sind als mit *Siren*, ist mir unwahrscheinlich. Bei ihnen haben vor Allem die Theile eine besonders starke Rückbildung erfahren, welche bei den Caducibranchiaten ihre höchste Ausbildung nach der Metamorphose erlangen, so der M. ceratohyoideus internus und die Extremitätenmusculatur. Auch die rudimentäre Form der Lungen ist hierher zu rechnen, und mit ihr hängt natürlich auch die der Luftwege eng zusammen, Kehlkopf und Luftröhre sind relativ von geringerer Grösse als bei *Siren* und den Caducibranchiaten. Aber das würde Alles noch nicht beweisen, dass Kehlkopf und Luftröhre einst ein Stadium durchgemacht haben, welches dem von *Siren* ähnlich war. Hier führt nun die Untersuchung des Kehlkopfes selbst ein Stück weiter.

Alle Formen, denen die Wanderung des Kehlkopfs nach vorn eigen ist, mit Ausnahme von *Amphiuma*, zeigen eine charakteristische, nur ihnen eigene Umgestaltung der Trachea: die beiden Seitenpolster verschmelzen dorsal dicht hinter dem Kehlkopf und bilden so für eine verschieden lange Strecke ein dickwandiges Rohr, das nur ventral einen von einer Membran verschlossenen Schlitz hat. Von da an, wo diese Verschmelzung aufhört, zeigt sich in der dorsalen Mittellinie ein drittes Faserpolster, welches bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* streckenweise zu einem Knorpelstabe umgewandelt ist, bei *Siren* nur vereinzelt Knorpelkerne enthält. Auch in den beiden Seitenpolstern treten an bestimmten Stellen Knorpelkerne auf.

Bei *Menobranchus* finden wir caudal vom hintern Ende der Cartilago lateralis ein die Trachea seitlich und dorsal umlagerndes straffes, ziemlich dickes Bindegewebspolster, das ventral auch hier durch eine Membran zu einem Rohr geschlossen wird. Bei *Proteus* treten auch weiter nach den Lungen in diesem in der Verlängerung der Cartilago lateralis noch einzelne kleine Knorpelkerne auf, wie bei *Menopoma* und *Amphiuma*<sup>1)</sup>. Bei *Menobranchus* fand ich auch in der dorsalen Mittellinie Verdickungen und Zellanhäufungen in der Trachealwand, die meines Erachtens nur auf rudimentäre Knorpelkerne bezogen werden können und dafür sprechen, dass die Trachea einst länger war als jetzt und dass ihre Wand den Bau auswies, wie wir ihn jetzt

1) Vergl. hier auch die Angaben H. H. WILDER'S und E. GÖPPERT'S.

noch bei *Siren* finden. Danach liegt der Versuch nahe, auch in dem Kehlkopfknorpel von *Menobranthus* und *Proteus* auf Rückbildungserscheinungen zu fahnden und aus ihnen auf die einstmalige Gestalt in der Vorfahrenreihe zu schliessen. Dass die breite Knorpelplatte der Cartilago lateralis von *Proteus* und *Menobranthus* der von *Siren* homolog ist, scheint mir gesichert, und ich stimme hier mit E. GÖPPERT ganz überein. Die Verbreiterung ist auch im Verhältniss zur Länge eine kaum beträchtlichere als bei *Siren*. Auch der Muskelansatz des M. dorso-laryngeus unmittelbar an der Seite des Knorpels ohne Sehne stimmt in diesem bedeutungsvollen Punkt mit *Siren* überein. Oral von dem Ansatz begleitet den Knorpel wie bei *Siren* ein dickes Band, von welchem auch bei *Menobranthus* die oralsten Bündel des Laryngeus dorsalis entspringen. Dieser Muskel und noch mehr der Laryngeus ventralis ist nun im Vergleich zu dem von *Siren* viel schwächer. Während er hier unmittelbar hinter dem Kehlkopfeingang als ein dicker Muskel beginnt, ist bei *Menobranthus* eine lange Strecke hinter dem Aditus laryngis frei von Muskelfasern. Auch da, wo die beiden Laryngei von der Knorpelplatte entspringen, sind sie viel schwächer als bei *Siren*. Dem entsprechen die Rückbildungserscheinungen an den Knorpeln selbst: das Auftreten von nach Alter und Individuen sehr variablen Löchern in der Knorpelplatte. Während bei *Siren* die Knorpel beider Seiten am caudalen Ende des Larynx dorsal und ventral mit einander verbunden sind, fehlen diese sich vereinigenden, bezw. durch Bindegewebe verlötheten Vorsprünge, von denen der ventrale das Ende der primitiven Cartilago lateralis laryngis bildet, hier gänzlich. Dem entsprechend hat auch das Kehlkopflumen eine andere Form angenommen. Während es bei *Siren* und den Caducibranchiaten auf dem Querschnitt kreuzförmig ist, hat es bei *Menobranthus* die Gestalt eines liegenden H angenommen.

Alle diese Erscheinungen sind in Uebereinstimmung mit der rudimentären Form der Lungen und ihres Kreislaufes und der Verminderung der Zahl der Kiemenbogen um einen, sowie der rudimentären Ausbildung der ventralen Kiemenmuskeln als Rückbildungen leicht verständlich, während der umgekehrten Ableitung des Baues von *Siren* und der Caducibranchiaten von *Menobranthus* und *Proteus* doch eine Schwierigkeit in den Weg tritt.

E. GÖPPERT<sup>1)</sup> meint, dass das Kehlkopf-Luftröhren-Skelet der Caducibranchiaten von dem der Perennibranchiaten *Menobranthus* und

---

1) In: Morph. Jahrb., V. 22, 1895, p. 53.



*Proteus* so abzuleiten sei, dass ursprünglich bei allen Urodelen M. dorso-laryngeus und Mm. laryngei unmittelbar neben einander am Kehlkopfknorpel Befestigung nahmen, wie das jetzt noch bei *Menobranchnus* und *Proteus* der Fall ist. Bei den Caducibranchiaten bildete der Knorpel sich an diesen Stellen zurück, und so sei die Inscriptio tendinea zwischen M. dorso-laryngei entstanden, die wir bei den Caducibranchiaten finden.

Zwischen beiden aber steht *Siren*, deren Mm. laryngei zum Theil von einer Zwischensehne entspringen und deren Kehlkopfknorpel nichts von den Rückbildungserscheinungen zeigen, deren Beginn bei *Proteus* und *Menobranchnus* bereits deutlich erkennbar sind. *Siren* passt also in diese Ableitung, wie mir scheint, nicht hinein.

Wenn man dazu alle die Thatsachen berücksichtigt, welche zeigen, dass wohl *Menobranchnus* und *Proteus* einst *Siren*-ähnliche Vorfahren gehabt haben, nicht aber umgekehrt, so wird man auch in dem Bau des Kehlkopfs jener beiden Perennibranchiaten keine primitiven Charaktere sehen dürfen.

Ich nehme an, dass die Vorfahren von *Proteus* und *Menobranchnus* einst 4 Kiemenbogen hinter dem Hyoid besaßen, tetraanche Perennibranchiaten waren, deren Kehlkopf wie bei *Siren* nach vorn gewandert war. An Stelle des rudimentär werdenden echten Processus muscularis an dem Ende der Cartilago lateralis laryngis, welches dem Kehlkopfeingang zugekehrt ist, entwickelte sich ein Processus muscularis accessorius hinter dem Ringmuskel. An ihm befestigte sich der M. dorso-laryngeus unmittelbar ohne Vermittlung einer Sehne, und er wurde auch den Mm. laryngei ein neuer Stützpunkt, den sie unter Aufgabe der Sehne schliesslich allein noch zur Anheftung benutzten. Damit mag eine weitere Verbreiterung des Knorpels im Bereich dieses Ansatzes einhergegangen sein. Mit dem Verlust des 4. Kiemenbogens scheint die Verschiebung des Kehlkopfs nach vorn aufgehört zu haben. Damit erhielt die Pars laryngea M. dorso-laryngei in Folge des vor ihr frei werdenden Platzes wieder die Möglichkeit, ohne, wie bei *Siren* und *Amphiuma*, einen Bogen zu beschreiben, in rein transversaler Richtung zu dem Kehlkopf zu gelangen. Gleichzeitig traten mit der fortschreitenden Rückbildung der Lungenathmung auch Rückbildungserscheinungen im Bereich des Kehlkopfs auf. Die Mm. laryngei wurden schwächer, und in den Knorpelplatten bildeten sich Löcher, die bis zur vollständigen Auflösung des mittlern Theils der Knorpelplatte führen können, so dass nur eine mediale und laterale Spange übrig bleibt. Auch das Trachealskelet verliert die noch bei *Proteus* vorhandenen Knorpel-

kerne vollständig, deutet aber durch die Faserpolster an der Seite und in der dorsalen Mittellinie noch den in der Vorfahrenreihe einst vorhandenen *Siren*-ähnlichen Bau an.

### Zusammenfassung.

Die Untersuchung der in diesem 2. Theil bearbeiteten Urodelformen hat die Ergebnisse des 1. Theils vervollständigt und verbessert.

1) Sie hat gezeigt, dass die Anlage der 1. Schlundspalte zwischen Kiefer- und Hyoidbogen hinter dem ganzen Facialisstamm liegt und dass nur der *R. palatinus* seine Aeste vor ihr am Mundhöhlendach verbreitet, wie dies die *Rr. pharyngei* der Kiemenbogennerven auch thun. Nur ein Ast des *R. palatinus*, welcher vor der 1. Schlundspalte am Kieferbogen sich verzweigte, könnte daher als *R. praetrematicus* bezeichnet werden, wie die *Rr. praetrematici* der Kiemenbogennerven auch als Aeste der *Rr. pharyngei dorsales* auftreten.

In der Ontogenie ist auch das motorische Trigeminalggebiet, dessen ventraler Muskel *M. intermandibularis* um diese Zeit bereits vorgebildet ist, Anfangs durch die 1. Schlundspaltenanlage von dem des Facialis in seiner ganzen Ausdehnung geschieden. Später bildet sich mit dem Schwunde der 1. Schlundspalte die *Plica hyomandibularis* als eine secundäre Schleimhautfalte hinter dem ventralen Schleimhautast des Facialis, dem *R. alveolaris*, aus und senkt sich in die Lücke zwischen dem ventralen motorischen Gebiet des Trigenimus und des Facialis ein. Der *R. alveolaris* ist daher als ein Homologon der *Chorda tympani* der Säuger zu betrachten, und die *Plica hyomandibularis* liegt an derselben Stelle, an welcher sich bei den Säugern die *Tuba Eustachii* und die Paukenhöhle ausbildet. Ihre Versorgung durch den *R. pharyngeus dorsalis* und *praetrematicus* des *Glossopharyngeus* bietet weitere Vergleichspunkte.

2) Die Frage nach der Entstehung der IX.—VII. Anastomose führte zu der Annahme, dass auch der Hyoidbogen in der Ontogenie einst ein Kiemenbüschel hatte, wie es noch jetzt die folgenden drei Kiemenbogen tragen, und dass im Bereich dieses Hyoid-Kiemenbüschels sich zuerst periphere Verbindungen zwischen Facialis- und Glossopharyngeusgebiet hergestellt haben. Die Verbindungen betrafen, wie jetzt noch bei den folgenden Kiemenbüscheln, sowohl das motorische wie auch das sensible Gebiet. Der ursprünglich an der Peripherie gelegene Nervenplexus wurde dann nach dem Schwunde des Kiemen-

büschels von der Facialismusculatur überlagert (*Amphiuma*) und rückte endlich ganz in die Tiefe an die Seite der Labyrinthkapsel (Perennibranchiaten, Cryptobranchiaten, Salamandriden, Siredon).

Der sensible Antheil des Plexus blieb nur bei einigen Urodelen in spärlichen Resten erhalten (Siredon), während der motorische dadurch zu stärkerer Ausbildung gelangte, dass sich aus den *Mm. levatores* und *depressores branchiarum* zwischen dem dorsalen Theil des 1. Kiemenbogens und dem Hyoidbogen lateral von der hyobranchialen Schlundspalte der *M. ceratohyoideus externus* ausbildete, von dem aus Muskelelemente in das dorsale und ventrale Facialisgebiet einwanderten und die reine Facialismusculatur allmählich verdrängten. Dieser Process machte auch noch weitere Fortschritte, als die Metamorphose schon hoch organisirt war und ein *M. ceratohyoideus externus* im umgewandelten Zustande nicht mehr vorhanden war, und zwar dadurch, dass während der Larvenperiode immer mehr Elemente der gemischten IX.—VII. Musculatur zum Aufbau der ursprünglich nur vom Facialis gelieferten Muskeln der umgewandelten Form verwandt wurden.

3) Auch die Einwanderung der hintern Kiemenbogennerven und des *R. intestinalis X.* in das ventrale Glossopharyngeusgebiet ist von dem gleichen Gesichtspunkte aus ontogenetischen Verschiebungen zu verstehen, welche in der Folge der Generationen im Stamm der Caducibranchiaten immer mehr Elemente des 2. Kiemenbogennerven und des *R. intestinalis X.* in den *M. ceratohyoideus internus* beförderte.

4) Für den Verlust von wenigstens einem Kiemenbogen hinter dem Ceratobranchiale 4 sprechen ausser der bereits früher (1. Theil) mitgetheilten Anordnung der Musculatur hinter dem Ceratobranchiale 4 zu dem Rudiment der 5. Kiemen-(6. Schlund-)Spalte bei *Triton* und *Salamandra*-Larven Thatsachen aus der Ontogenie von Siredon, nämlich das Vorhandensein eines 5. Kiemenbogennerven und das Vorkommen eines 5. Kiemenplättchens.

Es kann danach jetzt kaum noch zweifelhaft sein, dass es in der Phylogenie des Amphibienstammes pentanche Urodelen gegeben hat, die bereits mit Kehlkopf und Luftröhre ausgestattet waren und wahrscheinlich auch im übrigen Bau keine wesentlichen Verschiedenheiten von den tetranchen darboten.

Eine Frage bleibt es, wie in diesem Stadium die Metamorphose verlief. Es wäre wohl denkbar, dass auch im pentanchen Stadium Caducibranchiaten und Perennibranchiaten neben einander bestanden. Da ferner die Rückbildung eines Kiemenbogens unter den jetzt lebenden

Caducibranchiaten beispiellos ist, liegt die Vermuthung nahe, dass der Uebergang von den pentanchen Urodelen zu den tetranchen durch Perennibranchiatenformen vermittelt wurde, wie auch der weitere Verlust des Ceratobranchiale 4 und der Uebergang zu trianchen Urodelen uns jetzt bei Perennibranchiaten, *Menobranchnus* und *Proteus*, vor Augen tritt. Die hierdurch verursachten Erscheinungen hinter dem Ceratobranchiale 3 bei *Menobranchnus* und *Proteus* sind durchaus analoge wie die, welche bei allen Larvenformen und *Siren* hinter dem Ceratobranchiale 4 auftreten und hier zu der Vermuthung Anlass gaben, dass ein Ceratobranchiale 5 fortgefallen ist. Auch in der Ontogenie von *Menobranchnus* wird das Ceratobranchiale 4 nicht mehr angelegt (PLATT), eben so wenig wie bei den Caducibranchiaten das Ceratobranchiale 5.

Die jetzt bestehende Metamorphose bei den Caducibranchiaten würde dann im Urodelenstamme als eine phylogenetisch sehr junge Neuerwerbung anzusehen sein, die nicht älter ist als das tetranchen Urodelenstadium. Die jetzt lebenden Caducibranchiaten wären mithin sämmtlich von tetranchen Perennibranchiaten abzuleiten und diese von pentanchen Perennibranchiaten. Dass neben den jetzt genannten pentanchen Caducibranchiaten standen, ist nicht unwahrscheinlich.

Nach dem Befunde der Kiemenbüschelrudimente am Mandibular- und Hyoidbogen muss man annehmen, dass es einst Larvenformen gegeben hat, die auch an diesen Visceralbogen mit Kiemenbüscheln ausgestattet waren. Der Verlust derselben in der ontogenetischen Entwicklung des Einzelindividuums wird mit einer Art Metamorphose einhergegangen sein, die auch Veränderungen an andern Theilen der Kiemenregion mit sich brachte. Aus dieser Metamorphose wurde ja die Entstehung des *M. ceratohyoideus externus* abgeleitet. Ob sie aber nicht in noch viel frühern Zeiten der Urodelenphylogenie ihren Platz hatte als die des pentanchen Stadiums, bleibt wohl eine offene Frage.

Der Vergleich von *Siren* mit den Larven der Caducibranchiaten zeigt uns in dem Schwunde der hyobranchialen Schlundspalte den Verlust eines Larvencharakters beim Uebergang von der tetranchen Caducibranchiaten- in die tetranchen Perennibranchiatenform. Es ist wohl möglich, dass der Verlust des Hyoid-Kiemenbüschels bei einer ähnlichen Gelegenheit stattgefunden hat.

Meine Annahme geht also dahin, dass im Amphibienstamme die Metamorphose bereits in weit zurückliegenden Zeiten bestanden hat,

dass die umgewandelten Formen zwar mancherlei Cänogenien in den Larvenformen hervorriefen, selbst aber in der Reihe der Generationen wiederholt dadurch verloren gingen, dass aus den Caducibranchiaten Perennibranchiaten sich entwickelten, welche nach längerem Zwischenstadium aufs Neue, polyphyletisch oder auf Grund der vererbten Anlage, als Atavismus gewissermaassen, neue Metamorphosen hervorbrachten.

Auch die Metamorphose der Anuren, die völlig andern Verlauf nimmt als die der Urodelen, fällt unter diesen Gesichtspunkt. Die Embryologie der Anuren hat es höchst wahrscheinlich gemacht, dass auch in ihrer Phylogenie einst ein Urodelenstadium mit einer Metamorphose vorhanden war, aus der sich schwerlich die der recenten Anuren unmittelbar entwickelt haben kann.

5) Die Metamorphose der jetzt lebenden tetranchen Caducibranchiaten ist keine gleichförmige. Die eine Reihe führt über *Siredon-Amblystoma* zu den Salamandriden. Der Verlust der Ceratobranchialia 2, 3 und 4 ist ihr eigen. Die bei *Amblystoma* vorbereitete Lösung des Hyoidbogens aus seiner mittlern Verbindung mit der Copula ist bei den Salamandriden vollendet und hat zu der Differenzirung der ventralen Facialismusculatur in einen M. subhyoidens (genio-hyoideus lateralis, WALTER) und einen M. inter ossa quadrata geführt. Eine Divergenz im Salamandridenstamm, von dem *Amblystoma*-Stadium aus gerechnet, liegt darin, dass das Hypohyale bei *Salamandra* nach der Metamorphose erhalten bleibt, bei *Triton* zu Grunde geht.

Auch *Amblystoma* besitzt z. B. im Bau des Kehlkopfs und des Kopfskelets einige Besonderheiten, die eine divergente Weiterentwicklung der Metamorphose von einem mit den Salamandriden gemeinsamen Ausgangspunkt verrathen.

Wenn man von wenigen auf die Eigenthümlichkeiten des Baues nach der Metamorphose zu beziehenden Cänogenien in der Larvenform absieht, ist der Bau dieser ein ganz übereinstimmender. Mit der höhern Differenzirung der Metamorphose scheint allgemein die Differenz zwischen der Grösse der Larve und der des ausgewachsenen Thieres sich vergrössert zu haben.

Fraglich bleibt, ob in der Phylogenie dieser Reihe als Zwischenstufen einst eine Metamorphose bestand, aus welcher umgewandelte Formen mit 4, 3 oder 2 Ceratobranchialia hervorgingen? Die Ontogenie, im Besondern die Metamorphose, hat keine Merkmale dafür erhalten.

Der zweiten Reihe gehören *Menopoma*, *Cryptobranchus*, *Ellipsoglossa* und *Ranodon* an. Die Verknöcherung der beiden Stücke des 2. Kiemenbogens zur Bildung einer Stütze für die beiden folgenden und die Vereinigung der beiden Theile des 1. Kiemenbogens zu einem mit dem zweiten nur lose und beweglich verbundenen federnden Knorpelstabe kennzeichnet das Kiemenbogenskelet von *Menopoma*. Die Wiederkehr der Verknöcherung des 2. Kiemenbogens und der Lösung der mittlern Verbindung desselben mit den knorpeligen 1. Kiemenbogen bei *Cryptobranchus*, *Ellipsoglossa* und *Ranodon* lässt darauf schliessen, dass auch diese Urodelen einst ein *Menopoma*-Stadium mit 4 Kiemenbogen gehabt haben.

Ob Zwischenformen mit 3 Kiemenbogen existirten, bleibt fraglich.

*Ellipsoglossa* und wahrscheinlich auch *Ranodon* haben polyphyletisch eine Salamandriden-ähnliche Beschaffenheit in dem Bau ihres Hyoid-Kiemenbogen-Skelets und seiner Musculatur angenommen.

Die mangelnde Kenntniss von der Entwicklung dieser asiatischen Urodelen lässt die Frage in der Schwebe, ob in der Ontogenie, etwa während der Metamorphose, ein Stadium mit 4 Kiemenbogen ohne die sonstigen Larvencharaktere durchlaufen wird. Die Anatomie der entwickelten Form macht es aber nicht wahrscheinlich. Es wäre nicht unmöglich, dass die in der Phylogenie von *Ellipsoglossa* und *Ranodon* wohl sicher anzunehmende umgewandelte Form mit 4 Kiemenbogen abgestossen worden ist, ohne in der Ontogenie mehr als Cänogenien zu hinterlassen.

Von einer dritten Reihe der Caducibranchiaten ist nur *Amphiuma* als Vertreter übrig geblieben. Die starke Verknöcherung des Hyoid- und 1. Kiemenbogens und der Schwund des Hypobranchiale 2 geben ihm eine Sonderstellung. Viele primitive Charaktere paaren sich mit einseitigen Fortbildungs- und Rückbildungserscheinungen. Die Verwandtschaft mit den beiden andern Reihen der Caducibranchiaten ist eine weiter entfernte als die jener unter einander.

Allen umgewandelten Caducibranchiatenformen fehlt ein *M. ceratohyoideus externus*.

Neben den Caducibranchiaten stehen als 4. Reihe der Urodelen endlich die Perennibranchiaten. Befunde in dem Bau der Kiemenmuskeln und ihrer Innervation sprachen dafür, dass auch sie einst eine Metamorphose besaßen, dass sie von tetranchen Caducibranchiaten

abstammen. Nach dem Verlust der umgewandelten Form bildete die Larve sich in eigenartiger Weise weiter. Dies führte zu regressiven Veränderungen, zum Verlust der hyobranchialen Spalte bei allen dreien, zu dem des Ceratobranchiale 4 auch in der Ontogenie und dem Rudimentärwerden des Hypobranchiale 2 bei *Menobranchus* und *Proteus*.

6) Aus dem wie vielten Visceralbogen die Cartilago lateralis laryngis hervorgeht, lässt sich vor der Hand nicht bestimmen. Die Zahl 6 für den Kiemenbogenknorpel hinter dem Hyoid, aus welchem der Kehlkopfknorpel entstand, ist die niedrigste, welche man annehmen kann. Es ist aber nicht auszuschließen, dass noch mehr Visceralbogen als einer hinter dem letzten bei den tetranchen Urodelen vorhandenen Kiemenbogenknorpel und vor der Cartilago lateralis verloren gegangen sind.

Der M. dorso-laryngeus gehört als dorsaler Muskel zu dem Visceralbogensegment, aus welchem die Cartilago lateralis hervorging, und setzte zur Zeit, als sie noch einen Visceralbogen darstellte, unmittelbar an dem Knorpel an. Hinter diesem bestand vermuthlich wie bei den jetzt lebenden Urodelen hinter dem Ceratobranchiale 4 eine Inscriptio tendinea zwischen den hintern Bündeln des Dorso-laryngeus und denen des an dem Kiemenbogenknorpel ansetzenden M. interbranchialis, der die Mm. laryngei aus sich hervorgehen lässt.

Mit der fortschreitenden Verkleinerung des Visceralbogenknorpels, welche die Uebernahme der neuen Function im Dienste des Luftweges mit sich brachte, ging die unmittelbare Verbindung dieser Muskeln

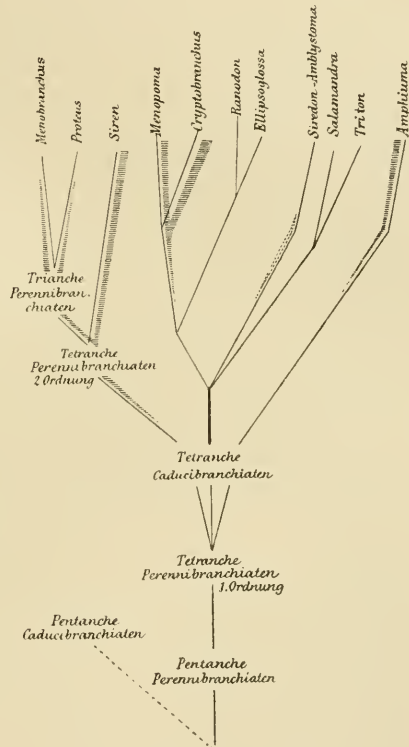


Fig. E. Stammbaum der Urodelen. Die Schraffirung deutet die polyphyletisch in 3 Urodelenstämmen entstandene Wanderung des Kehlkopfs nach vorn an.

mit dem Knorpel verloren. Ob der Knorpel sich einfach in Sehnen-  
gewebe umwandelte oder ob andere Vorgänge hier mit gespielt haben,  
steht dahin. Das so erreichte Stadium ist das primitivste, welches  
unter den jetzt lebenden Urodelen zu finden ist, bei *Ellipsoglossa*, den  
Salamandridenlarven und den Jugendformen von *Siredon*. Wenig ver-  
ändert tritt uns dieser Befund auch bei *Cryptobranchus* und *Amphiuma*  
entgegen. Schon bei *Ellipsoglossa* enthält das Tracheal-Skelet einen  
Knorpelfaden in einem paarigen, beiden Seiten der Luftröhre anliegen-  
den Faserpolster, das sich auch mit der *Cartilago lateralis laryngis*  
verbindet. Die Herkunft dieses Knorpels ist dunkel. In der Onto-  
genie der Salamandriden und von *Siredon* tritt er selbständig in Form  
mehrerer kleiner Knorpelinseln auf, und auch bei *Ellipsoglossa* besteht  
keine Verbindung mit der *Cartilago lateralis laryngis*. Es wäre ebenso wohl  
denkbar, dass diese Knorpelkerne von einem oder mehreren Kiemen-  
bogenknorpeln hinter demjenigen der *Cartilago lateralis* abstammen,  
wie dass sie secundäre Abschnürungen der *Cartilago lateralis* oder  
Neubildungen darstellen. Am Hyoid-Kiemenbogen-Skelet fehlt es  
nicht an Beispielen für das eine oder das andere.

Diese Knorpel nehmen mit der Verlängerung der Trachea unter  
der Vorwärtswanderung des Kehlkopfs bei *Amphiuma* und den Crypto-  
branchiaten an Umfang zu und erhalten je nach den mechanischen  
Anforderungen verschiedene Gestalt und Ausdehnung. Bei den Crypto-  
branchiaten verschmelzen einzelne Knorpelstücke mit der *Cartilago*  
*lateralis laryngis* und bilden einen *Processus trachealis* an ihr. Durch  
Angliederung neuer Theile entsteht so ein breiter Knorpel, an welchem  
sich seitlich, dicht hinter dem Ringmuskel bei *Menopoma*, eine zweite  
Verbindung mit dem *M. dorso-laryngeus* bildet. *Siren* zeigt in so fern  
einen noch weitern Fortschritt auf diesem unabhängig von *Menopoma*  
betretenen Wege, als hier der ursprüngliche *Processus muscularis*, an  
welchem der *M. dorso-laryngeus* durch Vermittlung einer Sehne an-  
setzte, ganz verschwindet und die Insertion des Muskels nun aus-  
schliesslich an dem neuen *Processus accessorius direct* erfolgt. Dieser  
*Processus muscularis accessorius* bildet hier eine mit der *Cartilago*  
*lateralis* vereinigte breite hyaline Knorpelplatte, die von dem Tracheal-  
Skelet abgeschnürt ist, ein *Proarytaenoid*. *M. dorso-laryngeus* und  
*Mm. laryngei* haben secundär wieder Ansatz an diesem Knorpel ge-  
wonnen. Weitere Rückbildungserscheinungen zeigt das Kehlkopf-Luft-  
röhren-Skelet von *Menobranchus* und *Proteus* in dem Schwunde des  
ventralen Fortsatzes, der den ventralen Theil der *Cartilago lateralis*



laryngis darstellt, dem Auftreten von Löchern in der vornehmlich aus dem Processus muscularis accessorius gebildeten Knorpelplatte und dem Schwunde der knorpeligen Elemente in der Trachealwand; damit geht die Rückbildung des *M. sphincter laryngis* und der *Mm. laryngei* einher. Die Verschiebung des Kehlkopfs in oraler Richtung hat aufgehört und ist dann wieder rückgängig geworden.

Bei *Siredon* gehen die Kehlkopfknorpel, welche auch hier aus der Verschmelzung von trachealen Knorpelkernen mit der *Cartilago lateralis laryngis* gebildet werden, ohne Grenze in die Trachealknorpel über. Bei den Salamandriden schnürt sich der vordere, im Bereich des Kehlkopfs gelegene Theil dieser zusammenhängenden Knorpelumwandung ähnlich wie bei *Siren* als Proarytaenoid ab.

7) Ein spino-occipitaler Nerv wurde unter den im 2. Theil untersuchten Urodelen bei Jugendformen von *Siredon* und besonders kräftig ausgebildet bei *Menopoma* dargestellt. Es kann demnach nicht mehr zweifelhaft sein, dass sämtliche Urodelen und überhaupt der ganze Amphibienstamm spino-occipitale Nerven besessen hat.

Gefunden wurden solche von SEWERTZOFF bei kleinen *Siredon*, von FÜRBRINGER bei *Cryptobranchus*, von PETER bei *Ichthyophis*, von mir bei *Salamandra* (Larve und umgewandelte Form), *Triton* (Larve) *Siredon* und *Menopoma*, von C. K. HOFFMANN bei kleinen *Triton*-larven<sup>1)</sup> und von OSAWA bei *Cryptobranchus*<sup>2)</sup>.

1) C. K. HOFFMANN, Zur Entwicklungsgeschichte des Sympathicus, in: Verh. Acad. Wetensch. Amsterdam, 1902 hält an einer frühern, bereits durch die Untersuchungen von PETER und SEWERTZOFF klar und endgültig widerlegten Ansicht fest, dass in dem 1. Wirbel der ausgebildeten Urodelen zwei Wirbelbogen enthalten seien und der 1. Spinalnerv der zweite der Embryonen sei. Der bei ihnen angelegte erste, welcher zwischen Schädel und 1. Wirbelbogen austritt, soll in der Embryologie zu Grunde gehen. Auch meine Befunde sprechen gegen diese Ansicht C. K. HOFFMANN's. Nach den frühern Ausführungen von PETER und SEWERTZOFF halte ich eine weitere Erörterung der Frage für überflüssig. Nach meinen Befunden ist der den 1. Wirbel durchsetzende Nerv mit demjenigen identisch, welchen C. K. HOFFMANN bei jüngern Embryonen zwischen Occipitalknorpel und 1. Wirbelbogen austreten sah. Vor diesem Nerven fand er einen nach Art der ventralen Wurzeln der Spinalnerven entspringenden Nerven, gegen dessen Bezeichnung als spino-occipitalen Nerven er Bedenken hat. Ich halte ihn für den von mir bei *Triton* gefundenen spino-occipitalen Nerven.

2) Nach MARY A. BOWERS (Peripheral distribution of the cranial nerves of *Spelerpes bilineatus*, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., V. 32,

Die Beziehungen dieses spino-occipitalen Nerven und der Spinalnerven zu den Myomeren der dorsalen spinalen Längsmusculatur habe ich noch nicht einer genauern Untersuchung unterziehen können und will hier nur erwähnen, dass die Zahl der in der Hinterhauptsgegend vorhandenen Myomeren bei den verschiedenen Urodelen eine verschiedene ist, wie bereits früher auch von C. K. HOFFMANN festgestellt wurde, und unabhängig ist von dem Vorhandensein oder Fehlen eines spino-occipitalen Nerven. Der 1. Spinalnerv und, wenn ein spino-occipitaler Nerv vorhanden ist, auch dieser versorgt mehrere Myomeren gemeinsam mit dem 2. Spinalnerven. Er wandert in Myomeren ein, die früher andern Nerven eigen waren, wie die hintern Kiemenbogenerven und der R. intestinalis X. in das Gebiet vorderer Kiemenbogenerven eindringen und hier dieselben Muskelformen bilden, die früher andern Nerven angehörten. So wirken hier im dorsalen spinalen Gebiet die Myosepten als Skelettheile, an welchen Muskelfasern aus entferntern Myotomen Ansatz gewinnen, nachdem die zugehörigen Myotome und ihre Nerven der Rückbildung anheim gefallen sind. Aus dieser Erscheinung erklären sich vielleicht manche sonst unverständliche embryologische Befunde, wie z. B. C. K. HOFFMANN's O-Myotome. Aehnliche Erscheinungen wurden bereits früher von F. MAURER an der spinalen Längsmusculatur der Amphibien, von H. WIKSTRÖM an der Schwanzmusculatur von Selachiern, von H. BRAUS an der Extremitätenmusculatur der Selachier- und *Ceratodus*-Flosse und der spinalen Längsmusculatur festgestellt. Wie weit auch hier embryologische Vorgänge

No. 11) könnte man fast glauben, dass auch bei *Spelerpes* ein spino-occipitaler Nerv vorkommt. Die Angabe, der 1. Spinalnerv entspringe von zwei ventralen Wurzeln, welche nach ihrem Austritt aus dem Hirn eine kurze Strecke kopfwärts laufen, „than pass through the cranial cartilage“ und sich in einen dorsalen und ventralen Ast theilen, von denen der erste zum Longissimus dorsi, der letztere zum Sterno-hyoideus gelangt, scheint mir aber doch der Nachprüfung zu bedürfen, da die weitere Angabe, dass der 2. Spinalnerv eine ventrale und dorsale Wurzel habe, ohne dass auch nur Differenzen in ihrer Stärke erwähnt werden, doch den Verdacht erweckt, dass der als 1. Spinalnerv bezeichnete wirklich auch der 1. Spinalnerv ist und bei genauerer Prüfung vielleicht doch zwischen Schädel und 1. Wirbel oder durch letztern hindurchtritt. Nach den Befunden bei allen von mir darauf hin untersuchten Urodelen ist es mir nicht wahrscheinlich, dass *Spelerpes* wirklich einen so starken und leicht in Serien zu verfolgenden occipitalen Nerven haben sollte, wie es die Darstellung von BOWERS glauben machen könnte.

zur Erklärung heranzuziehen sind, werden erst weitere vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Studien ergeben müssen.

### Schluss.

Die Keimesgeschichte von Siredon lässt in der Entwicklung der Kiemenregion neben den alt ererbten Stammescharakteren von Anfang an viele für den Bau des umgewandelten Thieres charakteristische Besonderheiten erkennen. Die Scheidung dieser beiden Factoren ist die Vorbedingung für das Verständniss der Ontogenie. Wie ihr Endstadium, die entwickelte Form, so sind auch alle vorhergehenden Stadien der Keimesgeschichte in der Folge der Generationen verändert worden. Jedes weist Cänogenien neben den palingenetischen Charakteren auf. Auch das Endstadium enthält Cänogenien, welche aus der Ontogenie auf jenes übertragen worden sind.

Der verändernde Einfluss geht nicht allein vom entwickelten, umgewandelten Thier aus, sondern auch die Stadien der Ontogenie wirken auf das entwickelte Stadium verändernd ein, übertragen auf dieses Formen, welche unter besonderer Anpassung an ihre Lebensbedingungen entstanden sind. Der Vergleich der entwickelten Formen allein reichte zu ihrer Erkennung nicht aus. Erst im Verein mit der Ontogenie gelingt es, sie abzugrenzen.

Das Larvenstadium ist hier bei den Urodelen von ganz besonderer Bedeutung. Die ontogenetische Untersuchung der Salamandridenlarven und von Siredon hat das Verständniss der umgewandelten Formen in hohem Maasse gefördert, und der Vergleich der übrigen Caducibranchiaten, deren Larvenformen nicht oder nur wenig bekannt sind, hat die Lücke, welche diese Unkenntniss bedingt, um so fühlbarer gemacht, als schon aus der Ontogenie von Siredon auf die Beschaffenheit der Larven jene Schlüsse zu ziehen waren. Der Vergleich hat hier Fragen gestellt, deren Beantwortung das Studium der Ontogenie bringen könnte.

---

Am Schluss meiner Ausführungen sage ich allen den Herren auch an dieser Stelle nochmals Dank, welche meine Untersuchungen unterstützt haben. Mein hochverehrter Lehrer und früherer Chef, Herr Geheimrath Prof. M. FÜRBRINGER, hat mir nicht allein mehrere werthvolle

Urodelen zur Untersuchung überlassen, sondern mich auch während eines längern Zeitraums, in dem mir die Benutzung einer Universitätsbibliothek erschwert war, bei der Beschaffung der Literatur in lebenswürdigster Weise unterstützt. Herr Geheimrath Prof. HERTWIG stellte mir eine Serie von Siredon und die Kiemenregion eines *Cryptobranchus* zur Verfügung und erlaubte mir den Vergleich der Serien von Säugethieren und menschlichen Embryonen aus dem anatomisch-biologischen Institut. Herr Geheimrath Prof. SPENGLER bereicherte mein Material mit mehreren seltenen Urodelenformen, *Siren*, *Onychodactylus*, *Ellipsoglossa*. Herr Prof. KORSCHOLT öffnete mir bereitwilligst die Bibliothek des Marburger Zoologischen Instituts zur Benutzung während meiner Urlaubszeiten und übergab mir mehrere Gymnophionen zur Untersuchung. Den Herren Prof. Dr. R. KRAUSE, Dr. KOPSCH, Dr. RÖTHIG und Dr. POLL verdanke ich die Benutzung von Säugethier- und Urodelen Serien. Herr Prof. Dr. TORNIER gestattete mir mit Einwilligung des Directors des Naturhistorischen Museums, Herrn Geheimrath MÖBIUS, die Präparation je eines zur Sammlung gehörigen Exemplars von *Siren* und von *Ellipsoglossa*.

Berlin, 27. Januar 1903.

## Anlage VI.

**Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopf-Skelet, -Muskeln  
und -Nerven von *Menopoma alleghaniense*.**

(Taf. 14, Fig. 1; Taf. 21 u. 22, Fig. 22—25.)

Von *Menopoma* stand mir Anfangs nur ein 37 cm langes Exemplar zur Verfügung, das ich der Güte des Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. FÜRBRINGER verdanke. Später erwarb ich noch mehrere grosse Exemplare, von denen drei lebend in meine Hand kamen und injicirt wurden. Die Befunde der untersuchten Exemplare zeigten nur wenige unwesentliche Abweichungen.

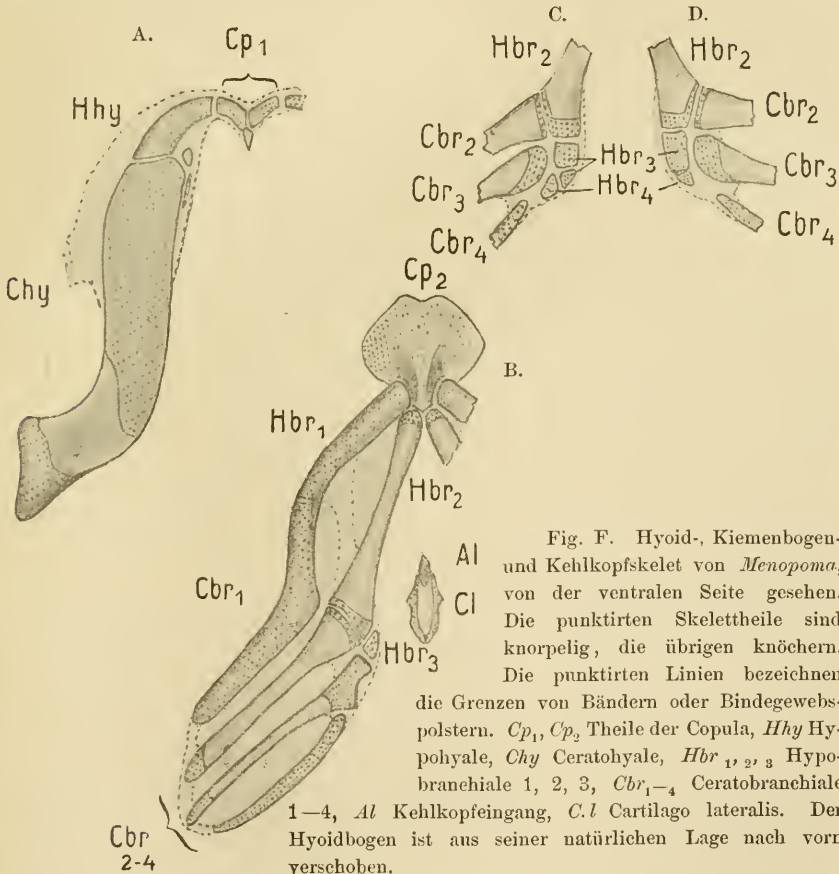


Fig. F. Hyoid-, Kiemenbogen- und Kehlkopfskelet von *Menopoma*, von der ventralen Seite gesehen. Die punktirten Skelettheile sind knorpelig, die übrigen knöchern. Die punktirten Linien bezeichnen

die Grenzen von Bändern oder Bindegewebspolstern.  $Cp_1$ ,  $Cp_2$  Theile der Copula, *Hhy* Hypophyale, *Chy* Ceratohyale, *Hbr* 1, 2, 3 Hypobranchiale 1, 2, 3, *Cbr* 1—4 Ceratobranchiale 1—4, *Al* Kehlkopfeingang, *Cl* Cartilago lateralis. Der Hyoidbogen ist aus seiner natürlichen Lage nach vorn verschoben.

### I. Skelet (Textfig. F).

Es besteht aus dem Hyoidbogen, der aus seinem Zusammenhang mit dem Kiemenbogenskelet gelöst ist und nur in der Mittellinie mit ihm durch ein Band in Verbindung bleibt, den 4 Kiemenbogen mit dem zugehörigen Theil der Copula und der Cartilago lateralis.

Es ist von H. H. WILDER<sup>1)</sup> und R. WIEDERSHEIM<sup>2)</sup> beschrieben worden. Meine Befunde stimmen mit denen dieser Forscher überein.

1) Der Hyoidbogen. Er setzt sich aus einem kräftigen, breiten, aber flachen, zum Theil verknöcherten Ceratohyale und einem kleinen, gebogenen, knorpeligen Hypohyale zusammen. Zwischen den Hypohyalia beider Seiten findet sich ein paariger Knorpel, welchen ich als ein Derivat der Copula ansehe<sup>3)</sup>.

Das Ceratohyale trägt an seinem hintern Ende eine knorpelige, von straffem Bindegewebe überzogene, mit der Axe von oral nach caudal gestellte Rolle, deren Vorderende sich lateral und ventral an den knorpeligen Processus hyoideus des Quadratum anlehnt und mit ihm und dem Quadratum selbst durch ein breites straffes Band, das Ligamentum hyo-quadratum, verbunden ist. Nach medial und caudal setzt sich dieses in die dicke Membran fort, welche die Decke des Pharynx bildet. Sie befestigt sich an der Seite der Labyrinthkapsel namentlich am Operculum und der Columella und weiter hinten an den Inscriptiones tendineae der hypaxonalen Musculatur und bildet ventral von derselben eine dicke Aponeurose, in welcher die Aortenbogen eingebettet sind. Diese Aponeurose befestigt sich in der Mittellinie an den Körpern der ersten Wirbel und vor denselben am hinteren Rande des Parasphenoids. Während diese Membran bei *Menopoma* kontinuierlichen Zusammenhang zeigt, finden wir bei andern Urodelen nur einzelne Theile derselben als Lig. hyo-quadratum, Lig. hyo-mandibulare, Lig. hyo-petrosum und Lig. hyo-vertebrale ausgeprägt. Die Verbindung ist bei *Menopoma* eine so straffe, dass nur eine Beugung gegen das Quadratum möglich ist.

An diese knorpelige Rolle schliesst sich der knöcherne Theil an, welcher mit der Rolle zusammen etwa das hintere Drittel des

1) Die Nasengegend von *Menopoma alleghaniense* und *Amphiuma tridactylum* etc., in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., 1892.

2) Kopfskelet der Urodelen, in: Morph. Jahrb. V. 3, 1877.

3) Andere Möglichkeiten wären, dass die als  $Cp_1$  bezeichneten Knorpel als Hypohyalia, die als  $Hhy$  bezeichneten als Absprengungen des Ceratohyale, oder endlich dass  $Hhy + Cp_1$  zusammen als Hypohyale anzusehen wären.

ganzen Skelettheils ausmacht. Der Rest besteht aus Knorpel. An der Grenze des hintern und mittlern Drittels biegt die Axe des Ceratohyale von ventral und medial nach oral um. Es zeigt eine laterale und mediale Kante und eine dorsale und ventrale Fläche, welche beide nicht ganz eben sind. Beide Kanten sind, namentlich in ihrem vordern Bereich, von dicken Bindegewebsmassen umhüllt, die ein Stosspolster an ihnen bilden. Das laterale Stosspolster setzt sich nach hinten in eine Membran fort, welche den Zwischenraum zwischen Ceratohyale und Mandibula überspannt; hinten ist dieselbe ziemlich straff und lässt hier nur geringe Excursionen zu, nach vorn dagegen wird sie zunehmend schlaffer und schwächer und bildet hier die Unterlage für die Schleimhaut der Plica hyomandibularis.

Das mediale Stosspolster (die Umgrenzung der Stosspolster ist in Textfig. F durch eine punktirte Linie angegeben) enthält meist einige kleine, stäbchenförmige und eine etwas grössere Knorpelinsel an der medialen vordern Ecke des Ceratohyale.

Das Hypohyale ist ein zierlicher länglich ovaler oder gebogener Knorpel, welcher ganz in straffes Bindegewebe eingebettet ist. Er stellt die Verbindung mit dem ebenfalls paarigen Knorpel her, welcher als Abkömmling der Copula betrachtet wird.

Zwischen den beiden Hypohyalia liegen meist nur zwei Knorpel, welche zusammen die Gestalt einer plumpen, nach caudal gekehrten Pfeilspitze mit verbreiterten und abgestumpften Wiederhaken haben. Die Theilung ist keine symmetrische, sondern lässt die Spitze entweder mit dem rechten oder dem linken Stück in Zusammenhang. Seltener besteht eine vollständige Abtrennung der Spitze. Die Spitze ist wohl sicher, wahrscheinlich ist aber alles, was in Textfig. F mit  $Cp_1$  bezeichnet ist, als Derivat der Copula anzusehen und als *Hyoid-copula* aufzufassen.

Von  $Cp_1$  läuft ein straffes Band nach caudal zu dem hintern Theil der Copula und befestigt sich sowohl an der Knorpelplatte wie an dem massiven hintern Stück, und zwar an der ventralen Seite beider.

2) Der 1. Kiemenbogenknorpel besteht bei den von mir untersuchten Exemplaren aus einem Stück, welches nur undeutlich eine Trennungslinie zwischen den aus einem Hypobranchiale 1 und aus einem Ceratobranchiale 1 hervorgegangenen Stücken erkennen lässt (s. Textfigur F; die Trennungslinie ist punktirt). Das ganze Stück besteht aus einer geraden kleinern dorsalen und aus einer gebogenen grössern ventralen Hälfte. Das dorsale Ende ist mit dem des Ceratobranchiale 2 durch ein kräftiges, aber langes, ziemlich weite Excur-

sionen gestattendes Band, eine Verstärkung der zwischen 1. und 2. Kiemenbogen ausgespannten Membran, verbunden, welche im Bereich des dorsalen geraden Theils des 1. Kiemenbogenknorpels von dessen scharf vorspringender hintern Kante ausgeht. Eine zweite Verstärkung hat diese Membran weiter ventral und oral im Bereich des nach aussen gebogenen ventralen Abschnitts des 1. Kiemenbogenknorpels. Sie besteht in straffen Faserzügen, welche von dem hintern Ende des Hypobranchiale 1 zu dem Hypobranchiale 2 hinübergehen (in Textfig. F durch zwei punktirte Linien markirt). Oral und medial von dieser Verstärkung hört die Membran mit scharfem Rande auf und bildet so den Durchlass für den *M. rectus profundus*. Die Membran ist in der Ruhestellung schlaff gefaltet, und die hintere Kante des Ceratobranchiale 1 schiebt sich dabei dorsal über das Ceratobranchiale 2.

Das vordere Ende des 1. Kiemenbogenknorpels ist mit der Copula durch straffes Bindegewebe ohne Gelenk verbunden.

3) Das Cerato- und Hypobranchiale 2 besteht je aus einer knöchernen Diaphyse und zwei knorpeligen Epiphysen an deren Enden.

Die mediale und orale Epiphyse des Hypobranchiale 2 ist schmal und verbindet sich durch eine Syndesmose mit der knorpeligen Copula und mit der Epiphyse der andern Seite. Der hintere Knorpel trägt zwei Ansatzflächen, lateral für das Ceratobranchiale 2 und medial für das Hypobranchiale 3.

Die kolbenförmige Gestalt des Hypobranchiale 2 hat die grösste Aehnlichkeit mit der des Hypobranchiale 1 von *Proteus*. Functionell haben beide das gemeinsam, dass sie die Träger des zugehörigen und der beiden folgenden Ceratobranchialia sind. Bei *Menopoma* kommt der 1. Kiemenbogen hierfür nicht in Betracht. Er ist in ganz anderer Richtung differenzirt.

Die mediale Epiphyse des Ceratobranchiale 2 verbindet sich auch mit der des Ceratobranchiale 3.

Die dorsale Epiphyse ist breit, aber flach und biegsam und in das vom dorsalen Ende des 1. zu dem des 4. verlaufende Band eingebettet.

4) Der 3. Kiemenbogen besteht aus einem rudimentären Hypobranchiale 3 und einem Ceratobranchiale 3. Das erstere bildet einen bei verschiedenen Exemplaren sehr verschieden grossen Knorpel, welcher medial dem Hinterende des Hypobranchiale 2 anliegt und meist noch den Schwerpunkt der Stütze zwischen Hypobranchiale 2 und Ceratobranchiale 3 bildet. Das letztere setzt sich mit seiner medialen Epiphyse an jenes, aber zugleich auch schon an das Ceratobranchiale 2 an. Diese breite und lange Epiphyse des Ceratobranchiale 3 trägt caudal



die Ansatzfläche des Ceratobranchiale 4. Bei 2 Exemplaren lag der medialen Seite der Epiphyse des Ceratobranchiale 3 ein winziges, vom Hypobranchiale 3 abgeschnürtes Knorpelstückchen an, welches möglicher Weise als das Rudiment eines Hypobranchiale 4 aufzufassen ist (vergl. Textfig. D). Bei einem Exemplar fanden sich medial vom Ceratobranchiale 3 drei Knorpelstückchen, deren Bezeichnung natürlich ohne Kenntniss ihrer Entwicklung nicht möglich ist (vergl. Textfig. C).

Die Diaphyse des Ceratobranchiale 3 stellt einen vor dem Kiemenloch verlaufenden gebogenen runden Knochenstab dar, welcher dorsal von einer langen, dünnen Knorpel-epiphyse gekrönt ist, die ebenfalls in das dorsale Kiemenbogenband sich einseckt.

Der 1., 2. und 3. Kiemenarterienbogen treten dorsal von dem Bande zwischen den Spitzen der Ceratobranchialia nach innen.

5) Der 4. Kiemenbogen besteht aus einem knorpeligen Ceratobranchiale 4, das hinter dem Kiemenloch liegt. Ueber das Rudiment eines Hypobranchiale 4 wurde bereits gesprochen.

Die hintern 3 Kiemenbogen liegen ventral einer straffen Membran auf, welche sich auch in dem von ihnen gebildeten Winkel ausspannt und die Unterlage für die ventrale und seitliche Rachenschleimhaut bildet. Es ist die Membrana interbranchialis. Sie wird seitlich zwischen Ceratobranchiale 3 und 4 vom Kiemenloch und in der Mittellinie zwischen den Hypobranchialia 2 vom Kehlkopfeingang durchbrochen.

6) Die Copula besteht aus einem dicken hintern Stück, an dessen beide Seitenflächen sich die 1. Kiemenbogenknorpel, an dessen hintere Fläche sich die Hypobranchialia 2 ansetzen; nach vorn geht dieses Knorpelstück in ein dünnes breites Knorpelblatt über, welches in der Mitte vorn einen Einschnitt trägt. Dieses Knorpelblatt bildet die Unterlage für den mittlern Bezirk der Zunge, welcher von zahlreichen Falten der Schleimhaut gebildet wird und auch an der Schleimhaut sich deutlich von der Umgebung absetzt.

7) Die Cartilago lateralis stellt einen kleinen schlanken Knorpelstab dar, welcher spitz und dünn neben der Mitte der Seite des Kehlkopfeingangs beginnt und, von dort schräg caudal und ventral gerichtet, sich an der Ventralseite des Kehlkopfs mit dem der andern Seite durch eine schmale Bindegewebsbrücke verbindet. Er bildet so eine Klammer, welche bei Entfernung ihrer Schenkel von einander den Kehlkopfeingang und das Lumen öffnet, bei Annäherung derselben beides schliesst.

Von seiner Mitte gehen 2 Fortsätze aus, ein seitlicher, der Processus muscularis, an dem die Sehne des M. dorso-laryngeus ansetzt

— er ist nach caudal eingebogen und läuft hier spitz aus —, und ein dorsaler, welcher sich vom hintern Ende des Kehlkopfeingangs neben der dorsalen Mittellinie eine kurze Strecke nach caudal ausdehnt. An ihn schliessen nach hinten mehrere Knorpelinseln an, welche in das die Seitenwand und dorsale Wand von Kehlkopf und Trachea umlagernde, von einer besondern Membran umschlossene dicke Bindegewebspolster eingebettet sind. Hinter dem Muskelfortsatz zeigt die Cartilago lateralis eine Einschnürung, und caudal von dieser nimmt sie wieder an Breite zu. Zugleich erreicht das die Seitenwand des Kehlkopfs bildende Bindegewebspolster hier auch die bedeutendste Dicke. In der Einschnürung liegt der Ringmuskel des Kehlkopfs.

Die mediale Kante der Cartilago lateralis und ihres dorsalen Fortsatzes liegt unmittelbar der Kehlkopfschleimhaut an, und beide Seiten, auf einander gelegt, schliessen den Vorraum des Kehlkopfs gegen die Trachea ab. Sie bilden so eine Art Stimmritze.

## II. Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln.

### A. Die vom VII., IX. und X. versorgte Musculatur.

#### a) Dorsale Gruppe.

##### 1) *M. cephalo-dorso-mandibularis* (*Cdm*).

Der Muskel ist ausserordentlich kräftig entwickelt. Form und Faserrichtung unterscheiden ihn von dem der bisher untersuchten Urodelen. Es beruht dies auf der schräg nach caudal gerichteten Stellung des Quadratum, wie sie ähnlich beim erwachsenen Salamander sich findet, und dem sehr kräftigen und weit nach caudal vorspringenden hintern Muskelfortsatz des Unterkiefers. Die Faserrichtung des grössten Theils des Muskels läuft daher, gerade umgekehrt wie bei allen andern Urodelen, von dorsal und oral nach caudal und ventral. Nur im Bereich des hintersten Abschnitts kehrt sie sich in die Richtung von dorsal und caudal nach ventral und oral um.

Der Muskel zerfällt in drei Abtheilungen. Die vordere und oberflächliche ist von der mittlern und tiefen durch den zwischen beiden verlaufenden R. jugularis VII + IX geschieden. Die hintere wird durch einen Spalt von der tiefen getrennt, durch den ein Ast der Vena jugularis externa und der R. jugularis der Art. mandibulo-jugularis hervortritt. Ausserdem benutzt der *M. levator arcus branchialis* 2 den Spalt, um von seinem Ursprung an der Fascia cephalo-dorsalis unter die 3. Abtheilung des *M. cephalo-dorso-mandibularis* zu gelangen.

a) Die Scheidung der oberflächlichen Abtheilung von der tiefen ist nur in der Nähe der Stelle, an welcher der Facialis zum Vorschein kommt, eine deutliche, ohne Kunst zu bewerkstelligende. In der Tiefe verschwindet das trennende Muskelseptum, und nur von da aus, wo der R. jugularis verläuft, ist eine Trennung möglich. Sie bildet mithin mit der tiefen Abtheilung eine enger zusammengehörige Einheit. Sie entspringt von der im dorsalen Bereich des Paraquadratum (Squamosum) stark entwickelten hintern Kante des Paraquadratum bis zu seinem dorsalen Ende und von dem an der Kante sich anheftenden intermuskulären sehnigen Septum, an dessen anderer Seite Fasern des M. masseter Ursprung nehmen. Nur die tiefsten Bündel gehen von der Seitenwand der Labyrinthkapsel dicht hinter dem Paraquadratum aus. Nach seitlich und ventral dehnt sich der Ursprung am Parasquamosum bis etwas über die Mitte seiner Länge aus, wo die Nn. cutanei mandibulae zwischen dem vordern Rande des Muskels und dem hintern des Squamosum zum Vorschein kommen.

Der Muskel wird an seinem Ursprung von einer durchsichtigen Fascie bedeckt, welche sich vorn gleichfalls an dem eben genannten Muskelseptum, medial an der Fascie der dorsalen Längsmusculatur befestigt und welche den nach hinten verlaufenden M. levator arcus branch. 2, 3 und 4 Ursprung und seitlich dem M. cephalo-dorso-pectoralis (*Sphc*) Ansatz bietet. Es ist die Fascia cephalo-dorsalis, welche bei den meisten andern Urodelen dem Musculus cephalo-dorso-mandibularis fest aufliegt, hier aber durch loses Bindegewebe von ihm geschieden und leicht von ihm abzupräpariren ist.

b) Die tiefe mittlere Abtheilung entspringt zum grössern Theil von der sehr starken Fascie zur Seite der Längsmusculatur, zum kleinern von der Seite der Labyrinthkapsel, dorsal vom Operculum. Die oralen drei Viertel werden von der Abtheilung a bedeckt, das hintere Viertel liegt nach Entfernung des M. interbranchialis 1 und der Fascia cephalo-dorsalis frei zu Tage. Die ganze Abtheilung b rollt sich um das rollenförmige Dorsalende des Ceratohyale. Die Faserichtung wird über der Rolle aus einer lateralen bez. dorsalen und lateralen zu einer ventralen. Dadurch ist einerseits dafür gesorgt, dass der Muskel auf das Hinterende des Unterkiefers hebend wirken kann, andererseits kann seine Verkürzung sich nicht vollziehen, ohne auf die Rolle des Ceratohyale einen Druck nach ventral auszuüben.

Die beiden Abtheilungen a und b vereinigen sich in der Nähe des Ansatzes innig und heften sich vermittels einer kurzen kräftigen Sehne an dem hintern Fortsatz des Unterkiefers an. Die medialsten

und vordersten Bündel haben eine längere Sehne und befestigen sich zum Theil an der Gelenkkapsel.

Der R. jugularis giebt auf seinem Wege zwischen den beiden Abtheilungen zahlreiche Muskeläste ab. Von einem Theil derselben lässt sich feststellen, dass die IX.—VII.-Anastomose ihnen keine Nervenfasern abgiebt, sondern dass sie reine Facialisäste sind. Die Abgrenzung des reinen Facialisgebiets gegen das mit Glossopharyngeusfasern gemischte war hier aber nicht ausführbar. Die Aeste, von denen die Abstammung ausschliesslich aus dem VII. sich feststellen liess, versorgten Theile der tiefen Abtheilung.

c) Die hintere Abtheilung ist von der vorhergehenden in ihrer ganzen Länge scharf geschieden. Wie schon oben erwähnt, treten durch den Spalt der Mm. lev. arc. branch. 1 ein Ast der Vena jugularis externa sowie der R. jugularis der Art. mandibulo-jugularis. Die Muskelfasern entspringen von der Fascia cephalo-dorsalis und bedecken den M. lev. arc. branch. 2 und die Ursprünge der Mm. lev. arc. branch. 3 und 4. Die convergirenden Fasern sammeln sich zu einem kräftigen Muskelbauch, welcher sich der tiefen Abtheilung caudal anlegt und hinter ihr an der caudalen Spitze des Unterkieferfortsatzes ansetzt.

Versorgt wird der Muskelbauch durch mehrere kräftige Aeste des R. jugularis, welche von demselben abgehen, nachdem er aus dem Schlitz zwischen Abtheilung a und b hervorgetreten ist.

2) Ein M. levator arcus branchialis 1 fehlt *Menopoma*. Der 1. Kiemenbogen und sein Muskel, der M. ceratohyoideus internus, bieten sich in einer Form dar, welche mit der umgewandelten Salamander grosse Aehnlichkeit hat. Am dorsalen Theil des 1. Kiemenbogens setzt kein Levator an. Der dorsale Theil der IX.-Musculatur ist wie bei *Salamandra* und *Triton* verloren gegangen.

3) Der M. levator arcus branchialis 2 entspringt von der Fascia cephalo-dorsalis und zieht durch den Spalt zwischen der tiefen mittlern und der hintern Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis nach innen. Er stellt ein langes, parallelfasriges, schmales Muskelbündel mit schräg caudal und etwas lateral gerichtetem Verlauf dar. Der Muskel setzt an der Hinterseite des zu einer kleinen Rolle verbreiterten dorsalen Endes des Ceratobranchiale 2 an und rollt sich zum Theil über die Kuppe desselben hinüber. Er erhält mehrere Aeste aus dem 2. Kiemenbognerven. Dieser verläuft wie in der Regel an seinem oralen Rande nach aussen, um sich in den R. posttrematicus fortzusetzen.

Der 1. Kiemenarterienbogen, *Carotis interna*, tritt oral von dem Muskel nach innen. Der 2. Kiemenarterienbogen tritt zwischen *Lev. arc. br. 2* und *3* hindurch nach innen.

4) *M. levator arcus branchialis 3*. Auch dieser Muskel bildet ein langes, schmales, an den *M. lev. arc. branch. 2* unmittelbar anschliessendes Bündel mit gleichem Ursprung. Er setzt an der medialen Seite des *Ceratobranchiale 3* an.

Versorgt vom 3. Kiemenbognerven, welcher zwischen ihm und dem *M. lev. arc. branch. 2* hindurchtritt.

Der 3. Kiemenarterienbogen gelangt durch den Spalt zwischen *Lev. arc. branch. 3* und *4* nach innen.

5) *M. levator arcus branchialis 4*. Dieser Muskel ist von variabler Stärke; bei einem Exemplar war er an der linken Seite schmaler und dünner als die vorher gefundenen und haftete dem *M. lev. arc. branch. 3* an. Beide trennen sich erst kurz vor der Insertion. Der Muskel setzt an der caudalen und medialen Seite des Dorsalendes des *Ceratobranchiale 4* an. Medial und ventral von den Ansatzpunkten liegen die Ursprünge des *M. interbranchialis 4*. Es besteht hier keine *Inscriptio tendinea* zwischen beiden. Er wird links vom 3. Kiemenbognerven gemeinsam mit dem *M. lev. arc. br. 3* innerviert. Rechts wird der *M. lev. arc. branch. 4* vom 4. Kiemenbognerven versorgt und ist kräftiger entwickelt als links. Der 4. Kiemenbognerv (*N. br. 4*) tritt beiderseits nicht zwischen *M. lev. arc. branch. 3* und *4* hindurch, wie es der Regel entspräche, sondern kommt zwischen den Fasern eines weiter hinten anschliessenden Muskels, des *M. dorso-pharyngeus 4* (*Dph 4*), zum Vorschein. Rechts trennten den Nerven bei einem Exemplar nur wenige Muskelbündel vom *M. dorso-laryngeus*.

6) Hinter dem *M. lev. arc. branch. 4* folgt ein complicirt gebauter Muskel, den ich als *M. dorso-pharyngeus 4* (*Dph 4*) bezeichne. Sein breiter Ursprung an der Dorsalfascie folgt auf den des hintern Theils des *M. cephalo-dorso-mandibularis*. Nach Entfernung eines Theils des letztern werden erst die Ursprünge des *Lev. arc. branchialis 2, 3* und *4* sichtbar. Zwischen dem *Lev. arc. branch. 4* und dem *M. dorso-pharyngeus 4* erscheint bei einigen Exemplaren eine dreieckige Lücke. Die *Mm. levatores arcuum branch.* haben eine mehr von vorn nach hinten verlaufende Richtung, während der Faserverlauf des *M. dorso-pharyngeus* ein mehr transversaler ist. Dadurch entsteht zwischen beiden ein Dreieck, in welchem die Fasern des unter ihnen liegenden *M. trapezius* sichtbar werden. Meist fehlt aber diese

Lücke. Die Fasern des *M. dorso-pharyngeus* 4 schliessen dann unmittelbar an die des *Lev. arc. branch.* 4 an.

Die Fasern haben zuerst convergenten Verlauf. Hinter dem dorsalen Ende der bleibenden 4. Kiemenpalte ist der Muskel von vorn nach hinten am schmalsten. Von hier lässt er 4 Muskelbäuche mit verschiedenem Ansatz aus sich hervorgehen.

α) Aus dem oralen Drittel begeben sich mehrere feine Bündel zum Dorsalende des *Ceratobranchiale* 4 und inseriren neben dem *M. lev. arc. branchialis* 4. Es sind dies aber nicht etwa die vordersten Fasern, sondern sie treten mitten aus dem vordern Drittel des Muskels heraus. Bei einigen Exemplaren fehlten sie.

β) Die vordersten Fasern ziehen parallel dem hintern Rande des *M. interbranchialis* 4 um den Pharynx herum zur ventralen Seite, kreuzen schräg den *M. dorso-laryngeus ventral*, den *M. interbranchialis* 4 dorsal und endigen an der Seite des Kehlkopfs und des Anfangs der Trachea oral von der von den *Mm. interbranchiales* 4 gebildeten Zwischensehne. In der Höhe des ventralen Endes der Kiemenpalte sind die Fasern dieser Portion, wie es scheint, durch Bindegewebe unterbrochen, aber nicht durch eine zusammenhängende *Inscriptio tendinea*, sondern die Fasern schieben sich in einander hinein und sind hier mit festem Bindegewebe verwachsen. Die ventral von dieser Stelle gelegenen Theile des Muskelbauches werden von einem Aste des *R. recurrens intestinalis* X. versorgt. Auch daraus ergiebt sich, dass hier die Verschmelzung zweier Muskeln, eines dorsalen und eines ventralen, vorliegt.

γ) Ein kräftiges Bündel aus dem vordern Drittel biegt lateral vom übrigen Muskel und dem *M. dorso-laryngeus* nach caudal um und geht in eine breite Sehne über, welche sich mit der dritten *Inscriptio tendinea* des *M. rectus profundus* verbindet. Bei einem Exemplar fand sich nur rechts ein kleines Band, welches nach oral diese Sehne mit dem 4. Kiemenbogenknorpel verband. Bei andern war dagegen beiderseits ein mächtiges Band (*Lbrp*) vorhanden, welches sich vom *Ceratobranchiale* 4 nach der 3. *Inscriptio tendinea M. recti profundi*, erstrecken. Es diente der bei allen Exemplaren vorhandenen Abtheilung γ des *M. dorso-pharyngeus* 4 zum Ansatz.

δ) Der Rest des vordern Drittels und die übrigen zwei Drittel setzen sich in ein ventral den Pharynx umgreifendes breites Muskelblatt mit fächerförmig divergirenden Fasern fort; dasselbe befestigt sich an der Seite der Trachea (*M. dorso-trachealis*).

Der Muskel zeigt bei verschiedenen Exemplaren vielerlei Abweichungen im Verhältniss der Stärke seiner Theile, von denen die kleinern Bündel bisweilen auch ganz fehlen können.

Die Innervation erfolgt aus verschiedenen Nerven. In die dorsale Hälfte des Muskels treten mehrere kräftige Aeste vom 4. Kiemenbogennerven ein. Der ventrale Theil erhält zum Theil seine Nerven aus dem R. recurrens intestinalis X.

Die 4. Kiemenbogenarterie verläuft von der Spitze des Ceratobranchiale 4 caudalwärts und mündet in die zwischen M. dorso-pharyngeus und M. dorso-laryngeus zum Vorschein kommende Arteria pulmonalis ein.

7) M. dorso-laryngeus (*DI*). Er ist durch den Durchtritt der Arteria pulmonalis von dem M. dorso-pharyngeus 4 abgegrenzt. Er stellt ein schmales, parallelfasriges Muskelbündel dar, welches in schräg nach vorn gerichtetem Bogen den Pharynx umschlingt, lateral an dem Theil  $\alpha$  des M. dorso-pharyngeus vorbeizieht und dann parallel zu den Fasern  $\beta$  desselben nach vorn verläuft, um diese und die des M. interbranchialis 4 in der Höhe des ventralen Endes des Ceratobranchiale 4 dorsal (also zwischen Pharynxwand und den Muskeln) zu kreuzen und in fast rein nach oral gerichtetem Verlauf dem Kehlkopf zuzustreben. Hier bildet er mit den Mm. laryngei dorsalis und ventralis eine Inscriptio tendinea und setzt mit einer langen Sehne an den Proc. muscularis der Cartilago lateralis an. Da wo der Muskel in die Sehne übergeht, befestigt er sich auch an dem Processus muscularis accessorius im Bereich des Seitenpolsters der Trachea hinter dem Ringmuskel. Innervirt wird der M. dorso-laryngeus von einem aus dem 4. Kiemenbogennerven stammenden feinen Zweig, welcher diesem wohl secundär angegliedert ist, und von mehreren stärkern Aesten, welche dem Truncus intestino-accessorius zugehören.

b) Die ventrale Gruppe.

8) M. interhyoideus (*Ih*), ein breiter, kräftiger Muskel, dessen Lage und Form mit denen der Salamanderlarven völlig übereinstimmt. Verschieden ist aber der Ursprung, welcher sich vom Ceratohyale unter Vermittlung des Lig. hyo-quadratum bis zum Quadratum vorschiebt und so eine Zwischenstufe zwischen Larve und umgewandeltem Thier der Salamandriden bildet.

9) M. cephalo-dorso-pectoralis (*Sphc*). Nach caudal schliesst sich an den M. interhyoideus ein breites Muskelband an, welches nach Lage, Aussehen und Innervation sich als das Homologon des M. interbranchialis 1 zu erkennen giebt. Es fehlt aber die Anheftung an der dorsalen Spitze des Ceratobranchiale 1 ganz<sup>1)</sup>. Diese liegt vielmehr

1) Vergl. RUGE, l. c. p. 295.

unter dem Muskel verborgen, dessen Fasern in einer nach dorsal convexen Linie vom hintern Ende des Unterkiefers bis zur dorsalen Ecke der Kiemenspalte in eine den *M. cephalo-dorso-mandibularis* überdeckende, aber nicht zu ihm gehörige Fascie, das oberflächliche Blatt der *Fascia cephalo-dorsalis* übergeht; diese Fascie befestigt sich vorn an dem Muskelseptum zwischen VII.- und V.-Musculatur und ist medial mit der Fascie der dorsalen Längsmusculatur fest verwachsen. Seltener finden sich Fasern, welche von der Spitze des Ceratobranchiale 2 entspringen. Die Fasern des Muskels convergiren etwas nach ihrem Ansatz zu, welcher an der ventralen Mittellinie an den des *M. interhyoideus* anschliesst, in seinen hintern zwei Dritteln aber bogenförmig aus einander weicht. Hier ist die Haut fest mit der Ansatzlinie und der *Fascia pectoralis* verwachsen. Etwa in seiner Mitte, nahe der Uebergangslinie des Muskels in die dorsale Fascie, treten zwischen die Muskelfasern 2 starke Venen ein, *Vena mandibularis* und *facialis*, welche sich mit einer 3., von den dorsalen Muskeln kommenden Vene zur *Vena jugularis externa* (*V<sub>je</sub>*) vereinigen. Diese verläuft, vom *M. interbranchialis* 1 gedeckt, caudalwärts, wendet sich im Bogen um die dorsale Ecke der 4. Kiemenspalte ventralwärts und tritt nach Vereinigung mit der *Vena brachialis externa* (*cephalica*) zwischen den den *N. hypobranchialis* bildenden Aesten des 1. und 2. Kiemenbogenerven nach innen zum *Ductus Cuvieri*.

An der Durchtrittsstelle der genannten Venen finden sich einige die grossen Venen bogenförmig ventral umkreisende Fasern.

Innervation von Aesten des *R. jugularis* VII. + IX., welche sich um den vordern Rand des Muskels am Kieferwinkel herumschlagen und sich nach caudal an seiner Oberfläche verbreitern, ähnlich wie dies die Aeste für den *M. quadrato-pectoralis* des umgewandelten Salamanders thun.

#### 10) *M. ceratohyoideus* (*internus*) (*Chi*).

Er entspringt von dem dorsalen Drittel des aus der Verwachsung eines Cerato- und Hypobranchiale 1 hervorgegangenen 1. Kiemenbogenknorpels und bildet, ähnlich wie bei *Salamandra*, an der Spitze dieses Knorpels eine zierliche Muskelkuppe, welche nur einen kleinen Theil der Knorpelspitze frei lässt. Er umschliesst die dorsalen zwei Drittel des 1. Kiemenbogenknorpels fast vollständig und besetzt auch die hintere verbreiterte Kante desselben. An die an dem ventralen Ende der letztern befestigten Muskelfasern schliessen sich solche an, welche von der zwischen 1. und 2. Kiemenbogen ausgespannten Membran ausgehen, und endlich solche, welche am ventralen Ende des



Ceratobranchiale 2 entspringen und sich hier über den Ursprung des *M. subarcualis rectus 1* schieben. Der ganze Muskel bildet eine medial und caudal offene Rinne um den 1. Kiemenbogenknorpel. Er inserirt an der ventralen Seite des Vorderendes des Ceratohyale und dehnt seinen Ansatz nach vorn mit einem Theil seiner Fasern auf das Hypohyale und das dieses umhüllende straffe Bindegewebe aus.

Innervirt ausschliesslich vom Glossopharyngeus. Der Muskel empfängt keine Nerven aus hintern Kiemenbognerven. Uebereinstimmend mit *Cryptobranchus* finden sich aber an seiner lateralen Seite mehrere äusserst feine Nerven, welche aus dem *R. jugularis VII. + IX.* stammen. Auch hier scheinen sie im Bindegewebe zu endigen. Eine Betheiligung an der Innervation des *M. ceratohyoideus* liess sich nicht nachweisen (*Br. che. VII + IX, Fig. 22*).

#### 11) *Mm. subarcuales obliqui (Chbr).*

Es sind, wie bei der Salamanderlarve, in der Regel 2 *Mm. subarcuales obliqui* vorhanden, deren Ursprung und Ansatz aber etwas von denen bei jener abweichen. Der erste beschränkt seinen Ursprung nicht auf das ventrale Ende des Ceratobranchiale 2, an welchem sich bei den Salamanderlarven der ventrale Muskelvorsprung findet, sondern schiebt ihn von da über mehr als die Hälfte der ventralen Seite des Ceratobranchiale 2 nach dorsal vor. Der *M. subarcualis rectus 1* kreuzt ihn an seiner ventralen Seite.

Der zweite entspringt, ähnlich wie bei den Salamandridenlarven, von der ventralen Seite des medialen Endes des Ceratobranchiale 3, an der Stelle, wo sich bei jenen der ventrale Muskelfortsatz findet.

Beide Muskeln vereinigen sich und inseriren an der ersten *Inscriptio tendinea* des *M. genio-hyoideus (medialis)*, in der bei den Salamandridenlarven die *Cartilago triangularis* liegt, und an einem seitlich an dieselbe anschliessenden Sehnenbogen. Seitlich von ihnen bildet der *M. genio-hyoideus (medialis)* einen Muskelbauch, welcher neben ihnen in paralleler Faserrichtung verläuft und vor und hinter der Verbindung von Hypo- und Ceratobranchiale 2 an diese beiden Skelettheile ansetzt.

Der erste *M. subarcualis obliquus* wird vom 2. Kiemenbognerven, der zweite vom 2. und 3. Kiemenbognerven versorgt.

Die Lage zu den Gefässen und Nerven ist die gleiche wie bei den Salamandridenlarven.

12) *Mm. subarcuales recti (Seb).* Auch hier sind meist drei vorhanden. Doch ihre Ausbildung zeigt einige Abweichungen von dem gewöhnlichen Befund und manche individuelle Verschiedenheiten.

Der *M. subarcualis rectus 1* entspringt, wenn er gut ausgebildet ist, von dem ventralsten Theil der hintern Kante am dorsalen Drittel des 1. Kiemenbogenknorpels zwischen *Carotis communis* und *Carotis externa*; die erstere liegt ventral, die letztere dorsal von dem Muskelursprung. Hierin liegt ein Unterschied gegenüber den übrigen Urodelen, bei denen beide Gefässe dorsal von dem Muskel liegen. Er zieht als breites Muskelband unter den medialen Enden des 2. und 3. Kiemenbogens nach hinten und inserirt verbreitert am *Ceratobranchiale* vom ventralen Winkel des Kiemenloches bis zum medialen Ende des *Ceratobranchiale 4*.

Der *M. subarcualis rectus 2* steht in der Stärke seiner Ausbildung mit dem ersten in vicariirendem Verhältniss. Er entspringt von der Vorderseite des Köpfchens des *Ceratobranchiale 2*, biegt ventral um dieses und den ersten *M. subarcualis obliquus* herum und umfasst dabei häufig auch die *Art. carotis externa*. Er schliesst sich dorsal und lateral dem *M. subarcualis rectus 1* an, mit dem er nicht selten durch Fasern, welche von der Membran zwischen 1. und 2. Kiemenbogen ausgehen, zu einer Masse verbunden ist. Meist sind die vom 1. Kiemenbogen entspringenden Fasern in der Minderzahl vorhanden, oder sie können auch ganz fehlen.

Der *M. subarcualis rectus 3* endlich entspringt von der ventralen Seite des medialen Endes des *Ceratobranchiale 3*. Bisweilen fasst er dabei den 3. Kiemen-Arterienbogen und den Ursprung des hintern *M. subarcualis obliquus* zwischen zwei Ursprungszacken. Er liegt dorsal unter den ersten beiden verborgen.

Insertion am *Ceratobranchiale 4*.

Innervation des 1. und 2. vom 2. und 3. Kiemenbognerven, des 3. vom *R. recurrens intestinalis X.* und vom 4. Kiemenbognerven.

13) Der *M. interbranchialis 4* (*Ib 4 (+ 5)*) entspringt ohne Scheidung in mehrere Abtheilungen von der ventralen und caudalen Seite des *Ceratobranchiale 4* bis zur dorsalen Spitze medial vom Ansatz des *M. levatorarcus branchialis 4*. Er ist ein kräftiger, dicker Muskel, welcher in fast rein transversalem Verlauf in der Mittellinie mit dem der andern Seite zusammentrifft und sich mit ihm durch eine kräftige Zwischensehne verbindet. Diese Zwischensehne liegt zwischen *Trachea* und *Truncus arteriosus* und ist mit beiden fest verwachsen. Auch einige Fasern des *M. rectus hypobranchialis profundus* nehmen von ihr Ursprung.

Innervirt vom *R. recurrens intestinalis X.*

Unter 6  $\beta$  ist bereits erwähnt worden, dass der ventrale Abschnitt der Abtheilung  $\beta$  des M. dorso-pharyngeus 4 wegen der Unterbrechung der Fasern und der besondern Innervation durch den R. recurrens intestinalis X. (während der dorsale Abschnitt dieser Abtheilung von 4 Kiemenbogenerven versorgt wird) zur ventralen Gruppe zu rechnen ist. Er ist als ein Theil des M. interbranchialis 4 anzusehen.

Bei einem Exemplar fanden sich ausserdem Muskelfasern, welche vom dorsalen Ende des Ceratobranchiale 4 entspringen und caudal an der Schlundwand ausstrahlten.

#### 14) Die Kehlkopfmuskeln.

Der Kehlkopf von *Menopoma* ist nach vorn gewandert und dadurch mitsammt dem vordern Ende der Trachea zwischen die medialen Enden der Ceratobranchialia zu liegen gekommen. Der Kehlkopfeingang findet sich ungefähr im Querschnitt der Verbindung zwischen Cerato- und Hypobranchiale 2. Eine Folge dieser Wanderung ist der eigenartige Verlauf des M. dorso-laryngeus, welcher den M. interbranchialis dorsal kreuzt. Im Uebrigen ist der Bau des Kehlkopfs und seiner Muskeln von denen der Salamandridenlarven wenig verschieden.

Der M. dorso-laryngeus endet mit einer Inscriptio tendinea, an deren anderer Seite nach ventral der M. laryngeus ventralis (*Il. v* Fig. 23), nach dorsal der M. laryngeus dorsalis entspringt. Der erstere verbindet sich in der ventralen Mittellinie mit dem der andern Seite, der letztere dorsal vom Kehlkopf, caudal vom Kehlkopfeingang zwischen Pharynxwand und Luftweg, ebenfalls durch eine Zwischensehne.

Die Faserrichtung ist bei beiden keine rein transversale. Der M. laryngeus ventralis ist ventral und stark oral gerichtet. Die Fasern beider Seiten stossen in der Mittellinie in spitzem Winkel ventral vom vordern Winkel des Kehlkopfeingangs zusammen. Der M. laryngeus dorsalis ist mehr caudal gewandt.

Caudal von der Endsehne des M. dorso-laryngeus umziehen den Larynx die Ringfasern des M. sphincter laryngis (*Cal* Fig. 23); sie werden, von der ventralen Seite gesehen, nur zum Theil vom M. laryngeus ventralis bedeckt. Der grössere Theil des Ringmuskels wird hinter (caudal von) diesem sichtbar. Wie beim erwachsenen *Triton taeniatus* finden sich alle denkbaren Uebergänge zwischen den Fasern der Mm. laryngei und den Ringmuskelfasern. Beide gehen ohne Grenze in einander über.

Innervirt vom R. laryngeus aus dem R. recurrens intestinalis X.

## B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

1) *M. genio-hyoideus* (rectus hypobranchialis superficialis anterior) *Gh* Fig. 22, 23.

Sein Ursprung ist der gleiche wie bei allen Urodelen, am Unterkiefer neben der Mittellinie.

Der Ansatz ist ein doppelter.

α) Der Haupttheil des Muskels endigt an einem nach caudal offenen Sehnenbogen, welcher die Stelle der fehlenden *Cartilago triangularis*, bezw. des *Os triquetrum*, des Restes des Stieles der *Hyoidcopula*, einnimmt. An der andern Seite des Sehnenbogens setzen lateral die Fasern der beiden vereinigten *Mm. subarcuales obliqui*, medial die des *M. rectus hypobranchialis superficialis posterior* an. Der Sehnenbogen bildet so lateral und medial eine *Inscriptio tendinea* zwischen dem *M. genio-hyoideus* einerseits und den beiden letzt genannten Muskeln andererseits. Zwischen beiden ist eine Lücke, in deren Bereich die *Inscriptio tendinea* den *Rectus profundus* überspannt, mit ihm aber nur durch loses Bindegewebe verschieblich verbunden ist. Bei kräftiger Entwicklung der *Mm. subarcuales obliqui* fehlt diese Lücke.

β) Die lateralsten Bündel, etwa  $\frac{1}{4}$  des ganzen Muskels, ziehen an der *Inscriptio tendinea* vorbei und heften sich lateral und medial von der Verbindung zwischen *Cerato-* und *Hypobranchiale 2* an diese beiden Skelettheile an, und zwar an ihrer lateral und oral gekehrten Seite und an der ventralen Fläche. Dieser Ansatz liegt neben dem accessorischen Ursprung des *M. ceratohyoideus internus* vom *Cerato-branchiale 2* (*Gh* β Fig. 23).

Innervirt vom *N. hypobranchialis*.

2) *M. genioglossus* (*Ggl* Fig. 23).

Er besteht nur aus zarten Bündeln, welche seitlich neben dem *M. genio-hyoideus medialis* und dorsal von ihm am Unterkiefer entspringen und an die *Plica hyomandibularis* ausstrahlen. Die seitlichen strahlen zur Seite des Unterkiefers an der Schleimhautfalte aus. Die mittlern durchkreuzen sich mit denen der andern Seite und gelangen bis in die Zunge selbst. Sie werden vom *N. hypobranchialis* versorgt.

3) *M. rectus superficialis hypobranchialis posterior* (sterno-hyoideus) *Sth* (α) Fig. 23.

Er bildet die Fortsetzung des medialen Theils des *M. genio-hyoideus medialis* und heftet sich an der Dorsalseite des bei *Menopoma* mächtig entwickelten und mit den *Coracoiden* durch echte Gelenke

verbundenen Sternums an. Zwischen Sternum und Unterkiefer werden die Fasern von 3 Inscriptioes tendineae unterbrochen, von denen die oralste die Insertion des M. genio-hyoideus bildete. Der Muskel liegt mithin beiderseits neben der Mittellinie und geht seitlich ohne scharfe Grenze in den M. abdomino-hyoideus über. Die oberflächliche Lage desselben ist nach dem Vergleich mit Salamandriden und Siredon ebenfalls zum System des R. superficialis zu rechnen, lässt sich hier aber von dem R. profundus nicht abscheiden (vgl. unten; *Sth* β Fig. 23).

#### 4) M. rectus profundus hypobranchialis (*Ah*).

Sein Ursprung legt sich seitlich um das Hypobranchiale 2 und hüllt dieses vollständig ein, ohne aber mit ihm selbst in Verbindung zu stehen. Der dorsale Theil des Ursprungs geht von der caudalen seitlichen Kante der breiten Knorpelplatte der Copula aus, passirt die Lücke zwischen 1. Kiemenbogenknorpel und Hypobranchiale 2, erstern ventral, das letztere dorsal und medial liegen lassend. Der ventrale Theil entspringt unter Vermittlung einer breiten, kräftigen Sehne von der ventralen Fläche des hintern dicken Theils der Copula und von dem medialen Ende des 1. Kiemenbogenknorpels.

Dazu kommt noch ein kleines Bündel von der Zwischensehne der beiden Mm. interbranchiales 4, welches oral den Truncus arteriosus umschlingt. Der Muskel setzt sich in den M. rectus profundus abdominis fort. An seiner 2. und 3. Inscriptio tendinea heftet sich der M. pectori-scapularis (omohyoideus, *Oh*) mit je einem kräftigen, breiten Bündel an. Die 3. Inscriptio tendinea steht mit der Endsehne der Abtheilung  $\gamma$  des M. dorso-pharyngeus 4 in Verbindung.

Die 1. und 2. Inscriptio tendinea sind dem M. rectus profundus und rectus superficialis hypobranchialis gemeinsam. Die 3., 4. und 5. Inscriptio tendinea des Rectus profundus durchsetzen den Rectus superficialis nicht, sondern gehen in caudaler Richtung auf das Sternum zu. Es kommt darin eine Verschiebung des Sternums nach caudalwärts zum Ausdruck, welche wahrscheinlich mit der Vergrößerung des ganzen Körpers in der Ahnenreihe von kleinen Vorfahren aus zusammenhängt. Die 1.—4. Inscriptio tendinea ist mit dem Herzbeutel verwachsen.

Wahrscheinlich ist in dem hier als Rectus profundus bezeichneten Muskel ein Theil, und zwar der oberflächliche, der bei den Salamandriden zum Rectus superficialis gerechneten Musculatur mit einbegriffen, welcher bei *Menopoma* vom Rectus profundus nicht abgegrenzt ist.

### III. Nerven der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln.

Auch bei *Menopoma* musste ich auf die Untersuchung des centralen Ursprungs verzichten. Der R. ophthalmicus superficialis und palatinus wurden ebenfalls von der Untersuchung ausgeschlossen.

#### I. N. facialis.

Der Austritt des R. jugularis ist nicht wie bei *Menobranchus* und *Proteus* von den Hautästen durch eine Knochenspanne getrennt, sondern erfolgt gemeinsam mit diesen.

1) Die Nn. cutanei mandibulae lateralis und medialis (*Rcm. med., lat. VII*) stimmen im Verlauf und Verbreitung im Wesentlichen mit denen der Salamandridenlarven überein. Die Lage des R. cutaneus mandibulae lateralis ist nur in so fern eine etwas andere, als er nicht sofort an die Seite des Unterkiefers tritt, sondern Anfangs dicht über dem obern Rande desselben dem M. masseter anliegt. Am vordern Rande des letztern erreicht er erst den Unterkiefer und wird von nun an in einem Knochenkanälchen eingeschlossen, aus dem, ähnlich wie beim N. alveolaris des Salamanders, eine grössere Zahl von Hautästen hervorgeht. Seine Aeste verbinden sich vielfach mit denen des N. cutaneus mandibulae lateralis trigemini, welcher am hintern Rande des Masseter zum Vorschein kommt und bei *Menopoma* besonders kräftig entwickelt ist.

2) Der R. jugularis tritt sofort zwischen die Fasern des M. cephalo-dorso-mandibularis ein und nimmt erst hier die ziemlich ansehnliche IX.-VII.-Anastomose auf.

Er scheidet die oberflächliche und tiefe Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis von einander und giebt auf dem Wege zwischen den beiden Abtheilungen

a) eine grössere Zahl von Muskelästen an diese ab. Von einem Theil derselben liess sich nachweisen, dass sie von Glossopharyngeus-Beimischungen frei waren.

An der Stelle, wo er zwischen den beiden Abtheilungen unter dem M. interbranchialis 1 zum Vorschein kommt, giebt er mehrere caudalwärts verlaufende Aeste ab.

b) Rr. cutanei jugulares (*Rr. c. j.*), welche mit andern vor dem vordern Rande des M. cephalo-dorso-mandibularis zum Vorschein kommenden ein Hautgeflecht bilden. Sie müssen, um zu diesem zu gelangen, die Fasern des M. cephalo-dorso-pectoralis 1 durchsetzen.

c) Mehrere Rr. musculares für die caudale, von der Rückenfaszie entspringende Abtheilung des *M. cephalo-dorso-mandibularis* und

d) einen ziemlich feinen Ast, welcher sich im Bogen um den hintern Rand der eben genannten Muskelabtheilung schlingt und, medial von ihr nach vorn verlaufend, in dem Bindegewebe seitlich vom *M. ceratohyoideus* (internus) endigt, ohne in den Muskel einzudringen (*R. ch. VII + IX*)<sup>1)</sup>.

Der Hauptstamm verläuft, vom *M. cephalo-dorso-pectoralis* 1 gedeckt, ventralwärts und oralwärts, kommt am vordern Rand desselben unter der Haut zum Vorschein und zerfällt hier, vom *R. jugularis* der *Arteria mandibulo-jugularis* begleitet, in seine beiden Endäste, von denen

e) der eine oralwärts in der Richtung des Hauptstammes weiter verläuft und neben Hautästen die Muskeläste für den *M. interhyoideus* enthält und Verbindungen mit dem *R. intermandibularis* V. zeigt,

f) der andere um den vordern Rand des *M. cephalo-dorso-pectoralis* caudalwärts umbiegt und diesen Muskel versorgt. Auch er enthält Hautäste.

3) *R. alveolaris*. Er verhält sich im Wesentlichen ebenso wie beim erwachsenen Salamander. Am Unterkiefer liegt er in einem Knochenanälchen eingeschlossen.

II. *N. glossopharyngeus* und *vagus*.

Die Lage des Ganglions entspricht vollkommen der beim erwachsenen Salamander. Aus dem Ganglion gehen 6 Stämme hervor, der *N. glossopharyngeus*, die zu einem Stamm vereinigten 2. und 3. Kiemenbogennerven, der *Truncus intestino-accessorius*, dem der 4. Kiemenbogennerv angegliedert ist, und die vereinigten *Nn. cutanei occipitales*.

1) Der *N. glossopharyngeus* biegt beim Verlassen des Ganglions, nicht wie beim Salamander, nach vorn um, sondern schlägt eine Richtung nach seitlich und caudal ein. Nur der erste grössere Ast, der mit dem *R. praetrematicus* IX. vereinigte Verbindungsast zum *R. jugularis* VII., wendet sich nach vorn. Beide zeigen das Verhalten, wie es bei der Salamanderlarve die Regel ist.

a) Die IX.-VII.-Anastomose verläuft hier aber nicht, wie beim Salamander, am Labyrinth und Operculum entlang, sondern wendet sich von Anfang an mehr seitlich und tritt zwischen die Fasern des

1) Mikroskopisch bestanden diese Nerven aus spärlichen feinen Nervenfasern, die von parallelfasrigem Bindegewebe dicht umhüllt waren. Ich sehe diese Nerven als Reste der Muskelnerven für den im Larvenzustand anzunehmenden *M. ceratohyoideus externus* an.

an der Seite des Labyrinths entspringenden *M. cephalo-dorso-mandibularis* ein, um erst innerhalb des Muskels den Stamm des *Ramus jugularis* zu erreichen; nachdem von diesem bereits ein Theil der Muskeläste für den tiefen Theil des *M. cephalo-dorso-mandibularis* abgegeben worden ist.

b) Der *R. praetrematicus* zweigt sich von der IX.-VII.-Anastomose nach kurzem gemeinschaftlichen Verlauf ab, giebt einen oder mehrere feine *Rr. pharyngei* ab und tritt dann an die mediale Seite des *Ceratohyale*, an der er bis zur Zungengegend zu verfolgen ist.

c) Vom Stamm des IX. zweigt sich in nächster Nähe der eben beschriebenen Aeste ein grösserer Hautast ab, welcher am hintern Rande des *M. cephalo-dorso-mandibularis* hervortritt und die den hintern Theil dieses Muskels deckende und die caudal angrenzende Haut versorgt. Er scheint dem an den Muskelast für den *M. levator arc. branch. 1* angegliederten Hautast der Salamanderlarve homolog zu sein, den wir unter den *Rr. cutanei jugulares IX.* wiederfinden.

d) Ein zweiter kräftiger, weit verzweigter Hautast verlässt den Stamm da, wo er hinter dem Dorsalende des *Ceratohyale* nach ventral umbiegt und von nun an der Ventralseite des *M. ceratohyoideus internus* anliegt. Auch dieser gehört zu den *Rr. cutanei jugulares*.

e) Kurz vor dem Eintritt des Stammes zwischen die Fasern des *M. ceratohyoideus* geht ein langer Ast ab, welcher in dem losen Bindegewebe zwischen *M. ceratohyoideus* und *interbranchialis* in vielen Windungen medial und ventralwärts verläuft. Es handelt sich um den *R. cutaneus retrocurrans IX. (R. c. retr. IX)*, welcher auch hier zur Haut gelangt.

f) Am medialen Raud kommt er dann als *R. lingualis IX.* wieder zum Vorschein, um durch die Lücke zwischen 1. Kiemenbogen und Hyoidbogen in die Zunge zu gelangen.

2) Der Nerv des 2. Kiemenbogens ist mit dem des 3. Kiemenbogens zu einem kräftigen Stamm vereinigt.

a) Unmittelbar nach der Trennung der beiden Stämme entspringt vom 2. Kiemenbogensnerven ein sehr starker *R. pharyngeus*, welcher dorsal und lateral von der Art. *mandibulo-jugularis* und der Wurzel des Aortenbogens zur Pharynxschleimhaut tritt und sich hier gabelt. Der eine Ast begleitet den Aortenbogen eine Strecke medial und verzweigt sich dann an den medialen Theilen der dorsalen Pharynxschleimhaut. Der andere wendet sich ventral und lateral zur Seitenwand des Pharynx. Der Mangel der Kiemenspalte liess keine sichere Entscheidung darüber zu, ob es sich um einen am 1. Kiemenbogen verlaufenden



R. praetrematicus handelt, wie es wahrscheinlich ist, oder um einen sensiblen Schleimhautast, einen R. pharyngeus lateralis des R. posttrematicus des 2. Kiemenbogensnerven.

b) Dann folgen 2 oder 3 Rr. musculares für den Mm. levator arc. branchialis 2, an dessen Vorderrand der Nerv zum Vorschein kommt und hier mehrere Rr. cutanei jugulares entsendet.

Er läuft dann als R. posttrematicus vor dem 2. Arterienbogen ventralwärts und giebt auf diesem Wege eine Reihe von feinen sensiblen Aesten ab, welche zum Theil auch den 2. Arterienbogen mit feinen Fäden umspinnen. Er liegt hier der Ventralseite des vordern M. subarcualis obliquus an, aber ohne ihm an dieser Stelle Aeste abzugeben.

c) Mit diesem Muskel kreuzt er den M. subarcualis rectus 2 an seiner dorsalen Seite und giebt ihm hier einen oder mehrere feine Muskeläste.

d) Da, wo er wieder unter dem letzt genannten Muskel hervortritt (von ventral gesehen), entsendet er motorische Aeste für den vordern M. subarcualis obliquus 2.

e) Er kreuzt dann, als Ramus lingualis, den 1. Arterienbogen, Arteria carotis communis, an ihrer dorsalen Seite und zerfällt in seine beiden Endäste, von denen der eine neben (oral von) der Carotis communis sich medial wendet, dorsal von den Mm. subarcuales obliqui ventral von dem am Cerato- und Hypobranchiale 1 entspringenden Muskelbauch des M. geniohyoideus medialis, also zwischen beiden hindurch, und biegt an der medialen Seite des Hypobranchiale 2 nach dorsal und oral zu der Zungenschleimhaut um, nachdem er auch der Pharynxschleimhaut zur Seite des Kehlkopfs Zweige abgegeben hat.

Der andere setzt die Richtung des R. posttrematicus nach oral fort und benutzt die Lücke zwischen Hypobranchiale 1 und 2, um zur Zungenschleimhaut zu gelangen. Er liegt dem Hypobranchiale 2 dabei an. Man findet ihn, nachdem man die Thyreoidea, welche an derselben Stelle, wie bei der Salamandridenlarve, hier sich der Ventralseite des Hypobranchiale 2 anschmiegt, entfernt hat.

3) Der 3. Kiemenbogensnerv giebt bald nach der Trennung vom 2. Kiemenbogensnerven

a) motorische Aeste, für die Mm. levatores arcus branchialis 3 und 4 oder nur für den Lev. arc. branch. 3 ab, dann einen

b) R. pharyngeus, welcher durch den von der Vereinigung des 2. und 3. Kiemenarterienbogens gebildeten Winkel an die dorsale Pharynxschleimhaut gelangt. Ob ein Theil desselben als R. praetrematicus aufzufassen ist, blieb zweifelhaft. Der Nerv zieht dann am Vorderrand des M. lev. arc. branch. 3 vorbei und giebt darauf

c) einen kräftigen Hautast ab, welcher an der Stelle entspringt, wo der Nerv über die dorsale Spitze des 3. Kiemenbogens hinwegzieht.

Er gelangt schliesslich neben (oral von) dem 3. Arterienbogen an die ventrale Seite, beteiligt sich durch einen oder mehrere

d) sehr feine motorische Aeste an der Versorgung der *Mm. subarcuales*. Der Rest zieht dorsal von den beiden letzt genannten Muskeln in medialer Richtung weiter und theilt sich in 2 Schleimhautäste, *Rr. pharyngei ventrales*.

Der eine schlingt sich um den medialen Rand des *Ceratobranchiale 3* und gelangt so an die Seite des Kehlkopfeinganges. Der andere biegt dorsal von dem 3. Kiemenarterienbogen caudal um, verbindet sich mit Schleimhautästen des *R. recurrens intestinalis X.* und versorgt die Schleimhaut caudal vom *Ceratobranchiale 4*.

Beiderseits fand sich ausserdem ein Aestchen, welches am *Truncus arteriosus* in den Herzbeutel eintrat.

4) Der 4. Kiemenboggennerv ist ein Ast des *Truncus intestino-accessorius*. Er entspringt mit einem *R. pharyngeus* zusammen von ihm an der Stelle, wo er über den lateralen Rand des *Levator scapulae* hinübertritt. Der *R. pharyngeus*, welcher ihm zugerechnet werden kann, wendet sich lateral von dem eben genannten Muskel der Pharynxschleimhaut zu und bleibt also medial von den grossen Gefässstämmen, welche die Aortenwurzel bilden. Der Hauptstamm läuft vom untern Rand des Kopftheils des *M. trapezius* caudalwärts und giebt hier eine grössere Zahl von Zweigen ab für den hinter dem *M. levator arcus branchialis 4* gelegenen dorsalen Abschnitt des *M. dorso-pharyngeus 4*. Meist versorgt der 4. Kiemenboggennerv auch den *M. levator arcus branchialis 4*. Auch ein kleines Aestchen für den *M. dorso-laryngeus* verläuft in seiner Bahn, der es durch einen oder mehrere Verbindungsäste mit andern aus dem *Truncus intestino-accessorius* stammenden Zweigen für den *M. dorso-laryngeus* zugeführt wird. Die Aeste für den *M. trapezius* gehen hier und da ebenfalls Verbindungen mit diesen Nerven ein, so dass man einen gemeinsamen Plexus für die 3 Muskeln, *Dorsopharyngeus*, *Dorsolaryngeus* und *Trapezius* vor sich hat.

Der 4. Kiemenboggennerv tritt alsdann zwischen den Fasern des *M. dorso-pharyngeus 4* an der Grenze des oralen und mittlern Drittels hindurch, giebt einen ziemlich kräftigen Hautast ab und wendet sich nun nach vorn und lateral zur Spitze des 4. Kiemenbogenknorpels, von wo aus er an der Hinterwand der letzten bleibenden Kiemenpalte neben (oral von) dem 4. Kiemenarterienbogen ventralwärts verläuft und bis zum Ansatz der *Mm. subarcuales recti* am *Ceratobranchiale 4* zu

verfolgen ist. Er beteiligt sich an der Innervation der letztern und wahrscheinlich auch des *M. interbranchialis* 4 und liefert feine Zweige für die Schleimhaut am ventralen Winkel des Kiemenloches und seine Nachbarschaft.

5) Der *Truncus intestino-accessorius*. Auf seinem Verlauf vom Ganglion über den Rand des *M. levator scapulae* und dann zwischen diesem und der vordern Abtheilung des Trapeziius ist sein erster eben bereits beschriebener Ast der 4. Kiemenbogennerv.

a) Dann folgt eine grössere Zahl von *Rr. accessoriis*, welche von der medialen Seite in den *M. trapezius* eintreten, und einige länger ausgezogene, welche die weiter caudalwärts liegende, transversal verlaufende Abtheilung des *M. trapezius* innerviren. Ungefähr in der Mitte des Verlaufs an der medialen Seite des *M. trapezius* scheidet vom *Truncus intestino-accessorius* der *N. lateralis medius* aus, welcher ventral vom *M. levator scapulae* unter den *M. serratus magnus* tritt und in der mittlern Seitenlinie weiter verläuft. Der Stamm biegt dann ventralwärts um und kommt am hintern Rande des *M. dorso-laryngeus* unter der Sehne der Partien  $\gamma$  des *M. dorso-pharyngeus* hervor. Hier zerfällt der Stamm in seine Endäste, die *Rr. intestinales X.* und den *R. recurrens intestinalis X.* Kurz vorher gehen mehrere kräftige Aeste ab, welche in den *M. dorso-laryngeus* eintreten.

An der medialen Seite des *M. trapezius* gesellen sich dem Stamme 2 ventrale Aeste, beide vom 1. Spinalnerven stammend, bei, welche der Bahn des *R. recurrens intestinalis X.* folgen und sich unter der eben genannten Sehne als *N. hypobranchialis* von ihm wieder scheiden. Sie liegen in ihrem gemeinsamen Verlauf stets lateral neben denen des *Vagus*.

Der *R. recurrens intestinalis X. (R. rec. int. X)* giebt an dieser Stelle den *N. lateralis inferior (L. i)* ab, welcher lateral vom *N. hypobranchialis* nach caudal umbiegt und sich dem *M. rectus profundus* anlegt, um der ventralen Seitenlinie zuzustreben. Die Verästelung und Ausbreitung des *R. recurrens intestinalis X.* weicht von der der Salamanderlarve etwas ab.

Der erste Ast begleitet die *Arteria pulmonalis medial* und sendet seine Nervenfasern den Lungen. Ein weiterer Ast gelangt zu den *Venae pulmonales*, von da in den Herzbeutel und wird zum *R. cardiacus X.* Beide gehören bei der Salamanderlarve dem *N. intestinalis X.* an. Sie sind bei *Menopoma* augenscheinlich secundär durch relative Verschiebung dem *R. recurrens intestinalis X.* angegliedert. Der *R. recurrens* sendet nun auf seinem Wege nach vorn der ventralen

Abtheilung der Portion  $\beta$  des M. dorso-pharyngeus 4, der ventralen Ausbreitung der hintersten Abtheilung dieses Muskels sowie dem M. interbranchialis 4 motorische Aeste. Ein feiner Nerv, welcher zum Theil in den ventralen Abschnitt der Abtheilung  $\beta$  des M. dorso-pharyngeus 4, zum Theil in den Kehlkopferven übergeht, kreuzt die Arteria pulmonalis medial, während der Haupttheil des R. recurrens intestinalis X. lateral von der Pulmonalarterie vorbei läuft. Auch feine Nerven, welche zwischen den Muskelfasern hindurch zur Pharynxschleimhaut gelangen, sind leicht festzustellen.

Die Kehlkopferven haben einen der nach vorn verschobenen Lage des Kehlkopfs entsprechend lang ausgezogenen Verlauf; sie folgen der caudalen und medialen Seite des M. dorso-laryngeus. Ihre Vertheilung am Kehlkopf bietet nichts Bemerkenswerthes. Sie führen sensible und motorische Fasern.

Der R. recurrens intestinalis X. endet als sensibler Schleimhautast, welcher zwischen 3. und 4. Kiemenarterienbogen nach dorsal hindurchtritt und sich mit dem 3. Kiemenbogenerven (s. o.) an der Versorgung der Rachenschleimhaut hinter dem Ceratobranchiale 4 theiligt.

Feine Verbindungen der Endverzweigung des R. recurrens intestinalis X. mit den motorischen Endästen des 2., 3. und 4. Kiemenbogenerven für die Mm. subarcuales wurden nachgewiesen.

### III. Nervus hypobranchialis.

Wie bei den Larven von *Triton* setzt sich der Nervus hypobranchialis aus 3 Bestandtheilen zusammen, aus Theilen der ventralen Aeste eines hier sehr kräftigen N. occipitalis, des 1. und des 2. Spinalnerven.

1) Der N. occipitalis. Sein Ursprung an der Medulla obl. wurde ventral weit vor dem 1. Spinalnerven ermittelt. Er tritt dann durch einen langen, vom X. gänzlich getrennten Knochen-Knorpelcanal und theilt sich in einen dorsalen und ventralen Ast in dem Knorpelcanal.

Der ventrale Ast kommt ventral und medial vom Vagusloch aus einem Knochenanälchen hervor, welches oral vom Condylus occipitalis die knöcherne Schädelwand durchsetzt. Der Nerv gelangt zwischen den Bündeln der an der ventralen Fläche von einer starken Aponeurose gedeckten hypaxonischen Längsmusculatur zum Vorschein und verläuft an dieser caudalwärts, kreuzt etwa 2 mm lateral vom Ursprung der Arteria vertebralis collateralis den Aortenbogen dorsal, wendet sich darauf lateral und vereinigt sich in dem lockern Bindegewebe lateral von der hypaxonischen Längsmusculatur mit dem ven-

tralen Ast des 1. Spinalnerven. Er giebt auf diesem Wege mehrere feine Aeste an die hypaxonische Längsmusculatur ab (*zv* Stg. 1, Taf. 14).

Die Grösse des N. occipitalis schwankt bei den verschiedenen Exemplaren erheblich.

2) Der 1. Spinalnerv stimmt mit dem der Salamandriden fast völlig überein. Ein Spinalganglion und eine dorsale Wurzel wurden nicht gefunden. Er durchsetzt den Knochen des 1. Wirbels an derselben Stelle wie beim erwachsenen Salamander. Die Verzweigung ist auch ganz die gleiche wie dort. Der in den N. hypobranchialis übergehende Theil des ventralen Astes ist, ähnlich wie bei *Proteus*, zwischen der hypaxonischen Längsmusculatur weit nach caudal zu verfolgen und tritt bei den darauf hin genauer untersuchten Exemplaren beiderseits, in 2 Zweige gespalten, etwa in dem Querschnitt der Mitte des 2. Wirbelkörpers an der ventralen Seite der hypaxonischen spinalen Längsmusculatur hervor, um sich bald mit dem Occipitalnerven zu einem Stamm zu vereinigen, welcher sich lateral der Bahn des Truncus intestino-accessorius anschliesst.

Erst an der ventralen Seite, beim Hervortreten unter der Abtheilung *c* des M. dorso-pharyngeus, trennen sich beide von einander. Die Lagebeziehungen zum N. lateralis inferior und zu den grossen Venenstämmen sind dabei die gleichen wie bei den Salamandridenlarven.

Hier gesellt sich auch der Antheil des 2. Spinalnerven bei. Den so gebildeten Winkel passirt, wie bei den Salamandriden, die Vena brachialis externa (cephalica).

3) Der 2. Spinalnerv hat eine feine dorsale und eine etwa 10mal stärkere ventrale Wurzel und ein dem entsprechend nur kleines Spinalganglion. Die Verzweigung bietet nichts Bemerkenswerthes und stimmt völlig mit der bei den Salamandriden überein. Der ventrale Ast verläuft ebenfalls eine ziemlich weite Strecke in der hypaxonischen Musculatur caudalwärts.

Der weitere Verlauf des N. hypobranchialis bildet nichts Bemerkenswerthes.

---

## Anlage VIIa.

**Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopf-Skelet, -Muskeln und -Nerven von Siredon (Larvenform).**

Von der Larvenform von Siredon stand mir ein 15 cm langes Exemplar von *Amblystoma mavortium* zur Verfügung und eine Anzahl von *Amblystoma mexicanum*, und zwar ein ungewöhnlich grosses Exemplar von 29 cm, eins von 23 cm, zwei von 18 cm, zwei von 14 cm, eins von 10 cm, eins von 7 cm, vier von 3,6 cm und drei von 2,0 cm.

Von den grössern, von 14 cm Länge an, waren nur 2 Exemplare allein mit Alkohol, alle andern durch Injection des Gefässsystems<sup>1)</sup> conservirt. Die kleinern wurden in Sublimat-Essigsäure allein oder nach Zusatz von Kali. bichrom. und Osmium fixirt. Die Stereogramme 2—8 stammen von dem 15 cm langen *Amblystoma mavortium*, die Stereogramme 9, 10 und 13—15 rühren von dem 10 cm langen, die Stereogramme 11 und 12 von einem 14 cm langen *Siredon mexicanus* her. Das Stereogramm 16 stellt die Innenfläche der Schädelwand eines 3,6 cm langen *Siredon mexicanus* dar. Die Stereogramme 17 und 18 sind von dem 29 cm langen Exemplar genommen. Exemplare von 7, 3, 6 und 2 cm Länge wurden in Frontal- und Transversalschnittserien zerlegt.

Die Uebereinstimmung aller im Bau der Zungenbein-Kiemenbogen-gegend war eine fast vollständige, so dass die Beschreibung nur hier und da die geringen Verschiedenheiten kurz zu erwähnen brauchte.

**I. Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopf-Skelet.**

Es bietet mit dem der Salamandridenlarven eine fast völlige Uebereinstimmung. Nur die Grössenverhältnisse der einzelnen Theile zu einander sind etwas verschiedene.

Das der Salamandridenlarven ist zierlicher, die Formen von Siredon sind plumper.

Der Hyoidbogen besteht hier wie dort aus einem Cerato- und Hypohyale jederseits, der 1. und 2. Kiemenbogen haben je ein Cerato- und Hypobranchiale der 3. und 4. Kiemenbogen bestehen nur aus einem Ceratobranchiale. Reste der Hypobranchialia 3 und 4 habe ich bei Siredon nie gefunden.

1) H. BRAUS und L. DRÜNER, Ueber ein neues Präparirmikroskop, in: Jena. Z. Naturw., V. 29 (N. F. V. 22), p. 435.

Das Hypohyale ist relativ grösser als bei den Salamandridenlarven und bildet mit dem Hypohyale der andern Seite einen stumpfen caudal offenen Winkel. Dadurch erhält der Hyoidbogen von Siredon eine breitere Form. An der medialen Seite findet sich eine kleine, etwas gewölbte Gelenkfläche, welche mit einer hohlen Fläche des an der dorsalen Seite der Copula befestigten Zwischenknorpels articulirt.

Die Verbindung zwischen Hypo- und Ceratohyale ist bis ins Einzelste der der Salamandridenlarven nachgebildet, nur ist sie plumper. Das hintere Ende ist auch hier durch die beiden sich kreuzenden Bänder: Ligamenta hyo- und ceratohyale, befestigt. Diese Bänder, namentlich das Lig. ceratohyale, sind aber hier kürzer und straffer als bei den Salamandridenlarven. Der Quadratknochen trägt an der Befestigungsstelle einen vorspringenden Buckel.

Von der Spitze des Ceratohyale gehen auch medianwärts straffe Faserzüge in das Dach der Schlundhöhle nach dem Petrosum hinüber. Sie strahlen hier aus. Seltner findet sich ein schärfer begrenztes Band, welches die Spitze des Ceratohyale mit dem Petrosum verbindet.

Das Hypobranchiale 1 bildet die Hauptstütze des Kiemenbogen-Skelets. Es ist sehr kräftig, keulenförmig und durch straffe Bänder lateral, ventral und medial an der Copula fast unbeweglich befestigt.

Der Knochen der Copula geht unmittelbar in den des Hypobranchiale 1 über, ohne dass immer eine Verwachsungslinie bei ältern Exemplaren aufzufinden wäre. Schon bei jungen, 3,6 cm langen Thieren ist die knorpelige Verwachsung eingetreten und eine Trennungslinie nur partiell nachweisbar.

Das caudale Ende, welches schnell zu einer dreikantigen Keule anschwillt, trägt die Berührungsfläche mit dem Ceratobranchiale 1, mit dem es durch eine feste Syndesmose verbunden ist. Es ist ausserdem durch ein Band an dem caudalen Ende des Hypobranchiale 2 befestigt, ohne dass hier eine Berührungsfläche zwischen den beiden Knorpeln besteht.

Das Ceratobranchiale 1 ist der mächtigste Knochen des ganzen Hyoid-Kiemenbogen-Skelets. Aber das Uebergewicht ist kein so erhebliches wie bei den Salamandridenlarven. Unmittelbar caudal von der Verbindungsfläche mit dem Hypobranchiale 1 liegt die durch ein straffes Band eingenommene Verbindungsstelle mit dem keulenförmig verdickten Ende des Hypobranchiale 2 und dem Köpfchen des Ceratobranchiale 2.

Die Gestalt des dorsalen Endes ist der des Ceratobranchiale 1 der Salamandridenlarven völlig ähnlich. Auch hier endet es in einer vor einer Rinne gelegenen, gebogenen Knorpelspange, welche sich mit einer Spange des Ceratobranchiale 2 verbindet. Diese Rinne wird aber durch ein an der caudalen Seite aufsteigendes Band, welches sich an dem Ende der Verbindungsspange anheftet, zu einem Loch geschlossen, durch welches die 1. Kiemenvene nach innen tritt. An der dorsalen Spitze setzt ein von medial und oral kommendes dünnes, langes Band an, welches unmittelbar vor dem Vagusloch dem Petrosium entspringt, Ligamentum ceratopetrosum (*L. c. p.* Stg. 4, Taf. 15).

Dorsal von dem sehr stark entwickelten ventralen Muskelvorsprung beginnen an der medialen und caudalen Seite 2 Furchen. Die ventralste ist kurz und zieht von innen unmittelbar über dem Muskelvorsprung zur ventralen Kante; es ist der Abdruck der 1. Kiemenarterie. Die dorsale Furche läuft in der Mitte der ganzen Innenseite des Ceratobranchiale 1 bis zum dorsalen Ende und mündet, hier umbiegend, in das oben beschriebene Loch, welches die 1. Kiemenvene durchlässt. Diese Furche enthält die Wurzel der Art. carotis externa.

Auch das Hypobranchiale 2 ist mit der Copula knorpelig verwachsen. Eine Trennungslinie ist bei jüngern Exemplaren nachweisbar, bei ältern undeutlich.

Das Ceratobranchiale 2 zeichnet sich durch eine Furche an der medialen und caudalen Seite des Dorsalendes vor dem der Salamandridenlarven aus. Diese enthält die Verbindung zwischen der 2. Kiemenvene und -arterie. Auch hier bildet die die 2. Kiemenvene überwölbende Knorpelspange mit einem Band zusammen ein Loch. Das gleiche Verhalten wiederholt sich beim Ceratobranchiale 3.

Die ventralen Muskelvorsprünge treten bei den 3 vordern Kiemenbogen sehr stark hervor. Auch am 2. und 3. Ceratobranchiale findet sich unmittelbar dorsal von diesem Vorsprung eine nach der ventralen Kante auslaufende Furche, an welcher die 2. bzw. 3. Kiemenarterie liegt.

Auch das Ceratobranchiale 4 hat einen ventralen Muskelvorsprung und ist im Bereich desselben verbreitert, für den Ansatz der *Mm. subarcuales recti*.

In dem von den beiden Hypobranchialia 2 gebildeten Winkel liegt ein von der Mittellinie vor dem Kehlkopfeingang entspringendes Band, welches mit divergirenden Fasern an der medialen Seite des Hypobranchiale 2 und an den Capitulis der Ceratobranchialia 2 und 3 ansetzt. Es entspricht dem Ligamentum interbranchiale von *Proteus*



und *Menobranchus*. Es ist einerseits mit der Mittellinie und der dorsalen Fascie des *M. interbranchialis* 4, andererseits mit dem *Truncus arteriosus* fest verwachsen.

Ueber das *Ligamentum branchio-pectorale* siehe unten unter *M. levator arcus branchialis* 4.

An der ventralen Seite steht in der Mittellinie auf dieser Membran ein sagittales Sehnenblatt, welches dorsal mit der *Linea alba*, dem Herzbeutel und dem *Truncus arteriosus*, ventral mit dem *Copulastiel* verwachsen ist. Es trennt die beiden *Recti profundi* von einander. Die kräftigsten Fasern spannen sich zwischen dem Ende des *Copulastiels* und dem *Truncus arteriosus* aus. Nach vorn geht das Band in ein dünnes Zwischenmuskelband über, das zwischen dem vordersten Theil der beiden *Recti profundi* in der *Incisura copulae* in der sagittalen Mittellinie sich befestigt.

Die *Copula* trägt an der Seite ihrer vordern Spitze jederseits eine kleine Gelenkfläche, welche mit dem oben beschriebenen Zwischenknorpel articulirt. Die dorsale Seite der Spitze wird durch eine mächtige Bandmasse eingenommen, welche ihr fest anheftet und beiderseits, dorsal von dem durch den Zwischenknorpel gebildeten Doppelgelenk, auf das *Hypohyale* sich fortsetzt. Der kleine Zwischenknorpel ist fest mit ihr verwachsen.

Mit dem *Hypobranchiale* 1 und 2 bildet die *Copula* eine zusammenhängende Knorpelmasse.

Die ventrale Seite der *Copula* setzt sich caudalwärts in den *Copulastiel* fort, dessen caudales Drittel bei grössern Exemplaren verknöchert ist und sich am Ende gabelt. Den beiden Spitzen der Gabel sitzt meist ein Knorpelstückchen auf. Den stumpfen Winkel, welchen die beiden Zacken der Gabel mit einander bilden, erfüllt ein straffes Band.

An der dorsalen Kante des *Copulastiels* setzt sich die sagittale Lamelle des *Ligamentum interbranchiale* an, die ventrale Seite deckt ein kräftiges Längsband, welches seitlich auf die Verbindung mit dem *Hypobranchiale* 1 und *Hypohyale* ausstrahlt und mit der Fascie des *M. rectus* verwachsen ist. Im Uebrigen bietet die *Copula* die gleichen Formverhältnisse wie bei den Salamandridenlarven.

Wenn man von den durch die erheblichere Körpergrösse bei *Siredon* bedingten Unterschieden absieht, sind die Abweichungen von den Salamandridenlarven kaum nennenswerth. Zu den erstern gehört das stärkere Vorspringen der Muskelvorsprünge, die Ausbildung eines Doppelgelenks zwischen *Hypohyale* und *Copula* und die Verknöcherung

des Copulastiels, soweit er dem *M. rectus hypobranchialis* Ursprung bezw. Ansatz bietet. Diese Merkmale weisen auf eine erhöhte Inanspruchnahme des Skelets durch die Musculatur hin, Folgen der erheblichen Körpergrösse.

Das Kehlkopf- und Luftröhren-Skelet.

Es besteht beiderseits aus einem zusammenhängenden langen Knorpelstab, welcher von der Mitte des Kehlkopfeingangs bis über die Gabelung der Trachea hinaus zu den Bronchien reicht. Je nach der Grösse des untersuchten *Siredon* ist der Befund ein etwas verschiedener.

Bei den kleinen, 3,6 cm langen Exemplaren begrenzen den Kehlkopfeingang beiderseits 2 Schleimhautfurchen, welche nach vorn in einiger Entfernung vor demselben verstreichen. Indem sie sich bis zur Mitte des Kehlkopfs beträchtlich vertiefen, weichen sie nach caudal mehr und mehr aus einander, werden dann wieder seichter und verstreichen allmählich etwas hinter dem Kehlkopfeingang.

Auf Querschnitten durch die Mitte des schlitzförmigen Kehlkopfeingangs erhält man so den Eindruck, dass der Kehlkopfeingang sich auf einer erhöhten, seitlich durch tiefe Einschnitte begrenzten Papille befindet. Etwa in der Mitte des Schlitzes taucht jederseits unmittelbar neben dem sich in den Schlitz einsenkenden Epithel das vordere Ende der auf dem Querschnitt runden, stabförmigen *Cartilago lateralis* auf. Es liegt also zwischen der oben genannten Furche und dem Kehlkopfeingang in den longitudinal stehenden beiden Lippen desselben. Die *Cartilago lateralis* ist hier von straffem Bindegewebe eingebettet, dessen orale Fortsetzung beiderseits sich vor dem Kehlkopfeingang zu dem straffen Band vereinigt, welches die Mittellinie einnimmt und den mittelsten Faserzug der *Membrana interbranchialis* darstellt. Ich bezeichne es als *Ligamentum hyolaryngeum*. Caudalwärts gehen diese straffen Faserzüge beiderseits lateral von der *Cartilago lateralis* in die Sehne des *M. dorso-laryngeus* über, und zwar in den vordern Schenkel. Der hintere Schenkel desselben setzt sich am *Processus muscularis* der *Cartilago lateralis* an, welcher unmittelbar hinter dem caudalen Winkel des Eingangsschlitzes liegt. Zwischen beiden Schenkeln bildet das *Ligamentum dorso-laryngeum* eine breite, dreieckige Membran mit der Basis am Kehlkopfknorpel, der Spitze am Ende der Muskelfasern des *M. dorso-laryngeus*, der Stelle, an welcher die *Inscriptio tendinea* zwischen dem *M. dorso-laryngeus* und dem *M. laryngeus ventralis* mit der Sehne des *Dorsolaryngeus* verbunden ist.

Caudal vom Muskelvorsprung für den *Dorsolaryngeus* verbreitert sich der Knorpel nach ventral beträchtlich, so dass er nun die ganze

Seite der Kehlkopfschleimhaut einnimmt, während weiter vorn der Schlitz weit unter den seinem Eingang seitlich anliegenden Knorpel ventral einschneidet. Hier umzieht ihn schräg von caudal-dorsal nach ventral-oral der *M. sphincter aditus laryngis*, ohne dass aber schon eine merkbare Wirkung desselben auf die Gestalt des Knorpels vorhanden wäre. An dieser breitesten Stelle der *Cartilago lateralis* fällt an seiner Innenseite auf, dass das geschlossene Kehlkopflumen kreuzförmig ist und mitten mit zwei kurzen, seitlichen Fortsätzen in eine hier beginnende, nach hinten tiefer und breiter werdende Ausbuchtung der *Cartilago lateralis* an ihrer medialen Seite sich hineinschiebt.

Bald hinter dem Ringmuskel wird der Knorpel wieder schmaler, die beiden Theile sind dorsal durch eine schmale straffe Membran verbunden, an welche sich die platte Ringmusculatur der Speiseröhre fest anheftet. Die ventrale Membran ist breit und schlaffer. An das caudale Ende der *Cartilagine laterales* setzen sich Muskelbündel des *M. obliquus abdominis internus* an.

Bei den grössern Exemplaren finden sich im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse. Nur fällt die grosse Verschiedenheit in der Grösse und der Ausbildung des Kehlkopfs und der Luftröhre bei gleich grossen Exemplaren auf. Wie weit dies mit der beginnenden oder bevorstehenden Metamorphose zusammenhängt, konnte ich nach meinem Material noch nicht entscheiden.

Das grössere, 29 cm lange Exemplar von Siredon zeigte folgenden Befund:

Die beiden Furchen zur Seite des Kehlkopfeingangs waren ausserordentlich vertieft und liefen hinten mit einer queren Furche zusammen, welche den Kehlkopfeingang hinten abgrenzte. So wird hier eine dreieckige wirkliche Papille gebildet, welche von den beiden ebenfalls wesentlich veränderten Lippen überdeckt wird. Diese bilden hier 2 bohnenförmige flache Hautlappen, deren mediale Ränder sich über dem Eingangsschlitz über einander legen, deren seitliche Ränder die seitliche Furche der Papille überdecken (Stg. 18).

Sie formiren so über dem Kehlkopfeingang in geschlossener Stellung einen Klappenapparat, welcher ihn gegen den Pharynx glatt abschliesst und den Eintritt von irgend welchen Stoffen unmöglich macht. Die *Cartilago lateralis* lässt wohl im Allgemeinen noch die Gestaltverhältnisse der kleinen Thiere erkennen, zeigt aber im Einzelnen viele neue Eigenthümlichkeiten.

Das Vorderende ist zu einer breiten Platte geworden, welche der caudalen Hälfte des Kehlkopfeingangs anlagert. Hinter dem jetzt stark vorspringenden Processus muscularis markirt sich der *M. constrictor* als eine tiefe, quer verlaufende Ringfurche. Hinter derselben verbreitert sich der Knorpel mächtig und lagert von da an der Trachea und den beiden Bronchien an. Dorsal sind beide Seiten durch eine schmale Membran verbunden. Ventral verbreitert sich der Zwischenraum zwischen den beiden Knorpeln caudal immer mehr. Medial bilden die beiden Knorpel, zusammengelegt, in der Mitte der Ringfurche ein Glockengewölbe, welches nach dem Kehlkopfeingang zu abgeschlossen ist. Bis hierher reicht die Luftsäule der Trachea bei geschlossenem Kehlkopf. Oral davon liegen die Wände des Eingangsschlitzes fest an einander.

Der eigentliche Kehlkopfeingang liegt mithin erheblich vor dem durch den *M. constrictor* gesetzten Schnürring.

## II. Die Musculatur.

Die Eintheilung in eine dorsale und eine ventrale Gruppe ist im Bereich der Musculatur des VII., IX. und X. ebenso festzuhalten wie bei den Larven der Salamandriden.

A. Die vom VII., IX. und X. versorgte Musculatur.

a) Die dorsale Gruppe.

1) *M. cephalo-dorso-mandibularis* (Stg. 4—8 *Cdm*). Er ist auch hier in zwei Abtheilungen geschieden, in eine oberflächliche vordere und eine tiefe hintere. Zwischen beiden verläuft der *R. jugularis* VII. + IX.

α) Die oberflächliche vordere Abtheilung (Stg. 4—8 *Cdm*) entspringt von der hintern seitlichen Kante des Paraquadratum (*Squamosum*) und einem Theil der dorsalen Fläche desselben. Die Ursprünge setzten sich caudal auf die *Fascia cephalo-dorsalis* fort und bilden so die *Pars dorsalis* des Muskels, welche die tiefe Abtheilung mit einer nur dünnen Faserschicht überdeckt. Der vordere, vom Paraquadratum entspringende Theil der oberflächlichen Abtheilung liegt vor, oral von der tiefen (Stg. 7). Bei mehreren Exemplaren schloss sich hieran ein Bündel, welches vom *Ceratobranchiale* 1 entspringt, *M. ceratomandibularis* (*Cm* Stg. 4—8). Bei einigen Exemplaren fehlte dieses Bündel. Es lag lateral vom *R. jugularis* und ist daher mit mehr Recht als bei den Larven der Salamandriden als ein Theil, ein aberrirendes Bündel, der oberflächlichen Abtheilung des *M. cephalo-dorso-mandibularis* aufzufassen.

Die Muskelbündel convergiren nach dem caudalen Ende des Unterkiefers und setzen hier mit einer kurzen, sich in die Mitte des Muskels etwas einschiebenden Sehne an. Es wird dadurch in der Nähe des Ansatzes der Eindruck einer beginnenden Fiederung hervorgerufen (Stg. 4). Bei den kleinern Exemplaren tritt dies weniger hervor.

β) Die tiefe Abtheilung (*Cdmp* Stg. 6 u. 7) liegt medial und caudal vom *R. jugularis*. Dieser umschlingt also ihre äussere Seite. Sie entspringt von der Seite des Labyrinths, dem hintersten Theil der caudalen Kante und dorsalen Fläche des Paraquadratum (vgl. Stg. 10). Die Ursprünge reichen bis zum Ligamentum cerato-petrosum (*L. cp* Stg. 7 u. 10), welches selbst einigen Fasern Ursprung bietet. Die Bündel ziehen mit nur wenig convergentem Verlauf medial von denen der oberflächlichen Abtheilung zum hintern Fortsatz des Unterkiefers und setzen ohne nennenswerthe Sehne an diesen an.

Der ganze Muskel deckt seitlich das dorsale Ende des Ceratohyale mit seinen beiden gekreuzten Bändern.

Die tiefe Abtheilung erhält Aeste aus dem *Facialis*, bevor der Verbindungsast des IX. hinzugetreten ist, die oberflächliche bezieht ihre Nerven aus dem *R. jugularis* nach Vereinigung mit dem Verbindungsast. Der *R. jugularis* kommt am hintern Rande der oberflächlichen Abtheilung zum Vorschein (Stg. 4 *Rj VII + IX*).

2) *M. levator arcus branchialis 1* (*Lab. 1* Stg. 4—8), ein kräftiger, parallelfasriger Muskel, welcher von dem Sehnengewebe zur Seite des Ursprungs der epaxonischen Längsmusculatur am Schädel ausgeht. Der Ursprung liegt dorsal vom Schädelursprung des *M. cephalo-dorso-mandibularis*. Seltner reichen die Fasern des Muskels bis zum Schädel. Er setzt nach schräg lateral caudal und ventral gerichtetem Verlauf an der Aussenseite des dorsalen Endes des Ceratobranchiale 1 an. In der Linie seines vordern Randes gehen die Muskelfasern des von der Dorsalfascie entspringenden Theils des *M. cephalo-dorso-mandibularis* in die Fascie über, welche den Muskel aussen überkleidet und mit seiner Fascie fest verwachsen ist (Stg. 4 u. 5).

Verschieden von den Verhältnissen bei den Salamandrinenlarven ist der Ursprung, welcher dort am Schädel selbst liegt, und der Verlauf des *N. glossopharyngeus*. Während derselbe bei den Salamandridenlarven stets den oralen Rand passirt, zieht er hier meist am hintern Rande des Muskels vorbei (Stg. 5 *IX*). Es ist dies auf eine unwesentliche Verschiebung des Ansatzes bei *Siredon* zurückzuführen. Uebergänge zwischen beiden Zuständen wurden bei den grössern Exemplaren von *Siredon* gefunden, wo der *Glossopharyngeus* den

Muskel beiderseits durchbohrte. Ja bisweilen, allerdings sehr selten, zieht der Nerv am oralen Rande des Muskels vorbei (Stg. 6—8 rechts). Den Verlauf am vordern Rande sehe ich wegen der Uebereinstimmung mit den hintern Kiemenbognerven als den ursprünglichen an.

Er empfängt aus dem Glossopharyngeus einen kräftigen Nerven.

3) *M. levator arcus branchialis 2* (Stg. 4—8 *Lab. 2*), entspringt unmittelbar an den ersten, anschliessend von dem die Seite der spinalen Längsmusculatur bekleidenden Sehngewebe. Er setzt an der medialen Seite des Ceratobranchiale 2 an und wird vom 2. Kiemenbognerven innervirt. Seine Nerven treten von der medialen Seite in ihn ein. Der 2. Kiemenbognerv durchbohrt den Muskel in der Nähe seines Ansatzes von innen nach aussen oder zieht an seinem oralen Rande vorbei.

4) *M. levator arcus branchialis 3* (*Lab. 3* Stg. 4—8), schliesst an den zweiten mit seinem Ursprung an. Ansatz an der medialen Seite des Ceratobranchiale 3. Der 3. Kiemenbognerv, welcher ihm seine Nerven zukommen lässt, tritt an seinem oralen Rande nach aussen.

5) *M. levator arcus branchialis 4* (*Lab. 4* Stg. 4—8 u. 12), ist breiter als die ersten drei, aus nur einem parallelfasrigen Bündel bestehenden Kiemenbogenheber. Seine Bündel convergiren nach der Hinterseite des 4. Kiemenbogens. Vor dem Ansatz scheidet sich eine hintere von einer vordern Abtheilung. Die vordere Abtheilung (*Lab. 4* Stg. 12) befestigt sich am 4. Kiemenbogenknorpel und zieht medial vom *Lig. branchio-pectorale* vorbei. Ein Theil ihrer Fasern bildet mit solchen des *M. interbranchialis 4* eine *Inscriptio tendinea*, deren hinteres Ende wie bei der *Triton*-Larve mit dem *Ligamentum branchio-pectorale* verbunden ist. Dieses letztere geht von der dorsalen Kuppe des Ceratobranchiale 4 aus und spaltet sich in 2 Schenkel. Der eine verbindet sich mit der Haut, der andere mit dem *Pericard* medial vom *M. rectus profundus* und sendet auch der 3. *Inscriptio tendinea* einige Faserzüge. Zwischen der Verbindung mit dem hintern Ende der *Inscriptio tendinea* und der Stelle, wo das Band sich spaltet, setzt von ventral und medial eine breite Abtheilung des *M. interbranchialis 4* an, welche die Abtheilung c dieses Muskels bei der Salamander- und *Triton*-Larve entspricht.

Ihr gegenüber (*Lab. 5* Stg. 12) heften sich an dem *Lig. branchio-pectorale* mehrere kräftige Bündel des *Lev. arc. branch. 4*, welche von den übrigen durch eine Spalte getrennt sind, an.

Seltner fehlt die Fortsetzung des Bandes caudal von diesem Muskel.

Innervation durch den 4. Kiemenbogennerve, welcher am caudalen Rande des Muskels nach aussen gelangt (Stg. 6—8 u. 12 *4 Kn*).

6) *M. dorso-laryngeus* (*Dl* Stg. 4—8, 10, 12). Er stellt ein schmales, dünnes, fast parallelfasriges, nach dorsal nur wenig divergirendes Bündel dar, welches an den *M. levator arc. branch.* 4 unmittelbar anschliesst. Nur ausnahmsweise besteht zwischen beiden eine Lücke, in welcher die Fasern des darunter liegenden *M. trapezius* sichtbar werden. Von der Seite gesehen, verschwindet dann der *M. dorso-laryngeus* hinter dem Ligamentum branchio-pectorale und der an diesem befestigten Abtheilung *c* des *M. interbranchialis* 4, an dessen dorsaler Seite, zwischen ihm und Pharynxwand, er zur Seite des Kehlkopfs verläuft. Hier geht er in eine kräftige, ziemlich lange ovale Sehne über (*Ldl* Stg. 12), die mit dem Haupttheil an dem seitlichen Fortsatz der *Cartilago lateralis* ansetzt. Ein dünnerer Faserzug strahlt nach dem Kehlkopfeingang hin aus und setzt sich in das Lig. hyolaryngeum fort (vgl. oben). Zu beiden Seiten der Sehne bildet der Muskel ausserdem eine *Inscriptio tendinea* mit dem *M. laryngeus ventralis*. Einmal fand ich einige abirrende Fasern, welche nicht von der *Inscriptio tendinea*, sondern an der Seitenwand der Trachea ansetzen (Stg. 13 links).

Innervation durch Aeste des *Truncus intestino-accessorius*.

b) Die ventrale Gruppe.

1) *M. ceratomandibularis* (*Cm* Stg. 4—8).

Dieser Muskel war bei einem 14 cm langen *Siredon mexicanus* nicht vorhanden. Bei den übrigen bestand er aus wenigen, lateral vom *R. jugularis* liegenden und von der oberflächlichen Schicht des *M. cephalo-dorso-mandibularis* abgegliederten Bündeln, welche von der Aussenseite des dorsalen Endes des *Ceratobranchiale* 1 entsprangen und in parallelfasrigem Verlauf zum hintern Ende des Unterkiefers verliefen.

Innervation vom *R. jugularis*.

2) *M. ceratohyoideus externus* (*Che* Stg. 2—5, 8, 9, 11, 13).

Er entspringt von der Seitenfläche des Dorsalendes des *Ceratobranchiale* 1, von der er nur den dorsalsten Abschnitt frei lässt. Sein Ursprung ist also hier weiter ausgedehnt als bei den Larven der Salamandriden, wo er nur die ventrale Hälfte der Seite der dorsalen Muskelansatzfläche einnimmt. Nach dorsal schliesst sich der Ursprung des *M. cerato-mandibularis* an.

Er befestigt sich am *Ceratohyale* in seiner ganzen Länge und greift dabei auf die Ventralseite des *Hypohyale* über. Der An-

satz stimmt mit dem der Salamandridenlarven im Wesentlichen überein.

Seine Nerven empfängt er aus dem *R. jugularis*. Sie breiten sich an seiner Seitenfläche aus. Man findet meist einen oder zwei caudal gerichtete kräftige Aeste und mehrere in ventraler Richtung in den Muskel eintretende (Stg. 4 *R. m. a. che*).

Der vorderste Theil des Muskels wird von der *Plica hyomandibularis* bedeckt, welche zwischen ihm und *M. interhyoideus* einerseits und *M. intermandibularis posterior* andererseits liegt (Stg. 9). Sie trennt *Trigeminus*- und *Facialis*gebiet. Doch kommen auch hier Uebergänge des einen Nerven in das andere Gebiet vor.

Die mediale Seite des Muskels liegt unmittelbar der 1. Kiemenpalte an.

3) *M. interhyoideus*. Dieser Muskel zeigt im Wesentlichen die gleiche Ausbildung wie bei den Salamandridenlarven. Ursprung, Ansatz und Innervation stimmen mit den dort beschriebenen Verhältnissen überein. Nur finden sich bisweilen Fasern, welche an der *Plica hyomandibularis* an ihrem vordern Ende anheften.

4) *M. interbranchialis 1* (*Ib. 1* Stg. 2, 3, 9, 13). Er ist ein kräftiger, breiter Muskel; dessen hinterste Fasern am dorsalen Muskelvorsprung des *Ceratobranchiale 1* entspringen, dessen vorderer, breiterer Theil von dem den *M. ceratohyoideus externus* überdeckenden Fascie ausgeht. Die Muskeln beider Seiten treffen sich in der sehnigen Mittellinie. Sie schliessen an den *M. interhyoideus* nach caudal unmittelbar an und liegen, wie bei den Salamandridenlarven, in der Hautfalte des Kiemendeckels, die hier indessen nicht so tief eindringt wie dort. Die straffen Sehnenfasern, an welche die vordersten Bündel des Muskels ansetzen, sind bisweilen selbständiger, biegen lateral vom *R. jugularis* nach vorn um und heften sich vor dem *M. cephalo-dorso-mandibularis* am *Paraquadratum* an. So bilden sich die ersten Anfänge der Umwandlung in den *M. quadrato-pectoralis* des *Amblystoma* (Stg. 9).

Innervation durch den *R. jugularis*.

5) *M. ceratohyoideus internus* (*Chi* Stg. 11, 13), entspringt vom ventralen Muskelvorsprung des *Ceratobranchiale 1* ohne Vermittlung einer Sehne. Der wie bei den Salamandridenlarven spindelförmige Muskelbauch geht nach vorn in eine kurze Sehne über, welche an der medialen Seite des Vorderendes des *Ceratohyale* sich anheftet und vorn nach der Innenseite des *Hypohyale* hin ausstrahlt.

Der Muskel liegt medial dem medialen und vordern Ende der 1. Kiemenpalte an.



Innervation vom N. glossopharyngeus und aus dem Plexus subceratobranchialis vom 2. Kiemenbognennerven. Meist war auch die Betheiligung des R. recurrens intestinalis X. nachzuweisen. Nur einmal fand ich ein Aestchen des 3. Kiemenbognennerven links, welches an dem Plexus subceratobranchialis sich betheiligte.

6) Mm. subarcuales obliqui (*Chbr* Stg. 11, 13), zeigen meist völlig das gleiche Verhalten, wie es sich gewöhnlich bei den Salamandridenlarven findet. Sie entspringen von der medialen und vordern Seite der ventralen Muskelvorsprünge des Ceratobranchiale 2 und 3 und setzen in schräg nach oral und medial gerichtetem Verlauf an die Fascie zur Seite des Rectus profundus an und durch ihre Vermittlung am medialen Ende des Hypobranchiale 1. Seltner gesellt sich ein vom Ceratobranchiale 4 entspringendes Bündel zu den beiden andern Bäuchen (Stg. 13 links).

Sie erhalten Zweige vom 2. und 3. Kiemenbognennerven und vom Ramus recurrens intestinalis X. Letzterer liefert dem M. subarcualis obliquus 3 den Hauptantheil seiner Nerven. Ventral und lateral liegt den zur Seite des M. rectus profundus verschmolzenen beiden Muskeln die Thyreoidea an, ganz wie bei den Salamandridenlarven.

In einem vereinzelt dastehenden Falle fand ich einen von der Regel abweichenden Bau der Mm. ceratohyoideus internus und ceratosubarcuales obliqui, und zwar nur an der linken Seite.

Der M. ceratohyoideus internus hatte 3 Köpfe, von denen der erste vom ventralen Muskelvorsprung des Ceratobranchiale 1, der zweite von dem des Ceratobranchiale 2 und der dritte von dem des Ceratobranchiale 3 entsprang. Alle drei zusammen verschmolzen zu einem dem M. ceratohyoideus internus der andern Seite an Stärke etwa gleichen Muskelbauch, der mittels einer kräftigen Sehne an der Verbindung zwischen Hypo- und Ceratohyale ansetzte. Der zweite und dritte Bauch wurden von Aesten des Plexus subceratobranchialis versorgt, der erste ausschliesslich vom Glossopharyngeus.

Ausserdem fand sich nur ein M. subarcualis obliquus, welcher vom ventralen Muskelvorsprung des Ceratobranchiale 3 entsprang und an der Fascie des M. rectus ansetzte. Die Thyreoidea lag zwischen ihm und dem M. ceratohyoideus internus.

7) Mm. subarcuales recti (constrictores arc. branch., *Sba* Stg. 11 u. 13). Auch bei diesen Muskeln, welche gewöhnlich in der Dreizahl, mit Ursprung vom ventralen Muskelvorsprung des Ceratobranchiale 1—3 und Ansatz am Ceratobranchiale 4 vorhanden sind, ist die Uebereinstimmung mit den Salamandridenlarven eine vollständige. Seltner

kommt ausserdem ein kleiner Muskel vor, welcher vom ventralen Muskelvorsprung des Ceratobranchiale 2 zu dem des Ceratobranchiale 3 verläuft. Auch selbständige Fasern zwischen Ceratobranchiale 1 und 2 werden hier und da gefunden.

An Nerven treten von der ventralen Seite kräftige Aeste des R. *recurrens intestinalis* X., von der dorsalen Seite kleinere Aeste des 2. und 3. Kiemenbogennerven in sie ein. Und zwar betheilt sich der 2. Kiemenbogennerv nur an der Innervation des innersten vom Ceratobranchiale 1 entspringenden, der 3. Kiemenbogennerv nur an der des vom Ceratobranchiale 2 entspringenden Muskels.

Der ventrale Theil des 4. Kiemenbogennerven hat keine motorischen Fasern mehr, sondern hat sein motorisches Gebiet an den R. *recurrens intestinalis* X. abgetreten.

8) M. *interbranchialis* 4 (*Ib.* 4, *Ib.* 5 Stg. 12, 13).

Auch dieser Muskel zeigt im Wesentlichen durchaus den gleichen Bau wie bei den Salamandridenlarven. Anders als dort ist nur die stärkere Ausbildung der Abtheilung c und die weitere Ausdehnung derselben nach caudalwärts.

a) Die vorderste Abtheilung lässt den vordersten Theil (etwa ein Drittel) des medialen Randes des Ceratobranchiale 4 frei und schiebt ihre Ursprünge bis zu den Ansätzen des M. *levator arcus branch.* 4 am Ceratobranchiale nach dorsal vor.

b) Unmittelbar anschliessend gehen die Fasern auf eine breite *Inscriptio tendinea* über, an deren anderer Seite solche des M. *levator arcus branchialis* 4 ansetzen.

c) Hieran schliesst sich, durch kräftige dickere Bündel ausgezeichnet, die dritte Abtheilung, welche vom *Ligamentum branchio-pectorale* entspringt. Sie hat ungefähr den gleichen Faserreichthum wie die beiden vorigen Abtheilungen zusammen.

Die Fasern beider Seiten treffen sich in der ventralen Mittellinie. Die vordersten liegen ventral vom M. *constrictor aditus laryngis* bezw. vom *laryngeus ventralis* und schieben sich etwas über die hintersten der vorigen Abtheilung herüber. Nur das hinterste Drittel der dritten Abtheilung erreicht die Mittellinie nicht, sondern setzt an der Seite der Trachea hinter dem *Constrictor aditus* an dem Trachealknorpel an.

Die *Linea alba* setzt sich nach vorn in eine breite Aponeurose (*Ligamentum interbranchialis*) fort, welche dorsal dem M. *rectus profundus* aufliegt, mit seiner Fascie fest verbunden ist und sich an der medialen Kante des Hypobranchiale 2 und an der *Copula* anheftet (*Lig. hyolaryngeum*).

Ventral liegt auf dem vordersten Theil der Linea alba der Truncus arteriosus, welcher ebenfalls fest mit ihr verbunden ist. Nach vorn davon schliesst sich das sagittal gestellte Sehnenblatt an, welches zwischen der Mitte der oben erwähnten Aponeurose, dem Lig. interbranchiale und dem Copulastiel ausgespannt ist (Stg. 13) und die Mm. recti profundi beider Seiten von einander scheidet.

Dorsal liegt dem mittlern Drittel des M. interbranchialis 4 der Kehlkopf auf (Stg. 12). Die Ventralseite seines Eingangs ist fest mit der Linea alba verwachsen.

9) Die Kehlkopfmuskeln.

Es ist vorhanden ein M. laryngeus (interlateralis) ventralis und ein M. constrictor aditus laryngis.

a) Der M. laryngeus (interlateralis) ventralis (*Ilv* Stg. 12) besteht aus 3—4 kräftigen Bündeln jederseits, welche von der Inscriptio tendinea des M. dorso-laryngeus ausgehen und ventral vom Kehlkopf zwischen ihm und M. interbranchialis 4 die Mittellinie erreichen.

Die Bündel divergiren etwas nach der Mittellinie hin, so dass sie in der Mittellinie einen ziemlich breiten Raum einnehmen, welcher von der Mitte des Kehlkopfeingangs bis über das hintere Ende der Cartilago lateralis hinausreicht. Die vordern Bündel treffen in spitzem, nach hinten offenem Winkel zusammen, die hintern bilden einen nahezu gestreckten Winkel.

Spuren eines M. laryngeus dorsalis fehlten bei den von mir untersuchten Exemplaren gänzlich.

b) Der M. constrictor laryngis (Stg. 12 *Cal*) zeigt im Wesentlichen die gleiche Ausbildung wie der des erwachsenen Salamanders. Er besteht aus sehr feinen Muskelfasern, ähnlich wie bei *Menopoma*. Wie dort setzt er sich aus zwei symmetrischen Halbringen zusammen, welche dorsal und ventral vom Kehlkopf durch eine Linea alba verbunden sind. Der so die beiden Cartilagines laterales umschliessende, bei jungen Exemplaren schräg, bei ältern transversal gestellte Muskelring liegt caudal von der Sehne des M. dorso-laryngeus.

Die Kehlkopfmuskeln werden durch Aeste des R. intestinalis X. versorgt, welche sich um den hintern Rand des M. interbranchialis 4 von ventral nach dorsal herumschlagen und an der Dorsalseite dieses Muskels zu ihrem Ziel gelangen. Bisweilen verlaufen sie zwischen den Bündeln des M. interbranchialis 4 (Stg. 18).

Für die Function der Kehlkopfmuskeln ist bemerkenswerth, dass der Constrictor erheblich hinter dem Schlitz des Kehlkopfeingangs liegt. Der Constrictor hält das Glockengewölbe, welches von den

Cartilagine laterales in der oben beschriebenen Weise gebildet wird, geschlossen. Auf den eigentlichen Kehlkopfeingang wirkt er nur durch das biegsame vordere Ende des Knorpels, welches als dünne Platte nur etwa bis zur Hälfte des Eingangsschlitzes nach vorn reicht. Der Verschluss des Schlitzes kann auch hier nur durch die Spannung des ihn umgebenden Gewebes, namentlich durch das Ligamentum hyo-laryngeum, bewerkstelligt werden. Vervollständigt wird er durch den oben beschriebenen Klappenapparat, welchen die beiden Lippen bilden.

Vorbedingung für die Oeffnung des Schlitzes ist die Erschlaffung des Ligamentum hyolaryngeum durch caudale Verschiebung der Copula, durch die Contraction des Rectus. Die Eröffnung des Kehlkopfeingangs kann dann durch das Zusammenwirken des M. dorso-laryngeus und M. interbranchialis 4 bewerkstelligt werden. Die vordern Theile des M. interbranchialis 4 entspringen ventral vom 4. Kiemenbogen und stossen vorn spitzwinklig zusammen. Ihre Verkürzung wird daher den vordern Winkel des Kehlkopfeingangs caudalwärts ziehen. Die hintern Theile des Muskels aber entspringen weiter dorsal vom Ceratobranchiale 4 und der Inscriptio tendinea, welche der M. interbranchialis 4 mit dem Lev. arcus branch. 4 bildet, und vom Lig. branchio-pectorale (Abtheilung c des Muskels). Bei gleichzeitiger Function des M. levator arcus branch. 4 wird dadurch der hintere Winkel des Schlitzes nach dorsal gezogen und der Pharynx hinter dem Kehlkopfeingang zugeschnürt. Nach der Lage und Beschaffenheit der Cartilagine laterales ist dies möglich, ohne dass die Trachea zugleich comprimirt wird.

In dieser Stellung bildet also zwischen den Ceratobranchialia 4 der M. interbranchialis 4 eine nahezu transversal gestellte Scheidewand unter dem zugeschnürten Pharynx, welche nur von dem klaffenden Kehlkopfeingang mitten durchsetzt wird. Oeffnet nun eine Verkürzung des M. dorso-laryngeus das Glockengewölbe, so ist für die Luft der Weg zu und aus den Lungen frei. Der M. laryngeus ventralis scheint dabei im Wesentlichen nur von regulirendem Einfluss auf die Weite der Oeffnung des Glockengewölbes zu sein.

Wenn somit im Wesentlichen der gleiche Mechanismus besteht wie bei den Salamandridenlarven, so ist doch den höhern Anforderungen der beträchtlichern Körpergrösse durch die Umgestaltung der Musculatur Rechnung getragen.

Diese Veränderungen lassen aber den einfachern Ausgangspunkt bei den Salamandridenlarven noch leicht erkennen.

c) Die *Mm. levatores* und *depressores branchiarum* (Stg. 4 u. 5 *Lb* 1—3 und *Db* 1—3).

Sie sind mächtig entwickelt, der Grösse der Kiemenbüschel entsprechend.

1) Von den *Mm. levatores* entspringt der erste von der dorsalen Kuppe des Ceratobranchiale 2, der des 2. und 3. Kiemenbüschels von der Kuppe des Ceratobranchiale 3. Mit den hintersten Bündeln greift der des 3. Kiemenbüschels auf die dorsale Kuppe des Ceratobranchiale 4 über. Bisweilen finden sich sogar einzelne Bündel, welche vom Ligamentum branchio-pectorale ausgehen. Der erste wird der Hauptsache nach von einem Ast des 2. Kiemenbogennerven versorgt, nur ein kleiner Ast des Glossopharyngeus betheilt sich an der Innervation. Die Levatoren des 2. und 3. Kiemenbüschels werden vom 3. Kiemenbogennerven versorgt, doch betheilt sich an der Innervation des zweiten auch der 2. Kiemenbogennerv.

Die *Mm. depressores* entspringen von der ventralen Seite der Ceratobranchialia, und zwar caudal von den Kiemenarterien, zum Theil auch von den diese überkleidenden und sie an dem Knorpel befestigenden straffen Faserzügen.

Der Depressor des 1. Kiemenbüschels wird vom 2. Kiemenbogennerven, der des zweiten vom 2. und 3. Kiemenbogennerven, der *M. depressor* des 3. Kiemenbüschels wird vom 3. Kiemenbogennerven versorgt.

Die Muskeln bilden eine zusammenhängende, in die Kiemenbüschel unter Verflechtung ihrer Bündel ausstrahlende Lage. Auch bogenförmig von dorsal nach ventral übergehende Bündel finden sich. Vor dieser Muskellage verzweigt sich die Kiemenarterie und sammelt sich die Kiemenvene.

Die bogenförmig von dorsal nach ventral übergehenden Fasern sind im 1. Kiemenbüschel besonders zahlreich (Stg. 5, 11). Sie bilden so einen Muskel, welcher am Dorsalende des Ceratobranchiale 2 entspringt und, aussen von der 2. Kiemenspalte verlaufend, ventral am Ceratobranchiale 2 ansetzt. Zwischen Ceratobranchiale 1 und Ceratohyale hat der *M. ceratohyoideus externus* die gleiche Lage, dessen Innervation weitere Vergleichpunkte mit den *Mm. levator* und *depressor branch.* 1 bietet. Auch der Untergang während der Metamorphose könnte als ein Zeichen für seine Abkunft von Kiemenbüschelmuskeln des Hyoidbogens gelten.

B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

Spuren einer epibranchialen Musculatur waren auch hier nicht zu finden.

Die hypobranchiale Musculatur bietet im Wesentlichen mit der der Salamandridenlarven übereinstimmende Verhältnisse.

1) *M. geniohyoideus* (medialis, rectus superficialis hypobranchialis anterior, *Gh* Stg. 3, 9, 11), entspringt neben der Mitte am Unterkiefer, dorsal vom *M. intermandibularis anterior* und setzt am Ende des bei kleinern Exemplaren von Siredon, ähnlich wie bei *Proteus*, kolbenförmigen, verknöcherten Copulastiels und an der seitlich an sein Ende anschliessenden *Inscriptio tendinea* an. Bei denjenigen Exemplaren, deren Copulastiel hinten gegabelt ist, bildet diese Gabel ebenfalls den Ansatz des Muskels.

Bisweilen kommen Bündel vor, welche seitlich weiter caudalwärts bis zur 1. *Inscriptio tendinea* des Sternohyoideus reichen (Stg. 9 rechts).

2) *M. genioglossus*, liegt dorsal vom vorstehenden Muskel und strahlt an der *Plica hyomandibularis* aus, ohne dass indessen, wie bei *Menopoma*, eine Durchkreuzung der Fasern beider Seiten stattfände. Man kann schon bei der Larvenform eine kräftigere seitliche und eine zartere mittlere Masse unterscheiden (*Ggl* Stg. 3, 11).

3) *M. sternohyoideus* (rectus superficialis hypobranchialis posterior, *Sth*<sup>α</sup>, *Sth*<sup>β</sup> Stg. 9, 13).

Sein Ursprung ist der gleiche wie bei den Salamandridenlarven, wie dort ein doppelter.

α) Die mittlern Theile (*Sth*<sup>α</sup>) bilden die Fortsetzung des Geniohyoideus. Sie liegen zu beiden Seiten der hier ziemlich breiten Mittellinie und reichen vom hintern Ende des Copulastiels bis zum Sternalknorpel (Stg. 9).

β) Die seitlichen Theile (*Sth*<sup>β</sup>) entspringen am hintern Rande des Hypobranchiale 1 (Stg. 13 links) und bisweilen auch von der Seite des Copulastiels, dorsal vom Geniohyoideus, und von der an diesen beiden Skelettheilen angehefteten Fascie.

Beide Abtheilungen vereinigen sich hinter dem Copulastiel und überdecken den *Rectus profundus hypobranchialis* als eine dünne, nur wenige Fasern dicke Schicht. Die *Inscriptiones tendineae* durchsetzen den *M. rectus superficialis* und *rectus profundus* in unmittelbarem Zusammenhang. An die zweite setzt von hinten und seitlich her der *M. omohyoideus* an.

Bisweilen ist der medial vom Ansatz desselben gelegene Theil des Sternohyoideus selbständiger. Es wird dadurch ein Bild hervorgeufen, welches an das des Salamanders (Fig. 27 I. Theil rechts) er-

innert. Der eben genannte Theil des Sternohyoideus und der Omohyoideus überbrücken mit ihrem Ansatz an der Inscriptio tendinea den tiefer gelegenen Muskelbauch, der hier aus dem Rectus profundus und der ihn an seiner Oberfläche überdeckenden dünnen Lage des Rectus superficialis besteht. Von besonderm Interesse ist der Verlauf der Inscriptio tendinea und ihre Beziehungen zum Sternalknorpel.

Nur die erste erreicht den medialen Rand des M. sternohyoideus, sie ist geknickt. Der laterale Schenkel des Winkels verläuft quer, der mediale schräg nach medial und caudal.

Bei der zweiten Inscriptio tendinea, an welcher der M. omohyoideus ansetzt, ist der Knick weiter medial gerückt. Der laterale Schenkel verläuft schräg von lateral-oral nach medial-caudal und hört scheinbar etwa 2 mm lateral von der Mittellinie auf. Dieser Anschein wird dadurch hervorgerufen, dass die medialste Fortsetzung fast parallel mit der Mittellinie zum Sternalknorpel verläuft. Die medialsten Fasern des Sternohyoideus reichen also von der ersten Inscriptio bis zum Sternalknorpel.

Die dritte Inscriptio liegt seitlich um mehr als die Länge eines Segments vor dem vordern Rand des Sternalknorpels, biegt aber medial immer weiter nach caudal um und erreicht denselben etwas weiter lateral von der Mittellinie als die zweite.

Die vierte Inscriptio liegt seitlich noch etwas vor dem Vorderande des Sternalknorpels. Sie biegt medial nach hinten um und erreicht den Sternalknorpel ungefähr an der Grenze des vordern und mittlern Drittels seiner Seite. Die fünfte Inscriptio erst verläuft quer. Sie trifft medial das hintere Drittel des Knorpels. Man kann also nicht sagen, dass die Fasern des M. rectus zwischen Hyoid und Sternum von 3 Inscriptioes unterbrochen werden. Die medialsten Fasern werden nur von einer, die lateral anschliessenden von zweien, die noch weiter seitlich folgenden Faserbündel werden bis zur Ebene des Vorderandes des Sternalknorpels zwar von 3, und noch weiter seitlich sogar von 4 Inscriptioes unterbrochen, ihre Fortsetzung erreicht aber das Sternum nicht mehr, sondern zieht seitlich an ihm vorüber<sup>1)</sup>.

4) M. rectus profundus hypobranchialis (abdomino-hyoideus, *Ah* Stg. 11, 13).

Er entspringt von der dorsalen Fläche des Copulastiels, der ganzen caudalen Fläche der Incisura copulae, dem vordern Drittel der medi-

1) Der Beschreibung liegt das grosse, 29 cm lange Exemplar von *Siredon mexicanus* zu Grunde. Die kleinen Verhältnisse des Stereogrammes 9 lassen die Einzelheiten nicht völlig erkennen.

alen Seite des Hypobranchiale 1 und von dem medialen Drittel der ventralen Peripherie des Hypobranchiale 2. Er füllt so mit seinem Ursprung den ganzen Raum zwischen Copulastiel und den beiden Hypobranchialia jederseits vollkommen aus. Dorsal greift er zwischen Hypobranchiale 1 und 2 hindurch auf die dorsale Fläche der Copula über. Seine Dicke und Breite nimmt caudalwärts schnell zu. Er geht caudal in den *M. rectus profundus abdominis* und *obliquus internus* über<sup>1)</sup>.

Ueber die *Inscriptiones tendineae* vergl. No. 3. Mit der dorsalsten Stelle der dritten verbindet sich ein Theil des *Lig. branchio-pericardianum*.

### III. Die Nerven der Hyoid-Kiemenbogen und Kehlkopfmuskeln.

#### A. *Facialis*, *Glossopharyngeus* und *Vagus*.

Der Ursprung der Kopfnerven an der *Medulla oblongata* ist wiederholt<sup>2)</sup> genau untersucht worden. Auch im Rückenmark sind die Fasersysteme, aus welchen sie hervorgehen, verfolgt worden, ohne dass indessen bisher eine völlig befriedigende Klarstellung aller fraglichen Punkte erzielt worden wäre.

Die vorliegende Arbeit hat nur wenige auf den centralen Ursprung bezügliche Thatsachen zu verzeichnen, welche bereits von OSBORN, STRONG und HERRICK gefunden wurden. Eine genauere Untersuchung dieses Gebiets habe ich nicht vorgenommen, da sie für die Beurtheilung der peripherischen Verbreitung zunächst noch entbehrlich schien und über den Rahmen der Arbeit hinausging.

#### 1) *Facialis*.

Man kann in ihm bei *Siredon* vier Bestandtheile unterscheiden.

a) Der dorsalste wird von einer kräftigen, von dem übrigen *Facialis* völlig getrennten Wurzel gebildet, welche sich in der *Medulla* aus aufsteigenden, absteigenden und transversal aus den dorsalsten Ganglienzellen entspringenden, bez. zwischen sie eintretenden Nervenfasern zusammensetzt<sup>3)</sup>. Diese nehmen den dorsalsten Theil der

1) Vergl. MAURER, in: *Morph. Jahrb.*, V. 18.

2) FISCHER, *Perennibranchiaten und Derotremen*, Hamburg 1864.  
C. J. HERRICK, *Cranial nerves of Amblystoma*, in: *J. comp. Neurol.*, V. 4. O. S. STRONG, *The cranial nerves of Amphibia* in: *J. Morph.*, V. 10. OSBORN, *A contribution to the internal structure of the Amphibian brain*, *ibid.* V. 6, 1889.

3) Ob eine Gabelung der Nervenfasern beim Eintritt der Wurzel in die *Medulla oblongata* stattfindet, habe ich nicht feststellen können.



weissen Substanz an der Seite der Medulla ein und stehen mit den etwas weiter hinten entspringenden Nerven der Seitenlinie des X. in engstem Zusammenhang. Es sind dicke Nervenfasern mit starken Markscheiden, welche peripher in die Hautäste für die knospenförmigen Sinnesorgane übergehen. Das ganze centrale Ursprungsgebiet dieser Nerven ist so auf einen eng begrenzten Raum an der Seite der Medulla oblongata zusammengedrängt.

Die diesem System der sensorischen Hautnerven zugehörige Facialiswurzel theilt sich unmittelbar nach dem Ursprung am verlängerten Mark in zwei ungefähr gleich starke Aeste (Stg. 16 VII—*VW* und VII*a*), von denen der vordere oralwärts verläuft und über dem V.-Ganglion das sog. Nebenganglion des V. bildet.

Die weitere Verzweigung, die Bildung des R. ophthalmicus superficialis und die Betheiligung am R. maxillaris sup. V. ist die gleiche wie bei den Salamandridenlarven.

Die andere Hälfte der dorsalen sensorischen Wurzel verläuft ventral oral- und lateralwärts zur innern Oeffnung des Facialiscanal, bildet das laterale Facialisganglion und geht in die sensorischen Hautäste des Facialis über, Rr. cutanei mandibulares lateralis und medialis und cutanei jugulares VII.

b) Ventral legt sich ihr ein völlig von ihr getrennt aus der Medulla oblongata entspringendes feinfasriges Bündel an, welches aus einem aufsteigenden Strang, Fasciculus communis<sup>1)</sup>, hervorgeht. Es ist an der ventralen Seite von a in den Facialiscanal zu verfolgen und betheiligt sich auch an der Bildung des medialen Facialisganglions. Die Elemente dieser Wurzel scheinen auch bei Siredon in die Rr. palatinus und alveolaris überzugehen.

c) Mit dem Acusticus eng verbunden und, wie es schien, auch von seinen Fasern am Ursprung durchflochten ist ein ziemlich dickes, feinfasriges, in der Medulla oblongata lateral aufsteigendes Bündel, welches sich nach Trennung vom Acusticus zwischen die Theile a und b einschiebt und mit dem Fasciculus communis gemeinsam das mediale Facialisganglion bildet.

d) Ventral vom Acusticus geht die wiederum leicht abzusondernde motorische Wurzel von ventralen Kernen aus und tritt an der ventralen Seite der übrigen in den Facialiscanal ein. Seltner finden sich 2 motorische Wurzelfäden. Ihr Ursprung liegt etwas weiter caudal

---

1) OSBORN, A contribution to the internal structure of the Amphibian brain, in: J. Morph., V. 6, 1889.

als der der Hauptmasse des Acusticus, dessen Wurzel, ähnlich wie bei *Salamandra*, von den beiden dorsalen Wurzeln a und b einerseits und der motorischen ventralen andererseits umfasst und in dem auf diese Art gebildeten Winkel eingeschlossen wird.

Meinen Untersuchungen lagen mehrere Schnittserien von 20—36 mm langen *Siredon mexicanus* zu Grunde. Durch die Präparation mit der Nadel, welche an einer 3,6 cm langen Larve ausgeführt wurde, liessen sich die sensorische dorsalste Wurzel a, der Fasciculus communis und die motorische Wurzel leicht isoliren (vgl. Stg. 16).

In den Serien fielen kleine multipolare Zellen auf, welche an den Austrittsstellen des Facialis und Glossopharyngeus-Vagus sich zu kleinen Gruppen sammelten. Sie liegen abgesondert von der grauen Substanz in den Faserlagen und rücken häufig bis dicht an die Oberfläche vor. Vereinzelt kommen sie in der weissen Substanz der ganzen dorsalen Hälfte des verlängerten Markes vor.

Es sind kleine, auf dem Schnitt meist dreieckige, bisweilen auch viereckige Zellen von 15—23  $\mu$  Länge und 11—15  $\mu$  Breite. Der kissenförmige (auf dem optischen Querschnitte ovale oder wurstförmige) Kern liegt excentrisch ganz an die eine Seite der Zelle gedrängt und ist von der Zellmitte her eingedellt. Von den Kanten und Seiten der Zelle gehen weit verzweigte, sternförmig ausstrahlende Ausläufer ab, welche häufig weit zu verfolgen waren. Wahrscheinlich handelt es sich um Gliazellen.

Der Facialiscanal im Petrosum ist viel kürzer als bei *Salamandra maculosa*. Er endet bereits in der Sagittalebene, in welcher die äussere Oeffnung des Carotiscanals liegt, also am lateralen Rande des Parasphenoids. Von da an wird er durch eine ventral offene und nur durch Bindegewebe abgeschlossene Rinne fortgesetzt, welche vor dem Operculum und hinter dem Quadratknorpel dorsal in das Antrum petrosum laterale umbiegt und hier durch ein zwischen Operculum und hinterm Rande des Squamosum ausgespanntes breites Band zu einer weiten Bucht geschlossen ist, in welche die Art. petrosa lateralis eintritt. Dorsal von dem Band gelangt die Vena petrosa lateralis in die Höhle (vgl. Stg. 14 u. 15 *V. pl.*).

An der Stelle, wo der Facialiscanal in die Rinne übergeht, kommt die zweite Hälfte des R. palatinus VII. zum Vorschein. Sie hat also keinen besondern Canal in der Schädelwand. Die erste Hälfte dagegen kommt medial davon aus einem besondern Knochenkanälchen unter dem Rande des Parasphenoids hervor. Beide Theile geben nun mehrere, zum Theil rückläufige Aeste für die Pharynxwand ab, welche

sich mit denen des Glossopharyngeus zu einem Schleimhautplexus verbinden. Unter diesen Aesten tritt ein vom lateralen Stamm abgegebener als besonders kräftig hervor; er versorgt die Schleimhaut an der medialen Seite des Quadratknorpels und des Pterygoids bis zum Kiefergelenk herab. Am äusseren Rande des *M. retractor bulbi* vereinigen sich die beiden Hälften (Stg. 14, 15 links *R. pal. VII*), kreuzen diesen Muskel unter Abgabe zahlreicher Schleimhautäste schräg und gelangen so an den medialen Rand der Gaumenplatte des Palatinums.

An der Grenze von Vomer und Palatinum wird ein stärkerer, medial und nach vorn verlaufender Ast abgegeben, welcher sich hinter den Zähnen des Vomer verzweigt. Der Haupttheil des Nerven tritt durch eine Lücke zwischen Vomer und Palatinum an die Dorsalseite der Gaumenplatte des Vomer und verzweigt sich von hier aus durch mehrere Knochenkanälchen an der Schleimhaut zwischen Vomer und Praemaxillare und hat hier auch Verbindungen mit dem *R. ophthalmicus profundus* und mit dem *R. maxillae superioris V*. Seltner unterbleibt die Theilung des *R. palatinus* am Ursprung (Stg. 14 u. 15 rechts).

Vom medialen Facialisganglion lösen sich einzelne Ganglienzellen oder eine kleine Gruppe derselben ab. Sie werden in der Bahn des *R. palatinus* verschieden weit peripherwärts vorgeschoben. In der Regel findet man eine kleine Gruppe aussen an dem Loch in der Schädelfwand. Einzelne Zellen kommen auch weiter peripherwärts vor.

In der oben erwähnten, ventral offenen Rinne des Petrosus liegt dem Haupttheil des Facialis das laterale Facialisganglion an, jedoch so, dass die meisten Zellen zwischen den Fasern, aus denen sich die sensiblen und sensorischen Aeste sondern, eingeschlossen sind. Nur einzelne Ganglienzellen liegen dem Stamm aussen an.

Unmittelbar vor dem Operculum zerfällt der Facialisstamm in feine Aeste, in ganz gleicher Weise wie bei den Salamandridenlarven (Stg. 4, 10, 14).

Während aber dort der *R. jugularis* zwischen Quadratknorpel und *M. cephalo-dorso-mandibularis* neben den *Nn. cutanei mandibulae lateralis* und *medialis* nach vorn verläuft, tritt er hier zwischen die Bündel des genannten Muskels ein, nachdem er kurz vorher die IX.-VII.-Anastomose aufgenommen hat, und lässt, in schräger Richtung nach hinten den Muskel durchsetzend, den grössten Theil desselben vorn und lateral liegen (vgl. Stg. 4 u. 6 *R.j. VII + IX*).

Er kommt erst an seinem hintern Rande zum Vorschein.

Auf diesem Wege giebt er eine grössere Zahl von Muskelästen ab, von denen die für die tiefe Abtheilung bestimmten frei von Glossopharyngeus-Beimischungen sind.

Am hintern Rande des *M. cephalo-dorso-mandibularis* entspringen mehrere rückläufige motorische Aeste für den *M. ceratohyoideus externus* und einige sensible bezw. sensorische, von denen ein feiner Faden sich mit den sensiblen Aesten des Glossopharyngeus verbindet, welche sich vor und in den 1. Kiemenbüschel verzweigen.

Nach oral umbiegend, verzweigt sich dann der Nerv in der gleichen Weise wie bei den Salamandridenlarven an die *Mm. ceratohyoideus externus*, *interbranchialis 1* und *interhyoideus*. Die vordersten Bündel des letztern erhalten bisweilen auch Zweige vom *R. intermandibularis V.*

Der *R. jugularis* führt auch viele sensible Aeste zur Haut, welche die Muskeln deckt, die er versorgt.

Ausser den *Rr. mandibulares lateralis* und *mediales VII.* (Stg. 2, 3, 9 *R. c. m. lat* u. *med*), welche keine erwähnenswerthen Unterschiede von denen der Salamandridenlarven zeigen (abgesehen davon dass der *R. cut. mand. med.* nicht medial, sondern lateral den hintern Unterkieferfortsatz passirt), kommen auch weiter dorsalwärts von ihnen noch mehrere Hautäste zwischen dem vordern Rande des *M. cephalo-dorso-mandibularis* und dem hintern Rande des *Paraquadratum* zum Vorschein. Diese sind hier viel kräftiger als bei den Salamandridenlarven. Sie verzweigen sich wie dort rückläufig und gehen nach hinten mit Aesten des *R. cutaneus mandibulae medialis* und des *R. jugularis*, nach vorn mit rückläufigen Aesten des *Trigeminus* Verbindungen ein. Bisweilen gesellt sich einem dieser am Vorderrande des *M. cephalo-dorso-mandibularis* zum Vorschein kommenden Nerven ein feiner Ast der IX.-VII.-Anastomose bei, welcher den *R. jugularis dorsal* kreuzt. Dieser Befund wurde in der Serie einer 3,6 cm langen Larve und bei 2 grössern Exemplaren gemacht.

Der *R. alveolaris* (*R. alb. VII* Stg. 2, 3, 10, 11) verläuft völlig ebenso wie bei den Salamandridenlarven. Ausgezeichnet ist er vor ihnen dadurch, dass er häufig ein aus marklosen und markarmen feinen Fasern bestehendes feines Aestchen der Glossopharyngeus-Anastomose, welches ventral und medial von den andern *Facialis*ästen verläuft (Stg. 10), aufnimmt. Die Fasern verlassen den Nerven aber, wie es schien, schon bald wieder, um sich an der nahen Schleimhaut des Pharynx hinter dem Quadratknorpel zu verzweigen. Diese Verbindung ist wahrscheinlich Fasern gleichwerthig, welche bei den Salamandriden-

larven selbständige, aus der IX.-VII. Anastomose entspringende Rr. pharyngei des IX. darstellen. Sie scheinen durch äusserliche Ap-  
position dem N. alveolaris für eine Strecke beigesellt worden zu sein.  
Aehnliche Verbindungen bilden sich ja auch zwischen dem R. palatinus VII. und den Rr. pharyngei des IX. in verschiedenem Maasse (*Triton*, s. Anl. IV) aus.

Ganglienzellen am N. alveolaris nachzuweisen gelang mir bei *Siredon* nicht.

Besonders hervorzuheben ist, dass die IX.-VII. Anastomose sich nicht, wie bei den Salamandriden, auf die Verstärkung des R. jugularis beschränkt, sondern auch meist dem R. alveolaris sensorische bezw. sensible, bisweilen auch einem R. cutaneus jugularis VII. sensible bezw. sensorische Elemente zuführt. Die IX.-VII.-Anastomose gleicht darin den dorsalen Kiemenbüschelästen der hintern Kiemenbogen-  
nerven, welche den nächst vordern Kiemenbüschel auch gemischte Nerven unter Vereinigung mit gleichartigen dorsalen Aesten des zugehörigen Kiemenbogennerven zuführen. Die Ableitung der IX.-VII.-Anastomose und des R. jugularis VII + IX von dorsalen Kiemenbüschel-  
nerven wird dadurch nahe gerückt. Auf die Aehnlichkeit des M. ceratohyoideus externus mit den Mm. levator und depressor branchiae eines Kiemenbüschels wurde bereits aufmerksam gemacht.

## 2) Der Glossopharyngeus und Vagus.

Wie bei den Salamandridenlarven sind auch hier 3 Wurzeln vorhanden. Die vordere enthält das System der knospenförmigen Hautorgane des ganzen IX. + X. und die Wurzel des Glossopharyngeus. Die zweite und dritte enthalten die Bestandtheile des Vagus mit Ausschluss des Nerven für die knospenförmigen Sinnesorgane der Haut. Mit den einzelnen Stämmen des Vagus und ihren Elementen liessen sie sich nicht sicher in Beziehung setzen.

a) Die vordere (orale) Wurzel ist die längste. Sie entspringt an der Seite des Labyrinths fast unmittelbar hinter dem sensorischen Theil der dorsalen Facialiswurzel, nur durch einen geringen Zwischenraum von ihr getrennt.

Sie ist der Länge nach in eine dorsale und eine ventrale Hälfte gespalten (Stg. 16).

a<sup>1</sup>) Die dorsale Hälfte enthält dicke Fasern mit starker Markscheide. Sie entspringen in dem verlängerten Mark vorwiegend aus ganz dorsal in der weissen Substanz gelegenen absteigenden Bahnen, die aus den dorsalsten Ganglienzellengruppen der grauen Substanz seit-

lich hervorzukommen (bezw. zwischen sie einzutreten) scheinen. Zum kleinern Theil werden sie von transversal aus dem dorsalsten Ganglienzellenager stammenden Fasern und von aus gleicher Richtung aufsteigenden Bahnen gebildet. Der Zusammenhang mit dem oral von ihnen gelegenen Ursprungsgebiet der dorsalen sensorischen Facialiswurzel, welche sich auf Trigeminus und Facialis vertheilt, ist ein unmittlbarer.

Der Faserstrang läuft dann parallel der Glossopharyngeuswurzel dorsal von ihr nach caudal und lateral. Während aber die IX.-Wurzel am hintern Ende des Labyrinthknorpels nach aussen umbiegt, setzt die dorsale, dickfasrige Hälfte der vordern Wurzel ihre Richtung fort und löst sich dorsal am IX.-X.-Ganglion in eine grössere Zahl von Aesten auf, von denen der kräftigste die Richtung des Stammes weiter verfolgt und wahrscheinlich nach Einschaltung von Ganglienzellen in seine Bahn<sup>1)</sup> in den N. lateralis superior und medius übergeht. Die Beziehungen der andern Aeste zu den sensorischen Hautästen der Kiemenbogennerven sind wahrscheinlich, liessen sich aber nicht sicher feststellen. Ausser in die Nn. laterales sup. und med. konnte nur noch in die Nn. cutanei occipitales Bestandtheile des Systems verfolgt werden.

a<sup>2)</sup> Die Zusammensetzung der Glossopharyngeuswurzel stimmt mit der der Facialiswurzel fast überein. Sie erhielt  $\alpha$ ) ein kräftiges, feinfasriges Bündel aus dem dorsal neben der grauen Substanz aufsteigenden Fasciculus communis;  $\beta$ ) einen mittlern Bestandtheil von Fasern, welche aus transversal zusammenstrahlenden Fasern sich bildete. Diese stammen aus der Mitte der Seite der grauen Substanz, dieser Theil ist der mächtigste des Glossopharyngeus, und  $\gamma$ ) aus einem mehr ventral, von dem vorigen gesonderten, wahrscheinlich motorischen Bündel.

Die Glossopharyngeuswurzel bildet dann das mit dem X.-Ganglion mehr oder weniger verschmolzene IX.-Ganglion.

b) Die mittlere Wurzel des IX.-X.-Ganglions. In ihr lassen sich von dorsal nach ventral 4 Bestandtheile unterscheiden:

$\alpha$ ) Mehrere feine, aus dem Fasciculus communis stammende Bündel, welche aus der aufsteigenden Richtung bogenförmig in die X.-Wurzel umbiegen.

---

1) Die Richtigkeit der frühern, an Salamanderlarven gemachten Beobachtung über den Uebergang von Lateralisfasern von der Wurzel in den peripheren Nerven ohne Einschaltung von Ganglienzellen in seine Bahn halte ich nicht aufrecht.

β) Mittlere Elemente, welche aus transversal von der grauen Substanz ausgehenden und aus absteigenden Fasern hervorgehen. Diesen gesellt sich ein kräftiges Bündel aus der aufsteigenden lateralen Bahn zu.

γ) Auch hier fehlt nicht ein ventrales, wahrscheinlich motorisches Bündel.

δ) Mit der mittlern IX.-X.-Wurzel vereinigt oder als gesonderter Wurzelfaden derselben hinter (caudal von) ihr kommt ein kräftiges Bündel aus einer gleichfalls aufsteigenden Bahn hervor, welche ventral von dem Fasciculus communis der Seite der grauen Substanz etwas über der Mitte anliegt. Es ist der Fasciculus solitarius. Seine Fasern gehen von zum Theil nur wenig weiter abwärts gelegenen Ganglienzellen der Mitte der Seite der grauen Substanz aus, bzw. treten zu ihnen.

e) Die hintere (caudale) Wurzel besteht aus zwei mehr oder weniger selbständigen Wurzelfäden, von denen der vordere aus einem starken Bündel des Fasciculus solitarius und aus ventral von diesem aus der grauen Substanz entspringenden Nervenfasern, der hintere ausschliesslich aus dem Fasciculus solitarius hervorgeht.

Mittlere und hintere Wurzel verschmelzen ungefähr in der Mitte ihres Verlaufs zwischen Medulla oblongata und Ganglion.

Bisweilen kommt mitten zwischen vorderer und mittlerer Wurzel ein feines Nervenbündel vor, welches bald als ein Wurzelfaden der mittlern Wurzel mit dieser verschmilzt, bisweilen aber auch selbständig das Ganglion erreicht. Es setzt sich aus einem feinen Bündel des Fasciculus communis und aus transversal aus der Mitte der grauen Substanz entspringenden Fasern zusammen. Seinen Austritt aus der Medulla oblongata umlagerte eine Gruppe der oben beschriebenen multipolaren Zellen, welche wahrscheinlich als Gliazellen anzusehen sind.

Auch an dem Austritt der mittlern Vaguswurzel liegen zahlreiche kleine, sternförmig verzweigte Zellen von der Art in der weissen Substanz. Der hintern fehlen sie.

Glossopharyngeus- und Vagusganglion sind meist mit einander zu einer Masse verschmolzen, seltner ist ein vorderer Lappen als mehr oder weniger selbständiges Glossopharyngeusganglion abgesondert.

Die topographische Lage ist die gleiche wie bei den Salamandridenlarven. Beide Ganglien liegen in der Lücke zwischen dem Ursprung der hypaxonischen und epaxonischen Musculatur am Schädel. Die Aeste des Vagus passiren den dorsalen Rand des hier hinter dem Operculum am Petrosium mit einer langen Sehne entspringenden

M. levator scapulae (Stg. 14, 15 Sehne des *L. sc*) und gelangen so in den zwischen den Mn. levatores arcuum branchialium und der dorsalen Pharynxschleimhaut gelegenen, von Bindegewebe erfüllten Raum, in dem auch die Thymusballen liegen.

Die Vena jugularis interna kommt an der dorsalen Seite des Vagusganglions aus dem Vagusloch zum Vorschein (vgl. Stg. 16 *V. j. i*), nimmt an der dorsalen Seite des Ganglions eine starke Vene aus dem Bereich des 1. Spinalnerven auf und windet sich zwischen 4. Kiemenbogenerven und Truncus intestino-accessorius hindurch ventral an die Seite des M. levator scapulae. Hier nimmt sie die dem Stamm gleich starke Vena petrosa lateralis auf (Stg. 15 *V. p. l*), welche aus der hintern obern Oeffnung des Antrum petrosum laterale über dem Bande zwischen Operculum und Paraquadratum hervorkommt und meist dorsal vom Glossopharyngeus, ventral von den übrigen Kiemenbogenästen neben der Sehne des M. levator scapulae caudalwärts der Vereinigung mit der Vena jugularis interna zustrebt.

Es kommen viele Verschiedenheiten im Verlauf und der Art der Vereinigung dieser beiden Venen vor.

a) Der Glossopharyngeus schwillt, wie bereits oben erwähnt, seitlich und caudal vom Petrosum zu einem mehr oder weniger gesonderten Ganglion an und giebt hier seinen ersten Ast,

α) den R. communicans cum faciali, ab (Stg. 15 *IX.-VII.-Anast.*), welcher an der Seite des Petrosums dorsal von dem Ursprung der Sehne des M. levator scapulae und weiter vorn ventral vom untern Rande des Operculums zum Ramus jugularis VII. zieht. Ein Bündel markloser Fasern gesellt sich ventral vom R. jugularis dem R. alveolaris bei (Stg. 10, 14, 15; vgl. oben). Seltner findet man auch dorsal vom R. jugularis einen feinen, aus der *IX.-VII.-Anastomose* hervorgehenden Nerven, welcher vor dem Vorderrande des M. cephalo-dorso-mandibularis unter die Haut gelangt und sich hier oder schon vorher mit einem rückläufigen R. cutaneus jugularis VII. vereinigt.

Noch seltner kommen feine, marklose Nervenfasern vor, welche dorsal vom R. jugularis verlaufen und sich dem N. alveolaris VII. zugesellen.

Die Ableitung derselben steht noch aus.

Es wäre denkbar, dass sie sympathische Fasern eines verloren gegangenen grössern, auf dieser Strecke rückgebildeten Gefässes darstellten.



Rr. pharyngei werden nur dann von der IX.-VII.-Anastomose abgegeben, wenn der R. praetrematicus streckenweise mit ihr verschmolzen ist.

β) Der R. praetrematicus entspringt entweder vom R. communicans IX. cum VII. etwa in dessen Mitte oder er geht selbständig mit Pharynxästen gemeinsam vom Glossopharyngeusstamm neben dem R. communicans aus (Stg. 10, 14, 15 *R. pr. IX*).

Stets sind ihm kräftige Rr. pharyngei dorsales beigesellt, welche sich an der Rachenschleimhaut bis weit nach vorn verzweigen und mit Aesten des R. alveolaris und palatinus Verbindungen eingehen und so ein kräftiges dorsales Pharynxgeflecht mit Pharynxästen des Glossopharyngeusstammes und der 2. und 3. Kiemenbogennerven zusammen bilden (Stg. 14). Vereinzelt Ganglienzellen findet man auch hier an den Aesten des Geflechts.

Der R. praetrematicus IX. verläuft dann quer lateralwärts über der Pharynxschleimhaut (Stg. 8 *R. praetr. IX*) zur dorsalen Spitze des Hyoidbogens und ist von dort an seiner medialen Seite in der Schleimhautkante bis zur Zungengegend zu verfolgen (Stg. 11 *IX. pr*). Auch in seiner Bahn finden sich spärliche kleine Ganglienzellen.

Der Stamm des Glossopharyngeus verläuft nun ziemlich gerade seitwärts und gelangt unter der Vena petrosa lateralis und über der Arteria carotis interna in das lockere Bindegewebe unter dem M. levator arcus branchialis 1.

γ) Hier gibt er diesem Muskel einen kräftigen Ast und entsendet auch auf dieser Strecke

δ) mehrere Rr. pharyngei und

ε) einen am hintern Rande des eben genannten Muskels emporsteigenden Hautast.

Zum Unterschied von den Salamandridenlarven verläuft der Nerv dann meist am hintern Rande des M. levator arcus branchialis 1 und gelangt so an der Aussenseite des Ceratobranchiale 1 unter die Ursprünge des M. ceratohyoideus externus. Seltner durchsetzt er auf dem Wege dorthin den M. levator arcus branchialis 1. Noch seltner wird er vor ihm gefunden (Stg. 4—8 *IX*).

ζ) Am Seitenrande des M. levator arcus branchialis 1 oder kurz vorher giebt der Glossopharyngeus einen kräftigen Ast ab, welcher sich in das 1. Kiemenbüschel begiebt und hier mit den Kiemenbüschelästen des 2. Kiemenbogennerven Verbindungen einget (Stg. 5).

Der Stamm läuft an der Aussenseite des Ceratobranchiale 1, von den Ursprüngen des M. ceratohyoideus externus gedeckt, ventralwärts,

ohne diesem Muskel Nerven abzugeben. Er biegt dann am ventralen Rande des Ceratobranchiale 1 nach vorn um und folgt diesem. Er gelangt so zwischen die 1. und 2. Kiemenpalte. Hier giebt er dem 1. Kiemenplättchen und der das Ceratobranchiale 1 zwischen 1. und 2. Kiemenpalte überkleidenden Schleimhaut Aeste ab und verschwindet dann medial vor der ventralen Kante des Ceratobranchiale 1 über dem *M. ceratohyoideus internus* (Stg. 11, 13). In der Mitte des medialen Randes dieses Muskels kommt er dorsal von der *Art. carotis externa* als *R. lingualis IX.* (Stg. 11 *R. ling. IX*) wieder zum Vorschein und begiebt sich neben einem Aestchen derselben durch den Zwischenraum zwischen Hypohyale und Hypobranchiale 1 zur Zungengegend. Ein rückläufiger Ast biegt um die ventrale Ecke der 1. Kiemenpalte zum Hyoidbogen um. Seine Stärke steht, wie bei Salamanderlarven, in vicariirendem Verhältniss zu der des *R. praetrematicus*.

Am lateralen Rande des *M. ceratohyoideus internus* und in seiner dorsalen Seite giebt er dem Muskel mehrere Aeste ab, von denen einige sich um diesen Rand an die ventrale Seite des Muskels schlingen und dort bisweilen mit den Aesten des *Plexus subceratobranchialis* Verbindungen eingehen. Hier, am lateralen Rande des *M. ceratohyoideus internus*, fand sich auch in einer Serie ein kleiner Haufen von Ganglienzellen.

Ein *R. cutaneus retrocurrans* fehlt dem *Glossopharyngeus* von *Siredon*. Ganglienzellen finden sich, wie an den andern Schleimhautästen, so auch am *R. lingualis*. Sie liegen unter der Zungenschleimhaut vereinzelt den Aesten des Nerven an. Da, wo der Stamm in eine grössere Zahl von Aesten zerfällt, zwischen Hypohyale und Hypobranchiale 1 liegt regelmässig eine kleine Gruppe solcher (Ganglion copulare).

b) Der 2. Kiemenbogennerv.

Er entspringt seitlich vom Vagusganglion und verläuft unter dem *M. levator arcus branch. 2* schräg nach hinten und seitlich. Er durchbohrt dann den Muskel dicht an seinem Ansatz oder tritt vor ihm nach aussen.

Auf dieser Strecke entsendet er

α) *Rr. pharyngei dorsales*, welche sich mit denen des *Glossopharyngeus* und des 4. Kiemenbogennerven zu einem *Plexus pharyngeus dorsalis* verbinden, welcher, wie bei den Salamandridenlarven, die grossen Gefässe dieser Gegend, die Kiemenvenen, die Aortenwurzel und *Vena jugularis interna*, umspannt und seine Zweige der Schleim-

haut des Pharynxdaches sendet. Ganglienzellen kommen vereinzelt und in kleinen Gruppen in diesem Plexus vor.

β) Gemeinsam mit dorsalen Pharynxästen oder seltner gesondert entspringt von dem Stamm in der Nähe des Ganglions der *R. praetrematicus* des 2. Kiemenbogennerven (*R. pr. 2* Stg. 10). Er kreuzt ventral die 1. Kiemenvene, begleitet sie lateralwärts und tritt vor der 2. Kiemenspalte in die mediale Kante der den 1. Kiemenbogen bekleidenden Schleimhaut. Hier ist er zwischen vordern und hintern Zahnvorsprüngen, beiden sowie den knospenförmigen Organen Zweige abgebend, ventralwärts zu verfolgen.

Seine Grösse steht in vicariirendem Verhältniss zu der eines ventralen *R. praetrematicus*, welcher rückläufig vom *R. posttrematicus* des 2. Kiemenbogennerven abgegeben wird (vgl. u.). Kleine Ganglienzellen finden sich vereinzelt in seiner Bahn.

γ) Dem *M. levator arcus branch. 2* gibt er einen oder mehrere, von der medialen Seite an ihn herantretende Aeste.

Darauf durchbohrt er diesen Muskel oder passirt seinen Vorder- rand und gelangt so über der dorsalen Spitze des Ceratobranchiale neben dem Ansatz des *Lig. ceratopetrosum* an dem Knorpel in die Wurzel des 1. Kiemenbüschels. Hier theilt er sich in 2 Aeste.

δ) Der vordere giebt dem *M. levator branchiae 1* kräftige Aeste, vereinigt sich dann mit einem Aestchen des 3. Kiemenbogennerven und verbindet sich weiter vorn mit Aesten des Glossopharyngeus, mit denen gemeinsam er Muskeln und Haut des 1. Kiemenbüschels versorgt. Er liegt der Vorderseite des *M. levator branchiae 2* an.

Seltner entsendet er einen rückläufigen Ast, welcher in das 2. Kiemenbüschel eintritt und sich hier mit Aesten des 3. Kiemenbogennerven vereinigt.

ε) Der hintere Ast biegt vor dem Ursprung des *M. lev. branchiae 1* um das dorsale Ende des Ceratobranchiale 2 ventralwärts um und gelangt so an die vordere Seite der äussern und ventralen Kante dieses Knorpels. Es ist der *R. posttrematicus* (Stg. 5 *pv. 2*). Auf seinem Wege zwischen 2. und 3. Kiemenspalte entsendet er:

ε<sup>1</sup>) einen kleinen Ast, welcher den *M. depressor branchiae 2* innerviren hilft (Stg. 5).

Der Haupttheil des Nerven tritt vor dem ventralen Muskelvorsprung unter (von ventral gesehen) den medialen *M. subarcualis rectus* (Stg. 10, 11, 13) und giebt hier

ε<sup>2</sup>) einen motorischen Ast, welcher dem medialen *M. subarcualis rectus* feine Zweige sendet und am vordern Rande des vordern

*M. subarcualis obliquus* einen feinen Nerven mit dem Plexus subceratobranchialis verbindet, welcher in den Muskelast für den *M. ceratohyoideus* übergeht.

Bisweilen sind diesem Nerven auch feine sensible Aeste für die Haut des ventralen Winkels der 2. Kiemenspalte beigelegt. Sie schlagen sich lateral und ventral um den Muskel herum und bilden mit gleichen Aesten des Glossopharyngeus an der ventralen Seite des *M. ceratohyoideus internus* ein zartes Geflecht.

ε<sup>3</sup>) Den Rest bildet der *R. lingualis* des 2. Kiemenbogennerven, welcher ein sehr wechselndes, meist aber weit verbreitetes Verzweigungsgebiet aufweist.

Dorsal vom medialen *M. subarcualis rectus* giebt er bisweilen einen Nerven von wechselnder Stärke ab, welcher den ventralen Winkel der 1. Kiemenspalte umschlingt und so ventral vom Hypobranchiale 1 hinter die ventrale Kante des Ceratobranchiale 1 neben die 1. Kiemenarterie gelangt.

Der Stamm des Nerven kreuzt dann dorsal die 1. Kiemenarterie und theilt sich hier in 2 Aeste (Stg. 13 *R. ling. 2. Kbn*), einen vordern und einen hintern.

Der vordere ist schräg nach oral und medial gerichtet, tritt durch den Winkel zwischen Hypobranchiale 1 und 2 dorsal hindurch und sendet einen feinen Ast nach vorn zur Zungenschleimhaut, wo er mit dem *R. lingualis IX.* Verbindungen eingeht.

Der stärkere Theil schlägt sich in dem Winkel in rückläufiger Richtung nach lateral und caudal herum und verläuft an der dorsalen Kante des Ceratobranchiale 1 als ventraler *R. praetrematicus* dorsalwärts. Seine Stärke vicariirt mit der des dorsalen *R. praetrematicus*.

Der hintere der beiden Hauptäste des *R. lingualis* (Stg. 13) richtet sich rein medial und schlingt sich an der medialen Seite des Köpfchens des Ceratobranchiale 2 nach dorsal herum zur ventralen Pharynxschleimhaut. Hier angelangt, giebt er nach allen Seiten sternförmig ausstrahlende Aeste ab und bildet so den Haupttheil des Plexus pharyngeus ventralis. Ein vorderes Aestchen zieht zur Zungengegend und verbindet sich hier mit dem andern Zungenästchen des 2. Kiemenbogennerven und den Verzweigungen des *R. lingualis IX.*, ein medialer Ast verzweigt sich an die Pharynxschleimhaut über dem Truncus arteriosus, ein lateraler Ast läuft dorsal über das Köpfchen des Ceratobranchiale 2 und bildet einen *R. praetrematicus* am 2. Kiemenbogen, welcher dem dorsalen *R. praetrematicus 3* entgegenläuft und in mit diesem vicariirender Stärke ausgebildet ist.

Endlich fanden sich noch caudale Verbindungen mit den später zu erwähnenden Aesten des 3. und 4. Kiemenbogensnerven und des *R. recurrens intestinalis* X.

Nicht immer ist dieser Ast so stark ausgebildet wie oben beschrieben. Bisweilen kann er sogar ganz fehlen und wird dann von einem gleichen Ast des 3. Kiemenbogensnerven ersetzt, der wiederum fehlt oder schwach ist, wenn jener stark ausgebildet ist.

c) Der 3. Kiemenbogensnerv entspringt entweder gemeinsam mit dem 2. oder gesondert vom Ganglion und verläuft schräg nach lateral und caudal (Stg. 6—8 u. 10). Er ist der stärkste der 4 Kiemenbogensnerven. Am vordern Rande des *M. lev. arc. br. 3* kommt er dann zum Vorschein.

Auf dieser Strecke entsendet auch er:

α) *Rr. pharyngei dorsales*,

β) einen *R. praetrematicus 3* zur vordern Wand der 3. Kiemenpalte (Stg. 10 *R. pr. 3*). Er verlässt den Stamm meist dicht am Ganglion mit den *Rr. pharyngei dorsales* gemeinsam und passirt dann den Winkel, an der Vereinigung von 2. und 3. Kiemenvene<sup>1)</sup>. Dann kreuzt er die 2. Kiemenvene ventral und gelangt so an die vordere Wand der 3. Kiemenpalte. Er liegt in seinem Verlauf am 2. Kiemenbogen an der dorsalen und medialen Kante zwischen den vordern und hintern Zahnfortsätzen. Ganglienzellen fanden sich auch an seiner Bahn vereinzelt. Seine mit der des ventralen *R. praetrematicus* vicariirende Stärke wurde bereits erwähnt.

γ) *Rr. musculares* für den *M. levator arc. branch. 3* treten von der medialen Seite an diesen Muskel heran.

Am vordern Rande des *M. lev. arc. branch. 3* tritt der Nervenstamm dann auf das dorsale Ende des *Ceratobranchiale 3* und zerfällt hier in 3 Aeste, einen vordern, einen mittlern und einen hintern (Stg. 5).

δ) Der vordere sendet dem Kiemenbüschelast des 2. Kiemenbogensnerven einen Verbindungszweig, welcher in das 1. Kiemenbüschel eintritt. Im Uebrigen verzweigt er sich im 2. Kiemenbüschel gemeinsam mit Aesten des 2. Kiemenbogensnerven. Seltner ist dieser Ast vom Stamm losgelöst und entspringt bereits in der Nähe des Ganglions.

---

1) Im Stereogramm 10 ist der Verlauf des *R. praetr. 3* nicht der typische. Er kreuzt hier die 2. Kiemenvene dorsal und entspringt von dem gemeinsamen Stamm des 2. und 3. Kiemenbogensnerven.

ε) Der hintere Ast tritt in das 3. Kiemenbüschel und versorgt es gemeinsam mit Zweigen des 4. Kiemenbogennerven und einem (bisweilen fehlenden) sensiblen Aestchen des 2. Spinalnerven.

ζ) Der 3. mittlere Ast ist der R. posttrematicus, welcher vor und unter dem Ursprung des M. levator branch. 2 ventral zur Kante des Ceratobranchiale 3 verläuft und hier ebenfalls einen motorischen Nerven für den M. depressor branch. 3 entsendet.

Die weitere Verzweigung des 3. Kiemenbogennerven entspricht völlig der des 2. Auch er zerfällt nach Abgabe mehrerer Aeste für das 3. Kiemenplättchen und die Haut des 3. Kiemenbogens vor dem ventralen Muskelfortsatz desselben: ζ<sup>1</sup>) in einen R. lingualis, welcher sich an der medialen Seite des Köpfchens des Ceratobranchiale 3 zwischen 2. und 3. Kiemenbogenarterie nach dorsal schlingt (Stg. 13 *R. ling. 3. Kbn*), und ζ<sup>2</sup>) in einen motorischen Ast, welcher stets dem 2. M. subarcualis rectus Aeste abgibt, meist auch Fasern für die Mm. subarcuales obliqui führt und bisweilen dem Plexus subceratobranchialis ein feines Aestchen abgibt, das in diesem zum M. ceratohyoideus internus gelangt.

Die Ausbildung des R. lingualis ist eine sehr verschiedene. Ist sie kräftig, so findet man stets einen kräftigen Nerven, welcher sich um die mediale Seite des Köpfchens des Ceratobranchiale 2 herumschlägt und an der dorsalen Kante des Ceratobranchiale 2 in den 2. Kiemenbogen gelangt. Er bildet so einen ventralen R. praetrematicus 2.

Auch ventral vom Ceratobranchiale 3 gehen vom R. lingualis bisweilen schon sensible Aeste für den medialen ventralen Winkel der 3. Kiemenpalte ab, welche sich an der 2. Kiemenarterie lateral und dorsal verfolgen lassen. Der Rest bildet R. pharyngei ventrales, welche mit dem 2. und 4. Kiemenbogennerven und dem R. recurrens intestinalis X. den Plexus pharyngeus ventralis zusammensetzen.

Ist dagegen die Ausbildung des R. lingualis eine geringe, so tritt entweder der R. lingualis des 2. Kiemenbogennerven oder der R. recurrens intestinalis X. für ihn ein.

Bei Siredon schafft so die lebhaftige Concurrenz zwischen dem ventralen Pharynx und Zungenästen der Kiemenbogennerven zunächst ungeordnete und bisweilen paradoxe Verhältnisse, die den Boden für das Vordringen des lebenskräftigern R. recurrens intestinalis X. in das Gebiet um so sicherer vorbereiten.

d) Der 4. Kiemenbogennerv weicht von den drei ersten mit noch ziemlich einheitlichem Verhalten wesentlich ab.

Er entspringt entweder selbständig vom Ganglion dicht vor dem Truncus intestino-accessorius oder gemeinsam mit diesem, löst sich aber dann bald von ihm los und giebt

α) mehrere Rr. pharyngei ab, welche sich mit dem Plexus pharyngeus dorsalis verbinden.

β) Mit ihnen vereint entspringt ein ziemlich kräftiger R. praetrematicus (Stg. 10 *R. pr. 4*) für die vordere Wand der 4. Kiemenpalte, welcher ventral von der dorsalen Wurzel der Arteria pulmonalis (Verbindung zwischen 3. und 4. Kiemenvene) dorthin gelangt.

γ) Der Stamm giebt dann einen oder mehrere Rr. musculares für den M. levator arc. branch. 4 ab. Diese treten dorsal von der Wurzel der Arteria pulmonalis zu den Muskeln.

δ) Darauf entsendet er einen Nerven, welcher feine Aeste an die Plica omobranchialis abgiebt und von caudal her unter dem M. lev. branch. 3 hindurch in das 3. Kiemenbüschel eintritt, wo er sich mit den Kiemenbüschelästen des 3. Kiemenbogennerven und einem sensiblen Aste des 2. Kiemenbogennerven zu einem Geflecht verbindet, aus dem sowohl Hautnerven als auch Muskeläste hervorgehen. Der Rest tritt nun ebenfalls dorsal von der Wurzel der Pulmonalarterie, zwischen M. levator arc. branch. 4 und dorso-laryngeus, also hinter ersterm, nach aussen und zerfällt an der Hinterseite des Ceratobranchiale 4 in seine beiden Endäste.

ε) Der R. posttrematicus 4 tritt zum Ceratobranchiale 4 und läuft vor dem Gefässplexus des 4. Kiemenarterienbogens ventralwärts. Er ist bis zum Ansatz der Mm. subarcuales recti zu verfolgen. Motorische Aeste schien er nicht zu führen. Seine Endverzweigung findet er an der Schleimhaut des ventralen Winkels der 4. Kiemenpalte. Ein feines Aestchen bog um diesen Winkel am Ceratobranchiale 3 lateral um und war am 3. Kiemenbogen eine Strecke weit zu verfolgen (Stg. 6—8, 10—13 *Kbn. 4*).

ζ) Der zweite Endast ist ebenfalls ein rein sensibler bezw. sensorischer Nerv. Er giebt einen kleinen Hautast zur Haut der Plica omobranchialis hinter dem 4. Kiemenbogen ab und wendet sich dann neben dem Ligamentum branchio-pectorale caudal- und ventralwärts, tritt an der Stelle, wo die hinterste Abtheilung des M. interbranchialis 4 an dem Bande ansetzt, an seine mediale Seite und läuft hier zwischen dem Muskel und der Pharynxschleimhaut parallel dem 4. Kiemenbogen ventralwärts. Hier verzweigt er sich an der Schleimhaut bis an den 4. Kiemenbogen heran.

Bisweilen windet er sich am Ligamentum branchio-pectorale zwischen den an dem Bande ansetzenden Muskelfasern eine Strecke weit hindurch (Stg. 17).

Stets liegt er hinter der Stelle, an welcher nach dem Vergleich mit der Salamander- und *Triton*-Larve die 5. Kiemen- (6. Schlund-) Spalte zu suchen ist. Einmal wurde hier bei Siredon ein kleines Epithelbläschen gefunden, das ich als einen Rest des Spaltenepithels ansah. Ventral reicht es fast bis zum ventralen Winkel der 4. Kiemen- spalte hinab. Ich fasse den Nerven als Rudiment des R. post- trematicus des geschwundenen 5. Kiemenbogens auf.

Einmal fand ich eine längs der Arteria pulmonalis verlaufende, lang ausgezogene und nur aus wenigen Fasern bestehende Verbindung dieses Nerven mit dem am hintern Rande des M. dorso-laryngeus zum Vorschein kommenden Ramus intestinalis X. Ganz constant ist dieser unter  $\zeta$  beschriebene Nerv indessen nicht. Bei 2 Exemplaren habe ich vergeblich nach ihm gesucht. Sehr gut ausgebildet war er bei dem 29 cm langen Exemplar, bei dem noch 2 interessante weitere Aeste gefunden wurden.

7) Von einem kräftigen R. pharyngeus des 4. Kiemenbognerven entsprang ein ziemlich feiner Nerv, welcher von der medialen Seite her an das Ceratobranchiale 4 herantrat und an seiner medialen Kante in der gleichen Lage und ventralen Ausdehnung verfolgt werden konnte wie die Rr. praetrematici der vorhergehenden Kiemenbogen. Er ist als ein R. praetrematicus der 6. Schlund- (5. Kiemen-)Spalte aufzu- fassen und gehört mithin dem rudimentären 5. Kiemenbognerven an. Seine feinen Endäste fanden sich etwa über die dorsalen zwei Drittel des 4. Kiemenbogens ausgedehnt. Vielfach fanden sich unterhalb des Restes der 6. Schlundspalte feine Zweige des als R. posttrematicus 5 aufzufassenden Nerven, welche von caudal her in das Gebiet des R. praetrematicus 5 vordrangen und seine Aeste kreuzten und Ver- bindungen mit ihnen eingingen.

8) Von dem gemeinsamen Stamm des R. posttrematicus 4 und des als R. posttrematicus 5 aufzufassenden Nerven zweigte sich über der Arteria pulmonalis ein R. pharyngeus ab, welcher von den übrigen Rr. pharyngei gesondert war, die Art. pulmonalis auf eine kurze Strecke begleitete und dann an ihrer medialen Seite sich an der Pharynxwand vor dem M. dorso-laryngeus verzweigte (Stg. 17).

e) Der Truncus intestino-accessorius (Stg. 7, 8 *Tr. i. a.*), der mächtigste Stamm des Vagusganglions, geht von seinem hintern Ende



in caudaler Richtung ab und tritt über den dorsalen Rand des *M. lev. scapulae* an den vordern und ventralen Rand des *M. trapezius*, den er begleitet und

α) ihm eine grössere Zahl von Muskelästen, *Rr. accessorii*, abgibt, welche sich an der medialen Seite des Muskels verzweigen.

β) Noch vorher oder gleichzeitig verlässt den *Truncus intestino-accessorius* ein kräftiger Nerv für den *M. dorso-laryngeus*, an dessen medialer Seite er nun nach ventralwärts umbiegt und so am hintern Rande des *M. dorso-laryngeus* unter das *Ligamentum branchio-pectorale* gelangt.

Hier hat der Stamm sich bereits aller Aeste für den *Trapezius* entledigt und ist also als *N. intestinalis X.* zu bezeichnen. Kurz bevor er unter das *Ligamentum* tritt, giebt er

γ) den bereits oben erwähnten Verbindungszweig mit dem 4. Kiemenbogennerven ab, welcher an der Wand der *Art. pulmonalis* verläuft.

Unter dem Bande zerfällt der *N. intestinalis* in seine Endäste,

δ) *Rr. intestinales*, welche medial vom 1. und 2. Spinalnerven caudalwärts verlaufen und sich am Magen verzweigen (Stg. 2 *N. i. X.*).

ε) Der *R. recurrens intestinalis X.*, welcher, nach vorn umbiegend, sich lateral um die *Art. pulmonalis* an die Ventralseite des *M. interbranchialis 4* begiebt. An der Umbiegungsstelle entsendet er nach caudal den

ε<sup>1</sup>) *N. lateralis inferior*, dessen Verlauf so ist wie bei den Salamandridenlarven (Stg. 8, 9 *L. i.*), und nach oral

ε<sup>2</sup>) die *Rr. laryngei*, welche um den hintern Rand des *M. interbranchialis 4* an die dorsale Seite desselben umbiegen und an der Seite der *Trachea* zum Kehlkopf gelangen, wo sie ventral vom *M. dorso-laryngeus* und vom *Lig. dorso-laryngeum* in ihre Endverzweigung an Kehlkopfmuskeln und -schleimhaut eintreten (Stg. 12, 18 *R. l.*). Der Weg des Nerven zeigt also auch hier die Wanderung des Kehlkopfs nach vorn an.

Auf dem Wege an der ventralen Seite des *M. interbranchialis 4* giebt der Stamm des *R. recurrens intestinalis X.* alsdann

ε<sup>3</sup>) eine Reihe von motorischen Aesten an diesen Muskel ab und tritt an die mediale Seite der *Mm. subarcuales recti*, denen er

ε<sup>4</sup>) starke, an ihrer Ventralseite eintretende Zweige zuschickt. Der Rest vertheilt sich, mit motorischen Aesten des 2. und 3. Kiemenbogennerven

ε<sup>5</sup>) an der medialen Seite der *Mm. subarcuales recti* ein Geflecht (*Plexus subceratobranchialis*) bildend,

ε<sup>6</sup>) an den Mm. subarcuales obliqui und sendet auch

ε<sup>7</sup>) dem M. ceratohyoideus internus Nervenfasern (vgl. Stg. 11 u. 13).

Seltner ist der Plexus subceratobranchialis unvollständig ausgebildet. Bei 2 grossen Exemplaren von *Siredon mexicanus* fehlte die Betheiligung an der Innervation des M. ceratohyoideus internus. Letzterer empfing ausser vom IX. nur Fasern vom 2. Kiemenbogen-nerven.

ε<sup>8</sup>) An der Ventralseite des M. interbranchialis 4 entspringt beiderseits der R. cardiacus anterior X. (Stg. 13 *R. card. ant. X*). Er läuft ventral von der 4. Kiemenbogenarterie zur 3. Seine weitere Verfolgung ist bei kleinern Exemplaren (bis zu 15 cm) unmöglich. Bei dem grossen, 29 cm langen *Siredon* ergab die Präparation folgenden Befund: Rechts kreuzte der Nerv auch die 3. Kiemenarterie ventral und zerfiel zwischen 2. und 3. in einen dorsal zur Schleimhaut verlaufenden sensiblen Ast und eine grössere Zahl feinsten Nerven, welche an den beiden Kiemenarterien sich vertheilten. Links zerfiel der Nerv im Zwischenraum zwischen 3. und 4. Kiemenarterie in einen kräftigen Schleimhautast, je einen feinen Faden für die 2. und 3. Kiemenarterie, welcher von dorsal an diese herantrat, und ausserdem in eine grössere Zahl feinsten Nerven, deren Endigung sich nicht ermitteln liess. Die Schleimhautäste verbinden sich mit dem Plexus pharyngeus ventralis. Die zu den Kiemenarterien gehenden Aeste wurden bis in den Herzbeutel verfolgt.

ε<sup>9</sup>) Gemeinsam mit den Muskelästen für den M. interbranchialis 4 verlaufen sensible Schleimhautäste, Rr. pharyngei ventrales, welche zwischen den Bündeln des Muskels hindurch und an seinem vordern Rande zur Pharynxschleimhaut treten und sich mit dem Plexus pharyngeus ventralis verbinden.

f) Zu einem gemeinsamen Stamm vereinigt sind die Mm. cutanei occipitales anteriores und posteriores (Stg. 7, 8 *R. c. o*). Sie entspringen an der Dorsalseite des Ganglions und steigen von der Seite der spinalen Längsmusculatur empor.

Am Ursprung des M. levator arc. branch. 1 treten die vordern, an dem des M. lev. arc. branch. 3 die hintern aus der Fascie hervor und verzweigen sich an der Haut.

g) Gemeinsam entspringen endlich auch der N. lateralis superior und medius medial und etwas dorsal vom Truncus intestino-accessorius aus dem Ganglion. Ihr Verlauf bietet nichts hier besonders Erwähnenswerthes (Stg. 8 *Lm, Ls*).

h) An der Ventralseite des Vagusganglions, dicht an der Abzweigung des zum IX. gehörigen Theils des Ganglions entspringen mehrere feine Nerven, welche dicht neben dem grossen Vagusganglion ein einziges Ganglienzellenhäufchen bilden. Aus diesem geht ein feiner Nerv hervor, welcher an der spinalen Längsmusculatur ventralwärts verläuft und dorsal von dem Aortenbogen in den Sympathicus übergeht (Stg. 14, 15 *Symp*).

i) Fast stets liess sich ein feines Verbindungsästchen zwischen Vagusganglion und 1. Spinalnerven feststellen (Stg. 7 *Rc*). Es ging von einem gesonderten kleinen Ganglienzellenhaufen an der caudalen Seite des X.-Ganglions aus und lief am Occipitalgelenk nach caudal, um sich mit dem 1. Spinalnerven an seinem Austritt aus dem 1. Wirbel zu vereinigen. Der weitere Verlauf und seine Bedeutung waren nicht zu enträthseln.

### B. Der N. hypobranchialis.

Als regelmässige Bestandtheile wurden bei Siredon nur die ventralen Aeste des 1. und 2. Spinalnerven gefunden. Bei 2 jungen, 3,6 cm langen Exemplaren fand sich ein occipitaler Nerv, dessen ventraler Ast indessen nicht verfolgt werden konnte. Ob er sich an der Zusammensetzung des N. hypobranchialis beteiligte, blieb daher ungewiss.

a) Der 1. Spinalnerv entspringt ventral an der Medulla und verläuft noch bei 3,6 cm langen Larven zwischen der Occipitalspange des Schädels und dem 1. Wirbelbogen nach aussen. Erst später wird er vom Knochen umschlossen. Bei einer 10 cm langen Larve trat er schon durch ein knöchernes Loch über dem vordern Gelenkfortsatz des 1. Wirbels aus. Eine dorsale Wurzel und Reste eines 1. Spinalganglions habe ich bei Siredon niemals gefunden.

An der Seite des ersten Wirbels theilt sich der 1. Spinalnerv in seine dorsalen und ventralen Aeste.

Die dorsalen Aeste (Stg. 15 *Rd* und Stg. 8 *1. sp. N* rechts) schlingen sich um den lateralen Rand des M. rectus capitis (minor, *Rc* Stg. 8) und liegen hier neben den Aesten der Art. vertebralis collateralis (*A. v. coll* Stg. 15). Sie endigen in dem eben genannten Muskel und in der spinalen, am Schädel entspringenden Längsmusculatur. Der ventrale Ast durchquert nach Abgabe eines oder mehrerer sympathischer Aeste die hypaxonische Längsmusculatur, der er Aeste sendet, und gelangt an ihrer ventralen Seite ziemlich weit caudalwärts vom Austritt aus dem Wirbel zum Vorschein.

b) Der 2. Spinalnerv setzt sich aus einer dorsalen und ventralen Wurzel zusammen, welche auch bei grossen Exemplaren (wie beim Salamander) das Foramen intervertebrale zwischen 1. und 2. Wirbel passiren, ohne von Knochensubstanz umschlossen zu werden. Die dorsale Wurzel bildet ein kleines Spinalganglion, welches als flache Scheibe dem 2. Wirbel im Winkel zwischen dorsalen und ventralen Aesten anliegt. Die Verzweigung beider bietet keine Besonderheiten.

Das Verhältniss der Stärke der Stämme des 1. und 2. Spinalnerven, welche den N. hypobranchialis bilden, ist ein wechselndes. Bald sind sie etwa gleich stark (Stg. 11 *Spn. 1 u. 2*), bald überwiegt der 2. Spinalnerv (Stg. 15 links).

In ihrem Winkel wurden stets die Venae brachialis externa und suprabrachialis an ihrer Vereinigung eingeschlossen.

Bald nach der Vereinigung der beiden Stämme entspringen dem N. hypobranchialis mehrere feine sensible Hautäste für die Haut zwischen Procoracoid und 4. Kiemenbogen (Stg. 9 *Rr. c. hybr.*).

Im Uebrigen bietet der Verlauf des N. hypobranchialis nichts Erwähnenswerthes.

Reste eines Occipitalnerven habe ich bei keinem der von mir durch die Präparation unter dem Präparirmikroskop untersuchten ältern Exemplare von Siredon sicher feststellen können.

An der Stelle, an welcher bei *Menopoma* und *Triton* der occipitale Nerv austritt, findet sich auch bei Siredon stets ein Foramen am Condylus occipitalis, welches von einer starken Vene und einer kleinen Arterie durchzogen wird. Nerven fand ich aber nie neben ihnen. Es käme dann die Verbindung zwischen X.-Ganglion und 1. Spinalnerven hier in Frage. Es liess sich aber nicht, wie bei *Salamandra*, ermitteln, dass die Nervenfasern an dem ventralen Ast des 1. Spinalnerven peripherwärts einbogen. Es schienen vielmehr Verbindungen mit sympathischen Aesten zu bestehen. Die sichere Beurtheilung dieser Nervenverbindung bei Siredon steht mithin noch aus.

Einmal fand ich einen feinen Nerven, welcher dorsal vom X.-Ganglion zwischen ihm und dorsalem Rande des Foramen X. austrat. Er verlief zwischen dem M. rectus capitis und spinaler Längsmusculatur und ging auch Verbindungen mit den dorsalen Aesten des 1. Spinalnerven ein. Verlauf und Lage stimmen mit denen des dorsalen Astes des occipitalen Nerven von *Triton* überein. Die Sicherstellung der Natur dieses Aestchens durch Verfolgung bis zum Ursprung an der Medulla oblongata misslang aber hier.

Ergiebiger war die Untersuchung zweier Serien von 3,6 cm langen Exemplaren. In einer fand sich beiderseits, in der andern nur links ein occipitaler Nerv. Ventraler Ursprung an der Medulla oblongata, Theilung in einen dorsalen und ventralen Ast innerhalb der Schädelhöhle, Verlauf des einen dorsal, des andern ventral vom Vagusganglion waren die mit den gleichen Verhältnissen bei *Triton* übereinstimmenden Punkte.

Abweichend und von Interesse ist aber, dass der ventrale Ast ein Loch in der occipitalen Knorpelspange durchsetzte. Oral von diesem Loch befand sich ein ansehnliches Knorpelstück, welches erst weiter vorn verstrich. Dieses ist als Rest von einem oder mehreren vor dem occipitalen Nerven mit dem Schädel verschmolzenen Wirbelbogen aufzufassen. Der dorsale Ast benutzte das Loch der Vaguswurzeln zum Austritt. Der occipitale Nerv bestand in den drei Fällen, in denen er gefunden wurde, nur aus wenigen Fasern, deren Verfolgung zu der peripherischen Verbreitung in der Serie nicht gelang. Der ventrale Ast schien sich noch in der Nische des X.-Ganglions diesem beizugesellen.

Ursprung und Lage erheben die Natur dieser Nerven demnach über allen Zweifel.

#### IV. Einige Bemerkungen über Kiemenspaltenreste und den Suprapericardialkörper (postbranchialen Körper).

Reste des dorsalen Theiles einer 1. Schlundspalte habe ich bei grössern Exemplaren von *Siredon* nicht gefunden.

Unter den *Mm. levatores arc. branch.* liegen meist 3 Thymusballen, an der lateralen Seite des *Lev. arc. branch.* 4 und des *Dorsolaryngeus* findet man den hintersten Thymusballen. MAURER<sup>1)</sup> hat ihre Entwicklung vom Epithel der Schlundspalten aus genauer studirt.

Dem letzt genannten Thymusballen liegt regelmässig ventral ein Häufchen von Epithelzellen an, das sich in zwei Serien einmal rechts und einmal links in einen Strang von Epithelzellen fortsetzte, der mit dem Epithel der *Plica omobranchialis* in Verbindung trat, und zwar am obersten Winkel dieser Hautfalte. Es wäre nicht unmöglich, dass es sich hier um eine rudimentäre Thymusknospe der hinter

---

1) Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, in: *Morph. Jahrb.*, V. 13, 1887; siehe Anhang 1 u. 2 zu Anlage VII.

dem Ceratobranchiale 4 verschwundenen 6. Schlundspalte oder um einen andern Rest derselben handelte<sup>1)</sup>.

---

An der Stelle, an welcher bei *Triton* die Verbindung zwischen dem Epithel der Plica omobranchialis und dem des Pharynx, der Rest der 6. Schlundspalte, sich fand, lag bei einem 14 cm langen Exemplar aussen ein kleines, von Epithelzellen gebildetes Bläschen auf dem M. interbranchialis 4 unter dem Epithel der Plica omobranchialis genau am hintern Ende der Inscriptio tendinea zwischen dem Levator arc. branch. 4 und der Abtheilung b des M. interbranchialis 4.

In einer Serie fand sich innen zwischen dorsalem Ansatz des M. interbranchialis 4 am Ceratobranchiale 4 und dem Ansatz der Abtheilung c dieses Muskels am Ligamentum branchiopectorale ein kleines Häufchen von Epithelzellen. Beide Bildungen fasse ich als Reste der 6. Schlundspalte auf.

---

Der Suprapericardialkörper (postbranchiale Körper), welcher auch bei *Siredon* nur links vorkommt, wurde nur in den Serien 3,6 cm langer Exemplare untersucht. Er bestand in der einen aus einer kleinen, ampullenförmigen Einsenkung des Pharynxepithels, etwas medial von der Stelle, wo die vordersten Bündel des M. interbranchialis 4 am linken Ceratobranchiale 4 entspringen. Diese kleine Ampulle zeigte das gleiche Epithel wie die Pharynxwand, auch Schleimzellen wiesen sich an ihr durch die Färbung aus. Von hier aus setzte sich ein aus kleinen Zellen bestehender Epithelstrang, welcher streckenweise ein feines Lumen zeigte, in ventraler Richtung fort und erstreckte sich so in den von Bindegewebe erfüllten Raum zwischen Herzbeutel und dem genannten Muskel. Hier löste er sich in zahlreiche kleinere Zellenstränge auf, welche mit Unterbrechungen vom Rande des Muskels bis zum Truncus arteriosus nach vorn zu verfolgen waren. Hier bildeten sie dorsal von der Wurzel der 3. Kiemenarterie einen grössern Zellenhaufen.

In den andern Serien fehlte der Zusammenhang mit dem Pharynxepithel und die kleine, ampullenartige Einsenkung desselben.

---

1) Vgl. Anhang 1 u. 2 zu Anlage VII.

## Anlage VIIb.

**Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopf-Skelet, -Muskeln und -Nerven der umgewandelten (*Amblystoma*-)Form von *Siredon*.**

Von den umgewandelten (*Amblystoma*-)Formen untersuchte ich zwei 12 cm lange Exemplare von *Amblystoma mavortium*. Ausserdem standen mir zwei Stadien der Umwandlung von *Siredon mexicanus* zur Verfügung, deren Untersuchung die aus dem Vergleich der Larvenform mit der verwandelten Form von *Amblystoma mavortium* gewonnenen Vorstellungen von dem Gang der Umwandlung als richtig erwies und in manchen Punkten vervollständigte.

**I. Zungenbein- und Kehlkopf-Skelet von *Amblystoma mavortium*.**

Es zeigt die gleichen Bestandtheile wie das des umgewandelten Salamanders. Dieselben sind mit Ausnahme des Restes des Copulastiels auch hier knorpelig.

1) Der Hyoidbogen, das vordere Zungenbeinhorn. Während bei den Salamandriden die Verbindung des Ceratohyale mit dem Hypohyale verloren geht, bleibt hier der Zusammenhang erhalten. Der Hyoidbogen besteht also beiderseits aus dem Ceratohyale und dem Hypohyale.

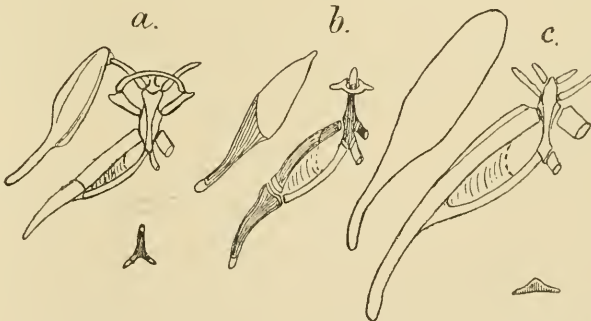


Fig. G. Hyoidskelet von *Amblystoma mavortium* (a), *Triton taeniatus* (b) und *Salamandra maculosa* (c) von dorsal gesehen.

a) Das Ceratohyale hat im Allgemeinen die Form wie beim umgewandelten Salamander. Es besteht aus einer breiten Platte. Nach hinten setzt sich dieselbe in einen gebogenen Stab fort. Die

breite Platte lässt in der Mitte als Fortsetzung des Stabes eine Gräte an der Dorsalseite erkennen. Sie stellt den ursprünglichen Stamm dar, dessen vordere und hintere Kante während der Metamorphose zu der Platte auswachsen.

An ihrem caudalen Ende, da, wo die Platte in den gebogenen Stab übergeht, bildet sie lateral und medial eine meist deutliche Ecke. An der medialen Ecke entspringt das Ligamentum hyopharyngeum laterale (s. u.). Das hintere Ende des Stabes endet nicht, wie bei den Salamandriden, rund, sondern behält die Form wie bei der Larve bei. Das Hinterende ist nicht, wie bei den Salamandriden, in den durch die Länge des Lig. hyoquadratum bestimmten weiten Grenzen frei beweglich, sondern es bleiben hier die beiden Bänder der Larvenform, Lig. hyoquadratum und hyomandibulare, bestehen, ja sie werden während der Metamorphose noch breiter und kürzer und heften das Hinterende des Ceratohyale fest an den Vorsprung des Quadratknorpels. Während bei den Salamandriden der dorsalste Theil des Ceratohyale der Larve mit dem Lig. hyomandibulare zu Grunde geht, bleibt er hier erhalten. Das vordere Ende des Ceratohyale ist an seiner Dorsalseite durch ein kräftiges kurzes Band mit der Spitze des Hypohyale, des vordern Radius der Copula verbunden. Es zeigt sich also auch hier ein wesentlicher Unterschied vom Bau der Salamandriden.

b) Die beiden Hypohyalia (vordern Radien) stellen dünne Knorpelstäbe dar, welche mit einander einen Winkel von etwa  $60^\circ$  bilden und in diesem Winkel ventral fast senkrecht, nur wenig caudal geneigt, auf der Längsaxe der Copula gestellt sind (Stg. 21). Sie verlegen dadurch die Copula und das hintere Zungenbeinhorn in eine dorsalere Ebene, als die ist, in welcher die Platte der Ceratohyalia liegt. Beide Ebenen sind durch einen erheblichen Abstand von einander geschieden.

Das copulare Ende ist mit dem Vorderende der Copula durch eine Syndesmose verbunden. Nur einmal fand ich einseitig eine kleine Gelenkhöhle zwischen dem Hypohyale und einem Vorsprung der Copula, welcher ein Abkömmling des Zwischenknorpels der Larve zu sein scheint. Die beiderseitigen Verbindungsflächen liegen am Vorderende der Copula so nahe neben einander, dass die beiden Knorpelstäbchen sich hier fast berühren. Sie sind in das Band eingebettet, welches die Copula mit dem Bügel verbindet.

Das Hypohyale ist ganz eingehüllt von einem sein Perichondrium bildenden straffen Bande, das sich einerseits an seinem lateralen Ende



am Ceratohyale befestigt, andererseits medial in das starke Perichondrium der dorsalen und ventralen Seite der Copula übergeht.

2) Das hintere Zungenbeinhorn enthält dieselben Bestandtheile wie bei den Salamandriden. Während aber bei *Salamandra maculosa* eine Verschmelzung der aus dem Cerato- und Hypobranchiale 1 hervorgegangenen Stücke eintritt, ja bisweilen auch das laterale Ende des Hypobranchiale 2 an den beiden vorgenannten Stücken synchondrosirt, bleibt hier bei *Amblystoma* an der Grenze zwischen Hypobranchiale 1 und Ceratobranchiale 1 eine Grenzlinie bestehen, und das laterale Ende des Hypobranchiale 2 ist durch nicht einmal besonders ausgeprägte Faserzüge an den Knorpeln des 1. Kiemenbogens befestigt. Diese Faserzüge erscheinen nur als eine Verstärkung der Membrana intercartilaginea, welche auch hier die Lücke zwischen beiden abschliesst und medial ein grosses Loch zum Durchlass des M. rectus profundus hypobranchialis, lateral kleinere Lücken für eine Vene (Vena lingualis postica)<sup>1)</sup> aufweist. Die Form der Knorpel bietet nur in so fern einen Unterschied von denen des Salamanders, als eine Verbreiterung des Hypobranchiale 2 hier fehlt.

Auch die Art der Verbindung mit der Copula ist die gleiche. Während bei der Larvenform eine Unterbrechung des Knorpels nur angedeutet ist, findet man hier eine deutliche, durch Bindegewebe markirte Grenze.

3) Der Zungenbeinbügel besteht aus drei Bestandtheilen, einem Paar Knorpelstäbchen, deren Lage und Form dem hintern Radienpaar des Salamanders entspricht (Stg. 21), und einem unpaarigen Knorpelbogen, welcher die Spitzen dieses Stäbchenpaars verbindet.

Dieser Knorpelbogen ist eine überaus zarte Spange. Er ist nach hinten offen. Die tiefste Stelle des Bogens liegt etwas oral und dorsal von der Spitze der Copula. Sie ist durch Bindegewebe jederseits mit den Spitzen der hintern Radien verbunden und bildet in seiner ganzen Länge den Ursprung einer kräftigen Aponeurose, Aponeurosis lingualis, welche, oralwärts sich ausdehnend, die Grundlage für die drüsentragende Schleimhaut der Zunge wird.

Mit der Spitze der Copula ist der Bogen ebenfalls durch ein breites, kräftiges Band, Ligamentum basi-arcuale, verbunden.

Die paarigen Knorpelstäbchen tragen an ihrem lateralen Ende die kleine Verbindungsfläche mit dem Bogen und lateral davon einen

---

1) Dieselbe gehört beim Salamander zum Gebiet der Vena pharyngea ventralis, hier zu dem der Vena thyreoidea.

Knorpelvorsprung, welcher den Bogen verlängert und den seitlichsten Theilen der Zungenaponeurose zum Ursprung dient. Die Knorpelstäbchen sind ebenfalls in ein starkes Perichondrium eingebettet, das sich auf die Verstärkungsbänder an der dorsalen und ventralen Seite der Copula fortsetzt.

Die Verbindungsstellen des Bügels mit der Copula entsprechen ganz denen der hintern Radien des Salamanders, sie liegen unmittelbar vor (oral von) denen der Hypobranchialia 1. Es besteht kein Gelenk, sondern eine blosse Verlöthung durch Bindegewebe.

Der Bügel ist eine Neubildung, welche erst während der Metamorphose entsteht.

4) Die Copula und der Rest des Copulastiels, *Ostriquetrum*.

Die Form der Copula ist nur in so fern eine andere als beim Salamander, als das vordere Ende breiter ist, und die Verbindungsflächen mit den vordern Radien nicht an der Seite der Spitze liegen, sondern auf das Vorderende selbst verschoben sind, an dessen Ecken sie sich finden.

Der Rest des Copulastiels bildet einen kleinen knöchernen Kolben oder eine kleine knöcherne Gabel, an deren Enden sich 3 kleine Knorpelhütchen ansetzen. Die Lage ist die gleiche wie bei der Larvenform.

---

Ausser den bereits erwähnten Bändern sind zwei zu nennen, welche das Hyoidskelet mit dem Pharynx verbinden.

1) Das *Ligamentum hyopharyngeum laterale* entspringt von der hintern medialen Ecke der Platte des Ceratohyale, verläuft an der Seite der Pharynxwand gerade nach hinten und geht in die *Inscriptio tendinea* des *M. dorso-pharyngeus* über. Diese setzt sich hinten in aus einander strahlende straffe Faserzüge fort, welche der hinter dem Kehlkopfeingang beginnenden glatten Musculatur zum Ansatz dient. Einige Faserzüge derselben bilden so unmittelbar die Fortsetzung des Bandes, sie liegen zwischen Luftröhre und Pharynxwand. Bisweilen kommen auch lateral von der *Art. pulmonalis* zur Haut ausstrahlende Faserzüge vor (Stg. 21).

2) Das *Ligamentum hyopharyngeum mediale*. Es besteht aus einem kräftigen Faserzuge, welcher in der ventralen Mittellinie liegt und in dem Winkel zwischen den beiden Hypohyalia 2 entspringt, zum Theil auch seine Faserzüge aus Fortsetzungen der dorsalen Verstärkungen des Perichondriums der Copula bezieht. Daran schliessen sich seitlich breite Faserzüge, welche von der Hinterseite des Hypobranchiale 2

entspringen. Sie bilden zusammen einen breiten Fächer, dessen Mitte ein starkes Band bildet, welches ventral in ein sagittal gestelltes Blatt sich fortsetzt. Dieses heftet sich an der Dorsalseite des Os triquetrum an.

Den Handgriff des Fächers bildet die Fasermasse, welche zwischen Truncus arteriosus, Kehlkopfeingang und Pharynxwand liegt, mit allen dreien fest verwachsen ist und die Linea alba für die von beiden Seiten an sie ansetzenden Partes ventrales seu subpharyngeae des M. dorso-pharyngeus bildet. Dorsal liegt dem breiten, fächerförmigen Bande die Pharynxwand unmittelbar auf. Das Band entspricht der Membrana interbranchialis von *Menobranthus*, *Proteus* und der Larvenform von *Amblystoma*. Die mittelsten Faserzüge, welche auch hier besonders hervortreten, können als Ligamentum hyolaryngeum bezeichnet werden.

Die Kehlkopf- und Luftröhrenknorpel.

Die Cartilago lateralis zeigt nach der Metamorphose nur wenig von denen einer grossen Larve verschiedene Formverhältnisse.

Beide Knorpel bilden, zusammen gelegt, eine caudal, nach der Luftröhre zu, offene Glocke. Die beiden Hälften stehen nur an der ventralen Seite an der caudalsten Ecke unmittelbar in Verbindung, und zwar durch einen zugespitzten Knorpelfortsatz, welcher hier mit dem der andern Seite durch straffes Gewebe verlöthet ist. Ein caudal offener Einschnitt trennt diesen Knorpelfortsatz von dem caudalen Ende der Seitenmasse, welche caudalwärts ohne vollkommene Unterbrechung in den die Seite der Trachea begleitenden Knorpelstab übergeht. Es besteht hier nur eine mehr oder weniger ausgeprägte Einschnürung.

An der dorsalen Seite ist der mediale Rand beider Hälften nicht so weit caudalwärts geradlinig wie an der ventralen, sondern biegt schon an der Grenze des mittlern und hintern Drittels lateralwärts ab. Oral laufen beide Knorpel spitz zu. Ihre Spitzen liegen zur Seite des Kehlkopfeingangs. Hinter den Spitzen folgt an der lateralen Seite des Knorpels der stark vorspringende Muskelfortsatz für die Sehne des M. dorso-laryngeus, deren Fasern sich auch hier an der Seite des Knorpels oralwärts bis zum Kehlkopfeingang fortsetzen. Hinter (caudal von) dem Muskelfortsatz umschnürt die Glocke eine tiefe, breite Furche, in welcher der M. constrictor laryngis eingebettet ist. Das innere Glockengewölbe reicht oral bis etwa zur Mitte der Furche. Hinter dieser Furche verbreitert sich die Glocke schnell. Der Knorpel wird seitlich viel dicker und geht caudalwärts in die bereits oben erwähnten seitlichen Knorpelstäbe der Trachea über. Zwischen der

Cartilago lateralis und den Trachealknorpeln ist ein grösseres Knorpelstück gesondert, die Sonderung besteht aber nur in einer Einschnürung, keiner vollkommenen Abschnürung.

Der Zwischenraum zwischen den beiden Knorpeln wird dorsal und ventral von einer dünnen, aber von straffem Bindegewebe gebildeten Membran überspannt. Die dorsale Membran folgt unmittelbar hinter dem Kehlkopfeingang und ist ziemlich breit. Sie geht in die Trachealwand, welche zwischen den Trachealknorpeln ausgespannt ist, über. Die ventrale Membran ist Anfangs unter dem Kehlkopfeingang ebenfalls ziemlich breit, verschmälert sich aber nach hinten nach dem oben erwähnten Knorpelfortsatz zu.

Die Verbindung zwischen diesen beiden Knorpelfortsätzen an der ventralen Seite des Kehlkopfs wirkt wie ein Scharnier, indem die beiden Hälften der Glocke aus einander geklappt werden können, soweit dies die eben beschriebenen dorsalen und ventralen Häute erlauben. Der Innenfläche der Knorpel haftet die Kehlkopfschleimhaut fest an, ebenso den besprochenen Membranen.

Werden durch die Ringmuskeln die beiden Hälften der Glocke zusammengedrückt, so wird der Kehlkopfeingang dadurch geschlossen, dass oral von dem innern Glockengewölbe die beiden von Kehlkopfschleimhaut überzogenen Knorpelhälften sich an einander legen und dadurch die Luftröhre mit dem Gewölbe abschliessen.

Der Zug des M. dorso-laryngeus bringt eine Spaltung des Gewölbes und ein Aufklappen der Glocke in dem genannten Scharnier zu Stande und öffnet dadurch den Kehlkopfeingang. Letzterer liegt, wie bei der Larve, oral weiter vorn. Seine Spalte wird, wie dort, durch 2 Hautfalten in der Ruhelage zugedeckt.

## II. Muskeln des Zungenbeins und Kehlkopfs von *Amblystoma mavortium*.

Nach Entfernung der Haut gewinnt der Untersucher zunächst den Eindruck, als wenn im Wesentlichen völlig die gleichen Verhältnisse bei *Amblystoma mavortium* vorliegen wie bei den Salamandriden. Das auf den ersten Blick festgestellte Vorhandensein der typischen sensorischen Hautäste des Facialis legt die Annahme einer unmittelbaren Verwandtschaft zu den Tritonen nahe.

Eine genauere Zergliederung ergibt indessen erhebliche Unterschiede.

## A. Die von Facialis, Glossopharyngeus und Vagus versorgten Muskeln.

### 1) *M. cephalo-dorso-mandibularis*.

Er zerfällt, wie bei der Larvenform, in zwei Theile, eine oberflächliche und eine tiefe Abtheilung. Beide sind auch hier durch den Verlauf des Ramus jugularis VII. + IX. geschieden.

Die oberflächliche, oral und lateral vom R. jugularis gelegene Abtheilung überwiegt aber über die tiefe sehr bedeutend.

a) Die oberflächliche Abtheilung entspringt vom hintern Rand und der dorsalen und lateralen Fläche des Paraquadratum (Squamosum) bis zu einer die Grenze nach dem Trigeminegebiet bezeichnenden rauhen Linie, an deren anderer Seite der *M. masseter* seinen Ursprung hat. Der Ursprung setzt sich dann weiter auf die Fascie des Schädelursprungs der dorsalen spinalen Längsmusculatur (*Fascia cephalo-dorsalis*) fort und erstreckt sich bis zum Bereich des zweiten Wirbeldorns. Die vordern der von der *Fascia cephalo-dorsalis* entspringenden Bündel decken daher die tiefern, vom Paraquadratum entspringenden, die hintern lagern sich über die Ursprünge des *M. dorso-pharyngeus* und des Trapezium. Sie reichen also weiter nach hinten als bei der Larve.

b) Die tiefe Abtheilung besteht nur aus wenigen dünnen Bündeln, welche am hintersten Ende des Seitenrandes des Paraquadratum entspringen, nur vereinzelte Fasern gehen ventral davon von dem schmalen Theil des Labyrinthknorpels, dorsal von der *Vena petrosa lateralis* aus, welcher von der breiten Ursprungsfläche der Larvenform übrig geblieben ist.

Die Bündel der tiefen Abtheilung nehmen ihren Weg medial und caudal vom R. jugularis und vereinigen sich dann mit denen der oberflächlichen Abtheilung.

Beide setzen, ohne eine nennenswerthe Sehne zu bilden, am hintern Fortsatz des Unterkiefers an. Der R. jugularis giebt während seines Verlaufs zwischen den Muskelfasern eine grössere Zahl von Aesten an sie ab, unter denen sich von den meisten feststellen liess, dass sie keine Glossopharyngeuselemente enthielten. Der reine Facialisantheil des Muskels scheint hier zu überwiegen. Der R. jugularis kommt dann am hintern Rande des Muskels zum Vorschein.

Die sensorischen Facialisäste, *Rr. cutanei mandibulae lateralis* und *medialis*, treten an seinem vordern Rande hervor, nachdem sie zwischen Quadratknorpel und dem Muskel neben einer starken Arterie (die hier

ein Ast der Carotis interna ist) sich zur Oberfläche hindurch gezwängt haben.

2) *M. interhyoideus*. Während sich dieser Muskel im Verlauf der Metamorphose der Salamandriden in 2 Muskeln differenzirt, indem der vordere Theil seinen Ansatz auf den Unterkiefer vorschiebt und zum *M. subhyoideus* wird, der hintere seinen Ursprung auf die Hinterseite des Os quadratum verlegt und so den *M. inter ossa quadrata* bildet, bleibt bei *Amblystoma* die einfache Gestalt bestehen.

Der Muskel entspringt in der gleichen Weise wie bei der Larvenform von der Aussenseite des Hinterendes des Ceratohyale. Nur im hintern Theil haben sich auch Muskelfasern eingefunden, welche von den Ligamenta hyomandibulare und hyoquadratum ausgehen. Vom Quadratum unmittelbar entspringen keine Muskelemente. Seine Fasern strahlen in der gleichen Weise wie bei der Larvenform aus einander. Die vordern schieben sich unter die des *M. intermandibularis posterior*<sup>1)</sup>. Die hintern sind median und etwas caudal gerichtet. Alle setzen an der im vordern Drittel beträchtlich verbreiterten, hinten schmalen Zwischensehne der Mittellinie an.

Der Muskel wird vom R. jugularis versorgt, dessen Verbindungen mit dem R. intermandibularis V. denselben Charakter tragen wie bei der Larvenform.

Seine Function muss der anatomischen Gestalt entsprechend eine andere sein als bei den umgewandelten Salamandriden. Das hintere Ende des Hyoidbogens ist, wie bereits geschildert, durch die bei der *Amblystoma*-Form noch verkürzten straffen Bänder, Ligamenta hyomandibulare und hyoquadratum, fest mit der Hinterseite des Quadratum und dem Unterkiefer verbunden<sup>2)</sup>, so dass Vor- und Rückwärtsbewegungen, wie bei den Salamandriden, nicht möglich sind. Die Bewegungen des Ceratohyale können daher nur in einer Beugung am Quadratum, Senkung, Hebung, Rotation und Abduction bestehen. Ausserdem werden Biegungen des Knorpels vorkommen können.

---

1) Der *M. intermandibularis anterior* ist rudimentär geworden und besteht nur noch aus einem kleinen, zwischen den Ursprüngen der *Mm. geniohyoidei (mediales)* angespannten Bündel, oder er fehlt ganz.

2) Ein Gelenk, wie man ED. COPE's Angabe: On the relations of the hyoid and otic elements of the skeleton in the Batrachia, in: Journal of Morphology, V. 2, 1889, p. 304) verstehen könnte, ist nicht vorhanden. Es bestehen die gleichen Verhältnisse wie bei der Larve, nur sind die beiden Bänder kürzer und straffer geworden und in eine gemeinsame Bindegewebsmasse eingebettet.

Dem entspricht, dass die Differenzirung des vordern Theils des *M. interhyoideus* zu einem *M. geniohyoideus lateralis* (subhyoideus) hier unterblieben ist. Der ganze Muskel wirkt hier viel weniger als Bewegter des Ceratohyale wie als Heber und Senker des Mundhöhlenbodens und als Zusammenschnürer.

Nebenbei ist wohl eine Rotation nach innen anzunehmen, da sich der Ursprung um die Aussenseite herumrollt. Es würden dadurch die ventralen Seiten der vordern Verbreiterungen einander zugekehrt und der Verkürzung des *M. ceratohyoideus* (internus) bessere Bedingungen geschaffen werden.

Die vordern Theile des Muskels werden ausserdem eine Adduction und Biegung nach einwärts verursachen können.

3) *M. quadrato-pectoralis*, der Abkömmling des *M. interbranchialis* 1, ist bei der umgewandelten Form schwach entwickelt. Er ist kleiner als der Muskel der Larvenform. Die Fasern haben eine andere Richtung erhalten.

Er entspringt von einem breiten Sehnenblatt, welches an der Aussenseite des Kiefergelenks an dem Quadratum und Unterkiefer sich anheftet und zum Theil auch in die Fascien des *M. cephalo-dorso-mandibularis* und *M. masseter* übergeht.

Seine Fasern sind schräg nach hinten und median gerichtet und strahlen nur wenig aus einander. Die vordere Hälfte setzt an die hier sehr schmale Linea alba, die hintere an die Haut in der Kehlfalte an, welche auch hier mit einer zarten Fascia pectoralis verwachsen ist.

Die Function wird dem entsprechend die gleiche sein wie bei den Salamandriden.

Innervirt von Aesten des *R. jugularis*, welche um den vordern Rand herumbiegen und sich an der ventralen Seite verästeln.

Der *Glossopharyngeus* ist hier mit 2 Muskeln vertreten, von denen der eine vom *M. levator arcus branchialis* 1, der andere vom *M. ceratohyoideus internus* der Larve abstammt.

4) *M. ceratohyoideus* (internus).

Er entspringt von der äussersten hintern Spitze des Ceratobranchiale 1, das er, wie bei *Salamandra* und *Triton*, mit einer zierlichen Muskelkuppe umgiebt. Ventral vom hintern Zungenbeinhorn sammeln sich die Bündel zu einem kräftigen Muskelbauch, der, nach vorn sich verbreiternd, an der Ventralseite der Platte des vordern Zungenbeinhorns ansetzt.

Das Hinterende des hintern Zungenbeinhorns, mit der Kuppe des *M. ceratohyoideus*, liegt auch hier frei beweglich in einem Lymphsinus<sup>1)</sup>. Wie bei den Salamandriden wird daher die Verkürzung des Muskels bei gleichzeitiger Erschlaffung des *M. rectus hypobranchialis profundus* die Zungengegend nach vorn und oben drücken. Als *punctum fixum* dient dabei die Platte des vordern Zungenbeinhorns. Wird dagegen der *M. rectus profundus* gleichzeitig angespannt, so ist die Annäherung der Ansatzpunkte des Muskels nur unter gleichzeitigem Ausweichen der Copula nach ventral oder einer Biegung der Knorpel des vordern und hintern Horns nach aussen möglich, die eine Erweiterung der Mundhöhle und Senkung des Mundhöhlenbodens zur Folge haben muss. Die letztere Art der Bewegung spielt bei der Athmung eine wichtige Rolle, bei der rhythmisch (etwa 100—150 Mal in der Minute) der Mundhöhlenboden durch die Zusammenziehung des *Ceratohyoideus (internus)* und des *M. rectus profundus* gesenkt und durch die der *Mm. intermandibularis* und *interhyoideus* wieder gehoben wird.

Innervirt wird der Muskel vom *N. glossopharyngeus*, dessen Verlauf an seiner Dorsalseite mit dem bei den Salamandriden übereinstimmt, und durch feine Muskeläste, welche aus dem 2. und 3. Kiemenbogennerven und dem *R. recurrens intestinalis X.* stammen und ventral von den Arterienbogen zu dem Muskel treten.

Bei dem einen Exemplar von *Amblystoma mavortium* ging auch vom 4. Kiemenbogennerven ein Aestchen in den Plexus subceratobranchialis über, von dem es aber zweifelhaft blieb, ob es motorische Fasern enthielt.

5) *M. dorso-pharyngeus*. Er ist ein complicirt gebauter Muskel, welcher sich aus fünf Theilen, der Abkunft aus 5 gesonderten Muskeln der Larve entsprechend, zusammensetzt. Diese 5 Muskeln der Larve sind die *Mm. levatores arc. branch. 1—4* und der *M. interbranchialis 4*. Demnach unterscheide ich die Theile beim umgewandelten *Amblystoma* als *Partes dorsales seu dorso-pharyngeae 1—4* und *Pars ventralis seu subpharyngea*.

a) *Pars dorso-pharyngea 1*, der Abkömmling des *Levator arcus branchialis 1*, entspringt, wie bei der Larve, von der Seite der dorsalen Längsmusculatur, dicht am Schädelursprung derselben. Der

1) Dieser Lymphsinus verdankt seine Entstehung dem Schwunde des dorsalen Theils des *Ceratobranchiale 1*, an dessen Stelle im Perichondrium sich die Höhle bildet.



Muskelbauch ist aber hier ganz von dem Theil des *M. cephalo-dorso-mandibularis* bedeckt, welcher von der *Fascia cephalo-dorsalis* ausgeht. Erst nach Entfernung desselben kommt er dicht hinter der tiefen Abtheilung des *M. cephalo-dorso-mandibularis* zum Vorschein.

Er ist viel kürzer als die folgenden und geht bald in eine lange, zarte Sehne über, welche oral am *N. glossopharyngeus* vorbeizieht und an der Vorderwand der *Arteria carotis interna* in Faserzüge straffen Bindegewebes übergeht, welche die *Carotis* überziehen und sich an der seitlichen *Pharynxwand* medial von der Arterie, an dem *Ligamentum hyopharyngeum laterale*, anheften.

Einmal fand ich ausserdem ein äusserst zartes Muskelbündel, welches caudal vom *N. glossopharyngeus* vorbeizog. Es entsprang von der Stelle, an welcher der eben beschriebene Muskelbauch in seine Sehne übergeht, und heftete sich ebenfalls an den die *Carotis* überziehenden straffen Bindegewebsfasern an. Es entsteht so ein kleiner, zweibäuchiger Muskel.

Innervirt wird er von einem Ast des *Glossopharyngeus*.

Seine Wirkung ist: die seitliche und ventrale Wand des *Pharynx* in seiner Transversalebene zu spannen und zusammenzuschüren. Die Uebereinstimmung seiner Lage und Innervation mit der des *M. stylopharyngeus* des Menschen lässt eine partielle Homologie mit diesem nicht ausgeschlossen erscheinen.

b) *Partes dorso-pharyngeae (dorsales)* 2—4. Sie stimmen mit dem bei *Triton* im ersten Theil der Arbeit beschriebenen Verhalten überein, mit dem Unterschied, dass sie hier alle drei von der Dorsalfascie entspringen, nicht vom Schädel. Der zweite schiebt seine Fasern zwischen 1. und 2. Arterienbogen, der dritte zwischen 2. und 3. Arterienbogen, der vierte zwischen 3. und 4. Arterienbogen hindurch medial zur *Pharynxwand*. Alle drei heften sich am *Ligamentum hyopharyngeum laterale* an, gegenüber dem Ursprung des noch zu beschreibenden *M. subpharyngeus*, welcher vom *M. interbranchialis* 4 abstammt.

Innervirt werden die 3 Muskelbäuche von 2.—4. Kiemenbognerven. Jedoch ist die Grenze zwischen 3. und 4. keine ganz reine, indem der 3. Kiemenbognerv sich mit einem feinen Aestchen an der Innervation der *Pars dorso-pharyngea* 4 betheiligt. Diese Vermischung scheint erst während der Metamorphose einzutreten, da bei der Larvenform der 3. Kiemenbognerv ausschliesslich den *M. lev. arc. branch.* 3 versorgte. Zwischen *M. lev. arc. branch.* 3 und 4 fand ich einmal ein zartes Muskelbündel, welches Anfangs in der Richtung der *Levatores* verlief, dann aber medial nach oral umbog, den untern

Rand des *M. trapezius* kreuzte und sich dem *M. levator scapulae* aussen anlegte, dem es der Innervation nach angehörte.

*Amblystoma mavortium* hat 3 getrennte Thymuslappen jederseits, von denen sich der erste zwischen Pars dorso-pharyngea 1 und 2, der zweite zwischen Pars dorso-pharyngea 2 und 3 schiebt. Der dritte kuglige Lappen liegt lateral den Partes dorso-pharyngeae 3 und 4 an.

c) Die Pars subpharyngea seu ventralis geht aus dem *M. interbranchialis* 4 hervor. Sie hat während der Metamorphose die weite Ausdehnung des Ansatzes an der Mittellinie verloren und ist in 3 Bündel zerfallen. Der Haupttheil entspringt von dem Ligamentum pharyngeum laterale gegenüber den Ausätzen der Partes dorso-pharyngeae 2—4 und bildet mit ihnen eine Inscriptio tendinea. Er läuft, ventral der Pharynxwand angeschmiegt, zur Mittellinie und inserirt an dem festen Gewebe derselben, welches dorsal mit dem Kehlkopfeingang, ventral mit dem Truncus arteriosus fest verwachsen und durch ein Band (Lig. hyolaryngeum) mit dem Os triquetrum und der Copula verbunden ist. Von der ventralen Seite gesehen, deckt er dabei den Kehlkopf mit seinen *Mm. constrictor laryngis* und *laryngeus ventralis* nur zur Hälfte. Auch der *M. dorso-laryngeus* ist von der ventralen Seite sichtbar. Dieser Theil ist aus dem am Ceratobranchiale 4 und der Inscriptio tendinea entspringenden Theil des Muskels der Larvenform hervorgegangen.

Hierzu kommen jederseits zwei dünne isolirte Bündel, welche von dem hintersten Ende der Inscriptio tendinea mit einem besondern Sehnenfaden entspringen. Das eine wendet sich zwischen Pharynxwand und dem oben beschriebenen Haupttheil des Muskels, die Richtung seiner Fasern schräg kreuzend, nach vorn und median und befestigt sich zwischen Kehlkopfeingang und dem genannten Haupttheil an die Mittellinie.

Das andere zieht schräg nach hinten und befestigt sich mit aus einander strahlenden Fasern etwas caudal vom Kehlkopf an der Seite der Trachea und an der ventralen Mittellinie.

Diese beiden Bündel sind die Reste der am Lig. branchio-pectorale entspringenden Abtheilung c. Die sehr wesentliche Veränderung, welche sich während der Metamorphose vollzieht, liegt also darin, dass, wie auch bei den Salamandriden, die Strecke der Insertion der ersten Abtheilung an der Mittellinie sehr zusammengedrängt wird. Der Erfolg ist, dass, von ventral gesehen, der Kehlkopf jetzt hinter dem caudalen Rande des Muskels sichtbar wird.

Die zweite Abtheilung wird rudimentär. Ihre Reste sind die beiden hintern Bündel.

6) *M. dorso-laryngeus*. Er entspringt hinter dem *M. dorso-pharyngeus* von der *Fascia dorsalis*, von ihm durch einen Spalt geschieden, welchen die Verbindung zwischen *Arteria pulmonalis* und der Wurzel des Aortenbogens passirt. Diese Verbindung ist jetzt im Vergleich zu den Verhältnissen bei der Larvenform viel schwächer geworden. Während sie dort fast die einzige Blutzufuhr für die Lungenarterie leistete, neben der die der 4. Kiemenbogenarterie kaum in Betracht kam, ist ihr Kaliber jetzt viel geringer als das des 4. Arterienbogens.

Der *M. dorso-laryngeus* kreuzt die so veränderte *Arteria pulmonalis* medial und tritt dann zwischen Pharynxwand und *M. subpharyngeus* in fast rein transversaler Richtung zu der *Inscriptio tendinea* mit dem *M. laryngeus ventralis*, von deren vorderm Ende die ziemlich lange Sehne zu dem Muskelvorsprung der *Cartilago lateralis* tritt und sich an ihrer Seite oralwärts bis zum Kehlkopfeingang fortsetzt.

Innervirt von mehreren Aesten des *Truncus intestino-accessorius*.

7) Die Kehlkopfmuskeln. Es sind vorhanden ein *M. laryngeus (interlateralis) ventralis* und ein *Constrictor laryngis*. Ein *M. laryngeus dorsalis* fehlt oder ist nur durch wenige, an der Sehne des *M. dorso-laryngeus* entspringende Fasern vertreten, welche sich zwischen denen des *Constrictors* verlieren.

a) *M. laryngeus (interlateralis) ventralis*. Er geht von der am Uebergang des *M. dorso-laryngeus* in die Sehne beginnenden und schräg caudal und lateral gerichteten *Inscriptio tendinea* aus, deren hinteres Ende hier aber nicht mit dem hintern Ende der *Cartilago lateralis* durch Sehnenfäden verbunden ist. Im Vergleich zu den Verhältnissen bei der Larvenform ist auch hier die *Inscriptio* schmaler geworden, der Muskel ist nicht mehr so kräftig entwickelt wie dort.

Ein vorderes kräftiges Bündel zieht in transversaler Richtung medial und heftet sich ventral vom Kehlkopfeingang in der Mittellinie an. An dasselbe schliessen sich nach hinten divergirende feine Bündel an, welche über die caudale Grenze des Kehlkopfs hinausreichen, an die ventrale Wand der *Trachea* ausstrahlen und sich an der ventralen Mittellinie anheften. An der Seite der *Trachea* ist ihr Verlauf in einem stumpfen Winkel geknickt.

Der laterale freie Theil der Fasern von der *Inscriptio tendinea* bis zur Seite der *Trachea* läuft schräg caudal und medial gerichtet, der an der ventralen Wand der Luftröhre liegende fast rein trans-

versal, etwas oral gerichtet. Die Fasern beider Seiten bilden daher in der Mitte einen caudal offenen stumpfen Winkel. An der Seite der Trachea sind die Muskelfasern durch Sehnenfäden in dieser Lage fixirt. Welche Bedeutung diese Beziehungen für den Mechanismus der Bewegungen des Kehlkopfs haben, ist nicht ganz klar.

b) Der *M. constrictor laryngis* hat sich während der Metamorphose sehr kräftig weiter entwickelt, womit die Fortbildung der Kehlkopfknorpel gleichen Schritt gehalten hat. Im Uebrigen hat sich durch die Metamorphose nichts an ihm verändert.

8) Am Schluss sind noch Rudimente der *Mm. subarcuales* zu erwähnen, welche ich bei einem Exemplar einseitig links, bei dem andern beiderseits fand. Es war bei dem ersten Exemplar ein langes, zartes, nur aus wenigen Fasern bestehendes Muskelbündel vorhanden, welches aus dem Bindegewebe ventral vom 2. Arterienbogen neben dem *M. rectus profundus* entsprang und parallel diesem Muskel oralwärts verlief. Es endigte an der Fascie des *M. rectus profundus* nahe am Hypobranchiale 1. Daran schlossen sich Muskelfasern, welche den 2. und 3. Arterienbogen links ventral überspannten. An der rechten Seite war ein kräftigeres Bündel vorhanden, welches die vier Arterienbogen umschlang und in den *M. subpharyngeus* überging. Die erst genannten beiden Rudimente erhielten feinste Nerven aus dem Plexus subceratobranchialis.

Bei dem zweiten Exemplar lagen an der ventralen Seite der Arterienbogen beiderseits einige aus wenigen Fasern bestehende, dünnste Muskelbündel und solitäre Fasern, welche von dem Ceratobranchiale 1 nahe seiner Spitze über dem Ursprung des *M. ceratohyoideus internus* entsprangen, Anfangs medial und dann, an der Ventralseite der Arterienbogen caudal verliefen und sich an dem Bindegewebe ventral vom 3. Arterienbogen befestigten. Der Ursprungspunkt, Verlauf und Ansatz lassen in ihnen Reste des medialen *M. subarcualis rectus* erkennen. Lateral davon lagen kürzere Muskelfasern, welche nur den 3. bzw. 2. und 3. Arterienbogen übersprangen, Reste der lateralen beiden *Mm. subarcuales recti*. Ein überaus feines, zierliches Nervengeflecht an der medialen Seite dieser Muskelreste, welches sich aus Theilen des 2.—4. Kiemenbogenerven und einem Ast des *R. recurrens intestinalis* X. zusammensetzte, sandte ihnen feine Zweige. Andere feinste Nervenfasern waren in ein nur rechterseits vorhandenes Rudiment der *Mm. subarcuales obliqui* zu verfolgen.

Der *M. trapezius* hat seit der Umwandlung eine grössere Ausdehnung genommen. Zu dem in der Larvenperiode bei vielen Exemplaren nur an der Dorsalfascie entspringenden Theil ist noch eine kräftige, vom Hinterhaupt entspringende Portion hinzugekommen, welche sich unmittelbar an die tiefe Abtheilung des *M. cephalo-dorso-mandibularis* anschliesst, aber einen viel beträchtlichern Theil des Petrosums einnimmt als jener. Auch die Anordnung der Faserbündel und ihre Richtung hat mit der beim umgewandelten Salamander mehr Aehnlichkeit gewonnen. Es setzen die vom Schädel entspringenden Bündel am meisten dorsal von aussen an der Scapula an, die hintersten am weitesten ventral. Sie verlaufen medial von den erstern. Der Muskel erscheint mithin kurz vor seinem Ansatz gedreht, ähnlich wie der *M. pectoralis major* des Menschen.

Er bildet die Unterlage für die *Mm. levatores arcuum branchialium*.

## B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

1) *M. geniohyoideus* (medialis) [rectus hypobranchialis anterior]. Er entspringt, wie überall, am Unterkiefer nahe der Mittellinie. Zwischen den beiderseitigen Ursprungsstellen spannt sich der *M. intermandibularis anterior* aus. Die beiden schmalen, aber ziemlich dicken Muskeln lassen einen breiten Spalt zwischen sich und inseriren an der ventralen Seite des verknöcherten Restes des Copulastiels (*Os triquetrum*) und der knorplig bleibenden Gabel desselben.

2) Die Zungenmusculatur hat sich aus dem primitiven *Genioglossus* mächtig entwickelt. Die Zunge hat eine völlig andere Beschaffenheit gewonnen.

Von ihrer obern, der Mundhöhle zugekehrten Fläche gesehen, kann man zwei Felder an ihr unterscheiden, das vordere, von Drüsen besetzte Feld und ein hinteres drüsenfreies. Beide grenzen sich durch eine caudal offene Bogenlinie gegen einander ab. Das vordere Drüsenfeld ist in sagittaler Richtung gestreift. Dies beruht auf der Anordnung der Drüsen in parallelen Reihen. Zwei dieser parallelen Linien treten stärker hervor, diejenigen, welche als flache Gruben das mittlere gegen die beiden seitlichen Drittel abgrenzen. Die Streifung setzt sich auch etwas auf die Seiten der Zunge fort.

An der bogenförmigen Grenzlinie ist die Zungenschleimhaut fest mit ihrer Unterlage verwachsen. Hier liegt unmittelbar unter dem Bogen der Bügel des Zungenbeins, von dem nach vorn eine starke, der drüsenführenden Schleimhaut zur Grundlage dienende Aponeu-

rose ausstrahlt. Die Drüsentubuli sind im Vergleich zu denen von *Triton* und *Salamandra* sehr kurz.

Der vordere Theil der Zunge bildet einen hohlen, von einer Bindegewebskapsel umschlossenen Lymphraum, gewissermaassen ein Wasserkissen, dessen Wände von allen Seiten vom *M. genioglossus* gebildet werden. Ob dieser Hohlraum abgeschlossen ist, bezw. woher er seinen Zufluss bezieht, habe ich nicht untersucht. Es ist zweifellos, dass diese Verhältnisse für den Mechanismus der Bewegungen der Zunge und ihre Function als Greiforgan von Bedeutung sein müssen.

a) *M. genioglossus*. Er zerfällt demnach in eine oberflächliche Abtheilung, welche unmittelbar unter der Schleimhaut liegt, in das Drüsenfeld ausstrahlt und an der aponeurotischen Grundlage desselben sich anheftet. Die mittlern Fasern kreuzen sich in der Mittellinie und bilden so eine zierliche Raphe. Nur vereinzelte Faserzüge erreichen den Bügel des Zungenbeins.

Auf die an der obern dorsalen Zungenschleimhaut im Drüsenfeld ausstrahlenden Fasern folgen seitlich die der Seitenwand der Zunge eingefügten kräftigen Züge, welche am seitlichen Fortsatz des Bügels und der von ihm ausgehenden Fasermasse ansetzen, zum Theil auch daran vorbeiziehen und weiter hinten an der Zungenschleimhaut ausstrahlen. Lateral schliessen sich immer kürzer werdende Fasern an, welche an der noch deutlich vorhandenen *Plica hyomandibularis* ausstrahlen. Darauf folgt die tiefe Schicht des *Genioglossus*, welche ebenfalls als eine dünne Schicht die untere, ventrale Wand des Wasserkissens bildet. Sie geht vom Ursprung am Unterkiefer dorsal vom *M. geniohyoideus medialis* als Anfangs ziemlich starkes Bündel aus, wird aber dann durch Auseinanderweichen der Fasern bald in eine immerhin völlig zusammenhängende, aber dünne Lage umgewandelt und setzt an der Spitze der *Copula* und den von ihr entspringenden, zum Bügel hinübergelenden Bandmassen an. Ein Theil der Fasern erhält in der Mitte dadurch eine Knickung, dass sie an der Spitze der *Copula* durch Sehnenschleifen hindurchtreten und seitlich nach dem Bügel weiterziehen. Ein Theil derselben ist hier unterbrochen; die Fortsetzung bilden Fasern, welche von der Spitze der *Copula* bezüglich dem Bande entspringen und seitlich an dem Bügel ansetzen. Sie bilden den Anfang zu einem *M. basiradialis*, wie er bei dem Salamander gut entwickelt ist.

b) Als ganz unbedeutende Aberrationen schliessen sich hieran feine Fasern, welche am Bügel entspringen und nach vorn in das

Drüsenfeld ausstrahlen, so die Anfänge eines *M. hyoglossus* bildend, wie er bei *Triton* ausserordentlich hoch entwickelt ist.

3) *M. sternohyoideus* (*rectus superficialis hypobranchialis posterior*).

Auch hier sind zwei Abtheilungen zu unterscheiden, eine mediale (*Sth*  $\alpha$ ) und eine laterale (*Sth*  $\beta$ ).

$\alpha$ ) Die mediale Abtheilung entspringt von dem Rest des Copulastiels (*Os triquetrum*), und zwar von der caudalen Seite des gegabelten Theils und der seitlich anschliessenden kurzen *Inscriptio tendinea*.

$\beta$ ) Die laterale Abtheilung nimmt ihren Ausgang von dem caudalen Rande des Hypobranchiale 1, und zwar vom medialsten Theil desselben, sowie von den angrenzenden Theilen der Copula. Dass einzelne Fasern sogar noch weiter vorn vom Zungenbeinbügel mit denen des *M. rectus profundus* entspringen, ist wahrscheinlich. Es gelang mir indessen nicht, dies sicherzustellen.

Beide Abtheilungen schliessen hinter dem *Os triquetrum* eng an einander und bedecken den *M. rectus profundus* (von der ventralen Seite gesehen) unter sich. Sie bilden zwischen Sternum und Hyoid 3 *Inscriptiones tendineae*, die vierte befestigt sich medial am Sternum. Von diesen *Inscriptiones tendineae* geht indessen nur die erste bis zur Mittellinie. Die zweite endet etwa halb so weit von der Mitte wie die dritte. Die Verhältnisse sind also die gleichen wie bei der Larve (vgl. o.).

Von der zweiten *Inscriptio* geht seitlich der *M. omohyoideus* (*pectori-scapularis*) aus, der bei dem umgewandelten *Amblystoma* aus einem winzigen Faserbündel besteht und augenscheinlich rudimentär ist.

Caudalwärts geht der *M. sterno-hyoideus* in den *M. rectus superficialis abdominis* über.

4) Der *M. rectus hypobranchialis profundus* (*abdomino-hyoideus*). Er entspringt mit zwei Portionen. Die erste geht vom Zungenbeinbügel aus und wirkt dadurch unmittelbar auf die dem Drüsenfeld der Zunge als Grundlage dienende Aponeurose. Er zieht dann als ein zunächst schwächtiger, dorso-ventral abgeplatteter Bauch neben der Copula caudalwärts und tritt durch den Schlitz zwischen Hypobranchiale 1 und 2. Hier gesellen sich ihm die Bündel der Abtheilung  $\beta$  des *M. geniohyoideus medialis* bei, die ihn überdecken. Der Muskel hat sich hier schon zu einem drehrunden, kräftigen Bauch gestaltet.

An der 2. oder 3. *Inscriptio tendinea*, welche meist gegen die des *Rectus superficialis* eine geringe Verschiebung nach vorn zeigen

— ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen ihnen besteht nicht mehr — vereinigt sich mit ihm der zweite Bauch, welcher von dem kolbenförmigen, verknöcherten Reste des Zungenbeinstiels über dem Ansatz des Geniohyoideus und oral davon in verschiedener Ausdehnung entspringt. Auch er hat 1 oder 2 Inscriptiones tendineae, ebenso viele wie der andere Bauch, vor seiner Vereinigung mit diesem. Er legt sich medial und dorsal demselben an und verschmilzt mit ihm zu einem drehrunden, kräftigen Muskel, welcher in den Rectus abdominis profundus übergeht.

Seine Function besteht in einem Zurückziehen der Zunge am Bügel und des ganzen Hyoidskelets an dem an der Spitze der Copula befestigten Bande, Lig. basi-arcuale. Seine Verkürzung muss zunächst den Bügel nach dorsal und caudal umbiegen, bevor sich dieses Band anspannt und als Sehne auf die Copula wirkt.

### III. Facialis, Glossopharyngeus, Vagus und N. hypobranchialis von *Amblystoma mavortium*.

Die Nerven haben durch die Metamorphose die geringsten Veränderungen erfahren. Fast in allen Theilen finden sich die Verhältnisse der Larven wieder.

A. Facialis. Der Ursprung vom Gehirn wurde nicht untersucht. Ebenso wurde dem Verlauf des R. ophthalmicus superficialis und maxillaris superior trigemini keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Es ist nicht anzunehmen, dass erhebliche Verschiedenheiten von den gleichen Verhältnissen bei der Larvenform vorliegen.

Der Austritt des R. palatinus zeigt hier ebenfalls mancherlei individuelle Verschiedenheiten. Meist kommt er aus zwei getrennten Löchern hervor. Der Hauptast ist ungetheilt. Er gelangt dicht vor der äussern Oeffnung des Carotiscanals über dem Rande des Parasphenoids zum Vorschein. Das äussere Loch des Canals ist ventral und medial von Knochen (Parasphenoid) dorsal und lateral von Knorpel (Labyrinthknorpel) begrenzt. Lateral davon, zwischen äusserer Oeffnung des Carotiscanals und unterm hintern Eingang zum Antrum petrosum laterale kommt ein zweites kleines Schleimhautästchen aus einem Knorpelloch hervor, welches die den Quadratknorpel und das Pterygoid deckende Rachenschleimhaut bis zum Kiefergelenk herab versorgt. Verbindungen mit den Rr. pharyngei des Glossopharyngeus sind stets vorhanden.



Der Stamm des *R. palatinus* kreuzt nun zunächst, wie beim Salamander, lateral neben der *Arteria palato-nasalis* die *Mm. retractor bulbi*, *rectus externus* und *inferior*, tritt dann über der Arterie zu deren medialer Seite. Er gelangt neben dem seitlichen Rande des *Parasphenoids* zu der hintern, quer stehenden Zahnreihe an die Grenze von *Vomer* und *Palatinum*. Wie bei der Larvenform tritt er hier nach Abgabe eines grössern, median gerichteten Astes zur Rachenschleimhaut an die dorsale Seite der Platte des *Vomer* und verzweigt sich mit einer grössern Zahl von Aesten nach vorn. Die Aeste durchbohren die Gaumenplatte des *Vomer*, um zum vordersten Theil der Gaumenschleimhaut zu gelangen. Verbindungen mit dem *R. maxillae superioris trigemini* sind leicht nachzuweisen.

Die übrigen Aeste des *Facialis* kommen vereinigt aus der äussern Oeffnung des *Facialiscanals* am untern Eingang des *Antrum petrosum laterale* hervor und theilen sich hier, wie immer, in die *Rr. cutanei mandibulae lateralis* und *medialis*, *alveolaris* und *jugularis*.

Im äussersten Theil des *Facialiscanals* und auch nach dem Austritt des Nerven findet man zahlreiche Ganglienzellen, welche dem lateralen *Facialisganglion* angehören.

Verlauf und Verzweigung der *Rr. cutanei mandibulares* bieten nichts Bemerkenswerthes.

Der *R. alveolaris* zeichnet sich dadurch aus, dass er, wie bei der Larvenform, einen feinen Nervenzweig aus der *Glossopharyngeus-Anastomose* erhält.

Auffallend ist dabei, dass dieses Aestchen bei einem Exemplar links ventral, rechts dorsal vom *R. jugularis VII.* verlief.

Der letztere zeigt in seinem Verlauf bei der umgewandelten Form viel Bemerkenswerthes. Bevor sich ihm der kräftige, etwa  $\frac{1}{3}$  des *Facialis*theils des *R. jugularis VII.+IX.* ausmachende Verbindungsast des *Glossopharyngeus* zugesellt hat, giebt er mehrere kräftige Muskeläste ab, welche sich sowohl in dem lateral vom Nervenstamm liegenden Theil des *M. cephalo-dorso-mandibularis* wie auch in den medial von ihm gelegenen wenigen Bündeln verzweigen. Nach der Vereinigung mit dem Verbindungsast des *IX.* verlassen den so gebildeten Stamm nur noch wenige Aeste für den *M. cephalo-dorso-mandibularis*, von denen sich nicht sagen lässt, ob sie ausschliesslich aus *Facialis*elementen bestehen oder ob sie auch *Glossopharyngeus*bestandtheile enthalten.

Der Stamm kommt dann am hintern Rande des *M. cephalo-dorso-mandibularis* zum Vorschein, giebt hier ein sehr feines Aestchen ab,

welches sich, nach hinten verlaufend, mit einem solchen des Glossopharyngeus vereinigt und in den Rest der äussern Kiemen eintritt, welcher dem 1. Kiemenbogen zugehört.

Der R. jugularis biegt dann ventralwärts um und verschwindet, wie bei den Salamandriden, unter dem M. quadrato-pectoralis, an dessen vorderm Rande er ventral wieder zum Vorschein kommt und sich nun mit rückläufigen Aesten an diesem Muskel und mit oral aus einander strahlenden, einen Pes anserinus bildenden Zweigen am M. interhyoideus verzweigt.

Diese Zweige enthalten auch eine grössere Zahl sensibler Elemente, welche die diese beiden Muskeln ventral deckende Haut versorgen.

B. Glossopharyngeus und Vagus. Auch hier liess der Ursprung am Gehirn nichts anderes erwarten als bei der Larvenform und blieb daher ununtersucht.

Das Ganglion zeigt in seiner topographischen Lage, seiner Form und dem Ausgang seiner Aeste im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie bei der Larvenform, doch ist es relativ viel grösser und seine Form ist in so fern eine andere, als der hintere Theil, von dem der Truncus intestino-accessorius entspringt, lang ausgezogen ist und einen besondern Lappen bildet.

Es gehen von ihm sieben Stämme aus: der Glossopharyngeus, der 2., 3., 4. Kiemenbogennerv, der Truncus intestino-accessorius und die zu einem Stamm vereinigten Nn. cutanei occipitales und Nn. laterales superior und medius. Ausserdem entspringt an der caudalen Kante noch ein Verbindungsast mit dem 1. Spinalnerven, welcher wahrscheinlich sympathischer Natur ist.

---

Für die Verzweigung des Glossopharyngeus und der Kiemenbogenäste ist die genauere Kenntniss der umgewandelten Kiemenbogengefässe von Bedeutung. Diese muss also hier vorausgeschickt werden.

Bei *Amblystoma* bleiben alle 4 Arterienbogen Zeit Lebens erhalten. Ein Ausfall des 3., wie er bei *Salamandra* und *Triton* häufig vorkommt, wurde bei *Amblystoma* nicht gefunden. Die 4 Arterienbogen sind auch annähernd von gleichem Caliber, nur der 1. und 3. sind etwas kleiner an Durchmesser als der 2. und 4.

Der 1. Arterienbogen bildet bekanntlich die sog. Carotisdrüse an der Stelle, wo die Arteria carotis externa entspringt.

Bei den Salamandriden bildet die Carotisdrüse einen aus einem cavernösen Gefässknäuel gebildeten ovalen oder rundlichen Körper.

Dieser vermittelt den Uebergang des Blutes aus der Carotis communis in ihre beiden Zweige die Carotis externa und interna. Dieses Verhalten haben BOAS<sup>1)</sup> und MAURER<sup>2)</sup> von den Verhältnissen bei der Larve abgeleitet.

Der ersten Kiemenarterie der Larve fehlt bekanntlich eine grössere Gefässverbindung, welche einen unmittelbaren Uebergang des Blutes aus ihr in die 1. Kiemenvene ermöglichte. Sie löst sich in dem 1. Kiemenplättchen und 1. Kiemenbüschel völlig auf, und aus diesen sammelt sich die 1. Kiemenvene, welche unter dem obern Zipfel des Ceratobranchiale 1, zwischen oberem Ende des Ceratobranchiale 1 und 2, dicht über dem obern Winkel der 2. Kiemenspalte nach innen tritt. An dieser Stelle geht ein kräftiges Gefäss von der 1. Kiemenvene ab (vgl. Fig. 3 u. 5 des I. Theils dieser Arbeit), welches in einer Furche an der Innenseite des Ceratobranchiale 1 ventralwärts verläuft, dorsal die 1. Kiemenarterie kreuzt und sich am Kiemendeckel und der ventralen Zungenbeingegend verzweigt: die Carotis externa.

Im spätern Larvenstadium bestehen im Bereich des ventralen Drittels der Furche am Ceratobranchiale 1 einige feine Verbindungen der Carotis externa mit der 1. Kiemenarterie.

Sie sind es, welche, später weiter ausgebildet, die Carotisdrüse des umgewandelten Salamanders bilden.

Bei *Amblystoma mavortium* bestehen während der Larvenperiode im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie bei den Salamandridenlarven. Die umgewandelte Form zeigt aber wesentlich anderes als die umgewandelten Salamandriden.

Die Carotisdrüse ist ausserordentlich einfach gebaut. Unter dem Präparirmikroskop bemerkt man an der betreffenden Stelle eine Verdickung, deren Wände ebenso zart und durchscheinend sind wie die der übrigen Arterienbogen. Die Betheiligung epithelialer Zellen an ihrem Aufbau fehlt ganz<sup>3)</sup>. Die mikroskopische Untersuchung ergibt nun, dass sich das Lumen der Carotis communis an dieser Stelle in vier Lumina von verschiedener Dicke theilt, die Strecke mag etwa 1 mm betragen. Von diesen 4 Lumina ist das oral gelegene bei

1) Ueber den Conus arteriosus, in: Morphol. Jahrb., V. 7, 1881.

2) Die Kiemen und ihre Gefässe, in: Morphol. Jahrb., V. 14, 1888.

3) F. MAURER hat die Betheiligung von Kiemenepithel an der Entwicklung und dem Aufbau der Carotisdrüse der Anuren nachgewiesen, in: Morph. Jahrb., V. 13; bei Urodelen fehlt dieser Nachweis. Der Bau bei umgewandelten Urodelen spricht gegen eine Betheiligung von Epithelien an ihrer Entwicklung, auch bei *Triton* und *Salamandra*.

weitem das grösste, die Querschnittfläche ist etwa so gross wie die der andern drei zusammen. Diese drei andern sind auch wieder etwas verschieden an Grösse. Das kleinste liegt lateral, das grösste medial.

An der Stelle, wo die beginnende Theilung des Lumens der Carotis interna nur durch Leisten angedeutet ist, entspringt aus dem mittelsten Fach, welches zu dem mittlern der drei kleinern Lumina wird, ein ziemlich kräftiges Gefäss, dessen Durchmesser etwa dem des eben bezeichneten Lumens gleich kommt. Die Stelle ist an der Carotis durch Pigmentschollen bezeichnet, und das Gefäss geht seitlich als die stärkste Arterie in den Pigmentkörper über (Stg. 19—21 Pl.). Diesen Pigmentkörper bekommt man zu Gesicht, wenn man die Haut hinter dem Kieferwinkel entfernt. Er liegt in dem von den hintern Rändern der Mm. cephalo-dorso-mandibularis und quadrato-pectoralis gebildeten Winkel ventral von den 3 Thymusknollen und lateral von der Stelle, an welcher die Partes dorso-pharyngeae des M. dorso-pharyngeus, die Arterienbogen kreuzend nach innen zum Ligamentum hyopharyngeum laterale gelangen.

Hier sitzt der Pigmentkörper mit 6 ebenfalls schwarz pigmentirten Stielen, welche mehr oder weniger von einander gesondert sind, dem 1. bis 3. Arterienbogen auf. An jedem der drei Arterienbogen befestigen sich 2 Stiele, ein dorsaler und ein ventraler. In jedem derselben verläuft ein Gefäss.

Der Ursprung des ventralen Gefässes am 1. Arterienbogen, an der Stelle, wo die Carotis communis in die Carotisdrüse übergeht, ist bereits beschrieben.

Das Gefäss im dorsalen Stiel des 1. Arterienbogens mündet etwas dorsal von der Carotisdrüse in die Carotis interna, und zwar von der caudalen Seite her. Mit dem Ausdruck „mündet“ ist bereits ausgesprochen, dass es als venöses Gefäss von mir aufgefasst wird, oder richtiger, dass es von einer Vene abstammt. Die Stelle entspricht ja der Vereinigungsstelle von 1. Kiemenvene und ventralem Schenkel des primären Gefässbogens bei der Larvenform. Das Gefäss ist das Rudiment der 1. Kiemenvene, soweit sie dem 1. Kiemenbüschel angehört. Ob freilich auch beim umgewandelten Thier die Circulation die gleiche ist wie bei der Larve, ist damit nicht bewiesen. Es ist sehr wohl möglich, dass beide Gefässe Blut dem Pigmentkörper zuführen und dass die Abfuhr in der Vena jugularis externa erfolgt, wie dies mit dem Blut der Epithelkörper der Salamandriden der Fall ist. Venöse Gefässverbindungen wurden bei *Amblystoma mavortium* ebenfalls nachgewiesen.

So wie der erste hat auch jeder der beiden folgenden Arterienbogen zwei Gefässe, ein dorsales und ein ventrales, von denen jedes mit den gleichen des 1. Arterienbogens in einer Reihe entspringt, bezüglich mündet. Sie liegen in den pigmentirten Stielen.

Bei dem Exemplar, dessen linker Pigmentkörper in eine Serie zerlegt wurde, fehlte das dorsale Gefäss des 2. Arterienbogens, das ventrale war sehr klein, trotz des dicken Pigmentstiels. Auch das ventrale Gefäss des 3. Arterienbogens war sehr klein.

Der ganze Pigmentkörper sieht so aus, als wenn zwischen den drei Kiemenbüscheln die Kiemenbogenknorpel und Kiemenspalten fortgenommen, die Büschel auf einander gelegt und in toto in das Unterhautbindegewebe hinein gezogen worden wären. Der ganze Körper hat eine umgekehrt flügelartige Gestalt. Er erscheint unter dem Präparirmikroskop als eine schwarze Pigmentmasse, an der man nur undeutlich und am Rande und nach den Stielen zu die Zusammensetzung aus einzelnen Pigmentzellen und -schollen unterscheiden kann. Indessen tritt eine Scheidung in drei auf einander folgende Lappen nach den 3 Kiemenbüscheln hervor. Jeder der einander dicht anliegenden und mit einander verwachsenen Lappen steht mit einem der drei Paare von Stielen und den in ihnen verlaufenden Gefässen in engem Verband. Dem zweiten und dritten Lappen liegt ventral je ein längliches, weisses Körperchen an, von denen das vordere etwa um  $\frac{1}{3}$  grösser ist als das hintere. Sie liegen da, wo der ventrale Stiel in den Pigmentkörper übergeht. Es sind die von MAURER bei den Salamandriden genauer beschriebenen und in ihrer Entwicklung aus den Kiemenplättchen der Larve studirten Epithelkörper. Es sind ihrer zwei vorhanden. Dem ersten Lappen des Pigmentkörpers fehlt ein Epithelkörper.

Die mikroskopische Untersuchung der Schnittserie vervollständigt die Erkennung des Verlaufs der Gefässe.

Sie lösen sich, nachdem sie den Stiel ungetheilt passiert haben, in ein Netz ziemlich weiter Capillaren auf, die in eine Masse um die grössern Gefässe concentrisch gelagerter Pigmentschollen eingebettet sind. Diese Pigmentschollen, welche Zellen von plumper Form mit wenigen Ausläufern darstellen, sind so voll gepfropft mit schwarzen Pigmentkörnern, dass man nur selten einen Kern in ihnen zu Gesicht bekommt, und häufig so dicht gelagert, dass man sie nicht von einander abgrenzen kann. Besonders reich an weiten Capillaren sind die beiden Epithelkörper, deren Bau etwas verschieden ist. Der vordere, zum 2. Kiemenbogen gehörige, besteht aus Epithelsträngen von 2—3

Zellen Dicke, welche von Bindegewebe und Capillaren umgeben sind. Die Zellen sind grosskernig, mit ziemlich grossem Protoplasmaleib. Der Bau stimmt im Wesentlichen mit dem überein, was MAURER<sup>1)</sup> von dem gleichen Körperchen bei *Triton* beschreibt, nur sind die Zellen zu länglichen Strängen angeordnet und selbst meist von länglicher, in der Richtung der Stränge gestreckter Form. Die Kerne sind längs oval, ja stäbchenförmig.

Das hintere, dem 3. Kiemenbogen angehörende Körperchen stimmt in seiner ventralen und medialen Hälfte mit dem vordern im Bau überein. In der dorsalen lateralen Hälfte dagegen hat es mehr den Bau eines Thymusknötchens angenommen. Die überwiegende Mehrzahl der Zellen hat einen lymphoiden Charakter. Nur vereinzelt findet man grosskernige Zellen, die die Eigenthümlichkeiten der Epithelzellen behalten haben.

Karyokinesen sind in beiden Körpern häufig.

Neben den Gefässen findet man zahlreiche marklose Nerven, welche zwischen oder an den Pigmentschollen zu endigen scheinen.

Die laterale Kante und ein Theil der untern Fläche des Pigmentkörpers liegt der äussern Haut am lateralen Ende der Kehlfalte an und markirt sich hier durch ein dunkleres Feld von der Umgebung. Die Epithelkörper berühren mit ihrem lateralen Ende den ventralsten Zipfel dieses Feldes.

Die Untersuchung der in der Metamorphose befindlichen beiden Exemplare erhebt es über allen Zweifel, dass dieser Pigmentkörper aus der Verschmelzung der Gefässe der Kiemenbüschel hervorgeht. Wie der Finger aus dem Handschuh werden dieselben — natürlich unter beträchtlicher Reduction — aus den Kiemenbüscheln hervorgezogen, und während diese zu Stummeln verkümmern und schliesslich ganz schwinden, kommen die Gefässe, deren Pigment in ihrer Umgebung mächtig zunimmt, unter der äussern Haut in das subcutane Bindegewebe zu liegen.

---

Die Verzweigung der hinten aus dem Vagus hervorkommenden Stämme geschieht in folgender Weise:

1) Der Glossopharyngeus. Er verlässt das Ganglion in seiner vordern seitlichen Ecke und wendet sich hinter dem Petrosus seitlich und nach vorn und giebt hier seinen stärksten Ast, die IX.-VII.-Anastomose ab.

---

1) In: Morphol. Jahrb., V. 13.

a) Die IX.-VII.-Anastomose. Wie bei der Larve verläuft sie an der Seite des Petrosum, am Operculum unter dem M. cephalo-dorso-mandibularis nach vorn und biegt da, wo die Vena petrosa lateralis in den obern hintern Zugang des Antrums eintritt, lateral von ihr seitlich ab und vereinigt die Hauptmasse ihrer Fasern mit dem R. jugularis VII. Wie bereits oben erwähnt, führt die IX.-VII.-Anastomose aber auch Fasern, welche sich dem R. alveolaris beigesellen. In einem Fall verliefen diese Fasern dorsal vom Stamm des R. jugularis, meist kreuzen sie ihn ventral. Diese Befunde wurden auch bei der Larve gemacht. Nervenfasern, welche einem sensorischen Hautast sich beigesellten, habe ich indessen bei der umgewandelten Form nicht feststellen können. Bei der geringen Zahl von nur 2 darauf hin untersuchten Exemplaren schliesst der negative Befund nicht aus, dass solche Verbindungen, vielleicht nicht seltner als bei der Larve, auch bei der umgewandelten Form vorkommen. Wie diese Nerven in die Bahn der Facialisäste weiter verlaufen, ist bei jenen erwähnt.

b) Der Stamm des Glossopharyngeus tritt über dem dorsalen Rande des M. levator scapulae und unter dem der am Schädel entspringenden Abtheilung des Trapezius hervor und giebt dann mehrere kräftige Rr. pharyngei ab, welche ihr Innervationsgebiet zum Theil weit nach vorn ausdehnen und mit den Aesten des R. palatinus und alveolaris vorn Verbindungen eingehen. Von caudal her schliessen sich die Pharynxäste den hintern Kiemenbogennerven an und bilden gemeinsam mit denen des Glossopharyngeus den Plexus pharyngeus dorsalis.

Die IX.-VII.-Anastomose führt hier keine Schleimhautnerven für die dorsale Pharynxschleimhaut, wenn man nicht die Verbindungsäste mit dem R. alveolaris als solche ansehen will.

c) Gemeinsam mit dorsalen Pharynxästen entspringt der R. praetrematicus, welcher über der Pharynxschleimhaut an die mediale Seite des Ceratohyale tritt und hier bis zur Zungenschleimhaut zu verfolgen ist. Er ist meist schwächer ausgebildet als bei *Salamandra maculosa*.

Der Glossopharyngeus verläuft dann dorsal von der Carotis interna und ihrer Verbindung mit dem Aortenbogen seitlich und begleitet die erstere nach aussen. Er liegt ihr lateral an bis zu der Stelle, wo die Sehne der Pars dorsalis 1 des M. cephalo-dorso-pharyngeus an ihrer vordern Seite vorbei zum Pharynx tritt.

Diese Sehne liegt, wie der Muskelansatz des Lev. arc. branch. 1 bei der Larve, meist vor dem Nerven, der sich um sie herum schlingt. Seltner findet man Muskelfasern hinter dem Nerven, die auf

eine bei der Larve vorhanden gewesene Durchbohrung des Muskelansatzes durch den Nerven schliessen lassen.

d) Vor der Kreuzung mit der Sehne sendet der Glossopharyngeus dem genannten Muskel einen oder mehrere feine motorische Aeste.

e) Unmittelbar nach der Kreuzung verlässt ihn ein sensibler Ast, *R. cutaneus jugularis* (Stg. 19, 20), welcher mit einem Ast des 2. und 3. Kiemenbogensnerven ein Geflecht bildet, das seine Aeste dem Pigmentkörper sendet. Dieser sensible Ast entspricht dem bei der Larve in das 1. Kiemenbüschel eintretenden sensiblen Nerven des Glossopharyngeus, welcher auch dort mit dem 2. und 3. Kiemenbogensnerven die gleichen Verbindungen hat wie bei der umgewandelten Form.

Weiterhin biegt dann der Glossopharyngeusstamm nach oral von der *Carotis interna* ab und gelangt so an die mediale Seite der von einem oder mehreren lymphatischen Hohlräumen durchsetzten losen Bindegewebsmasse, in welche das hintere Ende des *Ceratobranchiale 1* mit dem Ursprung des *M. ceratohyoideus internus* eingebettet ist. Hier tritt er von der medialen Seite her an diesen Muskel heran und verläuft in der Furche, neben dem vordern Rande des *Ceratobranchiale 1* nach medial und vorn.

f) Auf diesem Wege giebt er dem *M. ceratohyoideus internus* mehrere kräftige Muskeläste ab.

g) Sein Endast ist der *R. lingualis IX.*, welcher am medialen Rande des genannten Muskels zum Vorschein kommt (Stg. 21). Der Hauptast verläuft durch den Zwischenraum zwischen *Hypohyale* (vorderm *Radius*) und dem (hintern) *Radius*, welcher den Knorpelbogen trägt, dorsal zur Zungenschleimhaut. Feinere Aeste treten weiter caudal hinter dem *Radius* zu den hintern Theilen des Zungenrückens vor dem Kehlkopfeingang.

2) Der 2. Kiemenbogensnerv entspringt meist mit dem 3. gemeinsam oder dicht neben ihm vom Ganglion. Auch er giebt, nachdem er unter dem ventralen Rande des *Trapezium* zum Vorschein gekommen ist,

a) einen oder mehrere *Rr. pharyngei* zum *Plexus pharyngeus dorsalis* ab, welche die grossen Arterienstämme vielfach umspinnen und auch in das ihnen eigene sympathische Geflecht feine Aeste abgeben.

Ein *R. praetrematicus* ist nicht mehr nachzuweisen, da die für die Erkennung nothwendige Kiemenspalte fehlt. Er müsste an der medialen Seite des *Ceratobranchiale 1* gesucht werden. Dies ist aber in seiner ganzen Länge von der Pharynxschleimhaut durch loses Binde-



gewebe getrennt und aus seiner Lage bei der Larve nach vorn verschoben und kann daher auch kein sicheres Merkzeichen mehr abgeben, wie dies beim Hyoidbogen für die Erkennung des *R. praetrematicus* des Glossopharyngeus möglich war.

Der 2. Kiemenbognennerv tritt dann zwischen den Partes dorsales 1 und 2 des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* über der *Carotis interna* hervor, nachdem er in der Lücke zwischen diesen beiden Abtheilungen des Muskels

b) einen oder mehrere motorische Aeste für die Pars dorsalis abgegeben hat.

c) Er entsendet dann (Stg. 20) einen sehr kräftigen *R. communicans* zum Kiemenbüschelast des Glossopharyngeus, aus dem mehrere *Rr. cutanei jugulares* hervorgehen. Auch sie streben dem Pigmentkörper und der dorsal von ihm gelegenen Haut zu.

Der Stamm tritt darauf ventral von der Carotisdrüse in die Spalte zwischen *Carotis communis* und 2. Arterienbogen und giebt hier

d) mehrere *Rr. pharyngei ventrales* ab, welche in der Spalte medial zur Pharynxwand gelangen und an ihr oralwärts sich vertheilen.

e) Weiter ventral entspringt der ventral aus der Spalte zwischen *Carotis communis* und 2. Arterienbogen hervortretende Ast für den Plexus subceratobranchialis, aus welchem auch hier ein motorisches Aestchen für den *M. ceratohyoideus internus* hervorgeht. Dieser Nervenplexus ist aber hier nicht wie beim umgewandelten Salamander rein motorisch, sondern führt auch sensible Bestandtheile, wie bei der Larve. Diese letztern stammen, wenigstens zum Theil, aus dem 2. Kiemenbognennerven.

Aus dem Stämmchen, welches sich aus dem oben genannten Aestchen des 2. Kiemenbognennerven und aus dem Plexus subceratobranchialis zusammensetzt, gehen hervor

*α*) motorische Aeste für den *M. ceratohyoideus (internus)*, deren Verlauf mit dem beim Salamander übereinstimmt;

*β*) sensible Aeste, welche sich von den vorgenannten abzweigen und zur Haut neben der Carotisdrüse treten, dieser Aeste abgeben und wahrscheinlich bis zum Pigmentkörper gelangen. In ihrer Bahn finden sich regelmässig Ganglienzellen, einzeln oder zu ein oder zwei kleinen Gruppen vereinigt, welche in der Nähe der Carotisdrüse oder des *M. ceratohyoideus* liegen.

f) Den Rest bildet der *R. lingualis*, dessen grösserer Ast neben der Mittellinie, dorsal von der *Carotis communis* oralwärts sich bis

zu der hintern Zungengegend verzweigt. Kleinere Aeste treten im Winkel zwischen Hypobranchiale 1 und 2 von ventral nach dorsal hindurch zur Pharynxschleimhaut und verzweigen sich zum Theil rückläufig.

3) Der 3. Kiemenbogennerv entspringt meist gemeinsam mit dem 2. vom Ganglion, häufig etwas mehr dorsal als der Glosso-pharyngeus. Nachdem er unter dem ventralen Rande des Trapezium zum Vorschein gekommen ist, giebt er, wie der 2. Kiemenbogennerv,

a) einen oder mehrere Rr. pharyngei ab, deren Vertheilung die gleiche ist wie dort,

b) sendet dann der Pars dorsalis 3, bisweilen auch der Pars dorsalis 4 des M. cephalo-dorso-pharyngeus Aeste und tritt dann zwischen Pars dorsalis 2 und 3, unter dem 2. Thymusballen, seitwärts nach aussen unter die Haut, um hier den grössten Theil seiner Fasern

c) in sensiblen Aesten zu erschöpfen, welche unter Verbindung mit den gleichen Aesten des 1. und 2. Kiemenbogennerven zu dem Pigmentkörper und zu der ihn deckenden Haut verlaufen.

Der Stamm tritt dann in die Lücke zwischen 2. und 3. Arterienbogen und giebt hier

d) feine Rr. pharyngei ventrales und

e) einen Ast für den Plexus subceratobranchialis ab, welcher sich mit einem Stämmchen des R. recurrens intestinalis X. verbindet und oralwärts verläuft. Es ist mit einiger Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass diese Verbindung motorischer Natur ist, da die einzigen sensiblen Elemente, welche der Plexus führt, nach dem Vergleich mit der Larvenform vom 2. Kiemenbogennerven abgeleitet werden müssen.

f) Ein eigentlicher R. lingualis findet sich nicht. Es bestehen zwar Verbindungen mit dem R. lingualis des 2. Kiemenbogennerven, deren Fasern vielleicht mit ihm his zur hintern Zungengegend gelangen. Die Selbständigkeit eines solchen Nerven ist aber verloren gegangen. Seine selbständigen Endverzweigungen findet der 3. Kiemenbogennerv in den Rr. pharyngei ventrales zu Seiten des Kehlkopfs.

4) Der 4. Kiemenbogennerv. Wie er bei der Larvenform im Wesentlichen die gleiche Vollständigkeit hatte wie der 3. und 2., so bietet er auch bei der umgewandelten Form bisweilen, abgesehen von seiner geringern Grösse, kaum Verschiedenheiten von den vorhergehenden Kiemennerven. Er entspringt seitlich vom Ganglion zwischen Truncus intestino-accessorius und 3. bzw. 2. und 3. Kiemenbogennerven.

Er entsendet, wie diese,

a) Rr. pharyngei dorsales, welche sogar kräftiger sind als die der beiden vorhergehenden und daran erinnern, dass bei der Larve die Befunde zu der Annahme drängten, dass in dem 4. Kiemenbognennerven die Elemente von mindestens einem hintern (5.) Kiemenbognennerven mit enthalten waren ;

b) Muskeläste für die Pars dorsalis 4 des M. cephalo-dorso-pharyngeus. Der Nerv tritt dann hinter diesem Muskel, zwischen ihm und M. dorso-laryngeus, nach aussen und entsendet hier nicht selten

c) einen sensiblen Nerven, welcher in das Geflecht am Pigmentkörper übergeht, das von den gleichen sensiblen Aesten des IX., 2. und 3. Kiemenbognennerven gebildet wurde. Dieser sensible Ast, welcher bei der Larve stets vorhanden ist, fehlt bei der umgewandelten Form bisweilen.

Der Stamm tritt dann in die Lücke zwischen 3. und 4. Arterienbogen und entsendet hier

d) Rr. pharyngei ventrales, welche die Endverzweigung des Nerven darstellen, und

e) einen feinen Verbindungszweig zu dem ventral von den Arterienbogen verlaufenden motorischen Aesten des R. recurrens intestinalis X., welcher in den Plexus subceratobranchialis übergeht. Auch von diesem Aestchen muss angenommen werden, dass es motorischer Natur ist. Die Verbindung wurde nur bei einem Exemplar aufgefunden.

5) Der Truncus intestino-accessorius.

Er entspringt vom hintern Pol des Ganglions unmittelbar lateral von den zu einem Stamm vereinigten Nn. laterales superior und medius. Seine Lage, medial vom M. trapezius und lateral von dem sich weiter hinten zwischen ihm und die Nn. laterales superior und medius drängenden M. levator scapulae, ist die gleiche wie bei der Larve. Die topographischen Beziehungen erleiden nur durch die Vergrößerung des Schädelursprungs des Trapezius einige Aenderung. Auf dem Wege an der medialen Seite des M. trapezius entsendet er

α) Rr. accessorii für den M. trapezius und

β) Rr. dorso-laryngei für den gleichnamigen Muskel. Am hintern Rande desselben kommt er dann zum Vorschein und zerfällt hier in seine Endäste:

γ) Rr. intestinales und

ε) den R. recurrens intestinalis X., dessen Aeste :

ε<sup>1</sup>) N. lateralis inferior,

ε<sup>2</sup>) Rr. laryngei,

ε<sup>3</sup>) Rr. musculares für die Pars ventralis (subpharyngea) des M. cephalo-dorso-pharyngeus, welcher aus dem M. interbranchialis 4 hervorgeht.

Das Aussehen dieser Gegend hat sich nur durch die mächtige Ausdehnung des zur Art. pulmonalis umgewandelten 4. Arterienbogens und den Schwund des hintersten Theils des M. interbranchialis 4 unwesentlich verändert.

ε<sup>4</sup>) Rr. pharyngei ventrales, welche vor und hinter der Pars ventralis des M. cephalo-dorso-pharyngeus zur Schleimhaut neben dem Kehlkopf gelangen und hier mit den ventralen Schleimhautästen der 2., 3. und 4. Kiemenerven sich verbinden, und endlich

ε<sup>5</sup>) den ventral von den Arterienbogen nach vorn verlaufenden motorischen Ast, welcher mit den oben genannten Aesten des 2., 3. und 4. Kiemenbognerven den Plexus subceratobranchialis bildet, aus dem Aeste für die Rudimente der Mm. subarcuales recti und obliqui entspringen und ein gemischter Nerv hervorgeht, dessen motorische Elemente in den M. ceratohyoideus internus, dessen sensible, Ganglienzellen führende, zur Carotisdrüse, dem Pigmentkörper und der ihn deckenden Haut gelangen.

6) Die zu einem Stamm vereinigten Nn. cutanei occipitales anteriores und posteriores sind durch die mächtige Entfaltung des Schädelursprungs des M. trapezius in die Tiefe gerückt und schwerer aufzudecken, im Uebrigen gegen den Zustand bei der Larve nicht verändert.

7) Auch die Nn. laterales superior und medius bieten keine erwähnenswerthen Abweichungen von denen der Larvenform.

8) Der hintern und medialen Seite des IX.-X.-Ganglions liegt regelmässig ein kleines Häufchen von Ganglienzellen an, welches von dem grossen Ganglion gesondert ist. Von ihm geht ein feiner Nerv aus, welcher sich am Austritt des 1. Spinalnerven aus seinem Loch im 1. Wirbel mit ihm verbindet, bevor seine Scheidung in einen dorsalen und ventralen Ast deutlich ist. Einmal war er doppelt. Die Bahn dieses feinen Nerven konnte ich nicht ermitteln. Er verband sich auf der Strecke zwischen Vagusganglion und 1. Spinalnerven mit sympathischen Nerven, welche vom 1. Spinalnerven zum Aortenbogen verliefen.

Auch an der Ventralseite des Glossopharyngeus-Vagus-Ganglions entspringen feine sympathische Nerven, welche zwischen den Fasern der hypaxonischen Musculatur zum Aortenbogen gelangen und hier in das sympathische Geflecht desselben übergehen.

## C. N. hypobranchialis.

Von den drei Bestandtheilen bei der Larve liessen sich bei der umgewandelten Form die Spuren des spino-occipitalen Nerven nicht sicher auffinden. Die beiden ersten Spinalnerven zeigten völlig die gleiche Beschaffenheit wie bei der Larvenform.

Ueber die Verbindungen des 1. Spinalnerven mit dem Vagus ist bereits oben gesprochen worden.

An der Stelle, wo bei *Menopoma* und *Triton* der gesonderte Austritt des spino-occipitalen Nerven aus dem Schädel festgestellt wurde, dicht hinter dem Condylus occipitalis., findet sich, ebenso wie bei der Larvenform, ein Loch im Knochen, welches Blutgefässen, einer Arterie und einer Vene zum Durchtritt dient. Auch bei der Larvenform gelang es meist nicht, einen Nerven in ihrer Nachbarschaft nachzuweisen. In einem Fall, bei *Amblystoma mavortium*, war rechts die Arterie von auffallender Grösse und hatte einen von der Norm abweichenden Ursprung. Während sie in der Regel von der Arteria vertebralis collateralis ausgeht, entsprang sie hier aus der Carotis interna, da wo zwischen Aortenbogen und ihr die Verbindung durch ein kurzes, dickes Gefäss hergestellt ist. Sie verlief am Labyrinth caudalwärts zu dem bezeichneten Loch am Condylus occipitalis.

In ihrer Begleitung fand sich ein starker Nerv, welcher von den den Aortenbogen begleitenden sympathischen Nerven ausging. Ueber die Natur dieses Nerven sind zwei Ansichten möglich.

Entweder er stellt den Rest des spino-occipitalen Nerven dar, von dem nur der viscerale Ast, der R. communicans, erhalten geblieben ist, während die motorischen und sensiblen Theile für hypobranchiale und hypaxonische Musculatur und Haut verloren gingen. Er würde dann als Homologon des R. communicans eines Spinalnerven aufzufassen sein.

Oder es handelt sich um einen blossen Gefässast, welcher seine starke Ausbildung der abnormen Grösse der Arterie, welche er begleitet, verdankt und mit ihr in genetischem Zusammenhang steht.

Die letztere Ansicht hat für mich mehr Wahrscheinlichkeit, da die Reste des spino-occipitalen Nerven bei der Larvenform, wie es schien, ein besonderes Knochenanälchen nicht benutzten, sondern sich dem Vagus anschlossen.

Doch hat die erstere Ansicht den Vergleich mit den gesicherten Resultaten bei *Menopoma* und *Triton* für sich.

## Anhang 1 zu Anlage VII.

**Plica hyomandibularis, hyomandibulare Schlundspalte und anderes aus der Ontogenie der Kiemenregion von Siredon.**

Herr Geheimrath HERTWIG stellte mir eine Serie von Entwicklungsstadien des Axolotl bis zum 14. Tage nach der Ablage der Eier zur Verfügung, und von den Herren Dr. RÖTHIG und Dr. POLL erhielt ich noch mehrere ältere Stadien, die mit einigen in meinem Besitz befindlichen zusammen eine fast lückenlose Reihe darstellen.

Die Durchsicht einiger Serien von Säugethierembryonen, die mir Herr Dr. R. KRAUSE freundlichst lieh, und von solchen menschlichen Embryonen aus dem anatomisch-biologischen Institut belehrte mich über die Uebereinstimmung des Verlaufs der Chorda tympani mit dem des N. alveolaris VII. der Urodelen. Da nun von der Chorda tympani durch FRORIEP's Untersuchungen feststeht, dass sie dem R. post-trematicus des Facialis angehört, zur Zeit des Bestehens der hyomandibularen Schlundspalte hinter derselben ihren Weg nimmt, um erst ventral von ihr an den Kieferbogen heranzutreten — ein Befund, den mir die Durchsicht der genannten Serien in verschiedenen Stadien zeigte —, so regten sich aufs Neue Zweifel an meiner im I. Theil dieser Arbeit vertretenen Auffassung des N. alveolaris als R. praetrematicus des Facialis. Er verläuft vor der als Plica hyomandibularis bezeichneten Falte der Schleimhaut des Mundhöhlenbodens, zwischen Unterkiefer und Hyoidbogen, und ich hatte damals bei einem Embryo von *Salamandra maculosa* zu finden geglaubt, dass das Epithel dieser Falte an ihrem hintern Ende, welches zwischen den Mm. intermandibularis posterior und interhyoideus dicht unter der Epidermis liegt, mit dieser in Zusammenhang stehe.

Meine damalige Auffassung stützte sich auf einen Befund der Entwicklung von *Salamandra maculosa*.

Die Durcharbeitung des oben bezeichneten Materials von Siredon hat mich nun davon überzeugt, dass ich mich im Irrthum befunden habe und dass ich mich durch eine secundäre Annäherung der Plica hyomandibularis an die äussere Haut habe täuschen lassen, die Bilder entstehen lässt, die ich damals in einem, wie ich jetzt erkannt habe, nicht einwandfreien Präparat irrthümlicher Weise für eine Berührung der beiden Epithelien angesehen habe. Die hyomandibulare Schlundspalte hat nicht an der Stelle gelegen, an welcher diese Annäherung stattfindet.

In einen ähnlichen Irrthum ist nach mir auch C. K. HOFFMANN<sup>1)</sup> verfallen. Auch er giebt an, dass der N. alveolaris an der Vorderfläche der 1. Kiemenspalte verläuft. Seine fig. 9, tab. 2 bezeichnet als solche die Plica hyomandibularis.

Bei meinen besonders auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen wurden natürlich auch eine Reihe von Beobachtungen über die Entwicklung anderer Theile der Kiemenregion gemacht, die ebenfalls zum Theil jetzt schon hier Platz finden mögen, soweit sie mit den vergleichend anatomischen Beobachtungen dieser Arbeit und ihrer Beurtheilung in Zusammenhang stehen. Sie bringen nach den vortrefflichen Untersuchungen J. PLATT's<sup>2)</sup> an *Necturus* nur wenig Neues.

Mit der Darstellung HOUSSAY's<sup>3)</sup> kann ich dagegen so wenig übereinstimmen, dass ich auf eine eingehendere Kritik seiner Befunde hier verzichten muss und mich damit begnüge, auf die Arbeit hinzuweisen. Seine Befunde stimmen auch nur zum geringen Theil mit den meinigen überein.

### 1. Die erste Schlundspalte.

Das jüngste Stadium, in welchem ich die 5 Aeste des Facialis feststellen und in ihrem Verlauf verfolgen konnte, war von 11 Tagen<sup>4)</sup> (Fig. H—N). Das Facialisganglion (Fig. H VII a und b) liegt unmittelbar vor dem Gehörbläschen. Die vordere dorsale, zum System der Seitenlinienorgane gehörige Wurzel, welche über dem Ganglion Gasseri das Nebenganglion bildet (VII b), entspringt in dem Schnitt Fig. H von der Medulla oblongata. Von dem ventralen Theil, dem eigentlichen Facialisganglion (VII b), sehen wir 3 Nerven ausgehen.

Am meisten medial entspringt ein Ast (*R. pal. VII* Fig. H). Er biegt caudal um die *A. q. m* bezeichnete von der Carotis interna (*C. i*)

1) Zur Entwicklungsgeschichte des Sympathicus. II. Bei den Urodelen, in: Verh. Akad. Wiss. Amsterdam, 1902, Separatabdruck, p. 21.

2) J. PLATT, Ontogenetische Differenzirung des Ektoderms in *Necturus*, in: Arch. mikr. Anat., V. 43, 1894. The development of the cartilaginous skull etc., in: Morphol. Jahrb., V. 25, 1898. Ontogenetic differentiations of the ectoderm in *Necturus*, in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 38, 1896.

3) F. HOUSSAY, Études d'embryologie des Vertébrés, in: Arch. Zool. exp., (2) V. 8, Paris 1890.

4) Ich erhielt dasselbe eingebettet und habe es nicht gemessen. Das nächst ältere, vom 12. Tage, ist 8,6 mm, das nächst jüngere, vom 10. Tage, 8,2 mm lang.

entspringende Arterie nach oral um und vertheilt sich an dem Epithel der Rachenschleimhaut. *Ramus palatinus*.

Der 2., mit *Ch.t* bezeichnete Ast biegt caudal um einen Zapfen des Entoderms (*Th<sub>1</sub>en* Fig. H) herum, welcher dorsal eine dunkle, pigmentirte und noch durch einen feinen Stiel mit dem Ektoderm in Verbindung stehende Kappe trägt, deren Zellen unmittelbar denen des VII.-Ganglions anlagern. Der Nerv *Ch.t* biegt ventral von dem Entodermzapfen nach oral um und wird hier von einer kleinen, von *A.q.m* entspringenden Arterie begleitet. Er kommt an die mediale Seite des MECKEL'schen Knorpels zu liegen und begleitet diesen ventral von den Zahnanlagen nach vorn. Man kann sehen, wie er hier

Fig. H.

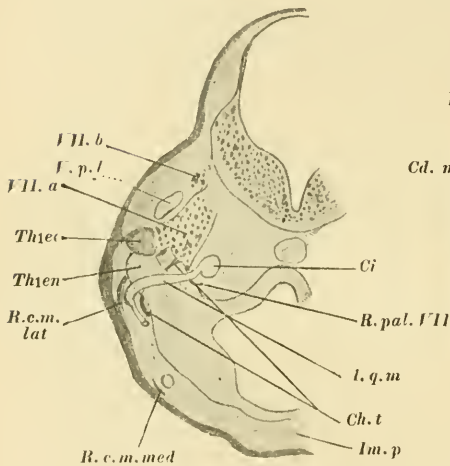
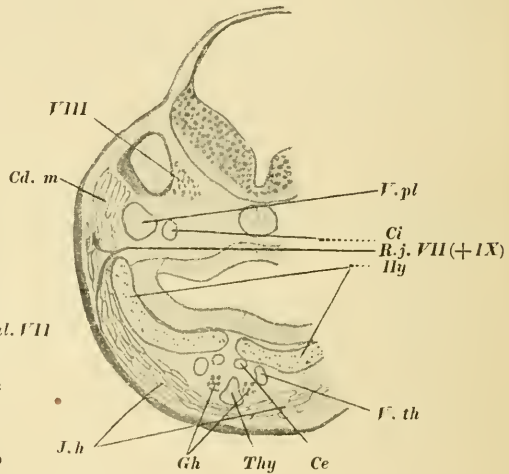


Fig. J.



und da einzelne feine Zweige an das entodermale Epithel des Mundhöhlenbodens sendet. Sein Verbreitungsgebiet liegt vor der in Entwicklung begriffenen Zunge und medial und hinter dem Unterkiefer. Es kann also nicht zweifelhaft sein, dass der als *Ch.t* bezeichnete Nerv der Nervus alveolaris VII. ist <sup>1)</sup>.

Der 3., vom Ganglion entspringende Nerv ist als *R. c. m. lat* bezeichnet. Auch er verläuft hinter dem besagten Entodermzapfen

1) J. PLATT bezeichnet den N. alveolaris als external palatine. Schon sie wies bei *Necturus* nach, dass dieser Nerv zum R. post-trematicus gehört. Die Homologie mit der Chorda tympani und die Identität des external palatine mit dem R. alveolaris sind ihr entgangen (in: Quart. J. microsc. Sc., V. 38, 1896, p. 532).



und begleitet in Gesellschaft einer gleichfalls aus *A. q. m* entspringenden Arterie den Unterkiefer eine Strecke nach vorn, und zwar lateral, seine Aeste den in Entwicklung begriffenen Ektodermknospen sendend. *R. cutaneus mandibulae lateralis*.

Der 4., in Fig. H dargestellte Facialisast liegt weiter ventral neben einem Gefäss. Er begleitet medial den Unterkiefer als Hautnerv nach vorn und biegt wenige Schritte hinter dem in Fig. H dargestellten nach dorsal, und man sieht ihn hier gleichfalls in das Facialisganglion eintreten. *R. cutaneus mandibulae medialis*.

Der 5. Facialisast, der *R. jugularis*, kommt erst etwas weiter caudalwärts in der Serie zu Gesicht. Er tritt am weitesten caudal

Fig. K.

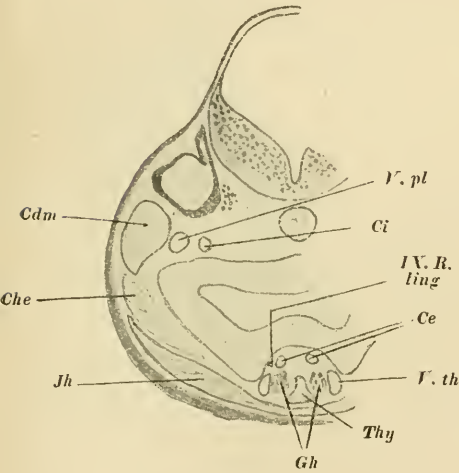
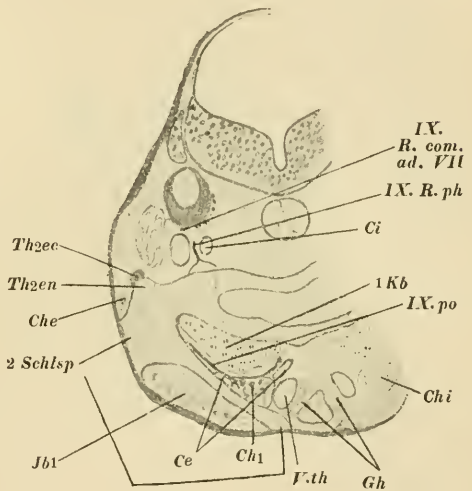


Fig. L.



aus der Zellenmasse des Ganglions hervor, ist in einigen Schnitten schräg nach lateral verlaufend getroffen und giebt am vordern Rande des *M. cephalo-dorso-mandibularis* (*C. d. m* Fig. J u. K) mehrere feine Fäden an diesen Muskel ab.

Der Stamm passirt den vordern Rand des Muskels, um sich alsdann ventral von den Anlagen der *Mm. interhyoideus* und *ceratohyoideus externus* zu vertheilen (Fig. J). Von der IX.-VII.-Anastomose ist in diesen Stadien noch nichts nachzuweisen.

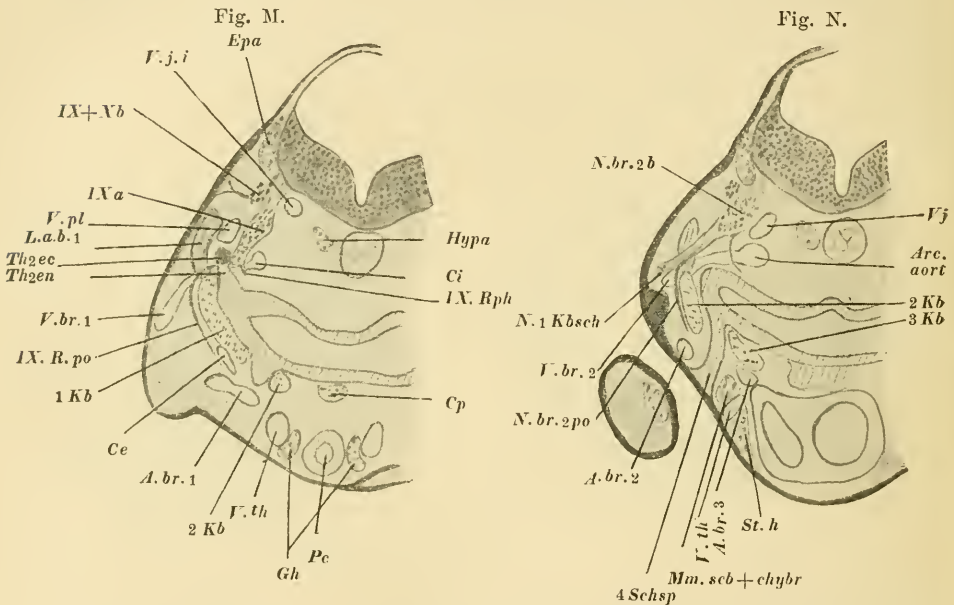
Die 4 Facialisäste, *Rr. jugularis*, *cutanei mandibulae* (*medialis* und *lateralis*) und *alveolaris*, verlaufen also zusammen hinter dem als *Th<sub>1</sub>* bezeichneten, aus ekto- und entodermalen Elementen zusammen-

gesetzten Epithelzapfen, welcher mit dem Ektoderm unmittelbar ventral vom Facialisganglion noch eine feine Verbindung aufweist.

Nur der *R. palatinus* bleibt in seinem Verlauf hiervon unbeeinflusst. Er verläuft medial von dem Zapfen nach vorn.

Ganz ähnliche Beziehungen zu einem Epithelzapfen wie beim *Facialis* finden wir auch beim *Glossopharyngeus*.

Etwas über dem dorsalen Winkel der Verbindung des Entoderms mit dem Ektoderm, welche die Anlage der 2. Schlundspalte zwischen Hyoid- und 1. Kiemenbogen (*Hy* und *1 Kb* Fig. J u. L) darstellt, erhebt sich eine Entodermkuppe, welche auch hier eine an der dunkel-



körnigen Pigmentirung leicht kenntliche Ektodermkappe trägt. Unmittelbar hinter ihr finden wir das *Glossopharyngeusganglion*, dessen Zellen mit den ektodermalen directe Verbindung haben. Es ist hier noch ganz selbständig, von dem des 2. Kiemenbogennerven völlig geschieden, an der Wurzel und in seiner ganzen Ausdehnung. Nur das Seitennervensystem (*IX+Xb* Fig. M), dessen Elemente dorsal ihm anliegen, ist ihm mit dem *Vagusganglion* gemeinsam.

Vom *Glossopharyngeusganglion* sieht man (Fig. M *IXa*) 2 Nerven ausgehen, einen medial neben *Th<sub>2</sub>* und oral von der 1. Kiemenvene nach oral gerichteten, den *R. pharyngeus*, und einen, welcher un-

mittelbar hinter  $Th_2$  vor dem Ansatz des *M. levator arc. br. 1* am 1. Kiemenbogenknorpel neben diesem ventralwärts verläuft, und zwar vor einem von der *Vena branchialis* entspringenden Gefäss, der *Carotis externa*. Es ist der *R. posttrematicus*. Der ventrale Verlauf von beiden liegt in den weiter vorn gelegenen Schnitten (Fig. L).

Ausserdem sehen wir von  $IX + Xb$ , dem Seitenlinienganglion, einen Nerven zum Ektoderm gehen, in dem wir einen *R. cutaneus occipitalis* erkennen. Von der *IX.-VII.-Anastomose*, welche nach dem Vergleich mit ältern Serien in der Nähe des *IX.-Ganglions* an der medialen Seite der *Vena petrosa lateralis* (*V. pl* Fig. H—M), weiter vorn dorsal von ihr (Fig. L *IX. R. com. ad VII*) und nach der Vereinigung mit dem *R. jugularis* hin lateral von dieser Vene zu suchen wäre, ist nichts aufzufinden. Dagegen lässt sich leicht ein feiner Nerv nachweisen, welcher neben der 1. Kiemenvene in die noch nicht gefranste Anlage des 1. Kiemenbüschels zu verfolgen ist. Ob er sich an der in diesem enthaltenen Musculatur theiligt, blieb ungewiss.

Hinter  $Th_2$  folgen sich also Nerv., *R. posttrematicus*, *M. levator arcus* und Kiemenvene.

Unmittelbar hinter der 1. Kiemenvene finden wir  $Th_3$  von dem gleichen Bau wie  $Th_2$  und hinter ihr wieder die Organe des 2. Kiemenbogens, *R. posttrematicus*, *M. levator arcus* und 2. Kiemenvene (Fig. N,  $Th_3$  ist hier nicht mit eingezeichnet). Ausser den auch am *IX.* beobachteten analogen Aesten finden wir hier einen mächtigen Nerven (Fig. N *N. 1. Kbsch*), welcher in das 1. Kiemenbüschel tritt und sich in der Musculaturanlage desselben vertheilt<sup>1)</sup>. Auch der 3. und 4. Kiemenbogen sind angelegt und mit ihnen die zugehörigen Gefässe und Schlundspalten, aber die Einzelheiten sind im Bereich derselben noch nicht zu erkennen. In spätere Stadien vorgreifend, will ich aber hier schon bemerken, dass auch hinter  $Th_4$  die Reihenfolge die gleiche ist wie hinter  $Th_2$  und  $Th_3$ . Eine Abweichung findet sich hinter  $Th_5$ , wie später zu erörtern sein wird.

F. MAURER<sup>2)</sup> verdanken wir die Entdeckung und Kenntniss von der Weiterentwicklung dieser Knospen. Sie bilden die Anlagen der

1) J. PLATT hat denselben irrthümlicher Weise als *R. praetrematicus* bezeichnet, in: *Morphol. Jahrb.* V. 25, 1898, p. 442.

2) F. MAURER, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, in: *Morphol. Jahrb.*, V. 13. Meine Befunde stimmen mit denen MAURER's auf den ersten Anschein völlig überein. Eine genauere Analyse aber führte auf Differenzen, die ich im Anhang 2 zur Sprache bringe.

bei den Urodelen dorsal von den Kiemenspalten gelegenen Thymus. MAURER bezeichnet sie daher als Thymusknospen.

Die 2. bis 5. liegt dorsal je über einer Schlundspaltenanlage.

Bei der 1. Thymusknospe war die Beziehung in dem bisher besprochenen Stadium noch nicht ganz klar zu erkennen. Es bestand zwar noch eine Verbindung zwischen Ekto- und Entoderm, die aber unmöglich die ganze 1. Schlundspaltenanlage, höchstens ein Rest derselben sein könnte. Ein jüngeres Stadium vom 8. Tage, 5,4 mm lang, giebt darüber Aufschluss (Fig. O—S). Wir finden hier unmittelbar vor dem Facialisganglion einen dicken, an seiner braunen Pigmentirung in seiner ganzen Ausdehnung im Transversalschnitt leicht abgrenzbaren Zellenzapfen. Er steht lateral breit mit dem äussern Epithel in Verbindung ( $Th_1ec$  Fig. O). Ventral lagert diesem ektodermalen Zapfen ein entodermaler an, welcher seitlich bis an das äussere Epithel heranreicht; dieser Zapfen ist solide ( $Th_1en$  Fig. O).

Fig. O.

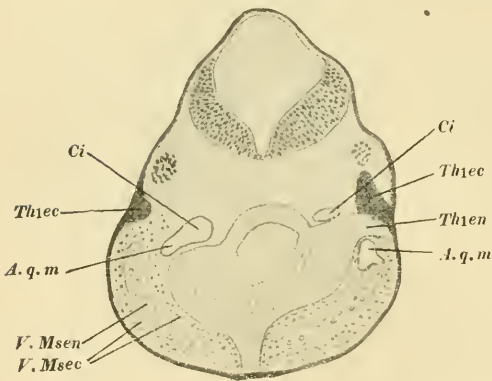
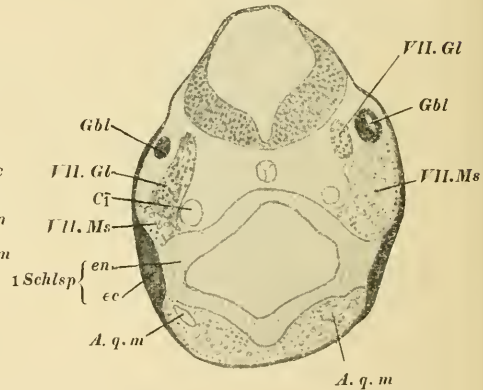


Fig. P.



Dorsal von ihm, in dem Winkel, den beide bilden, liegt die Carotis interna ( $Ci$ ). Unmittelbar vor (oral von) dem entodermalen Zapfen ( $Th_1en$ ) geht von der Carotis interna ein mächtiges Gefäss ab (auf der linken Seite des etwas schräg getroffenen Schnittes, Fig. O  $A.q.m.$ , ist der Abgang zu sehen, rechts liegt etwas weiter caudal die Arterie bereits im Schrägschnitt ventral von  $Th_1$ ). Unmittelbar ventral von  $Th_1$  entsendet sie einen kleinen Seitenast in das Mesoderm des Kieferbogens, das dorsal von dem erwähnten Entodermzapfen  $Th_1en$  abgegrenzt, ventral von dem der andern Seite durch einen ähnlichen, mit dem Ektoderm sich berührenden Zellenzapfen, der hintersten Stelle der Mundbucht, geschieden wird (Fig. O mitten).

Vor  $Th_1$  geht das ventrale Mesoderm in das dorsale über (Fig. O links), und weiter vorn finden wir hier die Anlage der Trigemius-musculatur und das Ganglion dieses Nerven in ähnlicher Weise medial und caudal einem Ektodermzapfen, wie  $Th_{1ec}$ , anliegen. Unter demselben fehlt aber ein Entodermzapfen.

In dem ventralen Theil des Kieferbogenmesoderms können wir periphere kleinere von centralen grössern, an Dotterkörnchen reichern Zellen unterscheiden. Die erstern bezeichnet JULIA PLATT als Mesektoderm, die letztern als Mesentoderm. Zu der Berechtigung dieser Bezeichnung und der ihr beigelegten Bedeutung will ich hier nicht Stellung nehmen. In den caudal auf den der Fig. O folgenden Schnitten ist das Kieferbogenmesoderm noch sieben  $10 \mu$  dicke Schnitte hindurch in der gleichen Weise abgegrenzt wie in Fig. O rechts. Von da an verschmelzen beide Seiten desselben in der Mittellinie caudal von der noch nicht geöffneten Anlage des Mundes (Fig. P). Nach 8 weitern

Fig. Q.

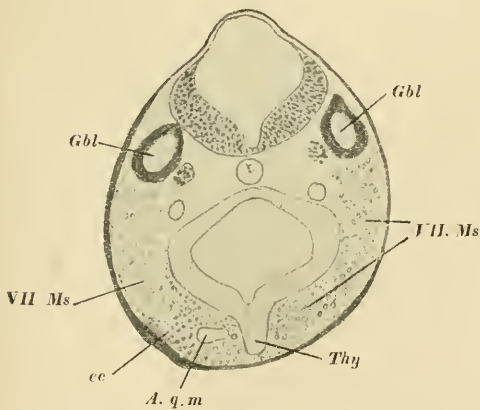
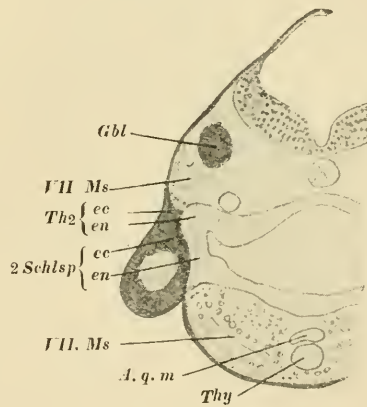


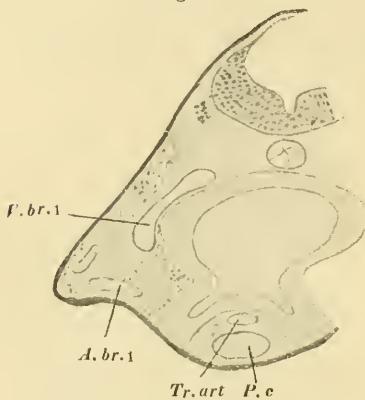
Fig. R.



Schnitten hört auch die dorsale Abgrenzung auf (Fig. Q). Die Arterie hat beiderseits fast unmittelbar der dorsalen Abgrenzung angelegen und gelangt da, wo diese aufhört, an die Seite eines ventralen Entodermzapfens, welcher in den folgenden Schnitten sich von dem Entoderm als isolirter Zellenhaufen abschnürt, also einen nach caudal gerichteten Vorsprung darstellt (*Thy* Fig. Q u. R). Es ist die Anlage der Thyreoeida in der ventralen Mittellinie zwischen Mandibular- und Hyoidbogen. Zwischen diesen Zapfen und das Entoderm, in den durch ihn gebildeten Haken, tritt nun die Arterie *A. q. m.* Aber wir können dies an der zu Grunde gelegten Serie vom 8. Tage nur

an der linken Seite beobachten. Rechts fehlt das Gefäß schon für eine Strecke. In einer andern Serie war es auch rechts noch vorhanden, und in noch jüngern Stadien findet man es regelmässig beiderseits. Caudal vom Stiel der Thyreoidea also vereinigen sich die Gefäße beider Seiten in der Mitte und bilden hier ein unpaares Gefäß (*Tr.art* Fig. S). Die Thyreoidanlage hört hier unmittelbar vor Beginn des Herzbeutels (*Pc* Fig. S) auf, und das als *Tr.art* bezeichnete Gefäß sehen wir wenig Schnitte weiter caudal in den Truncus arteriosus, von dem die Arterie des 1. Kiemenbogens (3. Schlundbogen) hier entspringt, übergehen. Es ist also ein Gefäß, welches von dem ventralen Truncus arteriosus in einem Visceralbogen, dem Kieferbogen, dorsalwärts zu dem dorsalen Längsstamm der Carotis interna führt,

Fig. S.



der mandibulare Arterienbogen. Der Kieferbogen wird in diesen Stadien in Transversalschnitten schräg getroffen. Sein Verlauf ist ein von rostral-dorsal nach caudal-ventral gerichteter. Im Querschnitt bilden die dorsalen Theile also zugleich die caudale Seite des Bogens. Dorsal und caudal im Visceralbogen liegt also das Gefäß, ventral und rostral liegen die Zellenmassen, aus denen die übrigen Weichtheile des Kieferbogens hervorgehen. Es ist im Allgemeinen die gleiche Anordnung wie in den

übrigen Visceralbogen. Der Arterienbogen liegt immer unmittelbar vor der nächsten Kiemenspalte.

So sehen wir ihn auch hier der die 1. Schlundspalte (die aber nicht durchbricht) darstellenden Verbindung des Ento- und Ektoderms dicht anliegen. Diese Verbindung beginnt dorsal mit der Anlagerung des Entodermzapfens *Th<sub>1en</sub>* an den Ektodermzapfen *Th<sub>1ec</sub>*, und von dort aus rückt diese Verbindung, erst breiter werdend (Fig. P), dann sich wieder verschmälernd, in den caudal folgenden Schnitten nach ventral und hört zwei Schnitte vor Fig. Q auf. Sie zieht sich durch  $1\frac{8}{100}$  mm der Serie in der gleichen Richtung wie der Kieferbogen. Das Ektoderm zeigt an der Verbindungsstelle eine bedeutende Verdickung, die auch noch etwas weiter caudal in der Serie zu erkennen ist (*ec* Fig. Q). Ventral von der Stelle, wo die Verbindung aufhört, gehen Hyoid- und Kieferbogen in ein Gewebe über, das neben

der Thyreoidea in caudaler Richtung auf den Herzbeutel führt. In diesem verläuft der unpaare, aus dem Truncus arteriosus entspringende Stamm des mandibularen Arterienbogens.

Als einen Entodermzapfen hatte ich *Th<sub>1</sub>en* Fig. O bezeichnet. So wenigstens erscheint er im Schnitt. Thatsächlich ist es nur der oberste Kamm der Entodermtasche, ein eigentlicher Zapfen besteht nicht.

Hinter *Th<sub>1</sub>ec* und *en* liegt das Facialisganglion. Die Zellen von *Th<sub>1</sub>ec* gehen ohne scharfe Grenze in die des Ganglions über. Von *Th<sub>1</sub>en* kann man das in diesem Stadium nicht feststellen.

Das Facialisganglion enthält in seiner Längsrichtung gestreckte Zellen mit länglichen Kernen. Nervenfasern lassen sich ausser am Ursprung nicht deutlich erkennen. Caudal vom Ganglion liegt ventral vom Gehörbläschen (*Gbl* Fig. P—R) das dorsale VII.-Mesoderm (*VII.-Ms* Fig. P, Q), das ebenfalls aus grossen, centralen Zellen mit grossen Dotterkörnchen und kleinern, peripheren, dotterärmern Zellen besteht. Es geht continuirlich in das ventrale VII.-Mesoderm des Hyoidbogens über. Im dorsalen Mesoderm haben wir die Anlage des *M. cephalo-dorso-mandibularis*, im ventralen die der *Mm. interhyoideus* und *ceratohyoideus externus* vor uns.

Im ventralsten Bereich desselben (Fig. R) erkennen wir noch einen feinen Hohlraum, der dorsal und lateral in einen Spalt ausläuft.

Ein Gefäss fehlt im Hyoidbogen um diese Zeit. Nach caudal wird das Hyoidmesoderm des Facialis von der 2. Schlundspaltenanlage, der hyobranchialen Spalte, abgegrenzt. Das Hyoidmesoderm überragt aber in caudaler Richtung dorsal sowohl wie ventral den Beginn der Kiemenpalte in der Schnittserie (Fig. R).

Dorsal hört das VII.-Mesoderm erst unmittelbar vor dem IX.-Ganglion auf, dessen Mitte 3 Schnitte vor dem in Fig. S gezeichneten getroffen ist. Ventral fällt das VII.-Mesoderm noch in 7 Schnitte der Serie zwischen Fig. R und S. Die einen Schnitt vor Fig. R beginnende hyobranchiale Schlundspalte hat also ebenfalls schräg nach caudal und ventral gerichteten Verlauf und endet unmittelbar neben dem Herzbeutel, an dessen Seite die Anlage des *M. rectus hypobranchialis* noch fehlt.

Auch J. PLATT hat bei *Menobranchus* die unmittelbare Nachbarschaft von Glossopharyngeus- und Facialismesoderm über der hyobranchialen Spalte beobachtet<sup>1)</sup>. Sie giebt an, dass der Theil des

1) In: Morph. Jahrb., V. 25, 1898, p. 438, fig. 26, tab. 18.

dorsalen IX.-Mesotheliums, welcher mit dem VII. verbunden ist, dem *M. levator arc. branch.* 1 Ursprung gebe<sup>1)</sup>). Dem ist bei *Siredon* nicht so. Die Anlage dieses Muskels liegt zu Anfang hinter dem IX.-Ganglion und durch dieses von dem VII.-Mesoderm geschieden.

Hinter dem Glossopharyngeusganglion erstreckt sich das IX.-Mesoderm in das 1. noch ungefrante Kiemenbüschel, aus dem die 1. Kiemenvene in die *Carotis interna* hinübertritt (Fig. S).

Wir haben gesehen, dass in spätern Stadien sich an der Muscularisierung des 1. Kiemenbüschels auch der 2. Kiemenbogennerv theiligt. Aber in diesem Stadium ist das noch nicht der Fall. Das 1. Kiemenbüschel ist nach hinten noch durch den später zum Schwund kommenden dorsalen Theil der 2. Kiemen- (3. Schlund-)Spalte von dem 3. Kiemenbüschel geschieden. Denn vor dem Glossopharyngeusganglion sowohl wie vor dem des 1. Kiemenbogennerven finden wir eine *Th<sub>1</sub>ec* gleiche Ektodermwucherung, der ventral das Entoderm sich anlagert, und diese bildet den dorsalen Kamm der betreffenden Kiemenpalte. Später, am 9. Tage schon löst sich diese Verbindung, und der dorsale Theil der Kiemenpalte zwischen dem 1. und 2. Kiemenbüschel schwindet. Dann ist die Möglichkeit des Uebertritts von Muskelementen des 2. Kiemenbogennerven in das 1. Kiemenbüschel erst gegeben. Während wir diese Beziehungen zwischen IX. und 2. Kiemenbogennerven direct beobachten können, gelingt dies aber bei denen zwischen VII. und IX., die zur Bildung der IX.-VII.-Anastomose führen, nicht. Eine andere Unterlage als die nahe Nachbarschaft der beiden Mesoderme dorsal von der Hyobranchialspalte finden wir hier nicht. Wann und wie die Einwanderung der IX.-Elemente in das Gebiet des *Facialis* stattfindet, gelang mir hier nicht klar zu stellen.

7 Schnitte hinter Fig. S sehen wir die 1. Kiemenarterie hinter der hyobranchialen Spalte in das 1. Kiemenbüschel treten und unmittelbar dahinter die 2. schräg lateral und caudal zum 2. Kiemenbüschel verlaufen. Die 3. und 4. Kiemenarterie sind noch nicht angelegt.

Zwischen den beiden bisher besprochenen Stadien liegt ein weiter Abstand. Die sich in ihm vollziehenden Umgestaltungen sind tiefgreifende. An zwei Stadien, vom 9. und 10. Tage, will ich sie darstellen.

Am 9. Tage, bei einem 6,2 mm langen Embryo, ist von den beiden *Arteriae quadrato-mandibulares* nur die rechte noch als Arterien-

1) *Ibid.* p. 441.



bogen vollständig. Im Verlauf der linken fehlt dasselbe Stück wie im vorigen Stadium links. Das Facialisganglion hat sich vergrößert und liegt noch ebenso wie vorher  $Th_{1,ec}$  und  $en$  an. Aber  $Th_{1,ec}$  hat an Grösse bedeutend abgenommen. Das Facialisganglion ist auf seine Kosten gewachsen. Die Ausdehnung der 1. Schlundspalte, der Berührung zwischen Ento- und Ektoderm, ist in dorso-ventraler Richtung viel kürzer geworden. Sie reicht nur noch wenig weiter als  $Th_{1,en}$ . Die Verbindung ist dadurch von ventral nach dorsal fortschreitend gelöst, dass vom Hyoidbogen Zellen zwischen Ento- und Ektoderm hineingewuchert sind und das letztere von ersterm abgedrängt haben. Gleichzeitig ist die Stellung der beiden ersten Visceralbogen, des Quadrato-mandibular- und Hyoidbogens eine mehr transversale geworden. Auch die 3. Kiemenarterie und -vene und das 3. Kiemenbüschel sind angelegt, auch die Schlundtasche zwischen 4. und 5. Visceralbogen ist zu erkennen.

Bei einem zweiten, etwas weiter entwickelten Stadium vom 9. Tage war die Verbindung zwischen Ento- und Ektoderm im Bereich der 1. Schlundspalte bis auf den Zusammenhang von  $Th_{1,ec}$  und  $Th_{1,en}$  vollkommen gelöst. Die Art. quadrato-mandibulares sind beiderseits auf der Strecke, wie in den beiden vorigen Stadien einerseits, geschwunden. Das unpaare Stück vom Truncus arteriosus ist noch zu erkennen, aber von Zellen ausgefüllt, welche nicht mehr die runde Form der embryonalen Blutzellen mit glatter Contour aufweisen. Ausserdem erscheint es enger.

Am 10. Tage wird die Trennung zwischen Ento- und Ektoderm im Bereich der 1. Schlundspalte meist vollendet, und wir finden schon gleiche Bilder wie Fig. H. Die Trennung im dorsalen Bereich ist eine andere als im ventralen. Während dort mesodermale Elemente sich zwischen Ento- und Ektoderm einlagerten, erfolgt hier die Trennung im Bereich des ektodermalen Zapfens  $Th_{1,ec}$ . Es wird ein kleiner ektodermaler Zellenhaufen von der Oberfläche abgeschnürt und rückt mit dem nicht vergrößerten Ganglion und der jetzt schon schärfer als Kuppe sich absetzenden entodermalen Thymusknospe nach innen.

Eine sehr wichtige Veränderung hat der ventrale Theil des Kieferbogens durchgemacht.

Während seine Stellung früher eine schräg von rostral nach caudal gerichtete war, ist jetzt der ventrale Theil unter der Mundbucht nach rostral vorgeschoben. Wir erkennen die Unterkiefersymphyse jetzt ventral von dem Bulbus oculi, während die ventrale Vereinigung des Kieferbogenmesoderms am 8. Tage noch mit dem Gehörbläschen zu-

sammen in einem Transversalschnitt lag. Gleichzeitig hat der ventrale Unterkiefertheil, welcher sich durch Auswachsen unter der Vorderdarmbucht nach vorn vorgeschoben hat, zu dem dorsalen, dem Quadratknorpel eine Winkelstellung erhalten, da dieser seine transversale Stellung beibehält. Rostral von ihm erkennen wir die Anlage der Unterkieferadductoren und zwischen den beiden Unterkieferhälften die der *Mm. intermandibulares*.

Auch der Hyoidbogen zeigt bereits die ersten Anfänge einer analogen Umwandlung. Seine ventralen Theile beginnen nach vorn auszuwachsen und buckeln dabei hinter dem noch vorhandenen Stiel der Thyreoidea das Entoderm in die Kopfdarmhöhle vor.

Dadurch wird der Thyreoidstiel erst ausgezogen und schliesslich zerrissen. Die Thyreoidea bleibt vor dem Herzbeutel liegen, und die Stelle des Ansatzes ihres Stiels wandert nach vorn. Gleichzeitig obliterirt auch der unpaare Theil der *Art. quadrato-mandibularis*.

Im Bereich des 1. Kiemenbogens finden wir den Schwund des dorsalen Theils der 1. Kiemenpalte. Auch hier schnürt sich ein ektodermaler Zellenhaufen von der Epidermis ab und bleibt der IX.-Thymusknospe anliegen. Gleiches vollzieht sich auch am dorsalen Theil der 3. Schlundpalte, und damit wird für den 2. Kiemenbogenerven der Weg frei, um lateral von *Th<sub>3</sub>* seine Muskelemente in das 1. Kiemenbüschel vorzuschieben.

Wir erkennen die Nervenfasern nun schon deutlicher, und überall, wo dies gelingt, können wir bei ihnen schon die gleiche Anordnung der Nerven wie am 11. Tage feststellen. In diesem Stadium finden wir auch zum ersten Mal seitlich von der Thyreoidea die Anlage des *M. rectus hypobranchialis* und seitlich von dieser die der *Venae thyreoideae s. hypobranchiales*.

Auch die *Carotis externa* ist von der 1. Kiemenvene eine Strecke weit medianwärts zu verfolgen, erreicht aber noch nicht die Stelle, an welcher sie später dorsal von dem *M. rectus hypobranchialis* nach oral umbiegt, sondern endigt vorher scheinbar blind.

Das Ergebniss der bisherigen Untersuchung ist mithin folgendes:

Die Ganglien der Gehirnnerven stehen während ihrer Entwicklung am dorsalen Winkel der Schlundspaltenanlagen sowohl mit dem Ektoderm wie mit dem Entoderm in unmittelbarer Verbindung. Beide zeigen an den Verbindungsstellen Verdickungen. Ich stimme J. PLATT zu, welcher annimmt, dass Zellen der ektodermalen Verdickung am Aufbau der Ganglien theilnehmen, und werde meinerseits die Frage, ob auch entodermale Zellen in gleicher Weise bei dem Aufbau der

Ganglien verwandt werden, und die Beziehungen derselben zur Anlage der sympathischen Ganglien und der Suprarenalorgane oder Paraganglien in den Rumpfabschnitten anders behandeln.

Der Trigemini besitzt nur eine ektodermale Zellenwucherung, aus der er seine Elemente bezieht.

Facialis, Glossopharyngeus und Vagus lagern ektodermale Verdickungen an.

Mit der Lösung des Entoderms vom Ektoderm im Bereich der Kiemenaperturen rücken ektodermale Elemente nach innen, welche den nun stärker hervortretenden Thymusknoten (welche aus den entodermalen Verdickungen hervorgehen) anliegen und in unmittelbarer Verbindung mit den Ganglien bleiben, bis auch ihr Material aufgezehrt ist.

Die Thymusknoten bezeichnen den einstigen dorsalsten Punkt der Kiemenaperturen. Alle caudal von ihnen verlaufenden Nerven gehören dem R. posttrematicus des betreffenden Schlundbogenerven an. Auch der R. alveolaris, welchen ich irrthümlicher Weise im I. Theil dieser Arbeit als R. praetrematicus des VII. angesehen habe, verläuft hinter der hyomandibularen Schlundapertur und gehört mithin dem R. posttrematicus des Facialis an. Er ist daher als der Chorda tympani der Säugethiere homolog anzusehen. Der in der ersten Zeit der Entwicklung des Blutgefäßsystems vorhandene vorderste Arterienbogen, Arteria quadrato-mandibularis<sup>1)</sup>, gehört ausschliesslich dem Kieferbogen an und liegt in seiner ganzen Länge oral von der Anlage der 1. Schlundapertur, solange diese besteht. Am 9. oder 10. Tage obliterirt der ventrale Theil des Gefäßes, während der dorsale bei *Siredon-Amblystoma* Zeit Lebens bestehen bleibt und seine Blutzufuhr aus der Carotis interna erhält.

## 2. Die Plica hyomandibularis.

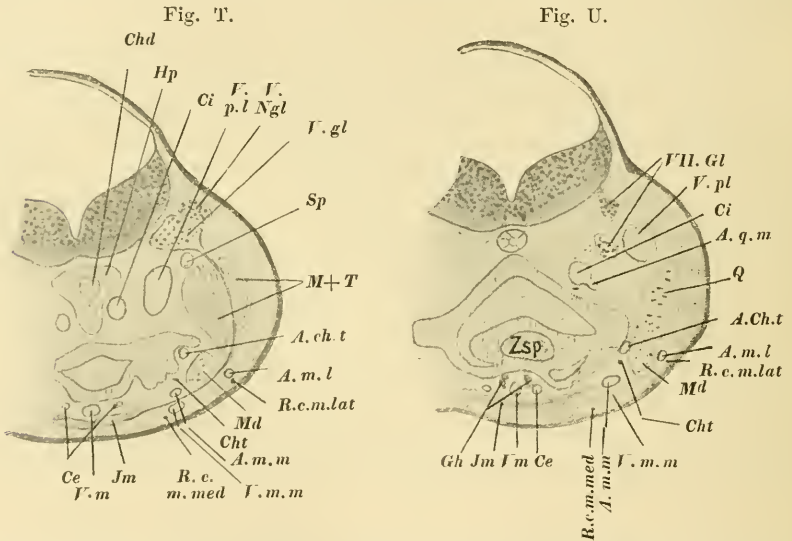
Mit dem bereits zu Anfang besprochenen Stadium vom 11. Tage sind Verhältnisse erreicht, in denen wir schon die der entwickelten Larvenform in vielen Theilen zu unterscheiden vermögen. Für die Beurtheilung der topographischen Lage des Facialis zur 1. Schlundapertur war es von maassgebender Bedeutung. Nur die beiden letzten Visceralbögen waren noch nicht so weit, dass die topographischen Verhältnisse deutlich zu erkennen waren.

1) Ueber das Verhältniss der Arteria quadrato-mandibularis zu F. MAURER's Arteria hyomandibularis vgl. Anhang 2.

Wir können sie erst in spätern Stadien genauer untersuchen. Gleichzeitig vollziehen sich im ventralen Theil sämtlicher Visceralbogen wichtige Umwandlungen, welche mit der Bildung der Zunge eng zusammenhängen.

Wir sahen bereits am 11. Tage die medialen Theile der Hyoide sich gegen die Vorderdarmhöhle vorbuckeln und dadurch die Ablösung der Thyreoidea von ihrer Verbindung mit dem Vorderdarmepithel zwischen Kiefer und Hyoidbogen verursachen. Jetzt schreitet dieser Process weiter fort.

Am 12. Tage liegt die Kiefersymphyse unter dem Bulbus, und der Hyoidbuckel ist bis zwischen das hintere Ende der beiden Unterkiefer nach vorn gerückt. Am 13. Tage finden wir ihn zum ersten



Mal in Form eines stumpfen Kegels in das Kopfdarmlumen vorragen. Die Spitze desselben, die Zungenspitze, liegt in demselben Querschnitt, in dem die Trigemini-musculatur noch vor dem Quadratknorpel getroffen wird (4 Schnitte zu  $10\ \mu$  hinter dem in Fig. T gezeichneten). In der Querschnittshöhe des Quadratknorpels (Fig. U, Q), an dessen ventralem Ende das Kiefergelenk sichtbar wird, verschmilzt ventral das Epithel der Zungenspitze mit dem des Mundhöhlenbodens, und, allseits von Epithel umgeben, taucht die Spitze des Hyoidknorpels (der spätern Copula und Hypohyalia) auf. Die Verbindung mit dem Mundhöhlenboden wird nach hinten im Querschnitt immer breiter, und zu beiden Seiten der Hyoide zieht eine tiefe Epithelfalte nach

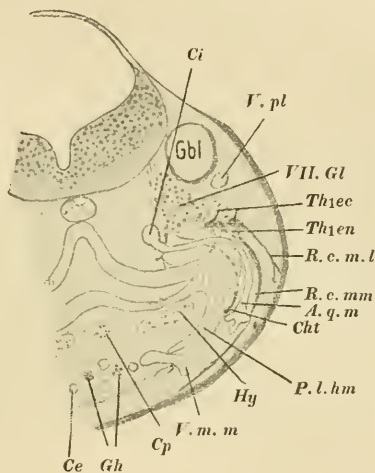
hinten, welche nur da, wo die Zunge sich erhebt, ein Lumen hat, nach hinten zu noch solide ist (*Plhm* Fig. V). Ventral von ihr liegt die Anlage des *M. intermandibularis* V.

Die Falte ist noch kurz und endet in der Serie da, wo der Hyoidbogen nach dorsal seitlich vom Kopfdarmlumen umbiegt und unter dem Gehörbläschen den Ansatz des *M. cephalo-dorso-mandibularis* erhält. Die Kiemenspalten sind in diesem Stadium von 8,7 mm Länge noch nicht durchgebrochen.

In dem Maasse, wie Unterkiefer und Hyoidbogen sich unter der Kopfdarmhöhle weiter nach vorn schieben, wird die Plica hyomandibularis, die Falte zwischen Unterkiefer- und Hyoidbogen, länger und tiefer.

Bei einem etwas ältern Stadium<sup>1)</sup> liegt die Unterkiefersymphyse in den Querschnitten unmittelbar vor der Linse. Die Zungenspitze liegt etwa unter der Grenze zwischen mittlern und hinterm Drittel des Bulbus, das hintere Ende der Plica hyomandibularis zwischen Quadratknorpel und hinterm Ende des Hyoids  $2\frac{2}{100}$  mm hinter der Spitze. In der Lücke zwischen den *Mm. intermandibularis* posterior und interhyoideus ist ihre ventrale Kante nur durch Bindegewebe von der Epidermis geschieden. Etwas medial von ihrem hinterm Ende findet sich die Ansatzstelle der 1. Thymusknospe, welche von allen die mächtigste ist, ventral dem Facialisganglion anliegt und hier noch von einigen ektodermalen Zellen gekrönt ist. Vor ihr liegt die Arteria quadrato-mandibularis, welche sich hinter dem Kiefergelenk in ihre 3 Hauptäste theilt, die schon oben genannt wurden, und hinter *Th*<sub>1</sub> ziehen die Aeste des Facialis, ausser dem *R. palatinus*, an der Zahl 4, vorüber, unter ihnen der *R. alveolaris*, das Homologon der Chorda tympani, am meisten ventral. Er verläuft dann lateral von der

Fig. V.



1) Dasselbe war nach der Angabe auf der Serie 8 mm lang, aber in der Entwicklung stand es etwa in der Mitte zwischen einem 9,5 mm langen etwa vom 20. Tage und dem 8,8 mm langen vom 14. Tage.

Plica hyomandibularis an der medialen Seite des MECKEL'schen Knorpels nach vorn.

Noch zwischen den Plicae hyomandibulares beginnt medial von den Hyoiden, zwischen ihnen und der nun dorsal von der Thyreoidea deutlich erkennbaren Hyoidcopula eine zweite Epithelfalte, welche, ebenfalls noch ohne Lumen, eine solide Epithelscheidewand darstellt, Plica hyobranchialis. Medial von ihr liegt der R. lingualis IX., und weiter hinten taucht der Querschnitt des M. ceratohyoideus internus auf, lateral liegt ihr der M. ceratohyoideus externus an. In der Querschnittshöhe der Mitte des Gehörbläschens verschmelzen die rechte und linke Plica hyobranchialis mit einander (vgl. Fig. 10), und etwas weiter caudal verbinden sie sich in der ventralen Mittellinie mit der Epidermis, indem hier die Mm. interhyoidei aus einander weichen. Die Plica hyobranchialis geht so in die 1. Kiemen- (2. Schlund-)Spalte über. In spätern Stadien, wenn die Stellung der hintern Kiemenbogen gleichfalls aus der transversalen in eine mehr schräge, von dorsal-caudal nach ventral-oral gerichtete übergeht und die Kiemenbogen mit den Kiemenplättchen eine mehr dachziegelförmige Lagerung erhalten, bilden sich ventral und oral von der 2., 3. und 4. Kiemenspalte ähnliche Falten aus, die nach hinten in die zugehörige Kiemenspalte übergehen. Sie scheinen branchiomere Homologa der Plica hyomandibularis zu sein. Thatsächlich sind sie aber mit dieser nicht zu vergleichen, weil sie ventrale Fortsetzungen der Kiemenspalten darstellen. Die Plica hyomandibularis ist dagegen eine secundäre Taschenbildung, ventral und caudal von der einstigen Anlage der 1. Schlundspalte, welche sich bei den Urodelen niemals öffnet. Die Lage des R. alveolaris lateral und oral von ihr kennzeichnet sie auch am erwachsenen Thier als eine solche.

### 3. Plica hyobranchialis.

Besondere Beachtung verdient die Entwicklung der 1. Kiemen- (2. Schlund-)Spalte, der hyobranchialen Spalte.

In Fig. L ist sie bei einem Embryo vom 11. Tage abgebildet. Oral grenzt an sie der Hyoidbogen, welcher schon in diesem Stadium durch seine stark entwickelten Muskelanlagen ausgezeichnet ist (Fig. K *Che*, *Ih*). Er sendet caudal einen Fortsatz aus, welcher seitlich und ventral die 2. Schlundspalte überlagert (Fig. L *Ib*<sub>1</sub>). Er ist nur kurz, geht nur durch wenige Schnitte der Serie.

Eine ähnliche Anordnung finden wir bei der 3. Schlundspalte hinter der Anlage des 1. Kiemenbüschels. Auch hier überlagert die Schlund-

spalte seitlich und ventral ein Fortsatz des 1. Kiemenbogens, die Anlage des 1. Kiemenbüschels. Zum Unterschied von dem Fortsatz des Hyoidbogens ist dieser aber frei, während das der 2. Schlundspalte zugekehrte Epithel des Hyoidbogenfortsatzes mit dem Epithel der Spalte noch verwachsen ist. Das Gleiche wie beim 1. Kiemenbüschel finden wir dann auch beim 2. Kiemenbüschel, welches dorsal von dem ersten lagert, wie das erste dorsal von dem Fortsatz des Hyoidbogens.

Während nun aber die Anlagen der Kiemenbüschel schnell in die Länge wachsen und schon vom 13. Tage sich zu theilen beginnen, bleibt der Fortsatz des Hyoidbogens stets nur kurz, verbreitert sich dagegen schnell. Die beiderseitigen Ränder vereinigen sich vom Hyoidbogen aus. Auch dorsal überdeckt er die 1. Kiemenspalte, und diese wird so ganz unter einer Falte der äussern Haut begraben, die vom Hyoidbogen sich immer weiter caudalwärts vorschiebt. Hiermit fällt der Schwund des dorsalen Theils der 2. Schlundspalte zusammen, und die Falte des Facialisbogens erhält dadurch dorsal unmittelbaren Anschluss an den 1. Kiemenbogenknorpel, an das Ceratobranchiale 1.

Dadurch wird den beiden Facialismuskeln, dem *M. interbranchialis* 1 — welcher in der Falte zur Ausbildung kommt und sich auch noch später an der Stelle, wo der primäre Fortsatz des Hyoidbogens seine Spitze hatte, mit einigen Fasern an der Haut festheftet — und dem *M. ceratohyoideus externus*, das Uebergreifen auf das Ceratobranchiale 1 ermöglicht.

Man kann das Vordringen derselben nach der Spitze des Ceratobranchiale 1 dorsal von der reducirten 2. Schlundspalte schrittweise in den auf einander folgenden Serien vom 9. bis zum 14. Tage beobachten (an der in Fig. L mit *Che* bezeichneten Stelle). Aber auch in ältern Stadien sehen wir noch die Spitze des ursprünglichen Fortsatzes angedeutet. Er verschwindet erst, wenn die 1. Kiemenspalte sich öffnet, wenn in der Epithellamelle unter der Kiemendeckelfalte ein Lumen auftritt.

Die Kiemendeckelfalte von Siredon legt sich also zunächst in Form eines caudal gerichteten Fortsatzes am Hyoidbogen ähnlich an wie die Kiemenbüschel an den Kiemenbogen, und durch Verbreiterung und Einziehung der ventralen Ränder dieses Fortsatzes in die von oral nach caudal sich vorschiebende Hautduplicatur des Hyoidbogens wird eine die folgenden Kiemenpalten überdeckende Falte gebildet, die schliesslich auch am dorsalen Ende des Ceratobranchiale 1 sich anheftet.

## 4. Die Kiemenspalten und ihre dorsalen Derivate.

Wir hatten bereits in dem Stadium vom 11. Tage erfahren, dass zwischen zwei Thymusknospen im Allgemeinen die Organe des Kiemensbogens sich so folgen, dass unmittelbar hinter der Thymusknospe der Nerv liegt, hinter ihm der *M. lev. arcus* an dem knorpeligen Visceralbogen ansetzt und hinter dem Muskel die zugehörige Kiemenvene nach innen tritt. So war es zwischen  $Th_2$  und  $Th_3$  im Bereich des 1. Kiemensbogens und zwischen  $Th_3$  und  $Th_4$  im Bereich des 2. Kiemensbogens. Zwischen  $Th_1$  und  $Th_2$  im Gebiet des Hyoidbogens fehlte das Kiemengefäss. Wir finden hier nur den Nerven VII. unmittelbar hinter  $Th_1$  und hinter ihm den dorsalen Facialismuskel, die Anlage des *M. cephalo-dorso-mandibularis*. Vor  $Th_1$  kreuzte der Arterienbogen des Kieferbogens die *Arteria quadrato-mandibularis*, und vor ihr fanden wir die Knorpel- und Muskelanlage des 1. Visceralbogens und davor den Nerven V. Eine Thymusknospe fehlte diesem. Nach dem 14. Tage vollzieht sich nun im Bereich des 1. Kiemensbogens eine Aenderung in so fern, als der *M. levator arcus branchialis* 1, welcher ursprünglich hinter dem Nerven IX. lag, jetzt seinen Ansatz am Ceratobranchiale 1 vor den Nerven vorschiebt. Mit der fortschreitenden Entwicklung finden sich immer mehr Muskelfasern, welche oral an dem Nerven vorüber ziehen. Die hinter demselben am Ceratobranchiale 1 ansetzenden verschwinden entweder ganz oder erhalten sich theilweise. Bei der entwickelten Larvenform finden wir den Nerven entweder hinter dem Muskel oder er tritt durch ihn hindurch.

Zwischen  $Th_3$  und  $Th_4$  bleibt die Reihenfolge fast ausnahmslos auch bei allen andern Urodelen die gleiche. Auch hinter  $Th_4$  folgen sich Nerv, Muskel und Kiemenvene im entwickelten Larvenstadium ebenso wie in der ersten Anlage.

Eine Abweichung findet sich aber im Bereich des 4. Kiemensbogens. Bis zum 14. Tage war hier die Lage der einzelnen Theile zu einander nicht deutlich zu erkennen. Es gelingt dies erst in dem bereits oben genannten Stadium nach dem 14. Tage der Entwicklung, dessen Kiemenspalten und Mund noch nicht eröffnet waren.

Die entodermalen Elemente aller Thymusknospen sind noch reich an Dotterkörnchen und an ihnen leicht kenntlich.

$Th_1$  lagert hier, mit einer ektodermalen Kuppe versehen, breit dem Facialisganglion an und ist die grösste der Thymusknospen, sie sitzt mit ziemlich dickem Stiel dem Pharynxepithel medial von dem dorsalen Ende der *Plica hyomandibularis* auf.  $Th_2$  und  $Th_3$  haben

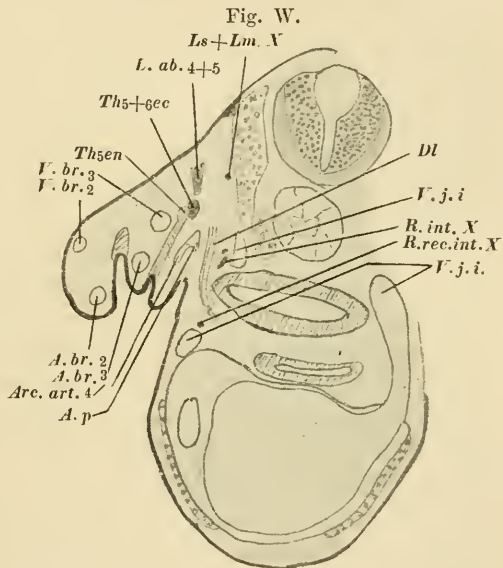


ebenfalls noch ihre Verbindung mit dem Entoderm, letztere unmittelbar hinter der 1. Kiemenvene, und beide ( $Th_3$  nur rechts) zeigen an ihrer Kuppe noch einige Zellen, denen Dotterkörnchen fehlen und welche daher als Abkömmlinge des Ektoderms anzusehen sind. Der Ansatz des Stiels von  $Th_2$  am Entoderm ist etwas nach vorn verschoben und die Knospe selbst nach caudal gekrümmt. Da wo sie am Stamm des Glossopharyngeus endet, liegen die äussersten Ganglienzellen des Ganglions.

$Th_3$  erreicht nur rechts noch die Berührung des zum 2. Kiemenbogennerven gehörigen Theils des Vagusganglions, und hier stellen ektodermale, dotterkörnchenfreie Zellen diese Verbindung her, links ist sie bereits verloren gegangen. Beide krümmen sich oral über die 1. Kiemenvene.

Die gleiche Krümmung über die 2. Kiemenvene zeigt  $Th_4$ . Sie hat nur noch rechterseits die Verbindung mit dem Entoderm, steht aber beiderseits unter Vermittlung einiger dotterkörnchenfreier Zellen mit dem zum 3. Kiemenbogennerven gehörigen Theil des Vagusganglions in Verbindung. Der 3. Kiemenbogennerv verläuft unmittelbar hinter  $Th_4$ .

Wesentlich anders sieht  $Th_5$  aus. Wir finden über der 4. Kiemenspalte, die noch nicht eröffnet ist, wie bei den andern Kiemenspalten in früherem Stadium, eine birnförmige, entodermale Knospe, welche mit breitem Stiel der die 4. Kiemenspalte markirenden Entoderm lamelle aufsitzt ( $Th_{5en}$  Fig. W). Ihre Lage zu der Kiemenvene vor ihr ist so fern eine andere als bei den vordern Thymusknospen, als die 3. Kiemenvene hier nicht mehr vor der Thymusknospe, sondern lateral von ihr vorüberläuft. Das hängt damit zusammen, dass die Kiemenbogen nun nicht mehr hinter einander liegen, sondern mehr von lateral nach medial angeordnet sind (vgl. Fig. Y). Beim 4. Kiemenbogen tritt dies zuerst stärker hervor. Er liegt in der Serie viel



weiter vorn und medial von der Stelle, an welcher sich die Thymusknospe erhebt (Fig. W). Daher kommt es, dass auch der Ansatz des Levator arc. branch. 4 an dem 4. Kiemenbogenknorpel in weiter oral gelegenen Schnitten getroffen ist.

Neben  $Th_5en$ , dem an dem Reichthum an Dotterkrystalloiden leicht kenntlichen entodermalen Zapfen, liegt, schräg getroffen, ein ektodermaler Zellenstrang, welcher nach oral am caudalen Rande des M. levator arc. branch. 4 (+5) vorüber bis zum Vagusganglion zu verfolgen ist. Seine Zellen schliessen unmittelbar an die des Vagusganglions an und sind von den embryonalen Ganglienzellen nicht scharf abzugrenzen. Nach caudal setzt sich der ektodermale Zellenstrang medial neben der entodermalen Thymusknospe bis zu der Stelle fort, wo dorsal das 4. Kiemenplättchen medial neben der Wurzel des 3. Kiemenbüschels ausläuft. Hier geht der Epithelstrang, sich verbreiternd, in die Epidermis über, und zwar so, dass sein verbreitertes Ende auch noch über die hinter dem 4. Kiemenplättchen folgende Falte, die Plica omobranchialis, zu liegen kommt und auch mit der Epidermisüberkleidung des dorsalsten Ausläufers dieser Falte in Verbindung tritt.

Der ektodermale Zellenstrang läuft also vom Vagusganglion caudalwärts am hintern Rande des M. levator arc. branch. 4 (+5) vorüber, steht hier mit der entodermalen Thymusknospe  $Th_5$  in Verbindung, die ihm lateral anliegt, und geht weiter caudal in die Epidermis über dem 4. Kiemenplättchen über. Es fragt sich, ob in den vordern Visceralbogen Theile zu finden sind, die mit diesem bei Siredon zur Zeit der Eröffnung der Kiemenspalten, wie es scheint, ganz constant vorhandenen Gebilde zu homologisiren sind?

Wir hatten gesehen, dass als Vorläufer der Thymusknospen jedem segmentalen Ganglion eines Visceralbogenerven<sup>1)</sup>, dem Facialis, dem Glossopharyngeus, dem 2. und 3. Kiemenbogenerven ein Zellenzapfen anlag, welcher dorsal aus ektodermalen, ventral aus entodermalen Elementen bestand (Fig. O  $Th_1ec$  u.  $Th_1en$ ). Aus beiden gehen Zellen in das Ganglion über.  $Th_1ec$  verkleinert sich in dem Maasse, wie das Ganglion wächst.

Ein Theil der ektodermalen Zellen wird schon vor ihrem Verbrauch aus der Verbindung mit der Epidermis losgerissen und sitzt der entodermalen Thymusknospe ( $Th_1en$ ) als kleiner, dotterkörnchenfreier Zellenhaufen an (Fig. H, L, M, T  $Th_1ec$  u.  $Th_1en$ ).

1) Ausser dem Trigeminus.

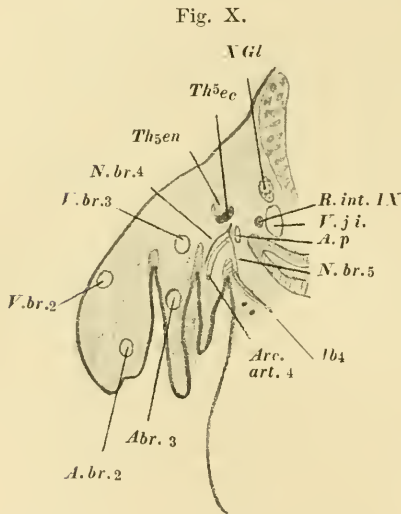
Später wird auch der entodermale Theil der Thymusknospe von ihrem Ursprungsort entfernt, der Stiel wird lang ausgezogen und zerreisst später. Die Zellen werden in dem Facialis- und Glossopharyngeusgebiet meist ganz aufgebraucht, in dem des 2., 3. und 4. Kiemenbogennerven bleibt ein Rest übrig, welcher sich später in die meist in der Dreizahl vorhandenen Thymusknollen umwandelt. Es fragt sich, ob wir in dem ektodermalen Zellenstrang zwischen Vagusganglion einerseits und dem obern Ende der 4. Kiemenspalte und der Plica omobranchialis andererseits ähnliche Umwandlungsvorgänge nachweisen können wie bei *Th<sub>1</sub>ec*, *Th<sub>2</sub>ec*, *Th<sub>3</sub>ec* und *Th<sub>4</sub>ec*, und ob daraus der Beweis zu führen ist, dass wir diesen Zellenstrang als *Th<sub>5</sub>ec* oder die Vereinigung von *Th<sub>5</sub>ec* mit dem Rudiment einer noch weiter caudal folgenden 6. Schlundspalte anzusehen haben. In einem etwas ältern Stadium von 9,5 mm Länge, dessen Kiemenpalten sämmtlich geöffnet sind, finden wir den gleichen Strang in annähernd der gleichen Ausbildung, aber *Th<sub>5</sub>en*, die entodermale Thymusknospe, hat sich von dem Ort ihres Ursprungs entfernt. Die Verbindung mit dem Epithel der nun eröffneten 4. Kiemen- (5. Schlund-)Spalte ist bereits verloren gegangen, und *Th<sub>5</sub>en* lagert jetzt als isolirter Zellenhaufen dem ektodermalen Zellenstrang *Th<sub>5</sub>ec* an.

In einem noch ältern Stadium finden wir auch diesen aus der Verbindung mit dem Ektoderm gelöst. Er bildet einen am Vagusganglion dickern, nach hinten spitz zulaufenden Zipfel aus ektodermalen Zellen, welcher auch die nun ganz isolirte Thymusknospe *Th<sub>5</sub>en* nicht mehr erreicht, und schliesslich verschwindet er in der Regel ganz.

Er macht also vollkommen analoge Veränderungen durch wie *Th<sub>1-4</sub>ec*. Nur sitzen die aus ihnen hervorgehenden Zellenreste den entodermalen Thymusknospen auf, während hier durch das frühzeitige Abrücken des Vagusganglions von der 4. Kiemenspalte die Berührung derselben mit der entodermalen Thymusknospe *Th<sub>5</sub>* bald verloren geht. Schon in dem 9,5 mm langen Stadium, von dem Fig. X gewonnen ist, lässt sich der 4. Kiemenbogennerv nachweisen.

Er liegt an seinem Ursprung vom Vagusganglion dem Zellenstrang *Th<sub>5+6</sub>ec* ventral und medial an und begleitet ihn bis *Th<sub>5</sub>en*. Hier theilt er sich dorsal von der Verbindung zwischen 4. Arterienbogen und 3. Kiemenvene. Der eine Ast, der 4. Kiemenbogennerv, begleitet erstern am Ceratobranchiale 4 ventralwärts. Der 2. Ast verläuft neben der Arteria pulmonalis (*A.p* Fig. X, Y) medial und caudal von der Plica omobranchialis ventralwärts. Er wurde schon nach den Befunden an der ausgebildeten Larve als 5. Kiemenbogen-

nerv bezeichnet (*N.br.5* Fig. X). Auch die Lage des Nerven zu *Th<sub>5+6</sub>ec* ist also die gleiche wie bei *Th<sub>1-4</sub>ec*. Auch bei der erwachsenen Larve und bei der umgewandelten *Amblystoma*-Form sehen wir den 4. Kiemenbogenerv hinter dem *M. levator arc. branch. 4* hervortreten und erkennen hierin noch seine Lagebeziehungen zu dem nun längst verschwundenen Zellenstrang, seinem Erzeuger. Nun ist das ektodermale Innervationsgebiet des 4. und des rudimentären 5. Kiemenbogenerven sehr reducirt, und wir können darin eine Erklärung für das lange Bestehenbleiben des ektodermalen Zellenstrangs *Th<sub>5+6</sub>ec* finden. Die Zellen, welche in den vordern Kiemensegmenten für den Aufbau der Nerven und Ganglien verbraucht werden, bleiben hier beim 4. und 5. Kiemenbogenerven, die ja fast ausschliesslich den zum Entoderm



gehörigen Theil der Schlundwand versorgen, unbenutzt und erhalten sich so länger als die entodermalen Thymusknospen der beiden Nerven, von denen ich hier nur *Th<sub>5</sub>en* nachgewiesen habe. Dass auch über der Plica omobranchialis sich in frühern Entwicklungsperioden entodermale Bestandtheile als *Th<sub>6</sub>en* am Aufbau des 5. Kiemenbogenerven betheiligen, war wohl anzunehmen. Aber die Isolirung dieser anzunehmenden Thymusknospe *Th<sub>6</sub>en* in den Serien jüngerer Entwicklungsstadien gelang mir bisher nicht. Bisweilen kommt aber in der ausgebildeten Larve ein kleines, hinter *Th<sub>5</sub>* liegendes Zellenhäufchen von dem histologischen Charakter der Thymus vor, das vielleicht ein Abkömmling von *Th<sub>6</sub>en* ist.

In der Regel verschwindet nun, wie bereits hervorgehoben wurde, der ektodermale Zellenstrang bei 11—12 mm langen Larven vollständig, in 3 Serien fand ich seine Reste aber noch bei 36 mm langen Exemplaren.

Bei zweien derselben, bei dem einen rechts, bei dem andern links, bestand ein Zellenstrang, welcher der ventralen und lateralen Seite der nun schon zu einem grossen Ballen umgewandelten Thymus *Th<sub>5</sub>* anlag und sich von hier aus nach hinten bis zur Epidermis erstreckte.

Er mass  $37 \mu$  im Durchmesser und war von seiner etwas verbreiterten Verbindung mit der Epidermis bis zu seinem Ende an  $Th_5$  ziemlich gleich dick<sup>1)</sup>. Der Ort, an welchem er in die Epidermis übergeht, liegt hier aber bei dem einen Exemplar unmittelbar über der Plica omobranchialis, bei dem andern (Fig. Y) noch etwas weiter hinten, in beiden Fällen also hinter dem 4. Kiemen- (6. Schlund-) Bogen dorsal von der Stelle, an welcher sich bei *Triton* das Rudiment der 6. Schlundspalte fand, und an welcher auch bei jüngern Embryonen von *Siredon* diese Verbindung einer Entodermtasche mit dem Ekto-derm hinter dem Ceratobranchiale 4 stets vorhanden ist. Auf den

ersten Blick könnte man hierin einen ganz einwandfreien Beweis sehen, dass dieser Zellenstrang als  $Th_6 ec$ , als zur 6. Schlundspalte gehörig, anzusehen ist.

Dabei ist aber zu berücksichtigen, dass der in den jüngern Stadien gefundene Zellen-

Fig. Y a.

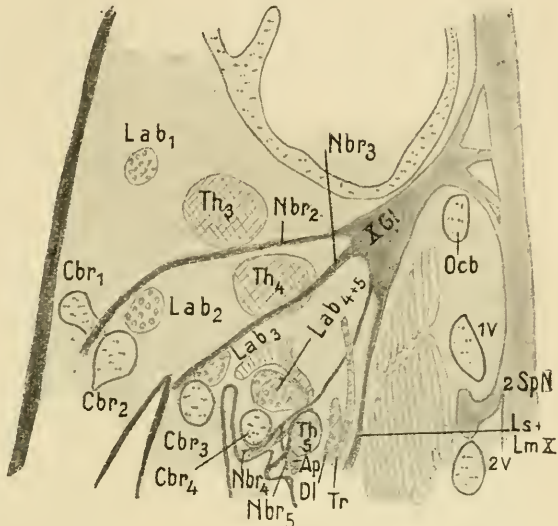


Fig. Y b.



1) Wenn man ihn bei starker Vergrößerung betrachtet, erkennt man, dass er aus Epithelzellen sehr verschiedener Form und Grösse besteht, die aussen von einer starken Membrana propria umgeben sind

strang schon zu der Zeit, als er auch mit dem dorsalen Ende der 4. Kiemen- (5. Schlund-)Spalte in Verbindung stand, an dem hintern Rande des *M. levator arc. branch. 4(+5)* vorbei lief. Damals lag die Verbindung mit der Epidermis ziemlich weit hinter der Spitze des Ceratobranchiale 4. Mit dem Auswachsen desselben nach dorsal könnte wohl die primäre Falte, welche die dorsale Fortsetzung der 4. Kiemenpalte bildete, verstrichen und mit dem Wachstum der ganzen Gegend sich secundär je eine neue Falte zu beiden Seiten des Ceratobranchiale 4 gebildet haben. Dadurch würde die Stelle, welche in frühern Stadien über der 4. Kiemenpalte lag, nun über die *Plica omobranchialis* verlagert worden sein. Der Zusammenhang zwischen Ceratobranchiale 4 und *M. lev. arc. branch. 4* müsste ja gelöst worden sein, wenn die Verbindung mit dem dorsalen Ende der 4. Kiemenpalte sich hätte erhalten sollen. Dass aber derartige Falten verschwinden und neu entstehen können, zeigt die Entwicklung der 1. Schlundpalte und der *Plica hyomandibularis*.

Maassgebend ist die Lage zum zugehörigen Nerven, und diese ist die gleiche geblieben wie in dem frühern Stadium. Der 4. Kiemenbogennerv, welcher auch jetzt, wie im ersten Stadium, in dem er zu erkennen war, am caudalen Rande des *M. levator arc. branch. 4* nach aussen tritt, liegt bei dem einen 36 mm langen Exemplar dem Zellenstrang unter der Thymus *Th<sub>5</sub>* für eine kleine Strecke noch dicht an, bei dem andern (Fig. Y) verläuft er lateral neben ihm und theilt sich dann in die beiden, auch in dem 9,5 mm langen Stadium gefundenen Aeste, den 4. und 5. Kiemenbogennerven, deren topographische Lage zum Ceratobranchiale 4 und dem an ihm ansetzenden *M. lev. arc. branch. 4* und zum 4. Kiemenarterienbogen sowie zur *Arteria pulmonalis* ganz die gleiche geblieben ist wie in dem 9,5 mm langen Stadium. Aber es wäre auch möglich, dass der bei den 36 mm langen Exemplaren gefundene Zellenstrang denjenigen Theil des in den frühern Stadien vorhandenen darstellt, welcher über der *Plica omobranchialis* ansetzt, dass erst später hier eine Differenzirung stattfindet, die zur Rückbildung des zur 4. Kiemenpalte gehörigen und zur Erhaltung

---

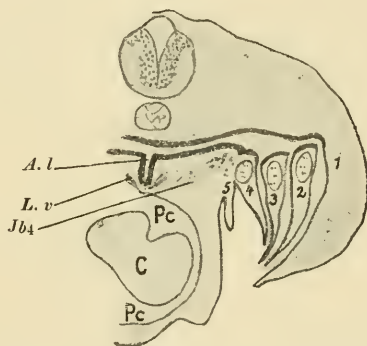
(Fig. Y b). Er enthält an mehreren Stellen mit Hämatoxylin intensiv blau gefärbte Einschlüsse. Um einen derselben sind die Zellen radiär, wie auf einem Drüsenquerschnitt, angeordnet, und die Zellen selbst enthalten in ihrer centralen Hälfte feine, blau gefärbte Körnchen. Das Vorkommen von Karyokinesen unter den Zellen des Zapfens beweist, dass sein Wachstum in dem vorliegenden Stadium noch nicht aufgehört hat.

des zur Plica omobranchialis gehörigen Theils des Zellenstrangs führte. Welche von beiden Erklärungen die richtige ist, könnte eine vollständigere Reihe von Stadien zwischen 9,5 und 36 mm gewiss entscheiden, als mir zur Verfügung stand. In ältern Stadien nimmt die Seltenheit der Fälle, in denen der fragliche Zellenstrang erhalten bleibt, schnell zu, und ich fand ihn nur in den 3 bezeichneten, weit vorgeschrittenen Exemplaren, die eine Beantwortung dieser Frage nicht gestatteten; Zwischenstadien zwischen 9,5 und 36 mm, in denen seine Verbindung mit der Epidermis erhalten war, fehlen mir.

Ich halte also diesen in Fig. Y wiedergegebenen Befund nicht für ganz eindeutig, wenn auch die Wahrscheinlichkeit, dass der dort wiedergegebene Zellenstrang nicht, oder wenigstens nicht allein, zur 4. Kiemenpalte, sondern auch zur Plica omobranchialis zu rechnen ist, eine grosse bleibt. Vielmehr beweist der

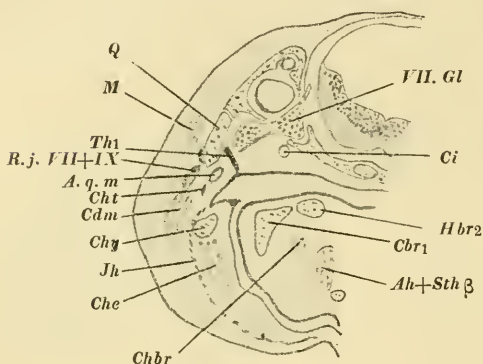
hinter der Plica omobranchialis verlaufende Ast des 4. Kiemenbogenerven, dessen Verlauf ich bei der ausgebildeten Larve genauer untersucht und abgebildet habe. Mehr beweist auch ein anderer Befund, den ich an 3 Exemplaren machte. Fig. Z zeigt einen Querschnitt durch eins derselben. Wir sehen hier medial vom 4. Kiemenplättchen, zu dem das quer getroffene Ceratobranchiale 4 gehört, eine Hautfalte (5 Fig. Z), welche einem Kiemenplättchen ganz gleich ist, nur ist sie kleiner. Vorn beginnt sie an der Seite der den Herzbeutel überkleidenden hypobranchialen spinalen Musculatur ziemlich breit und niedrig. Nach hinten verschmälert sie sich, indem die Falte medial von ihr immer tiefer einschneidet, und läuft dorsalwärts neben dem 4. Kiemenplättchen in die Plica omobranchialis aus. Zusammengehalten mit dem Nerven, welchen ich als 5. Kiemenbogennerven auffasse, mit dem Nachweis der 6. Schlundspalte hinter dem Ceratobranchiale 4 bei *Triton*, *Salamandra* und *Siredon* und mit den Befunden an der Musculatur des 4. Kiemenbogens, welche ebenso wie bei *Triton* (vgl. I. Theil dieser Arbeit) auf den Verlust eines Kiemenbogens hinter dem 4. und vor dem Kehlkopf schliessen lässt, kann, meiner Ansicht nach, diese Falte nur als Rudiment eines 5. Kiemenplättchens aufgefasst werden.

Fig. Z.



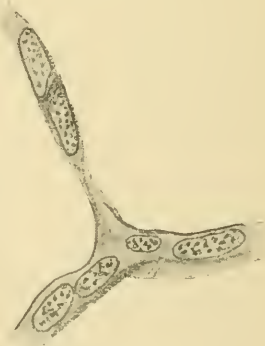
### 5. Einiges über die spätern Schicksale der Thymusknospen.

In dem 9,5 mm langen Stadium, dessen Kiemenspalten bereits sämtlich eröffnet waren, war die 1. Thymusknospe  $Th_1$  die grösste von allen, sie lagerte als breiter Haufen, dessen Zellen von Dotterkörnchen angefüllt waren, ventral dem Facialisganglion an, und ihr zwischen Facialisstamm und Quadratknorpel zum Pharynxepithel verlaufender Stiel sass noch ziemlich breit auf.

Fig. A<sup>1</sup>.

In spätern Stadien wird die Knospe schnell kleiner und verliert ihre Dotterkörnchen. Bei 11—15 mm langen Exemplaren bleibt als letzter Rest derselben noch ein feiner, aus wenigen Zellen bestehender Strang übrig (Fig. A<sup>1</sup>), dessen topographische Lage ihn mit Bestimmtheit als Abkömmling von  $Th_1$  erkennen lässt: die Arteria quadrato-mandibularis kreuzt ihn oral, der N. alveolaris (Chorda tympani) caudal; und er endet an der medialen Seite des Quadratknorpels,

da wo die äussersten Ganglienzellen des Facialisganglions liegen. Die

Fig. B<sup>1</sup> α.Fig. B<sup>1</sup> β.

wenigen 3 oder 4 Zellen, welche ihn zusammensetzen (in Fig. B<sup>1</sup> ist nur die Hälfte seiner Länge im Schnitt getroffen), setzen sich bald



breit an das Pharynxepithel an (Fig. B<sup>1</sup> α), bald ist diese Verbindung in einen äusserst feinen Stiel ausgezogen (Fig. B<sup>1</sup> β). Aussen umgibt sie eine äusserst zarte Membrana propria, welche eine Fortsetzung der Glashaut des Pharynxepithels ist. Der Zellenstrang hat in diesen Stadien nur eine Zelle auf dem Querschnitt. Die wenigen Zellen, welche ihn zusammensetzen, sind lang gestreckt.

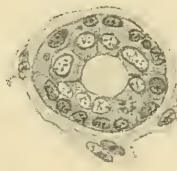
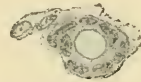
Später verschwindet die Facialisthymusknospe meist vollständig. Nur selten bildet sich ein kleines Epithelbläschen (Fig. C<sup>1</sup> β) oder -häufchen aus ihren Resten, welches hinter dem Quadratknorpel der oralen Seite des Facialisstamms, da wo er sein Ganglion verlässt, anliegt. So fand ich es bei zwei 36 mm langen Larven. Die Verbindung mit dem Pharynxepithel erhält sich nie. Auch bei einer ältern Larve fand ich ein solches Bläschen einmal bei der Präparation.

Die Glossopharyngeus-Thymusknospe *Th*<sub>2</sub> liegt bei ihrer Entstehung unmittelbar hinter dem Gehörbläschen dem Ganglion an. Aber schon frühzeitig löst sich hier der Zusammenhang. Bei dem 9,5 mm langen Stadium hat sie weder mit dem Nerven noch mit dem Ganglion irgend welche Berührung.

Die Aufhebung derselben ist mit einer oralen Verschiebung der Knospe einhergegangen. Der Zusammenhang mit dem Pharynxepithel durch einen feinen, ziemlich lang ausgezogenen Stiel ist noch erhalten; aber die Verbindung

liegt jetzt eine ganze Strecke vor dem Glossopharyngeus unter der hintern Hälfte des Gehörbläschens. Ihre Grösse steht hinter der der Facialis-Thymusknospe weit zurück. In spätern Stadien verschwindet die IX.-Thymusknospe ganz. Unter der hintern Hälfte des Gehörorgans fand ich schon bei 11 mm langen Exemplaren niemals Reste einer Thymusknospe.

Die Thymusknospe des 2. Kiemenbogennerven, deren Lösung von der Verbindung mit dem Pharynxepithel sich bereits bei 10 mm langen Exemplaren vollzogen hat, bildet dann ein epitheliales kleines Zellenhäufchen, welches oral dem 2. Kiemenbogennerven, dorsal von der 1. Kiemenvene anliegt und sich bald vergrössert. Es gewinnt mehr und mehr lymphoiden Charakter, und bei 36 mm langen Exemplaren tritt meist eine Lappung durch Einschnürungen hervor, die lateral beginnen. Aus dieser Knospe geht die vordere Thymusknolle der ausgewachsenen Larve hervor, welche unter dem *M. levator arc. branch.* 2

Fig. C<sup>1</sup> α.Fig. C<sup>1</sup> β.

liegt und in dem Zwischenraum zwischen den M. lev. arc. branch. 1 und 2 sichtbar ist. Nach der Metamorphose liegt sie in diesem Zwischenraum selbst und ragt seitlich aus ihm hervor.

Einmal fand ich bei einer 36 mm langen Larve ein (in Fig. C<sup>1</sup>  $\alpha$  abgebildetes) Epithelbläschen, welches der Aussenseite von *Th*<sub>3</sub> anlag.

*Th*<sub>4</sub> macht ganz die gleichen Veränderungen durch und liegt später als zweite Thymusknolle der erwachsenen Larve über der 2. Kiemenvene dem 3. Kiemenbognerven dicht an. Nach der Metamorphose tritt *Th*<sub>4</sub> aus dem Zwischenraum zwischen Levator arc. branch. 2 und 3 hervor.

*Th*<sub>6</sub>, deren histologische Entwicklung die gleiche ist wie bei *Th*<sub>3</sub> und *Th*<sub>4</sub>, behält ihren Platz an der hintern Seite des Levator arc. branch. 4 lateral vom Dorsolaryngeus auch nach der Metamorphose bei.

Der 4. Kiemenbognerv tritt stets ventral von ihr am hintern Rande des M. levator arc. branch. 4 hervor.

Dass sich einige Male hinter *Th*<sub>5</sub> eine klein, nach Art der Thymusknollen gebaute Kugel fand, deren Herkunft von einer *Th*<sub>6</sub> gemuthmaast wurde, fand bereits Erwähnung.

## 6. Einiges über die Entwicklung der Muskeln des Visceralskelets.

Es sind nur wenige unvollständige Beobachtungen, die ich hier anfügen möchte, weil sie, wie ich glaube, trotzdem für die vergleichend anatomische Beurtheilung der Muskeln des ausgebildeten Thieres nicht ohne Werth sind.

Sie stimmen mit den von J. PLATT <sup>1)</sup> bei *Menobanchus* erhobenen Befunden fast vollständig überein; in einigen Punkten sind sie, der genauern Kenntniss des erwachsenen Thiers entsprechend, etwas detaillirter.

Mein Bericht setzt erst da ein, wo man die Anlagen der einzelnen Muskeln der ausgebildeten Larve unterscheiden kann. Die Behandlung der vorhergehenden Entwicklungsvorgänge geht über den Rahmen dieser Arbeit hinaus und steht mit den Fragen derselben in nicht so engem Zusammenhang.

### 1) Die Facialismusculatur.

In dem Stadium vom 11. Tage bildet sie noch eine zusammenhängende Masse, deren dorsaler Theil, die Anlage der tiefen Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis, unter dem Gehörbläschen liegt

1) In: Morph. Jahrb., V. 25, 1898.

(Fig. 2 u. 3). Seine lang gestreckten Zellen sind von dem Gehörbläschen nach der dorsalen Spitze der Anlage des Hyoidbogenknorpels gerichtet. Der Ramus jugularis VII. verläuft an ihrem vordern Rande nach aussen. Ventral schliesst der *M. ceratohyoideus externus* unmittelbar an ihn an. Aussen lagert ihm der *M. interhyoideus* an. Beider Zellen treten bis an die Peripherie des Hyoidknorpels heran, letzterer an die ventrale, ersterer an die caudale Seite desselben. Die Richtung der Zellen beider ist eine verschiedene: während die des *M. interhyoideus* vom Hyoidknorpel ventral und medial sich strecken, vorn in der Mittellinie bis an den *M. intermandibularis posterior* heranreichen und hinten in den caudalen Ausläufer des Hyoidbogens ausstrahlen (bei *Jh* Fig. L), laufen die des *M. ceratohyoideus externus* von oral nach caudal. Die hintersten Zellen des *M. interhyoideus* erreichen den Hyoidknorpel nicht, sondern vereinigen sich mit denen des *Ceratohyoideus externus* und suchen mit ihnen gemeinsam Befestigung an der dorsalen Spitze des *Ceratobranchiale 1* über der 2. Schlundspalte, da wo der dorsale Theil derselben geschwunden ist, ohne sie in diesem Stadium schon zu erreichen. Es lag der Gedanke nahe, dass an dieser Stelle auch Elemente des *Glossopharyngeus* in das *Facialisgebiet* einwanderten, dass hier die IX.-VII.-Anastomose sich bildete und dass sie durch Auflagerung neuer Muskelemente nach aussen von ihr in die Tiefe rückte. Diese aus dem Vergleich gewonnene Vermuthung über die phylogenetische Entstehung der IX.-VII.-Anastomose fand aber in dem Verlauf der Entwicklung bisher keine Stütze. Die IX.-VII.-Anastomose liegt dann, wenn man sie zuerst erkennen kann, nach dem 14. Tage nach der Eiablage, bereits ebenso wie beim ausgewachsenen Thier in der Tiefe. Sie umschlingt von medial nach lateral die *Vena petrosa lateralis*. Die Ueberwanderung der IX.-Elemente in das VII.-Gebiet scheint demnach in viel frühern Perioden der Entwicklung stattzufinden, zu einer Zeit, wenn eine Unterscheidung an dem Verlauf der Nerven noch nicht gelingt.

Erst am 14. Tage weichen die an der Unterseite des Gehörbläschens entspringenden hintersten Fasern des *M. cephalo-dorso-mandibularis* von denen des *Ceratohyoideus externus* ab, sind von denen des letztern durch einen Spalt getrennt und daher deutlich abgrenzbar. Der *Ceratohyoideus externus* hat über der 2. Schlundspalte mit seinen dorsalsten Zellen das *Ceratobranchiale 1* erreicht, und der *M. interhyoideus* schiebt sich mit seinen vordern Zellen über dem *M. intermandibularis posterior* nach vorn.

Dann vollzieht sich in der Entwicklung der Facialismusculatur darin eine zweite wichtige Aenderung, dass zwischen dem dorsalen Ende des Hyoidbogens und dem Hinterende des Unterkiefers sich das Bindegewebe zu einem Band ordnet und dadurch den an der Spitze des Hyoids ansetzenden Muskelfasern eine Brücke zur Ueberwanderung auf den Unterkiefer baut. Während noch der ganze *M. cephalo- mandibularis* über dem Hyoidbogen liegt, stellt sich schon der Ansatz am Hinterende des Unterkiefers unter Vermittlung dieses Bandes her. Die hintern Theile des Muskels behalten aber ihre Beziehungen zum Hyoidbogen noch bei. Sie befestigen sich an der Seite seines dorsalen Endes.

Aber die Richtung der sich bildenden Muskelfasern wird zunehmend eine schrägere. Sie laufen nicht mehr einfach von dorsal nach ventral auf den Hyoidbogen zu, sondern ordnen sich mehr und mehr schräg von caudal-dorsal nach ventral-oral.

Der *R. jugularis* läuft auch jetzt noch am vordern Rande des Muskels vorüber. Aber in dem Winkel, den der Muskel mit dem *Ceratohyoideus externus* bildet, haben sich schon Elemente angelegt, welche zwar noch nicht so weit dorsal reichen, dass sie den Nerven seitlich überlagern, aber wir erkennen schon ihre Tendenz dazu. Mir scheint es so, dass an ihrer Bildung sowohl der *Ceratohyoideus externus* wie auch der *Cephalo-mandibularis* betheilt ist.

Der *M. interhyoideus* hat sich beträchtlich verdickt mit seinen vordern Fasern, über dem *M. intermandibularis* nach vorn geschoben, mit seinen hintern mit dem Wachstum der Kiemendeckelfalte gleichen Schritt gehalten. Auch jetzt ist noch das Ende des caudalen Fortsatzes stark ausgeprägt, und ein Theil der Muskelfasern strahlt in dasselbe aus. In diesem Stadium, noch vor der Eröffnung der Kiemenspalten, bemerken wir auch zum ersten Mal die IX.-VII.-Anastomose an der bereits oben bezeichneten Stelle.

Damit sind im Facialisgebiet alle die Veränderungen eingeleitet, die wir in spätern Stadien fortschreiten sehen, bis wir bei 36 mm langen Larven schon das Bild vor Augen haben, das auch die grössten Larven noch aufweisen.

Der *Facialis* wird von aussen her von neu gebildeten Muskelfasern überdeckt, deren Ansatz sich mehr und mehr dem Hinterende des Unterkiefers nähert, während auch der medial und caudal von ihm gelegene Theil des Muskels mächtig anwächst und durch die oben beschriebenen straffen Faserzüge an dem Unterkiefer sich befestigt. Die Verbindung mit dem Dorsalende des Hyoidbogens wird

so allmählich ganz gelöst. Die oberflächliche Abtheilung gewinnt dorsal Anheftung an dem sich bildenden Paraquadratum und dahinter an der Fascia cephalo-dorsalis und meist auch an der Spitze des Ceratobranchiale 1.

Der *M. interhyoideus* schiebt sich über dem *M. intermandibularis posterior* nach vorn und hält dabei mit der lateral neben ihm zur Fortbildung kommenden *Plica hyomandibularis* gleichen Schritt.

Nach hinten gliedert sich der *M. interbranchialis* 1 durch den neu gewonnenen Ursprung am Ceratobranchiale 1 und der Fascie des *Ceratohyoideus externus* nur unvollständig durch einen Spalt, der nur in seinen lateralen Theilen bemerkbar wird, von ihm ab. Der caudale Fortsatz wird kleiner und verschwindet schliesslich ganz.

2) Die *Glossopharyngeusmusculatur* und die des 2., 3. und 4. Kiemenbogennerven.

In den 3 ersten Kiemenbogen kommt es niemals zu einem von dorsal nach ventral continuirlich fortgesetzten Muskelgürtel, wie im Facialisgebiet. Sobald sich im Mesoderm die Anlage der Musculatur erkennen lässt, ist dieselbe in dorsale Theile, die *Mm. levatores arcuum*, und in ventrale geschieden. Zwischen beiden liegen die *Mm. levatores* und *depressores branchiarum*, von denen die des 1. Kiemenbüschels frühzeitig zu erkennen und leicht zu untersuchen sind. Diese halten, wie bereits oben ausgeführt wurde, die Branchiomerie nicht mehr ein.

Die Veränderungen der *Levatores arcuum* 1—3 während der Entwicklung sind geringfügiger Natur; sie beschränken sich auf eine geringe Verlagerung ihres Ursprungs, und der *Levator arc. branch.* 1 verschiebt auch seinen ursprünglich hinter dem Nerven gelegenen Ansatz vor diesen. Wichtiger und interessanter sind die Veränderungen im ventralen Muskelgebiet der Kiemenbogen.

Am 11. Tage liegt ventral dem 1. Kiemenbogen eine dicke, runde Muskelknospe an. Medial grenzt sie an die *Vena hypobranchialis*. Durch diese wird die Knospe von dem *M. geniohyoideus* geschieden.

Oral läuft an ihr der *R. lingualis IX.* vorüber, caudal die *Carotis externa* und die 1. Kiemenarterie. *R. lingualis* und *Carotis externa* biegen neben einander um das mediale Ende der 2. Schlundspalte nach oral um (Fig. K u. L *Ce. IX. R. ling.*). Die Richtung der Zellen dieser Muskelknospe geht von dem Kiemenbogen nach medial und ventral. Nach caudal und lateral setzt sie sich in eine Zellenreihe fort, welche neben der Kiemenarterie in das 1. Kiemenbüschel eindringt.

Es ist die Anlage des *M. ceratohyoideus internus*, von welcher der *M. depressor branchiae 1* ausgesprosst ist. Eine Verbindung mit dem Hyoidbogen besteht nicht.

Eine ganz gleiche Muskelknospe liegt ventral unter dem 2. Kiemenbogen. Auch an ihrer Verbindung mit dem knorpeligen Kiemenbogen läuft oral der Nerv, caudal die Kiemenarterie vorüber, und neben der Kiemenarterie erstreckt sich ein Zellenstrang in das 2. Kiemenbüschel. Auch sie ist noch völlig isolirt, steht weder mit der Knospe des 1., noch mit der des 3. Kiemenbogens in Verbindung.

Anders ist dies mit der ventralen Muskelknospe des 3. Kiemenbogens, welche nach caudal mit einer solchen des 4. Kiemenbogens schon jetzt medial von der Kiemenspalte continuirlichen Zusammenhang hat. Die Verbindung zwischen beiden überbrückt ventral die 3. Kiemenarterie.

Die ventral dem 4. Kiemenbogen anliegende Musculatur geht ohne Grenze nach medial und caudal in die nach caudal anschliessende Vagusmusculatur über, deren einzelne Theile noch nicht zu sondern sind.

Am 13. Tage beginnt von den ventralen Theilen der Muskelknospe des 3. Kiemenbogens in der Verlängerung der Verbindung mit der des 4. ein Zellenstrang nach oral auszuwachsen, welcher ventral von der 2. und 1. Kiemenarterie sich am 14. Tage bis zum 1. Kiemenbogen vorschiebt und sowohl mit der Muskelknospe des 2., wie mit der Anlage des *Ceratohyoideus internus* in Verbindung tritt. Gleichzeitig sendet die Knospe des 2. und 3. Kiemenbogens nach medial einen Ausläufer, dorsal von der *V. hypobranchialis* bis zur Seite des hintern Theils des *M. rectus hypobranchialis*, welcher der Wand des Herzbeutels anliegt.

Schon am 14. Tage bemerkt man an diesen beiden Ausläufern den nicht rein transversalen, sondern schräg medial und oral gerichteten Verlauf seiner Zellen, und gleichzeitig hat mit dem allgemeinen, bereits oben besprochenen Auswachsen der ventralen Theile der Visceralbogen nach oral auch der *M. ceratohyoideus externus* eine längliche Gestalt angenommen, deren längste Axe von lateral-caudal nach oral-medial verläuft.

In den folgenden Stadien sehen wir aus den medialen Auswüchsen der Knospen des 2. und 3. Kiemenbogens die *Mm. subarcuales obliqui* hervorgehen. Die am 13. und 14. Tage vorübergehend bestehende Verbindung der 4 ventralen Muskelknospen macht einer secundären Sonderung Platz, indem die sich nun ausbildenden Muskelfasern an den

Stellen Ursprung und Ansatz nehmen, an denen sie bei der ausgebildeten Larvenform sich befestigen. Der *M. ceratohyoideus internus* geht aus der schrägen mehr und mehr in seine Richtung von caudal nach oral über und gewinnt durch straffe Faserzüge medial von der 2. Schlundspalte Anheftung am Hyoidbogen, ähnlich wie der *M. cephalodorso-mandibularis* am Unterkiefer. Die auch bei der ausgewachsenen Larve noch vorhandene lange Ansatzsehne deutet auf diesen Vorgang zurück.

Es besteht also am 11. Tage noch im Bereich des 1. und 2. Kiemenbogens eine streng branchiomere Scheidung der ventralen Muskelgebiete. Im Bereich des 3. und 4. Kiemenbogens, wo wir diese Scheidung in frühern Stadien, bevor Muskelanlagen deutlich zu erkennen sind, ebenfalls finden, ist sie am 11. Tage bereits dadurch verloren gegangen, dass vom 4. Kiemenbogen aus eine Verbindung nach vorn entstanden ist, die Muskelemente von caudal her ventral von der 3. Kiemenarterie in den Bereich des 3. Kiemenbogens vorgeschoben hat. Bis zum 14. Tage dringen diese nach vorn wandernden Elemente bis zum Glossopharyngeusgebiet vor und treten mit der Anlage des *M. ceratohyoideus internus* in Verbindung.

Nach Sonderung der einzelnen Muskeln erkennen wir bei der ausgebildeten Larve die Spuren dieser ontogenetischen Verschiebung von Muskelementen hinterer Vagusnerven in vordere Kiemensegmente an dem Verlauf der Nerven des Plexus subceratobranchialis, und nach Untergang der *Mm. subarcuales* während der Metamorphose bleibt als letzter Zeuge der Nerv des X. übrig, welcher ausser dem Glossopharyngeus den *M. ceratohyoideus (internus)* des *Amblystoma* versorgt.

## 7. Einiges über die Entwicklung des Hyoid-Kiemenbogenskelets.

Am 8. Tage nach der Eiablage bemerkt man als erste Anlage des Visceralskelets an der dem Kopfdarm zugekehrten Seite des Mesoderms der Visceralbogen eine Anhäufung von kleinen Zellen, die feine Pigmentkörnchen führen und arm an Dotterkörnchen sind. Diese Anhäufungen, welche in der ganzen Länge des Visceralbogens erkannt werden, sind paarig. Auch die des Hyoidbogens werden in der Mitte durch die Anlage der Thyreoidea und den unpaaren Stamm der *Art. quadrato-mandibularis* noch getrennt.

Ihre Richtung ist eine schräge, von dorsal-oral-lateral nach ventral-caudal-medial (vgl. Textfig. D<sup>1</sup> a). An der caudalen Seite des Kieferbogens (vgl. Fig. A und O—S) verläuft die *Arteria quadrato-*

mandibularis unmittelbar vor der 1. Schlundspalte. Da wo sich die Arteria gabelt, hängt die Anlage der Thyreoidea mit dem Entoderm des Kopfdarms hinter dem Kieferbogen zusammen, ihr Stiel liegt in dieser Gabel, der birnförmige Körper ventral von dem unpaaren Anfangsstück der Arteria quadrato-mandibularis (Fig. R *Thy* und *Aqm*).

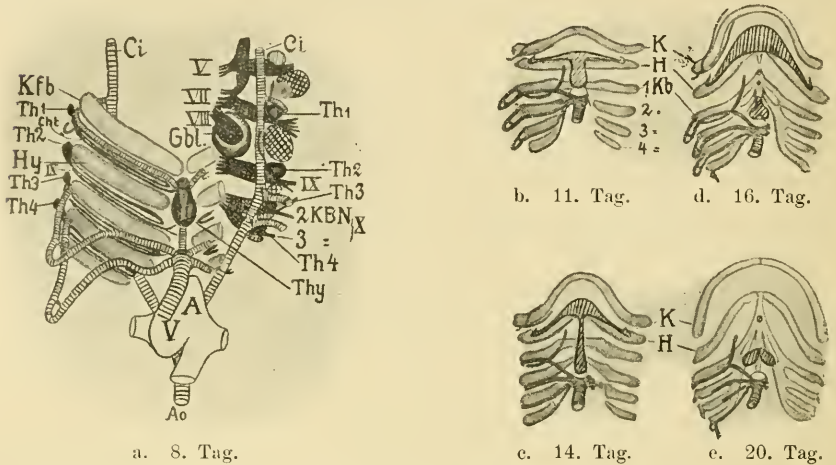


Fig. D<sup>1</sup>. Schemata der Entwicklung des Visceralskelets.

a. Links Visceralbogen. Art. quadrato-mandibularis im Kieferbogen (*Kfb*) vor der 1. Schlundspalte unter der Anlage der 1. Thymusknospe *Th*<sub>1</sub>. Hinter dieser Spalte der ventrale Schleimhautast des Facialis (*Cht*), dem Hyoidbogen (*Hy*) angehörig. Diesem fehlt ein Arterienbogen. Hinter der 2. Schlund- (1. Kiemen-)Spalte unter *Th*<sub>2</sub>, der Anlage der 2. Thymusknospe, der 1. Kiemenbogen mit Glossopharyngus und 1. Kiemenarterie und -vene. Die 3. Kiemenvene und -arterie sind noch nicht gebildet.

Rechts. Lage der Ganglien des V., VII.-VIII., IX. und X. zu den Anlagen der Thymusknospen (*Th*<sub>1-4</sub>), zu den dorsalen Muskelanlagen der Visceralbogen (mit gekreuzten Strichen bezeichnete Felder) und zu der Carotis interna (*Ci*), welche oral von *Th*<sub>1</sub> die Art. quadrato-mandibularis, oral von *Th*<sub>3</sub> und *Th*<sub>4</sub> die 1. und 2. Kiemenvene aufnimmt. *Gbl* Gehörbläschen, 2., 3. *KBN* 2., 3. Kiemenbogennerv, *Thy* Thyreoidea, *Ao* Aorta, *V* Ventrikel, *A* Atrium.

b—e. *K* Kieferbogen, *H* Hyoidbogen, 1.—4. *Kb* 1.—4. Kiemenbogen. Plica hyomandibularis und Thyreoidea schraffirt. Truncus arteriosus, Kiemenarterien und -venen quer gestrichelt.

Am 9. Tage stellt sich dorsal von diesem zwischen den beiden Knorpelanlagen des Hyoidbogens eine Verbindung in der Mitte her und am 10. Tage auch zwischen denen des 1. Kiemenbogens. Gleichzeitig bildet sich — ob unter dem Einfluss der Raumbeschränkung durch die Knorpelanlagen, bleibe dahingestellt — der ventrale Theil der Arteria quadrato-mandibularis zurück, das unpaare, aus dem Truncus arteriosus entspringende Stück sowohl als seine paarige Fortsetzung bis zum dorsalen Ende des Unterkiefers verschwindet. Nur



der dorsale Theil bleibt erhalten und hat bereits die dauernd bestehenden Arterien der Unterkiefergegend aus sich hervorgehen lassen (vgl. oben).

Gleichzeitig mit der Rückbildung entsteht die *Art. carotis externa* ohne Zusammenhang mit der *Arteria quadrato-mandibularis*.

Mit dem 11. Tage beginnt nun die oben bereits skizzirte Umformung, welche die spätere Configuration des Visceralskelets herbeiführt und nach dem 20. Tage erreicht (Fig. D<sup>1</sup>, b—e).

Die Visceralbogen haben hier bereits eine transversale Stellung eingenommen. Ja, der Kieferbogen zeigt schon die Krümmung nach vorn. Von den 4 Kiemenbogen, deren Gefäßsystem bereits gebildet ist, hat der 2. seine mediane Verbindung noch nicht hergestellt. Der 3. und 4. sind noch völlig isolirt. Am 13. Tage hat sich in der Mittellinie dorsal von der Thyreoidea der 2. Kiemenbogen mit einem nach caudal gerichteten Fortsatz vereinigt, der sich in der Mitte des 1. Kiemenbogens bildet. So entsteht der hintere Theil der Copula. Auch wachsen bei den Knorpelanlagen sämtlicher Kiemenbogen seitlich von der Mittellinie Vorsprünge aus, die wir im nächsten Stadium mit einander verschmelzen sehen. Damit haben die Visceralbogen ihre Gestalt wesentlich verändert. Die Krümmung des Kieferbogens hat erheblich zugenommen, und auch der Hyoidbogen hat eine gekrümmte Gestalt angenommen (D<sup>1</sup>, c). Beim 1. und 2. Kiemenbogen ist dagegen am 13. Tage die Krümmung noch sehr gering. In Schema D<sup>1</sup>, d sind die mittlern Theile dieser Visceralbogen auch schon stark nach oral verschoben. Während in Schema D<sup>1</sup>, c von der Copula nur die Verbindung zwischen 1. und 2. Kiemenbogen vorhanden war, hat sich jetzt von jener aus ein ventraler Fortsatz, der Copulastiel, gebildet, welcher dorsal der Thyreoidea anliegt. Diese hat mit der zunehmenden Entfernung ihre Verbindung mit dem Entoderm verloren, die in D<sup>1</sup>, c lang ausgezogene Verbindung ist zerrissen, und von ihr sind nur vereinzelte Zellenhäufchen übrig geblieben, welche ventral der Hyoidcopula zwischen den beiden Mm. geniobyoidei anliegen. Dann — ob unter dem Druck des hintern Fortsatzes der Copula oder durch andere Ursachen, bleibe dahingestellt — theilt sich die Thyreoidea, und zwischen diesem Copulastiel und dem M. geniobyoideus schiebt sich die Thyreoidea jederseits nach lateral und trifft hier auf die Anlagen des tiefen M. rectus hypobranchialis (welcher aus dem 2. Myotom der gemeinsamen Anlage des Rectus hypobranchialis hervorgeht und dessen Bildung mit der des Copulastiels eng zusammenhängt), und die Mm. subarcuales obliqui, deren Nachbarschaft sie von nun an beibehält. Mit der Theilung in

die beiden Lappen geht auch die bis dahin festgehaltene Verbindung mit der vordern Wand des Herzbeutels verloren (vgl. hierüber auch F. MAURER, in: Morphol. Jahrb., V. 13, 1888, und HERTWIG's Handbuch).

Gleichzeitig hat sich auch der vordere Theil der Copula dadurch gebildet, dass vom Hyoidbogen in der Mitte ein caudaler Fortsatz ausgewachsen ist (d der Textfig. D<sup>1</sup>), welcher sich mit einem des 1. Kiemenbogens gegen den 20. Tag vereinigt.

Nummehr besteht das ganze Hyoidkiemenbogenskelet aus einem zusammenhängenden Stück Vorknorpel, dessen Zellen an den Enden und den Vereinigungsstellen zwar kleiner sind, aber ihre Natur als Knorpel Elemente doch deutlich erkennen lassen.

Gleiche Befunde hat J. PLATT bei *Necturus* erhoben (in: Morphol. Jahrb., V. 25, 1898).

An den dorsalen Enden haben sich auch schon die Knorpelzipfel gebildet, welche die Kiemenvenen überwölben und später zur Vereinigung durch ein starkes Band gelangen.

Die ersten Spuren der spätern Sonderung finden wir auch schon in diesem Stadium (D<sup>1</sup>, e), und zwar im Gebiet des Hyoidbogens. Hier zeigt sich eine Einschnürung zwischen Copula und Hypohyale und zwischen diesem und Ceratohyale. Die Zellen sind an diesen Stellen kleiner und dichter gedrängt, und mit der fortschreitenden Entwicklung nehmen sie mehr und mehr den Charakter von Bindegewebszellen an, bleiben aber auch später von dem gemeinsamen Perichondrium umschlossen. In ganz gleicher Weise geht die Sonderung an den übrigen Stellen vor sich. Die Zellen des Vorknorpels nehmen entweder nur vorübergehend den Charakter von Knorpelzellen an oder wandeln sich von vorn herein in Bindegewebszellen um und bilden so an einigen Stellen zierlich gebaute Bindegewebspolster zwischen den Knorpelenden, wie z. B. zwischen Cerato- und Hypobranchiale 1 und 2. Das Perichondrium des einen Knorpels setzt sich da, wo ein solches deutlich zu unterscheiden ist, an der Oberfläche dieser Polster in das andere fort. Zwischen Copula und Hypobranchiale 2 unterbleibt bei *Siredon* die Abgliederung im Gegensatz zu *Salamandra* und *Triton* Zeit Lebens. Zwar lässt die bei grössern Larven an dem Uebergang beider in einander vorhandene Häufung und geringere Grösse der Knorpelzellen auch hier eine ziemlich scharfe Abgrenzung zu, Bindegewebe bildet sich aber an dieser Verbindung nicht.

Die eben geschilderten Entwicklungsvorgänge haben ihre Bedeutung für die Beurtheilung des Laryngo-Trachealskelets. Sie zeigen, dass

Knorpel, welche in einem Entwicklungsstadium continuirlich zusammenhängen oder später, wenn eine Gliederung eingetreten ist, noch von einem gemeinsamen Perichondrium zusammengehalten werden, nicht immer von einem einheitlichen Gebilde hergeleitet werden dürfen, weder bei ontogenetischer noch bei phylogenetischer Ableitung.

#### Anhang 2 zu Anlage VII.

### I. Die topographische Lage von F. MAURER's Thymusknospen bei Urodelen und Anuren.

MAURER's Schema I, in: Morphol. Jahrb., V. 13, p. 369 zeigt die 5 Schlundspalten der Urodelen, die 1. zwischen Kiefer- und Hyoidbogen, Hyomandibularspalte, die 2. zwischen Hyoid- und 1. Kiemenbogen, Hyobranchialspalte, die drei folgenden zwischen den 4 Kiemenbogen hinter dem Hyoidbogen, und über jeder findet sich ein Thymuskörper, der erste über der hyomandibularen Spalte. Seine Beschreibung der Lage dieser Thymusknospen zu den Ganglien der Gehirnnerven bei Siredon (p. 363) führt zu Bedenken. „Sämmtliche fünf Knospen lagern sich den Ganglien der Gehirnnerven dicht an.“ — „Die fünf soliden Thymusknospen lagern: die erste dem Ganglion Gasseri, die zweite dem Ganglion des Facialis, die dritte dem Ganglion des Glossopharyngeus und die vierte und fünfte dem Vagusganglion dicht an.“ — (p. 364) „Die erste Knospe liegt zwischen Auge und Gehörbläschen. Die zweite unter der hintern Hälfte des Gehörbläschens, die dritte liegt mit dem vordern Ende des Herzschlauchs in gleichem Querschnitt.“

Nun liegt wohl die erste von mir gefundene Thymusknospe zwischen Auge und Gehörbläschen, aber nicht dem Trigeminalganglion, sondern dem Facialisganglion an; die zweite wohl unter der hintern Hälfte des Gehörbläschens, aber nicht dem Facialis, sondern dem Glossopharyngeusganglion an. Es lag mir zunächst die Vermuthung nahe, dass vor der von mir gefundenen Facialis-Thymusknospe noch eine weitere am Trigeminiis zu finden sei, die von MAURER bereits festgestellt wurde. Allein alle meine Bemühungen in dieser Richtung waren vergeblich. Es steht zwar seit den ausgezeichneten Untersuchungen von J. PLATT (Ontogenetische Differenzirung des Ektoderms in Necturus, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 43, 1894) an *Menobranchus*-Embryonen fest, dass auch das Trigeminalganglion in frühen Stadien seiner Entwicklung Verbindungen mit Ektodermelementen hat. Aber eine Thymusknospe, wie sie MAURER beschreibt, findet sich niemals, auch nicht bei Siredon, dessen Entwicklung natürlich mit der von *Menobranchus* bis

ins Einzelste übereinstimmt. Auf diese schwierigen Fragen nach der Anlage einer Kiemenspalte vor dem Kieferbogenast des Trigemini will ich in dieser Abhandlung nicht eingehen. Aber auch wenn man eine Thymusknospe an einer solchen gefunden hätte, würde ihre Lage niemals mit der von MAURER für seine 1. Trigemini-Thymusknospe angegebenen übereinstimmen. Diese kann nach seiner Beschreibung nur die über der Hyomandibularspalte gelegene sein, und diese liegt nicht dem Trigemini-, sondern dem Facialisganglion an. Ebenso liegt die 2. Thymusknospe über der hyobranchialen Schlundspalte, unter der hintern Hälfte des Gehörbläschens beginnend, nicht dem Facialis, sondern dem Glossopharyngeusganglion an.

Ich konnte daher die Vermuthung, dass MAURER 1888 den Trigemini mit dem Facialis, den Facialis mit dem Glossopharyngeus und den letztern mit dem 2. Kiemenbogennerven verwechselt hat, nicht zurückdrängen. In der einzigen für die Entscheidung brauchbaren Abbildung, fig. 34, tab. 13, ist nun das unmittelbar vor dem Gehörbläschen gelegene, mit *G. G.* signirte Ganglion von einem 11 mm langen Siredon als Trigemini ganglion (p. 382) bezeichnet. Durch das Fehlen von Querschnitten ist die sichere Beurtheilung dieses combinirten Sagittalschnitts aber erschwert, und es blieb daher nur eine Prüfung der Anuren übrig, um zu grösserer Sicherheit und, wenn möglich, zu einer Erklärung dieser Verwechslung zu kommen.

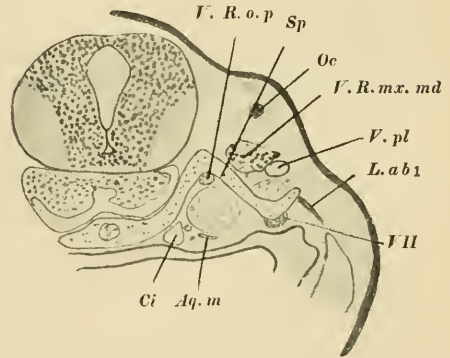
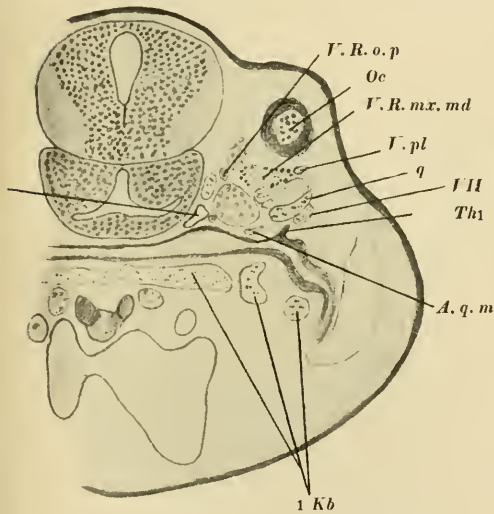
MAURER macht über die Entwicklung der Thymus bei den Anuren in Bezug auf die Lage der beiden ersten Knospen ähnliche Angaben wie bei den Urodelen (p. 341, 342). Die erste, vergängliche findet sich unter dem Trigemini ganglion in der Schnittebene, in der der Bulbus oculi noch getroffen wurde, über der Hyomandibularspalte; die zweite bleibende über der Hyobranchialspalte, direct vor dem Gehörbläschen. Ventral von (besser, in Uebereinstimmung mit der Abbildung fig. 18, caudal von dem Stiel) der 2. Thymusknospe laufe die 1. Kiemenvene zur Betheiligung an der Bildung des Aortenbogens medianwärts. Bei der Entstehung liege die Knospe dem Ganglion des Facialis an, später sei sie von dem Ganglion des Facialis weit abgerückt. „Es ist dies bedingt durch die seitliche Entwicklung des 1. Kiemenbogens, wodurch der Schlund-Kiemenhöhlenquerschnitt bekanntlich sehr in die Breite gezogen wird.“

Mir standen zur Prüfung eigene Serien von jüngern Stadien der Entwicklung von *Bufo vulgaris* zur Verfügung, deren allgemeine Uebereinstimmung mit *Rana* der Vergleich älterer Stadien mit solchen des letztern Anuren mir zeigte.

Bei einer Krötenlarve von 11 mm Länge (Fig. E<sup>1</sup>—J<sup>1</sup>) finden wir unter einem der hintersten Schnitte, welche durch den Augapfel gehen, den von F. MAURER beschriebenen, als 1. Thymusknospe bezeichneten Entodermzapfen (*Th*<sub>1</sub> Fig. E<sup>1</sup>). Die Uebereinstimmung des gezeichneten Schnittes mit der Abbildung fig. 18 F. MAURER's ist keine ganz vollständige. Auf der rechten Seite sehen wir dort lateral und ventral von dem Mundhöhlenwinkel das Hyoid im Schnitt getroffen, in meiner Serie dagegen liegt das Hyoid einige Schnitte weiter oral, vergl. meine Fig. K<sup>1</sup>. Das könnte vielleicht an einer etwas andern Schnittführung oder an dem etwas spätern Alter und andern Art meines Objects oder zum Theil auch an der Art der Combination MAURER's liegen.

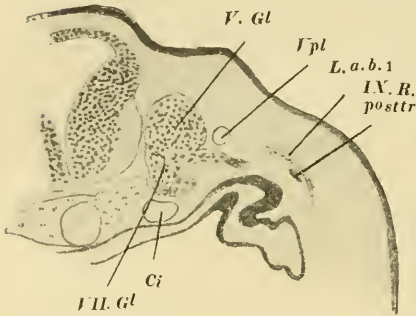
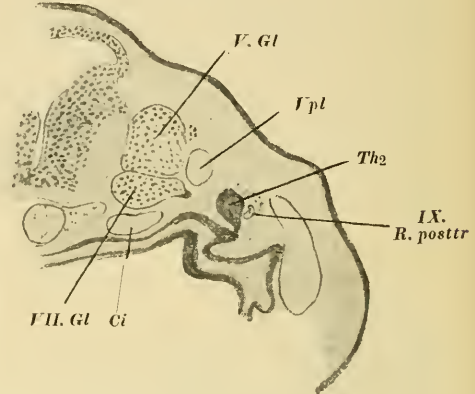
Fig. E<sup>1</sup>.

Fig. F<sup>1</sup>.

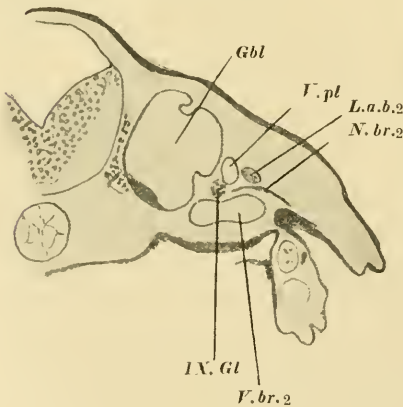
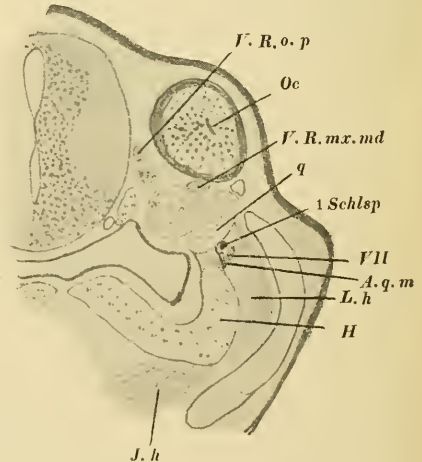


Der Entodermzapfen ist nur kurz. Er endet ventral von einem Knorpel (*q* Fig. E<sup>1</sup>), dem Kiefersuspensorium, Cartilago quadrata, welche weiter vorn, unmittelbar vor Fig. L<sup>1</sup> das Kiefergelenk trägt. Lateral neben dem Zapfen ist ein Nerv quer getroffen, dessen Verlauf am Hyoid zu der Hyoidmusculatur und als Schleimhautast zum Mundhöhlenboden zwischen Unterkiefer und Hyoid ihn als Facialis kennzeichnet. Von diesem kurzen Entodermzapfen führt nun eine Reihe von isolirten Zellengruppen, deren dunkles Pigment und Reichthum an Dotterkörnchen sie als gleicher Art wie *Th*<sub>1</sub> kenntlich macht, zu einem grössern länglichen Entodermzellenhaufen, welcher viel weiter

vorn, vor den Schnitten, in welchen der Bulbus getroffen ist, sich findet. Die Richtung dieser Reihe ist also eine schräge, nach oral und lateral laufende. Der Facialis liegt stets lateral und ventral von

Fig. G<sup>1</sup>.Fig. H<sup>1</sup>.

dieser Reihe, zwischen Quadratknorpel und der von demselben entspringenden Facialis musculatur (Fig. K<sup>1</sup> u. L<sup>1</sup> *Cdm* und *Lh*), der das äussere Ende der Reihe darstellende Zellenhaufen (*1. Schlsp* Fig. L<sup>1</sup>) liegt am vordern Rande dieser Musculatur, ventral von dem Zapfen eine kleine Arterie (*A.q.m* Fig. E<sup>1</sup>, F<sup>1</sup>, K<sup>1</sup>, L<sup>1</sup>).

Fig. J<sup>1</sup>.Fig. K<sup>1</sup>.

Sie vertheilt sich an die gesammte Facialis musculatur und sendet auch ventrale den Unterkiefer begleitende Aeste. Verfolgen wir sie

centralwärts, so finden wir, dass sie unmittelbar vor dem Ursprung von  $Th_1$  an dem Pharynxepithel nach medial umbiegt und etwas weiter hinten von der Carotis interna ( $C_i$  Fig. E<sup>1</sup>—G<sup>1</sup>) entspringt. Oral von dieser Ursprungsstelle begleitet die Carotis interna der N. palatinus VII. Ein kleinerer Theil verläuft caudal von der Arteria quadrato-mandibularis ( $A.q.m.$ ), der Hauptnerv aber verläuft dorsal und oral von ihr<sup>1</sup>). Beide entspringen unmittelbar hinter dem Abgang von  $A.q.m.$  von der Carotis interna aus dem ventralen Theil des Facialisganglions, das hier, ziemlich scharf abgrenzbar, unter dem Trigeminalganglion liegt, und seitlich dem R. hyoideus, welcher die 4 bei den Urodelen getrennt entspringenden Aeste, Rr. cutanei mandibulares, medialis und lateralis, sowie die Rr. jugularis und alveolaris umfasst.

Seitlich vom Facialisstamm taucht hier (Fig. G<sup>1</sup> IX. R. *posttr*) ein Nerv auf, welcher ventral in den 1. Kiemenbogen zu verfolgen ist. Es ist der R. posttrematicus des Glossopharyngeus. Er liegt medial vom M. levator arc. branch. 1 ( $L.a.b.1$  Fig. F<sup>1</sup> u. G<sup>1</sup>). Unmittelbar caudal davon beginnt  $Th_2$  (Fig. H<sup>1</sup>), ein birnförmiger Entodermzellenhaufen, dessen Stiel mit dem Pharynxepithel noch zusammenhängt. Lateral liegt ihm der Glossopharyngeus im Querschnitt an. Medial sehen wir neben der Chorda dorsalis mit ihrem Seitenknorpel die Carotis interna ( $C.i$  Fig. H<sup>1</sup>), welche sich anschickt, mit der wenige Schritte dahinter erfolgenden Aufnahme der 1. Kiemenvene in den Aortenbogen abzubiegen. Ueber ihr liegt das Facialisganglion, an dessen Seite wir noch den R. hyoideus an seinem Austritt aus dem Ganglion erkennen, und über ihm das Trigeminalganglion, an das, von oral her kommend, die beiden Hauptstämme, der R. maxillo-mandibularis ( $V.Rmx.md$ ) dorsal von der Trabecularspange des Quadratknorpels ( $Sp$ )<sup>2</sup>), der R. ophthalmicus profundus ( $V.R.o.p$ ) ventral von dieser, übergegangen sind. Lateral von dem Trigeminalganglion bildet sich die Vena petrosa lateralis aus mehreren Venen der Augengegend ( $V.pl$ ).

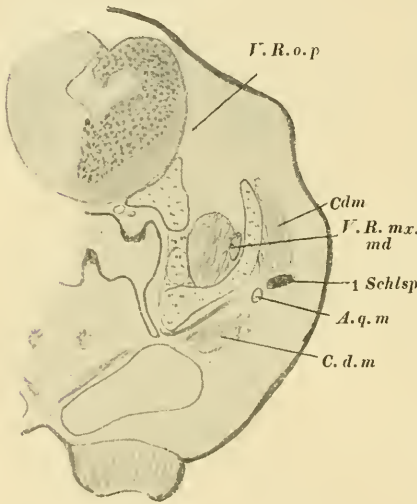
Vergleichen wir diesen Schnitt mit der linken Seite der fig. 18 MAURER'S, so finden wir dort diese Vene als  $V.j$ , Vena jugularis bezeichnet, eine unwesentlichere Verschiedenheit. Ich rechne die Vena

1) Dieser hier notirte Befund dürfte aber nicht der Regel entsprechen. In mehreren ältern Serien von *Bufo* verläuft der ganze N. palatinus VII. caudal von der Art. quadrato-mandibularis, ein Verhalten, das wahrscheinlich für den ganzen Stamm der Vertebraten als typisch anzusehen ist. Vergl. meine Abhandlung, in: Anat. Anz., V. 23, 1903, p. 545, und V. 24, 1904, p. 257.

2) Processus ascendens GAUFF'S.

jugularis interna erst von der Vereinigung der Vena petrosa lateralis mit einer zwischen IX. und 2. Kiemenbogenerven hindurch von der Medulla oblongata Blut abführenden Vene an und bezeichne auch diese während ihres Verlaufs im Vaguscanal des erwachsenen Thiers als Vena jugularis interna.

Eine wichtigere Differenz liegt in der Bezeichnung des obern der beiden medial von *V.j* gelegenen Zellenhaufen als Facialisganglion, *g.f*, mit der Erläuterung, dass die Thymusknospe *Th*<sub>2</sub> von dem Facialisganglion weit abgerückt ist (p. 342).

Fig. L<sup>1</sup>.

Der als *g.f* bezeichnete Zellenhaufen kann nach dem Vergleich mit meinen Serien nur das Trigeminalganglion sein, jedoch mit der Maassgabe, dass es das sogenannte Nebenganglion mit enthält, und der ventrale Zellenhaufen, den MAURER unbezeichnet gelassen hat, kann nur das Facialisganglion sein.

Unmittelbar hinter dem Stiel von *Th*<sub>2</sub> läuft die 1. Kiemenvene medianwärts, wie MAURER abbildet, und lässt die Carotis interna nach oral aus sich hervorgehen. *Th*<sub>2</sub> überragt dorsal in caudaler Richtung die 1. Kiemenvene und legt sich hier Ganglienzellen an, die im

lateral *Th*<sub>2</sub> anliegenden IX.-Stamm auftreten. Von den Ganglienzellen sind die von *Th*<sub>2</sub> hier schwer abgrenzbar.

Unmittelbar hinter der 1. und vor der 2. Kiemenvene taucht der 2. Kiemenbogenerv auf, der auch hier, wie bei den Urodelen, einen starken Ast in die 1. äussere Kieme sendet. Der Stamm des 2. Kiemenbogenerven gesellt sich dem lang gezogenen Glossopharyngeusganglien bei, und weiter hinten tauchen auch in ihm Ganglienzellen auf. Hinter der 2. Kiemenvene finden wir auch den 3. Kiemenerven. An den Stellen, wo diese Nerven sich dem IX.-Ganglion beigesellen, liegen diesem dunkel pigmentirte Zellen an, die vermuthlich von den früh schwindenden Thymusknospen *Th*<sub>3</sub> und *Th*<sub>4</sub> abstammen, die in jüngern Stadien vorhanden sind.



Die linke Hälfte der fig. 18 F. MAURER's war also mit meinen Abbildungen in Einklang zu bringen unter der Voraussetzung, dass irrtümliche Auffassungen MAURER's über die im Schnitt getroffenen Ganglien vorlagen.

Unverständlich bleibt aber nach wie vor die rechte Hälfte seiner combinirten Abbildung. Er sagt über dieselbe p. 342: „Der Bulbus oculi ist in seinem hintersten Theil noch getroffen (*b.o.*). Medial davon liegt die mächtige Masse des Ganglion trigemini, und diesem lagert ventral die erste Thymusknospe (*th*<sub>1</sub>) an.“ Es besteht also kein Zweifel darüber, dass MAURER die ganze Zellenmasse von *Th*<sub>1</sub> dorsal in deren Mitte die punktirte Linie von V. endigt, als Trigeminusganglion angesehen hat. Nun habe ich gezeigt, dass in dem von mir zur Darstellung gewählten Stadium *Th*<sub>2</sub> von den Aesten des Trigeminus *V.R.mæmd* und *R.o.p* Fig. E<sup>1</sup>, J<sup>1</sup>, K<sup>1</sup> durch den Quadratknorpel, zum Theil auch durch diesen und Trigeminusmusculatur getrennt ist, und dass das Trigeminusganglion viel weiter caudal liegt und in dem von mir untersuchten Stadium ventral vom Facialisganglion gegen die Pharynxwand hin verdeckt wird. Aber alles dies könnte ja deshalb in dem von mir untersuchten Object anders sein, weil vielleicht ein anderes Stadium und eine andere Species vorliegt. Dem gegenüber spricht freilich die Ausdehnung des parachordalen Knorpels und die Form und Ausbildung des Hyoidknorpels, sowie die der *Mn. geniohyoidei* und *interhyoidei* (von MAURER als *Mh* bezeichnet), sowie die der Kiemen dafür, dass ich ziemlich genau das gleiche Stadium gewählt habe. Dann müsste aber dorsal vom seitlichen Ende des Hyoidknorpels unter allen Umständen etwas von dem Kiefersuspensorium und von der Trigeminusmusculatur zu sehen sein, und das Trigeminusganglion könnte in einem Transversalschnitt nicht längs getroffen sein.

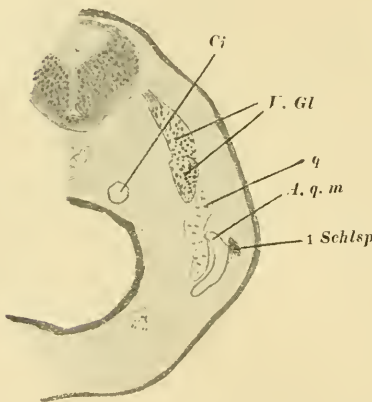
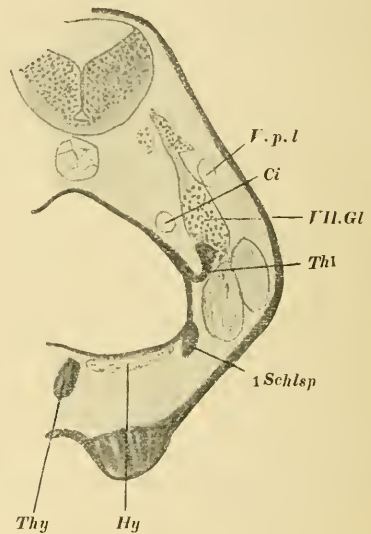
Sehen wir uns dagegen jüngere Stadien an, in denen das Trigeminus- und Facialisganglion noch eine der Darstellung MAURER's in fig. 18 ähnliche, transversale Stellung hat, so finden wir hier eine völlig andere Configuration der übrigen Theile.

Fig. M<sup>1</sup> zeigt einen Schnitt durch ein solches Stadium.

Der Schnitt trifft das Vorderende der Chorda dorsalis. Das Trigeminusganglion ist in seiner grössten Ausdehnung getroffen. Aber es steht hier schon nicht ganz in der Transversalebene. Die Wurzeln an der Medulla oblongata liegen 2 Schnitte hinter dem gezeichneten, die Aeste kommen vor demselben in den Schnitt. Ventral vom Trige-

minusganglion liegt die Anlage des Quadratknorpels und aussen von ihr die Art. quadrato-mandibularis. Neben dieser liegt das laterale Ende der hyomandibularen Schlundspaltenanlage (*1. Schlsp* Fig. M<sup>1</sup>) 5 Schnitte hinter dem letzten, in welchem das Auge getroffen ist.

Fig. N<sup>1</sup>,  $\frac{9}{100}$  mm hinter M<sup>1</sup>, zeigt die Vereinigung mit dem Pharynxepithel. Ueberträgt man die Stelle, in der in Fig. M<sup>1</sup> *1. Schlsp* liegt, in Fig. N<sup>1</sup> und zieht nach dem Ansatz von *Th*<sub>1</sub> in Fig. N<sup>1</sup> am Pharynxepithel und nach der mit *1. Schlsp* bezeichneten Stelle, an welcher der ventralste Punkt der 1. Schlundspaltenanlage liegt, Linien, so erhält man ein dreieckiges Feld, das die Grenzen einer,

Fig. M<sup>1</sup>.Fig. N<sup>1</sup>.

freilich bereits in Auflösung begriffenen, schräg gestellten unregelmässigen Entodermzellenplatte darstellt, welche zwischen den Schnitten Fig. M<sup>1</sup> und N<sup>1</sup> in der Serie schräg geschnitten zu verfolgen ist. An der dorsalsten und caudalsten Stelle ihrer Verbindung mit dem Pharynxepithel finden wir *Th*<sub>1</sub> in birnförmiger Gestalt dem VII.-Ganglion ventral anliegen. Lateral davon, hinter der besagten entodermalen Zellenplatte, durch sie vom Quadratknorpel geschieden, liegt die Facialismusculatur, ventral vom Pharynx die Anlage des knorpeligen Hyoids.

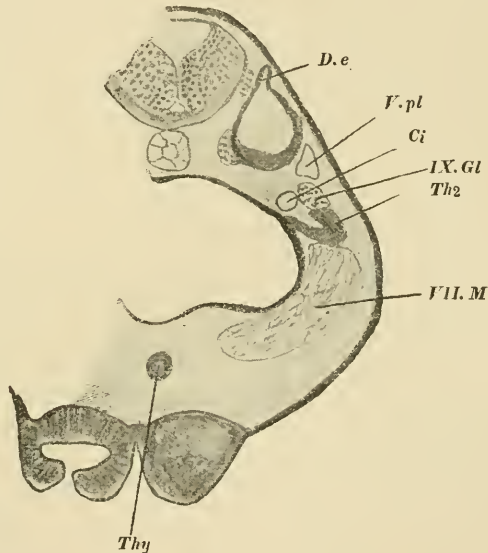
Die Art. quadrato-mandibularis verläuft zwischen Quadratknorpel und der entodermalen Zellenplatte, der Anlage der hyomandibularen

Schlundspalte nach der Carotis interna zu und kreuzt wenige Schnitte vor Fig. N<sup>1</sup> den Stiel von *Th*<sub>1</sub>. Ueber der Anlage der ebenfalls noch nicht durchbrochenen hyobranchialen Schlundspalte sehen wir in Fig. O<sup>1</sup> *Th*<sub>2</sub> dem Glossopharyngeusganglion (*IX. Gl*) anliegen. Das IX.-Ganglion liegt auch hier schon nach oral verschoben neben dem Gehörbläschen in der Höhe des Ductus endolymphaticus (*D. e*), der  $\frac{3}{100}$  mm vor dem mittelsten durch das Gehörbläschen führenden Schnitte getroffen wird. Unmittelbar hinter *Th*<sub>2</sub> ergießt sich die 1. Kiemenvene in die Carotis interna bzw. ihre Verbindung mit dem Aortenbogen. Hinter der 1. Kiemenvene begegnen wir einer dritten Entodermkuppe an der dorsalsten Stelle der 2. Kiemenpalte, welcher das Ganglion des 2. Kiemenbogenerven anliegt. Diese Verbindung ist sehr vorübergehend, und die Kuppe schwindet bald; zur der Bildung einer eigentlichen Thymsknospe kommt es nicht. Diese Stelle liegt  $\frac{4}{100}$  mm hinter dem letzten das Gehörbläschen treffenden Schnitt.

Ueber die weiter caudal gelegenen Verbindungen des Vagusganglions mit dem Entoderm der Kiemenpalte und hinter demselben mit dem des Darmcanals will ich an dieser Stelle nur berichten, dass solche vorhanden sind, ohne auf Einzelheiten näher einzugehen, die in den Rahmen dieser Arbeit nicht hereingehören und in einer andern über das sympathische Nervensystem ihren Platz haben.

Vergleichen wir dieses Stadium mit dem den Figg. E<sup>1</sup>—F<sup>1</sup> zu Grunde liegenden, so finden wir, dass dort alle hier in Frage kommenden ventralen Theile eine starke relative Verschiebung nach oral erfahren haben.

*Th*<sub>1</sub> liegt hier unter dem VII.-Ganglion, das noch fast transversal steht,  $\frac{14}{100}$  mm hinter dem Bulbus, dort unter dem Bulbus selbst.

Fig. O<sup>1</sup>.

Die seitliche Spitze der Schlundspaltenanlage (1. *Schlsp* Fig. 19 u. 20), hier  $\frac{9}{100}$  vor  $Th_1$ , 5 Schnitte hinter dem Bulbus, dort bis weit vor den Bulbus gerückt.

$Th_2$  hier in der Höhe des Ductus endolymphaticus, dort vor dem Gehörbläschen. Dem entspricht die ganz andere Stellung der Visceralbogen und der Nervenverlauf. Jene sind ebenfalls unter dem Gehörbläschen nach vorn, oral, gerückt, und die Nerven ziehen nicht mehr von dorsal nach ventral, sondern von caudal nach oral zu ihrem Innervationsgebiet.

Vergleichen wir danach die fig. 18 F. MAURER'S.  $Th_1$  ist bis in die Höhe des Bulbus nach oral gerückt,  $Th_2$  bis vor das Gehörbläschen. Wir finden darin die sichern Kennzeichen, dass die oben beschriebene Verschiebung sich auf einem meinen Figg.  $E^1-L^1$  entsprechenden Stadium befindet. Damit verträgt sich aber die Stellung des Ganglions, wie sie MAURER zeichnet, nicht, mag es nun das Trigeminusganglion oder das Facialisganglion sein.

Aber es wäre ja möglich, dass in einem Zwischenstadium ein ähnliches Bild zu Stande käme.

Ich wähle zur Darstellung dasjenige, in welchem gerade eben noch die Verbindung des Facialisganglions mit der Thymusknospe  $Th_1$  vorhanden ist.

Wir finden  $Th_1$  als beträchtliche Entodermkuppe und von ihr ausgehend, einen feinen Zellenstrang, welcher die medialen Theile des Ganglions da, wo der R. palatinus später entspringt, herantritt. Die Zellen dieses Stranges haben denselben Charakter wie die des Ganglions und gehen in die Entodermzellen von  $Th_1$  über.  $Th_1$  liegt hier  $\frac{16}{100}$  mm hinter dem Bulbus, also absolut etwas weiter als im vorigen Stadium. Dagegen ist die seitliche Spitze der 1. Schlundspaltenanlage schon weit nach vorn gewandert, und es besteht zwischen  $Th_1$  und ihr nicht mehr eine breite Zellenplatte, sondern nur ein feiner, schräg verlaufender Zellenstrang von entodermalen Elementen, der an einer Stelle bereits unterbrochen ist. Die seitliche Spitze liegt nur noch  $\frac{2}{100}$  mm hinter dem Bulbus. Medial von dem Zellenstrang erkennen wir wohl formirt die Anlage des Quadratknorpels, der ihn in seiner ganzen Ausdehnung vom V.-Ganglion scheidet.

Auch die Nerven sind bereits viel schräger gestellt. Der Eintritt des Facialis in seine Musculatur liegt  $\frac{16}{100}$  mm vor den Wurzeln an dem verlängerten Mark, während die Entfernung im vorigen Stadium nur  $\frac{7}{100}$  mm betrug.

Beim Trigeminus beträgt die Entfernung der Querschnitte  $14/100$  gegen  $5/100$  mm im vorigen Stadium, bei etwa gleicher Grösse der Querschnitte. Das dorsale Ende des Hyoidbogens liegt noch unter dem Gehörbläschen  $18/100$  mm hinter dem Bulbus. Dieses Stadium ist weit entfernt von dem, welches MAURER bei Zeichnung seiner fig. 18 vorgelegen hat, und doch ist es das letzte, in dem eine ähnliche Beziehung zwischen  $Th_1$  und Facialisganglion zu sehen sein könnte, denn von nun an lagert sich überall der Quadratknorpel zwischen beide. Die Verschiebung der Theile schreitet immer weiter fort, bis endlich Trigeminus- und Facialisganglion in der oben beschriebenen Weise an einander lagern.

In noch frühern Entwicklungsstadien von *Bufo* finden wir eine noch mehr transversale Lage des Nerven mit ihren Ganglien und auch eine fast rein transversale Stellung der 1. Schlundspaltenanlage, welche in einer breiten, das Ektoderm berührenden Entoderm lamelle besteht.

Es zeigt sich aber in keinem Stadium ein Bild, das mit der Zeichnung fig. 18 F. MAURER's in Einklang zu bringen wäre.

Es ist zweifellos, dass die erste von MAURER gefundene Thymusknospe nicht zum V., sondern zum VII.-Ganglion, die zweite nicht zum VII., sondern zum IX.-Ganglion gehört und die folgenden den folgenden Kiemenbogennerven zuzurechnen sind, und dass hierin zwischen Anuren und Urodelen der Unterschied besteht, dass bei den erstern frühzeitig eine Verschiebung nach oral zu Stande kommt, welche die (bei beiden ursprünglich gleichartige) Anlage secundär verlagert.

MAURER hat diese Verschiebung nicht erkannt und den daraus entspringenden Irrthum in seiner Darstellung auf die Urodelen, bei welchen die ursprünglichen Verhältnisse fast unverändert bestehen bleiben, übertragen.

SPEMANN <sup>1)</sup> hat die Entwicklung und Umbildung der 1. Schlundspalte bei *Rana* in ausgezeichneter Weise dargestellt. Meine Befunde bringen die Bestätigung seiner Ergebnisse. Auch er giebt den Zusammenhang des Facialisganglions mit der obern Kante der 1. Schlundspalte richtig an und hat zuerst auf die Verwechslung von Trigeminus- und Facialis-, von Facialis- und Glossopharyngeus-Ganglion bei MAURER aufmerksam gemacht. Er konnte aber an der 1. Schlundspalte weder eine Knospe, noch eine Ablösung von Zellen beobachten. Dies steht mit meinen Beobachtungen nicht ganz im Einklang. Ich sah einen

1) Ueber die erste Entwicklung der Tuba Eustachii und des Kopfskelets von *Rana temporaria*, in: Zool. Jahrb., V. 11, Anat., 1898, p. 409.

mit dem VII.-Ganglion sich berührenden Entodermvorsprung, welcher mit der bei den Urodelen an der 1. Schlundspalte vorhandenen Thymusknospe zu vergleichen ist und habe meine Befunde so gedeutet, dass ich auch hier, wie bei den andern Thymusknospen, eine Ablösung von Zellen annahm.

Nach Abschluss dieses Abschnitts erschien F. MAURER's Abhandlung über die Entwicklung des Darmsystems in O. HERTWIG's Handbuch der Entwicklungslehre<sup>1)</sup>. In derselben giebt MAURER an, dass jederseits 4(?) Knospen entstanden, aber aus dem Epithel der dorsalen Kiementaschen, und zwar von der 1.—5. (?) Spalte. „Alle Thymusknospen erstrecken sich bis dicht an die Ganglien des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus . . .“ (p. 134). Vom Trigeminus ist hier nicht mehr die Rede.

Ich nehme danach an, dass MAURER selbst, wohl auf Grund der Arbeit SPEMANN's, seinen Irrthum erkannt hat. Trotzdem glaube ich, dass der vorstehende Abschnitt nicht überflüssig geworden ist. Denn jeder, der sich mit MAURER's Arbeit aus dem Jahre 1888 beschäftigt, muss auf die Schwierigkeiten stossen, welche aus den irrigen Angaben F. MAURER's über die topographische Lage der Thymusknospen zu den Ganglien der Kopfnerven sich ergeben. Diese werden auch durch seine kurzen Angaben an der vorstehend bezeichneten Stelle und die SPEMANN's nicht gehoben. Ich hoffe, durch die vorstehenden Ausführungen das Verständniss von MAURER's wichtigen Befunden zu erleichtern.

## II. F. MAURER's Arteria hyomandibularis und die Arteria quadrato-mandibularis.

F. MAURER macht über seine Arteria hyomandibularis bei Larven von *Rana esculenta* von 4 mm Länge folgende Angaben<sup>2)</sup>: „Es bestehen drei Arterienbogen jederseits. Von diesen nimmt der erste einen sehr eigenthümlichen Verlauf. Er stellt ein äusserst feines Gefäss dar, welches, vom vordern Herzende ausgehend, beiderseits in den ventralen Schenkeln des Hyoidbogens<sup>3)</sup> lateral und etwas dorsalwärts verläuft, um dann, nach vorn umbiegend, in den Kieferbogen überzugehen<sup>3)</sup> und in diesem weiter dorsalwärts, und dann nach hinten

1) Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere, herausgegeben von Dr. OSKAR HERTWIG, o. ö. Prof., Jena 1902, 6.—8. Lieferung.

2) F. MAURER, Die Kiemen und ihre Gefässe bei Anuren und urodelen Amphibien, in: Morphol. Jahrb., V. 14, 1888, Separatabdruck.

3) Im Original nicht gesperrt.

verlaufend, noch spitz ausgezogen im Bindegewebe, dorsal vom Darmrohr, blind zu endigen.

Es ist nach diesem Verlauf nicht zu entscheiden, ob das Gefäss dem Zungenbein- oder dem Kieferbogen angehört.“

In Bezug auf die 1. Schlundtasche sagt er: „Die erste findet sich zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen. Diese Tasche erreicht jetzt und auch später das Ektoderm nicht, . . . In Folge dessen hängt das mesodermale Gewebe des Kiefer- und Zungenbeinbogens zwischen dem blinden Ende der Schlundtasche und dem Ektoderm direct zusammen, und es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass ein Blutgefäss von dem einen in den andern Bogen verläuft.“ Daran knüpft F. MAURER Ausführungen über die Tragweite dieser Erscheinung. „Die Verbindung, welche dieser vorderste Arterienbogen (Arteria hyomandibularis) mit dem Herzschlauch an dessen vorderm Ende eingeht, besteht nur ganz kurze Zeit.“

Bei *Triton*, 3,8 mm lang, schildert er dieses Gefäss folgendermaassen: „Das vordere Herzende liegt dem Epithel der ventralen Schlundwand genau zwischen der Anlage der Hyoidbogen jeder Seite an. Hier theilt sich der Herzschlauch und giebt jederseits ein starkes Gefäss von 0,03 mm Weite ab. Beide Gefässe divergiren in einem Winkel von 140° und laufen lateralwärts zuerst eine Strecke im Hyoidbogen. Während dieses Verlaufs liegen die Gefässe dicht hinter der ersten Schlundtasche, also ganz vorn im Zungenbeinbogen. An der Stelle, wo der Höcker<sup>1)</sup> dem Kieferbogen ansitzt, treten die Gefässbogen nach vorn in den Kieferbogen über“ (p. 21).

In ihm verlaufen sie dann dorsalwärts, nachdem sie dem RUSCONI'schen Häkchen einen Ast zugesandt haben, und gehen in die Carotis interna über.

Später wird der durch die Arteria hyomandibularis repräsentirte Arterienbogen rückgebildet. „Doch verschwindet er nicht ganz. Vielmehr tritt er auch hier (wie bei den Anurenlarven in früherer Periode) mit dem ventralen Schenkel des primären Arterienbogens in Communication und lässt den Anfang des Stammes der Arteria carotis externa aus sich hervorgehen.“

MAURER giebt an, dass er seine Untersuchungen an vollständigen Serien von *Triton taeniatus* und *Siredon pisciformis* ausgeführt habe. In seiner Beschreibung findet Siredon nur an wenigen Stellen Erwähnung, wo er Abweichungen von *Triton* feststellt.

---

1) Das Rusconi'sche Häkchen.

Danach muss ich annehmen, dass F. MAURER bei *Siredon* eine Uebereinstimmung mit *Triton* in den Hauptpunkten gefunden hat. Meine Untersuchungen haben mich nun, wie bereits ausgeführt wurde, bei *Siredon* zu ganz andern Ergebnissen geführt. Die von MAURER gefundene 1. Kiemenarterie liegt bei *Siredon* nicht in seinem ventralen und medialen Theil im Zungenbeinbogen hinter der 1.

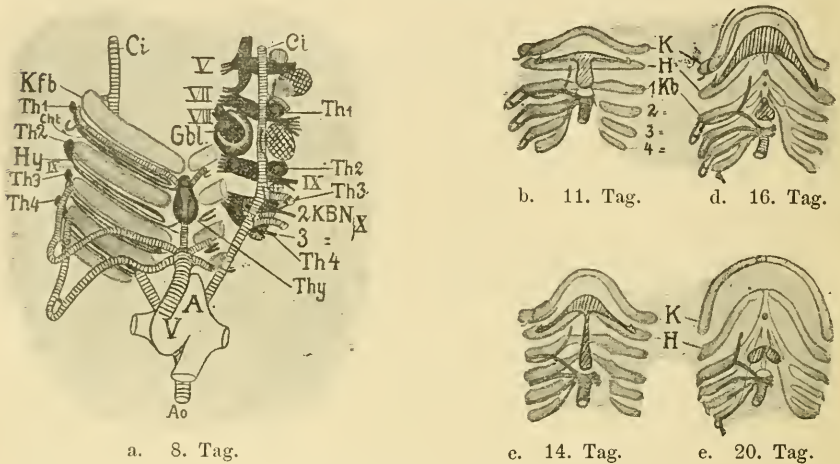


Fig. P<sup>1</sup>. Schemata der Entwicklung des Visceralskelets.

a. Links Visceralbogen. Art. quadrato-mandibularis im Kieferbogen (*Kfb*) vor der 1. Schlundspalte unter der Anlage der 1. Thymusknospe *Th*<sub>1</sub>. Hinter dieser Spalte der ventrale Schleimhautast des Facialis (*Chf*), dem Hyoidbogen (*Hy*) angehörig. Diesem fehlt ein Arterienbogen. Hinter der 2. Schlund- (1. Kiemen-)Spalte unter *Th*<sub>2</sub>, der Anlage der 2. Thymusknospe, der 1. Kiemenbogen mit Glossopharyngeus und 1. Kiemenarterie und -vene. Die 3. Kiemenvene und -arterie sind noch nicht gebildet.

Rechts. Lage der Ganglien des V., VII.-VIII., IX. und X. zu den Anlagen der Thymusknospen (*Th*<sub>1-4</sub>), zu den dorsalen Muskelanlagen der Visceralbogen (mit gekreuzten Strichen bezeichnete Felder) und zu der Carotis interna (*Ci*), welche oral von *Th*<sub>1</sub> die Art. quadrato-mandibularis, oral von *Th*<sub>3</sub> und *Th*<sub>4</sub> die 1. und 2. Kiemenvene aufnimmt. *Gbl* Gehörbläschen, 2., 3. *KBN* 2., 3. Kiemenbogennerv, *Thy* Thyreoidea, *Ao* Aorta, *V* Ventrikel, *A* Atrium.

b—e. *K* Kieferbogen, *H* Hyoidbogen, 1.—4. *Kb* 1.—4. Kiemenbogen. Plica hyo-mandibularis und Thyreoidea schraffirt. Truncus arteriosus, Kiemenarterien und -venen quer gestrichelt.

Schlundtasche und tritt dann in den Kieferbogen über, sondern sie verläuft in ihrer ganzen Länge im Kieferbogen vor, rostral von der 1. Schlundspaltenanlage. Ihr ventraler medialer Theil bildet sich zurück, ohne auch nur vorübergehende Verbindung mit irgend einem Theil der sich völlig neu bildenden Carotis externa zu haben.

Ein Blick auf die Fig. P<sup>1</sup> zeigt sofort, dass die Arteria carotis externa einen völlig andern Verlauf hat als der mandibulare Arterien-



bogen. Der topographische Ort, an welchem seine Ueberbleibsel zu suchen wären, führt dorsal von dem Stiel der Thyreoidea (*III* der Fig. P<sup>1</sup>) vom Truncus arteriosus bis zur Plica hyomandibularis, dann hinter dieser oral am Hyoidbogen seitlich bis zum hintern Ende des Unterkiefers, und hier würde der Uebergang in den bleibenden Theil des 1. Arterienbogens, in die Arteria quadrato-mandibularis, zu suchen sein. Die Carotis externa verläuft aber Anfangs lateral von dieser Linie in einem Gebiet, das nach dem Schwund des 1. Arterienbogens erst zur Ausbildung gelangt, und kreuzt sie später mit ihren Endästen. Ihre Entwicklung steht in engem Zusammenhang mit der des *M. rectus hypobranchialis*, den sie lateral überall begleitet und mit ihren Aesten versorgt.

Von dem 1. Arterienbogen bleibt dagegen eine wichtige und sämmtlichen Urodelen, zum Theil dauernd, zum Theil vorübergehend, eigene Arterie zurück, die Arteria quadrato-mandibularis; sie geht aus dem dorsalen Theil des Arterienbogens hervor. MAURER kannte diese Thatsache nicht. Die Untersuchung einiger Stadien der Entwicklung von *Triton* bot mir Gelegenheit, diese Differenzen weiter zu prüfen<sup>1</sup>).

Bei einer Larve von 5 mm Länge bildet der erste von F. MAURER als Arteria hyomandibularis bezeichnete Arterienbogen noch ein mächtiges Gefäss, welches vorn aus dem Truncus entspringt und fast transversal, nur ein wenig schräg nach rostral und dorsal zur Carotis interna verläuft. Etwa in der Mitte seines Verlaufs entsendet es ein Gefäss in das RUSCONI'sche Häkchen, dessen Rücklauf auch ich nicht sicher ermitteln konnte. Oral von der Austrittsstelle aus dem Truncus arteriosus, in der Gabelung des Gefässes, liegt die Anlage der Thyreoidea. Lateral von ihr grenzt das Mesoderm des Kieferbogens an das Entoderm an, welches hier im ventralen Bereich keinerlei Taschenbildung aufweist. Hyoid- und Kieferbogen sind hier nicht mehr von einander durch die Verbindung des Entoderms mit dem Ektoderm geschieden. Der 1. Arterienbogen liegt unmittelbar vor dem Hyoidbogenmesoderm, wie auch MAURER angiebt. Was ihn zu der Angabe veranlasst haben mag, dass der Arterienbogen dicht hinter der 1. Schlundtasche verlaufe, ist mir unerfindlich. Irgend eine Erweiterung der Kopfdarmhöhle, die dafür angesprochen werden könnte, ist weder in diesem Stadium noch in einem der jüngern von 3,5 und 4,0 mm Länge vor-

---

1) Ich verdanke 4 derselben Herrn Dr. KOPF; sie massen 3,5, 4,0, 5,0 und 5,5 mm. 2 etwas ältere Stadien erhielt ich von Herrn Dr. RÖTHIG. Ich selbst besass eine grössere Zahl älterer Larven von 9 mm Länge an.

handen. Dorsal von der Abgabe des Astes für das RUSCONI'sche Häkchen biegt sie vor der nie zum Durchbruch kommenden 1. Schlundspaltenanlage, die etwa die gleiche Beschaffenheit zeigt wie die von Siredon in Fig. G abgebildete, medial um und ergießt sich in die Carotis interna.

Bei dem 5,5 mm langen *Triton* ist auch die letzte Verbindung zwischen Epithel der Kopfdarmhöhle und Epidermis im Bereich der 1. Schlundspalte verloren gegangen. Die Arterie verläuft aber auch hier vor dem dicken, soliden Entodermzapfen, aus dem die 1. Thymusknospe hervorgeht. Auch hier liegt dieser natürlich dem VII.-Ganglion ventral an. Ein Lumen bekommt dieser Entodermzapfen in keinem Stadium seiner Entwicklung, auch nicht in den jüngern von 3,5 und 4,0 mm Länge, aber seine Berührung mit dem Ektoderm ist hier eine breitere und reicht etwa bis zur Hälfte des Hyoidbogens nach ventral, so wie wir es am 10. Tage bei Siredon finden. Der Arterienbogen liegt wie dort, so auch hier bei *Triton* unmittelbar vor dieser Berührung der beiden Keimblätter. Dass in jüngern Stadien diese Verbindung noch weiter nach ventral reicht, ist anzunehmen. Ich konnte dies aber an dem jüngern Stadium von 3,5 mm Länge nicht feststellen, da die Serie defect war.

Siredon und *Triton* unterscheiden sich also darin, dass der erste mandibulare Arterienbogen bei *Triton* relativ längern Bestand hat. Während er sich bei Siredon etwa gleichzeitig mit der Lösung der Verbindung zwischen Ekto- und Entoderm im Bereich der 1. Schlundspalte rückbildet und nur sein dorsaler Theil als Arteria quadrato-mandibularis übrig bleibt, erhält sich bei *Triton* auch die ventrale Verbindung mit dem Truncus arteriosus länger als die 1. Schlundspaltenanlage. Dieser relativ längere Bestand des Arterienbogens fällt mit der stärkern Ausbildung des RUSCONI'schen Häkchens zusammen, das bekanntlich auch bei ältern Larven, welche bereits 4 offene Kiemenspalten und knorpelige Kiemebogen haben, noch vorhanden ist.

Die Arteria quadrato-mandibularis verläuft in diesen Stadien wie bei Siredon oral von der 1. Thymusknospe, die ventral dem VII.-Ganglion anliegt und eine birnförmige Gestalt mit schmalem, dem Pharynxepithel ansitzendem Stiel hat. Sie besteht aus Zellen, die mit Dotterkörnchen noch voll gepropft sind. Caudal von ihr liegt der N. alveolaris, die Chorda tympani. Hinter dem Quadratknorpel theilt sich die Arterie in die auch bei Siredon gefundenen Arterien des Unterkiefers und der Gegend hinter dem Quadratknorpel und giebt einen kräftigen Ast für das RUSCONI'sche Häkchen ab.

Die Carotis externa ist um diese Zeit längst gebildet und hat denselben Verlauf wie bei der ausgebildeten Larve.

Zwischenstadien zwischen diesem und dem 5,5 mm langen fehlten mir, und ich war daher ausser Stande, die Bildung der Carotis externa und die Rückbildung des 1. Arterienbogens bei *Triton* zu verfolgen, habe aber nach Feststellung der Uebereinstimmung der besprochenen Stadien von *Triton* mit denen von Siredon keinen Grund anzunehmen, dass MAURER's Darstellung für *Triton* das Richtige trifft.

Auch bei ältern Larven bleibt die Arteria quadrato-mandibularis noch erhalten. Ich bildete sie in fig. 47 *art* des I. Theils dieser Arbeit ab. Sie liegt vor dem Epithelzapfen (*Spl*), dessen Auffassung als Rudiment der 1. Thymusknospe nun volle Berechtigung hat. Hinter dem Epithelzapfen verläuft der N. alveolaris.

Neben der Arteria quadrato-mandibularis hat sich aber schon eine neue Arterie entwickelt, die Arteria mandibulo-jugularis (*A.m.j* Fig. 52 des I. Theils), die das Gebiet der sich rückbildenden Arteria quadrato-mandibularis durch Anastomosenbildung übernimmt. In Fig. 47 ist der mediale Unterkieferast dieser Arterie bei *a.m.m* quer getroffen.

Noch früher kommt bei *Salamandra maculosa* die Arteria quadrato-mandibularis zur Rückbildung.

Bei 15 mm langen Embryonen ist sie noch die einzige die Unterkiefergend versorgende Arterie. Bei der Geburt der Larven aber findet man von ihr nichts mehr. An der Stelle ihres Ursprungs von der Carotis externa entspringt jetzt die Arteria petrosa lateralis.

Dass auch die Larven der Anuren eine Arteria quadrato-mandibularis haben, deren Verlauf und Verbreitung mit der der Urodelen im Wesentlichen übereinstimmt, wurde bereits im Anhang 2, I. erwähnt.

## Anlage VIII.

**Zungenbein- und Kehlkopf-Skelet, -Muskeln und -Nerven von  
*Cryptobranchus japonicus*.**

Von *Cryptobranchus japonicus* stand mir ein kleines, 36 cm langes Exemplar zur Verfügung, das ich lebend erhielt. Es wurde vom Bulbus arteriosus aus in der früher <sup>1)</sup> bereits bezeichneten Weise durch Injection mit Sublimat-Essigsäure fixirt und in Alkohol conservirt.

Von einem sehr grossen, ca. 160 cm langen Exemplar, das im Berliner Aquarium gestorben war, erhielt ich durch die Güte von Herrn Geh. Med.-Rath Prof. Dr. O. HERTWIG <sup>2)</sup> einen Theil des Kopfes mit Unterkiefer, Zungenbein und Kehlkopf. Hiervon konnte ich ebenfalls die Musculatur darstellen, und durch einige Abweichungen von dem erst genannten Exemplar war die Untersuchung desselben mir von Wichtigkeit. Die Präparation der Nerven war an demselben nur unvollständig durchführbar.

Nach Abschluss dieses Theils der Handschrift erschien die Monographie von OSAWA <sup>3)</sup>, dem ein Material von 50 *Cryptobranchus* zur Verfügung stand. Meine Darstellung der Hyoid-Kiemenbogengegend ist trotzdem nicht überflüssig geworden, wie ich annehme. Nicht allein der Vollständigkeit der Uebersicht über die Grundlagen für meinen Vergleich wegen habe ich die Anlage VIII unverändert bestehen gelassen, obgleich vieles darin Mitgetheilte bereits von OSAWA richtig erkannt und beschrieben wurde, sondern auch wegen der vielen Differenzpunkte, in denen mir OSAWA's Angaben zum Theil unvollständig, zum Theil ungenau zu sein scheinen, weil meine nur an 2 Exemplaren gewonnenen Untersuchungsergebnisse mit denen bei *Menopoma*, das ich an mehreren Exemplaren ungleich genauer bearbeiten konnte als *Cryptobranchus*, und mit denen bei den übrigen Urodelen zusammenstimmen, während ich in OSAWA's an 50 Exemplaren gewonnenen Ergebnissen manchen negativen Fund erkannt zu haben glaube. Und ein positiver Befund beweist ja mehr als unzählige negative; zwei

1) H. BRAUS u. L. DRÜNER, Ueber eine Methode grössere Thiere in toto histologisch zu fixiren etc., in: Jena. Z. Naturw., 1894.

2) Ich spreche auch hier für die lebenswürdige Unterstützung meinen ergebensten Dank aus.

3) GAGUTARO OSAWA, Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders, in: Mittheilungen aus der medicinischen Facultät der Kais.-japanischen Universität zu Tokio, V. 5, No. 4, Tokio 1902.

an verschiedenen Exemplaren festgestellte übereinstimmende und mit *Menopoma* gleichartige Befunde sind aber erst recht befugt, gegen 50 negative in Concurrenz zu treten. Ich habe die Abweichungen meiner Befunde von denen OSAWA's zum Theil kenntlich gemacht.

### 1. Das Zungenbein- und Kehlkopf-Skelet.

Das Skelet des Zungenbeins wird aus dem Hyoidbogen, dem 1. und 2. Kiemenbogen und der Copula zusammengesetzt.

Der Hyoidbogen zeigt in seinem Bau grosse Uebereinstimmung mit dem von *Menopoma*. Er besteht aus einem Ceratohyale, einem Hypohyale und zwischen den Hypohyalia beider Seiten auch einem von der Copula abzuleitenden, hier ungetheilten Knorpelstück.

Das Ceratohyale unterscheidet sich von dem von *Menopoma* nur durch das Fehlen der Verknöcherung im dorsalen und hintern Drittel. Es zeigt, wie jenes, eine Rolle am dorsalen Ende, welche von straffem Bindegewebe überzogen wird und ein Gleitlager für die tiefe dritte Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis darstellt. Sie liegt einem Knorpelvorsprung, Processus hyoideus, des Quadratknorpels, wie bei *Menopoma*, lateral und ventral an und ist mit diesem und dem Quadratum durch ein mächtiges Band, Lig. hyoquadratum, verbunden, welches sich nach ventral in eine allmählich breiter und schlaffer werdende Membran fortsetzt, die zwischen seitlicher Kante des Ceratohyale und Mandibula ausgespannt ist. Diese Membran ist oral vom Ursprung des M. interhyoideus besonders kräftig entwickelt (*L. hm. a* Fig. Q<sup>1</sup>). Die ganze äussere Kante des Ceratohyale begleitet ein dickes Bindegewebspolster. Vom hintern Ende der Rolle am dorsalen Ende des Ceratohyale geht ein zweites, sehr kräftiges Band, Lig. hyovertebrale, aus, welches sich nach caudal und medial in eine mächtige, breite Aponeurose fortsetzt. Diese liegt ventral der hypaxonalen Längsmusculatur der Wirbelsäule auf und ist mit den beiden Aortenbogen und der Aorta selbst fest verwachsen. Von der Musculatur ist sie durch loses Bindegewebe geschieden, heftet sich dagegen mit straffen Faserzügen an die Muskelsepta und in der Mittellinie an die Körper des 1.—4. Wirbels. Auch mit dem Parasphenoid ist sie fest verbunden.

Ein drittes Band entspringt ventral von dem vorstehenden von der Hyoidrolle und heftet sich an der Spitze des Ceratobranchiale 1 an, Ligamentum ceratohyoideum. Es ist nicht sehr kräftig und ziemlich schlaff, so dass es dem Ceratobranchiale 1 weite Excursionen gestattet.

Auf diese Weise ist auch hier der Hyoidbogen an seinem Hinterende am Schädel unverschieblich befestigt. Die Verbindung lässt indessen eine Biegung zu. Das Vorderende des Ceratohyale bildet eine breite Knorpelplatte, an deren vorderern Kante lateral sich das Hypohyale ansetzt. Dieses ist, wie bei *Menopoma*, eine gebogene Knorpel-

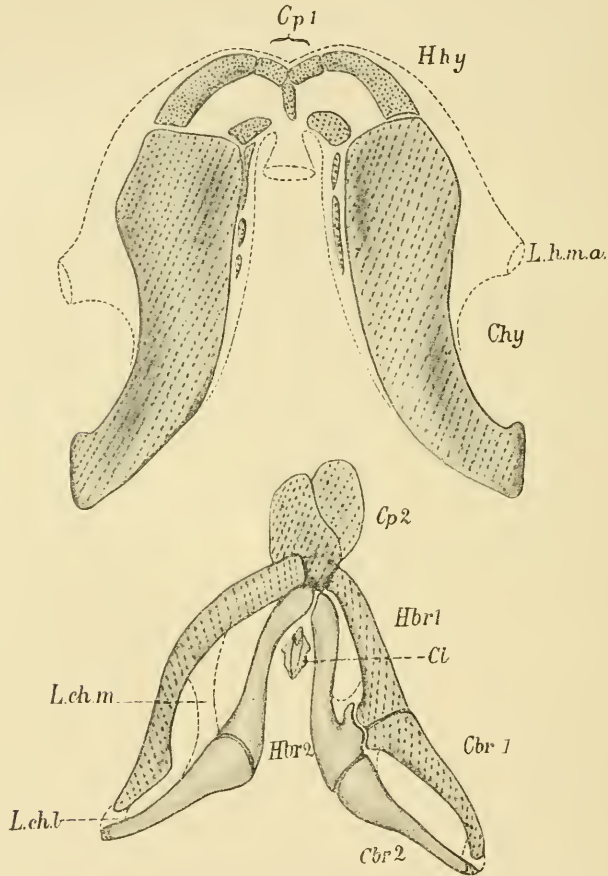


Fig. Q<sup>1</sup>. Hyoid-Kiembogen- und Kehlkopf-Skelet von *Cryptobranchus japonicus* von der ventralen Seite gesehen. Bezeichnungen wie bei *Menopoma*. L. h. m. a. Lig. hyo-mandibulare anticuum.

spange, welche in dem vordern Rande der Zunge eingebettet ist. Sie ist von festem Bindegewebe eingehüllt, das besonders an seiner vordern Kante mächtig entwickelt ist.

An seinem medialen Ende ist das Hypohyale viel schmäler als an

seinem lateralen und verbindet sich hier mit der bei *Cryptobranchus* ebenfalls in 3 Stücke getheilten Hyoidcopula.

Dieser vordere abgesprengte Theil der Zungenbeincopula läuft nach caudal in eine stumpfe Spitze aus, von der ein dickes Band zu dem hintern Theil der Copula führt.

Bei dem grossen, ca. 160 cm langen Exemplar ist die Zahl der den Hyoidbogen zusammensetzenden Knorpelstücke noch um eins vermehrt durch ein kleines Knorpelstückchen, welches medial neben dem Hypohyale dem vordern Rande des Ceratohyale aufsitzt und ebenfalls mit dem hintern Theil der Copula und den ihm anhaftenden Knorpelplatten durch feste Bandmassen verbunden ist.

Bei dem kleinern Exemplar von 36 cm ist an seiner Stelle eine vorspringende Ecke vorhanden, deren Knorpel noch nicht von dem des Ceratohyale abgeschnürt, aber durch Bindegewebe von vorn her eingeschnürt erscheint.

Der Knorpel ist mit den auch bei *Menopoma* am medialen Rande des Ceratohyale bisweilen vorhandenen Knorpelabsprengungen in Parallele zu stellen.

Der 1. Kiemenbogen bleibt wie der Hyoidbogen bei *Cryptobranchus* Zeit Lebens knorpelig. Er stellt in der Regel einen gleichmässig dicken, auf dem Querschnitt ovalen, nach seitlich und ventral gekrümmten Knorpelstab dar, dessen Zusammensetzung aus einem Ceratobranchiale und Hypobranchiale, bei dem grossen Exemplar an der rechten Seite durch eine kaum kenntliche Trennungslinie nur noch angedeutet ist; es entspricht dies der Regel<sup>1)</sup>. Bei dem kleinen, 36 cm langen Exemplar ist diese Trennungslinie dagegen noch sehr deutlich. An der linken Seite findet sich bei dem grossen, 160 cm langen Exemplar eine Abweichung, welche weiter unten mitgetheilt wird.

Das ventrale Ende dieses Knorpelstabes verbindet sich durch eine ziemlich grosse Facies auricularis mit der Copula. Eine Gelenkhöhle ist nicht vorhanden. Die Befestigung geschieht durch Bindegewebe. Das dorsale Ende ist nach vorn durch das Ligamentum ceratohyoideum laterale (*L. ch. l* Fig. Q<sup>1</sup>) mit der Hyoidrolle, nach hinten durch ein kurzes, straffes Band mit der Spitze des Ceratobranchiale 2 verbunden. Dieses Band setzt sich zwischen dem Ceratobranchiale 1 und 2 als eine breite Membran fort, Membrana intercartilaginea, welche das breite Fenster zwischen diesen beiden Skelettheilen ver-

---

1) Mehrere Skelette, die ich zu sehen Gelegenheit hatte, zeigten das gleiche Verhalten.

schliesst und nur medial die bereits von den Salamandriden her bekannte Lücke für den Durchtritt des *M. rectus profundus* lässt. Hier bildet die Membran also gegen den Muskel einen freien Rand, welcher durch besonders dicke, straffe Faserzüge verstärkt ist (*L. ch. m* Ligamentum ceratohyoideum mediale). Sie geben einem Theil des *M. ceratohyoideus* (internus), welcher das Ceratobranchiale 1 ganz in sich einhüllt, Ursprung.

Der 2. Kiemenbogen besteht ebenfalls aus einem Cerato- und Hypobranchiale, deren einander zugekehrte Enden keulenförmig verdickt sind. Sie sind bei dem kleinen Exemplar durch eine Bindegewebsschicht mit einander verbunden.

Jeder der beiden Theile besteht hier aus einer knöchernen Diaphyse und knorpeligen Enden. Das dorsale Ende des Ceratobranchiale 2 läuft spitz zu und ist durch das bereits oben erwähnte Band (*L. ch. l*) mit der Spitze des Ceratobranchiale 1 verbunden. Das ventrale vordere Ende des Hypobranchiale 2 verbindet sich in der Mittellinie mit dem der andern Seite und mit der Hinterseite der Copula und ist hier in eine dicke Bindegewebsmasse eingebettet, welche als kurzes, straffes Band, Lig. hyolaryngeum, sich nach caudal zu dem bis hierher vorgerückten Kehlkopf fortsetzt.

Bei dem grossen Exemplar sind die beiden knorpeligen Epiphysen in der Mitte des 2. Kiemenbogens, welche die Verbindung zwischen Cerato- und Hypobranchiale 2 herstellen, völlig geschwunden. Die Verbindung ist hier eine knöcherne geworden. Die Grenze zwischen den beiden Skelettheilen wird durch eine Einschnürung noch markirt. Das dorsale Ende des Ceratobranchiale 2 und das ventrale des Hypobranchiale 2 zeigen auch nur noch minimale Knörpelhütchen.

Von der Hinterseite des Ceratobranchiale 2, von der Spitze an abwärts bis etwa zur Mitte desselben, entspringt ein mächtiges, breites Band, das Lig. branchio-pectorale, von dem die Pars ventralis des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* entspringt und an dem die Partes dorsales 3 und 4 ansetzen. Es verläuft an der medialen Seite der Arterienbogen ventralwärts und heftet sich mit seinem stärksten Strang hinter der Arteria pulmonalis an der 2. Inscriptio tendinea des *M. rectus profundus* fest. Ein kleinerer Zipfel geht weiter nach hinten zur 3. Inscriptio tendinea und verbindet sich hier mit der Sehne einer Abtheilung des *M. dorso-pharyngeus* 4. Ausserdem finden sich noch 2 Bänder, von denen das eine den Schlitz zwischen 4. und 3. Arterienbogen, das andere den Schlitz zwischen 3. und 2. Arterienbogen dicht am Rectus passirt. Beide Bänder sind ebenfalls Fortsetzungen des



Lig. branchio-pectorale und vereinigen sich ventral an der Inscriptio mit dem erst genannten stärksten Zipfel.

Das grosse, ca. 160 cm lange Exemplar zeigt an der linken Seite eine beachtenswerthe Besonderheit.

Der Knorpel des 1. Kiemenbogens ist an der Stelle der Verbindung zwischen Cerato- und Hypobranchiale 1 nach caudal mächtig verdickt, und beide Theile, die hier von einer tief eingeschnürten Trennungslinie noch deutlich geschieden sind, bilden gemeinsam eine in der Mitte eingezogene Verbindungsfläche mit einem Vorsprung am Hinterende des knöchernen Hypobranchiale 2, welcher auf diese Fläche genau passt. Beide sind durch Bindegewebe mit einander fest verbunden. Der Vergleich mit den Formen der Salamandridenlarven und *Siredon* deutet darauf hin, dass diese Verbindung wahrscheinlich bei der Larvenform von *Cryptobranchus* stets vorhanden ist.

Die Copula besteht aus dem bereits oben beschriebenen abgetrennten vordern Stück, welches dem Hyoidbogen angehört, und einem hintern Stück. Letzteres ( $Cp_2$ , Fig. Q<sup>1</sup>) hat einen dicken Körper, zwischen den beiden Facies auriculares, den Verbindungen mit dem Hypobranchiale 2. An diesen Körper setzen sich nach vorn 2 fast symmetrische, flügelartige Knorpelplatten an, welchen die Zungenschleimhaut unmittelbar anliegt. Von diesen Knorpelplatten ist bei dem grossen Exemplar die linke von dem Körper der Copula durch eine Bindegewebsschicht getrennt.

Ihre Oberfläche zeigt verschiedene Rauigkeiten und Löcher zum Durchtritt von Gefässen und Nerven (Rr. linguales der Art. lingualis und des N. lingualis IX). Diese Knorpelplatten sind Homologa des hintern Radienpaares von *Salamandra* und des Hyoidbügels von *Triton* und *Amblystoma*.

OSAWA beschreibt nicht die bereits von HYRTL, allerdings nicht ganz vollständig erkannte und beurtheilte Gliederung des mittlern, von ihm als Copula bezeichneten Theils des Hyoidbogens und hat auch die medial dem Ceratohyale anhaftenden Knorpelstücke übersehen. Die bei *Menopoma* bereits von H. H. WILDER festgestellte Trennungslinie im 1. Kiemenbogenknorpel, welche die Verwachsungsgrenze zwischen Cerato- und Hypobranchiale 1 bezeichnet, hat er ebenfalls bei *Cryptobranchus* nicht gefunden.

Das Kehlkopfskelet wurde nur an dem grossen Exemplar untersucht.

Der Kehlkopfeingang bildet einen Schlitz, dessen vorderes Ende unmittelbar auf die Verbindung zwischen den beiden Hypobranchialia 2

in der Transversalebene folgt. Wie bereits erwähnt, geht von dieser Verbindung eine dicke Bindegewebsmasse aus, Lig. hyolaryngeum, welches sich zu beiden Seiten des Kehlkopfeingangs unmittelbar in die Umhüllung desselben fortsetzt.

Führt man einen Sagittalschnitt durch den Kehlkopfeingang, welcher die Trachea längs schneidet, und macht man Querschnitte durch die Trachea, so erkennt man, dass die Trachea ein hohles Rohr bildet, welches von einer dicken, starren, ungegliederten Wand umschlossen wird, die nur an der ventralen Seite in der Mitte durch Bindegewebe unterbrochen ist. Dieses starre, nur in der ventralen Mittellinie durch Bindegewebe vervollständigte Rohr wird durch ein straffes Fasergewebe gebildet, welches dem der oben erwähnten Polster an den Rändern der Ceratohyalia gleich gebaut ist, aber ausser echten Bindegewebszellen vereinzelt Knorpelzellen und Nester von solchen enthält und hier und da die Structur des Faserknorpels aufweist.

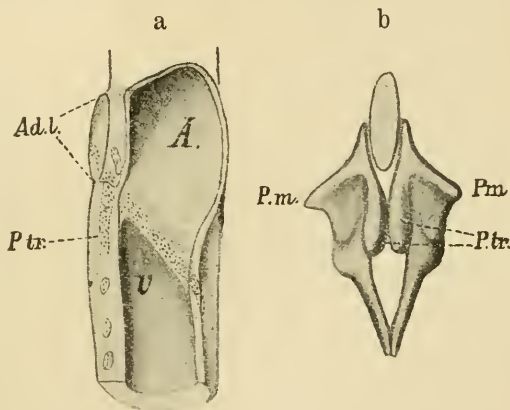
Die Wandung dieses Rohres geht ohne Unterbrechung und Gliederung in die des Kehlkopfs über.

Der röhrenförmige Hohlraum endigt dort an der Stimmritze, welche schräg, von oral-dorsal nach ventral-caudal gestellt ist und einen Vorraum, das Vestibulum (*A* Fig. Q<sup>1</sup>), zwischen ihr und dem Kehlkopfeingang von dem laryngo-trachealen Hohlraum (*V*) scheidet. Sie beginnt dicht hinter dem caudalen Winkel des Kehlkopfeingangs. Die Wände dieses Vorraums liegen bei geschlossenem Kehlkopfeingang einander an. Sie werden von festem, aber von Knorpel einlagerungen freiem Bindegewebe gebildet.

Die Stimmritze bildet eine geradlinige Spalte. Die Starrheit ihrer Begrenzung verräth schon die Anwesenheit von Knorpel in ihr. Dieser Knorpel ist die *Cartilago lateralis*, welche auf Schnitten als aus hyalinem Knorpel bestehend erkannt wird und sich schon makroskopisch von dem undurchsichtigen Fasergewebe der Umgebung abhebt. Der Knorpel ist auch leicht aus ihm zu isoliren. Er bildet eine viereckige, längliche Platte, deren äussere und innere Seite nahezu parallel sind. Am Winkel der vordern und äussern Seite ist sie am dicksten und trägt hier einen seitlichen Vorsprung, den *Processus muscularis*, an welchem die Sehne des *M. dorso-laryngeus* sich anheftet. Die schräge vordere Seite bildet mit der medialen innern eine weit ausgezogene Spitze, welche nach vorn etwa bis zur Mitte des Kehlkopfeingangs reicht und hier dem Schleimhautepithel dicht anliegt. Von dieser Spitze erhebt sich nach dorsal und caudal ein Knorpelzipfel, welcher neben der dorsalen Mittellinie, von

dickern Fasergewebe eingeschlossen, caudalwärts reicht und etwa halb so lang ist wie die viereckige Knorpelplatte, Processus trachealis (*P. tr* Fig. R<sup>1</sup>). Er liegt hier neben dem gleichen Fortsatz der andern Seite, mit dem er an seinem Ende fest verbunden ist. Im Uebrigen aber befindet sich zwischen ihnen eine schlaffere Bindegewebsschicht, welche ein Auseinanderweichen nach vorn gestattet. Die mediale Seite der viereckigen Knorpelplatte liegt in dem Stimmband eingebettet und wird hier unmittelbar von der Kehlkopfschleimhaut überzogen. An dem ventralen und caudalen Ende der Stimmitze läuft die Knorpelplatte in einen längern Knorpelzipfel aus, welcher neben der ventralen Mittellinie mit dem der vordern Seite fest verlöthet ist. Da, wo beide endigen, beginnt die ventrale Unterbrechung des Trachealrohrs.

Fig. R<sup>1</sup>. a Sagittalschnitt durch den Kehlkopf von *Cryptobranchus*. *A* Vestibulum, *V* Laryngotrachealraum, zwischen beiden die Glottis; *Ad. l* Aditus laryngis, punktiert ist die Cartilago lateralis und die Knorpelinseln im Trachealrohr. b Cartilago lateralis von *Cryptobranchus*. *Pm* Processus muscularis, *P. tr* Processus trachealis, von der Dorsalseite gesehen.



Durch einen Zug am Processus muscularis wird die Stimmitze, ähnlich wie das Glockengewölbe bei Siredon, aufgeklappt, und ihre Seiten bilden nun einen nach oral und dorsal offenen Winkel, durch den der Weg von der Trachea zu dem gleichzeitig geöffneten Vorhof und Kehlkopfeingang führt. Unmittelbar hinter dem Muskelvorsprung führt um die Kehlkopf-wand eine seichte Furche, in der der *M. constrictor laryngis* liegt.

## 2. Muskeln.

A. Die von VII., IX., X. versorgten Muskeln des Unterkiefers, des Zungenbeins und Kehlkopfs.

1) *M. cephalo-dorso-mandibularis* (*Cdm* Fig. 26, 27).

Ein mächtiger Muskel, welcher nach Entfernung der Haut noch von einer andern dünnen Muskellage, dem *M. cephalo-dorso-pectoralis*

(*Sphc*) überdeckt ist und nur in seinen vordersten Theilen unter derselben hervorsieht. Erst nach ihrer Entfernung kann man ihn ganz übersehen. Er stellt einen dreieckigen Muskel dar, welcher mit breiter Basis dorsal entspringt und seinen Ursprung nach hinten etwa ebenso weit ausdehnt wie der ihn deckende *M. cephalo dorso-pectoralis*. Die Spitze des Dreiecks liegt am Ansatz der dicken Sehne an dem hintern Vorsprung des Unterkiefers.

In der Mitte des Dreiecks geht von der Spitze am Unterkiefer nach dorsal eine Schnennaht, zu deren beiden Seiten die Muskelbündel gefiedert ansetzen, und dorsal von dieser Fiederung setzt sich ein Spalt im Muskel fort, aus welchem der *R. jugularis VII + IX* hervorkommt. An seinem vordern Rande treten, wie bei allen Urodelen, die *Nn. cutanei mandibulae lateralis* und *medialis* zwischen ihm und *Paraquadratum* hervor.

Wie bei *Menopoma* zerfällt der Muskel in 3 Abtheilungen:

a) Eine hintere (*Cdma*), welche an der Fascie des *M. cephalo-dorso-pectoralis* ihren Ursprung etwa ebenso weit über den *M. cephalo-dorso-pharyngeus* nach hinten schiebt wie jener. Diese hintere Abtheilung ist, wie bei *Menopoma*, von den beiden andern am Schädel entspringenden durch einen weiten Spalt geschieden, den der *M. lev. arcus branch. 2* mit seinem Ursprung an dem vordersten Theil der Fascia cephalo-dorsalis durchsetzt. Ventral von ihm tritt auch hier eine Vene hindurch, welche das Gebiet der *V. jugularis externa* mit dem der *V. jug. interna* verbindet.

Die Faserrichtung ist schräg von dorsal und caudal nach ventral und oral. Der Muskel ist ziemlich dünn, aber breit und parallelfasrig. Seine Bündel bilden mit denen der vordern am Ansatz die bereits genannte gefiederte Linie über dem hintern Kieferfortsatz.

b) Die zweite, die vordere laterale (*Cdml*) Abtheilung bildet mit der dritten, der mittlern und medialen Abtheilung (*Cdmc*) eine engere Zusammengehörigkeit. Sie werden nur unvollständig vom *R. jugularis VII + IX* geschieden.

Die vordere liegt mit ihrem Muskelbauch in der vom *Paraquadratum* gebildeten Rinne, an deren Rande sie, zum Theil die hintere deckend, entspringt. Nur die tiefsten Bündel sind mit denen der mittlern Abtheilung am Ursprung verwachsen und gehen von der dorsalen und hintern Kante des *Paraquadratum* aus. Der Muskel ist viel mächtiger, breiter und dicker als die hintere Abtheilung. Nur ihre oberflächlichen Lagen bilden daher die Fiederung mit jener, während die tiefen eine

starke dicke Sehne aus sich hervorgehen lassen, die auch der dritten Abtheilung zum Ansatz dient.

c) Diese (*Cdmc*) nimmt ihren Ursprung, unter der vordern verborgen, an dem hintern Rande des Paraquadratum und an der Seitenwand des Petrosium und steigt nur in ihren hintern Theilen an die Oberfläche. Ihr Muskelbauch wälzt sich über die vom dorsalen Ende des Ceratohyale gebildete Rolle, welche von der Rinne des Paraquadratum, dem Lager der vordern Abtheilung, durch eine breite Leiste, den hintern Rand des Paraquadratum, getrennt ist.

Die Faserrichtung ist auch hier im Einklang mit *Menopoma* schräg von oral und dorsal nach ventral und caudal. Sie wird durch die Rolle am Dorsalende des Ceratohyale nach ventral abgelenkt. Die Verkürzung dieser Abtheilung muss daher ausser einer Hebung des hintern Unterkieferfortsatzes auch eine Senkung des Hinterendes des Ceratohyale hervorrufen.

OSAWA trennt die schon von RUGE mit gutem Grund unterschiedenen Abtheilungen nicht.

## 2) M. interhyoideus.

Auch bei *Cryptobranchus* fehlt noch die bei den Salamandriden vorhandene Zergliederung dieses Muskels in einen M. subhyoideus (*genio-hyoideus lateralis* WALTER) und einen M. inter ossa quadrata. Während sich bei *Amblystoma* eine gewisse Vorbereitung dieser Differenzirung darin fand, dass der Ursprung des Muskels sich vom Ceratohyale auf das Ligamentum hyoquadratum fortgesetzt hatte, zeigt *Cryptobranchus* in dieser Richtung einen weitem Fortschritt in so fern, als hier auch das Quadratum selbst dem Muskel zur Anheftung dient. Seine zusammenhängende Ursprungslinie erstreckt sich von der hintern Seite des Quadratum zum vordern Ende der Rolle des Ceratohyale und von dort am vordern und seitlichen Rande desselben nach vorn bis etwas über die Grenze zwischen mittlern und hinterm Drittel dieses Randes hinaus, also bis zum hintern Ende der Anheftung des Ligamentum hyomandibulare laterale. Die Ursprungsbündel bilden so eine nach vorn offene Tasche<sup>1)</sup>.

Seitlich divergiren sie ähnlich wie bei *Menopoma*. Die am Quadratum entspringenden Bündel liegen zu hinterst und verlaufen rein transversal oder etwas nach caudal und medial zur Mittellinie, wo sie eine nach vorn sich verbreiternde Zwischensehne von den Faserenden

1) Vergl. G. RUGE, *Facialis*, p. 306. Er bezeichnet die am Quadratum entspringende Portion mit *C<sub>2</sub>hv(cr)*.

der andern Seite trennt. Die vom Ligamentum hyoquadratum entspringenden Bündel folgen nach vorn, und die vom Ceratohyale ausgehenden Fasern endlich bilden den vordersten Theil des Muskels, welcher schräg nach vorn und medial ausstrahlt, sich dorsal über den M. intermandibularis posterior schiebt, so dass sein vorderes Ende, von unten gesehen, von diesem überdeckt wird.

Seine Fasern stossen vorn spitzwinklig in einiger Entfernung vom Unterkiefer in der Mittellinie zusammen und heften sich an die Zwischensehne, an welcher auch der M. intermandibularis posterior ansetzt.

Wie bei *Amblystoma* und *Menopoma* wirkt er ausschliesslich als Zusammenschnürer und Heber des Mundhöhlenbodens, da Ansatz und Ursprung an für ihn unbeweglichen Skelettheilen angeheftet sind.

Innervation vom R. jugularis VII + IX.

3) M. cephalo-dorso-pectoralis (*Sphc* Fig. 26).

Aehnlich wie bei *Menopoma* gestaltet. Er entspringt breit in einer geschwungenen Linie an der Fascia cephalo-dorsalis. Seine Fasern verlaufen, den hintern Theil des M. cephalo-dorso-mandibularis mit seinem Ansatz am Unterkiefer deckend und sich hier mehr und mehr zu einem schmalen Muskelband zusammenlegend, ventralwärts und schliessen sich hinten an den M. interhyoideus an. Nur der vorderste Theil der Fasern nimmt Ansatz an der sehnigen, hier schmalen Linea alba der Mittellinie in der Fortsetzung des Ansatzes des vorgenannten Muskels. Der grössere hintere Theil der Fasern befestigt sich an der Fascia pectoralis, welche hier mit der Haut fest verwachsen ist. Diese Ansatzlinie wird nach dorsal durch den hintern Rand des Muskels fortgesetzt.

Die hintern Ränder verlaufen nicht rein transversal, sondern bilden einen stumpfen Winkel, dessen Schenkel sich nach dorsal weit caudalwärts bis über die Gegend der Arterienbogen und den Ursprung des M. trapezius herüberlegen. An diesem ganzen hintern Rande ist die Haut fest mit der an die Mittellinie anschliessenden Fascia pectoralis verwachsen. Die Haut bildet hier eine Falte, hinter der ihre Farbe ventral etwas heller ist. In dieser Falte haben wir das Homologon der Kehlfalte der Salamandriden zu erblicken, welche durch die Verschmelzung des Randes des Kiemendeckels mit der Haut der Brustgegend entstanden ist.

Innervirt durch den R. jugularis VII + IX.

Der Muskel wirkt als Zusammenschnürer der Gegend des hintern Unterkieferfortsatzes und als Heber des Mundhöhlenbodens.

Auf der linken Seite trat an seinem hintern Rande dorsal in der Nähe des Uebergangs der Muskelfasern in die Sehnenfasern der Fascia cephalo-dorsalis eine starke Vene nach innen, welche sich aus 2 Venen sammelte, aus der medial vom Unterkiefer verlaufenden Vena mandibularis und aus der von der Augengegend kommenden Vena facialis. Die aus diesen beiden Theilen entstehende Vene ist die Vena jugularis externa, welche bei *Salamandra maculosa* im Wesentlichen die gleiche Lage hat. Der Verlauf der Vena mandibularis ist bei *Salamandra* nur in so fern ein anderer, als sie medial vom M. quadrato-pectoralis nach hinten zu ihrer Vereinigung mit der Vena facialis tritt, während sie hier bei *Cryptobranchus* ebenso wie bei *Menopoma* lateral von dem Homologon dieses Muskels, dem M. cephalo-dorso-pectoralis, liegt.

An der rechten Seite trat die Vene dagegen zwischen den Fasern des M. cephalo-dorso-pectoralis etwa in seiner Mitte dicht am Uebergang in die Fascia cephalo-dorsalis nach innen durch einen Schlitz hindurch<sup>1)</sup>.

OSAWA bezeichnet die Mm. interhyoideus und cephalo-dorso-pectoralis zusammen als M. mylohyoideus posterior (wie J. H. FISCHER) und hat die guten Angaben G. RUGE's über Ursprung und Ansatz nur unvollständig übernommen.

4) Eine Strecke weit hinter dem vorgenannten Muskel liegt ein nicht ganz so breites Muskelband, welches von der Fascia dorsalis entspringt und den hintersten Theil des M. trapezius bedeckt. Es umschlingt vor dem Schultergürtel, schräg nach vorn und ventral gerichtet, den Körper dicht unter der Haut und setzt sich ventral an der Fascia pectoralis an. Ich bezeichne dasselbe als M. dorso-pectoralis (*Dp* Fig. 27).

Die Wirkung muss die gleiche sein wie die des vorher beschriebenen Muskels, nur auf weiter caudal gelegene Theile.

Innervirt von Rr. accessorii des Truncus intestino-accessorius, welche sich um den hintern Rand des M. trapezius schlingen. Die Zugehörigkeit zum M. trapezius wird dadurch gekennzeichnet<sup>2)</sup>.

1) G. RUGE, l. c., in: Festschrift für C. GEGENBAUR, scheint den gleichen Befund erhoben zu haben. Ein so starkes Auseinanderweichen der Faserbündel des Muskels, wie es RUGE zeichnet (fig. 53 l. c.), habe ich nicht gefunden. Die Innervation beider Theile ist jedenfalls die gleiche aus dem R. jugularis. Die Abtrennung des hintern Theils als *C<sub>3</sub>vd* (IX.-Gebiet) entbehrt der Begründung.

2) Bei *Menopoma* ist dieser Muskel ebenfalls stets vorhanden, vgl. *Dp* Fig. 24 u. 25.

OSAWA kennt den Muskel nicht.

5) *M. ceratohyoideus* (*Chü*).

Der überaus kräftige, breite und dicke Muskel entspringt vom Ceratobranchiale 1, von dessen ganzer Aussen- und Innenseite, und hüllt es so ganz in sich ein, nur die caudale Kante frei lassend, von der das starke Zwischenband ausgeht, welches das Ceratobranchiale 1 mit dem Ceratobranchiale 2 verbindet. Auch von diesem Zwischenband nimmt der Muskel Ursprung und greift mit demselben auch noch auf die Aussenseite des Ceratobranchiale 2 über.

Er wendet sich parallelfasrig nach vorn und inserirt an der ventralen Seite des zu einer breiten Knorpelplatte umgestalteten vorderen Endes des Ceratohyale und seines Nebenknorpels an der medialen Seite derselben.

Innervirt vom Glossopharyngeus.

Beide Anheftungspunkte des Muskels sind beweglich. Je nachdem der eine oder der andere durch die Function anderer Muskeln relativ festgestellt wird, muss seine Wirkung eine verschiedene sein.

Die Uebereinstimmung dieses Muskels mit dem *M. ceratohyoideus internus* der Salamandriden ist eine fast vollständige. Nur die Lage des versorgenden Nerven bietet hier, wie bei *Menopoma*, einen Differenzpunkt. Der Stamm des N. glossopharyngeus liegt hier nämlich links in der ganzen Länge des Muskels an seiner Aussenseite, während er rechts, wie bei *Menopoma*, Anfangs aussen verläuft und ihn dann durchbohrt. Bei den Salamandriden bleibt er an seiner Innenseite.

OSAWA bezeichnet ihn irrthümlicher Weise als *Ceratohyoideus externus*.

6) *Mm. subarcuales obliqui* (*Chbr* Fig. 26 u. 27).

Sie zeigen bei *Cryptobranchus* im Wesentlichen den gleichen Befund wie bei *Menopoma*. Wie dort in der Zweizahl vorhanden, bilden sie einen Schlitz, den der 2. Arterienbogen passirt. Der vordere ist kräftiger als der hintere.

Der Ursprung weicht von dem bei *Menopoma* ab und stimmt auch bei den beiden untersuchten Exemplaren nicht ganz überein.

Bei dem kleinen, 36 cm langen Exemplar entsprang der vordere, ungleich kräftigere, von dem knorpeligen dorsalen Ende des Ceratobranchiale 2 und dehnte seinen Ursprung nach ventral etwa bis zur Hälfte der knöchernen Diaphyse des Ceratobranchiale 2 aus. Der hintere entsprang etwas weiter ventral und caudal von der an der Hinterseite des Ceratobranchiale 2 angehefteten mächtigen Bandmasse



(Lig. branchio-pectorale), gegenüber dem Ansatz der Pars dorsalis 3 des M. cephalo-dorso-pharyngeus.

Bei dem grossen, etwa 160 cm langen Exemplar waren beide Muskeln relativ schwächer entwickelt und entsprangen beide dicht neben einander vom dorsalen Ende des Ceratobranchiale 2, dem hier eine knorpelige Spitze fehlte.

Beide Muskeln vereinigen sich zu einem Bauch, nachdem sie den 2. Arterienbogen zwischen sich hindurch gelassen haben, und inseriren, wie bei *Menopoma*, an dem Sehnenbogen, welcher die 1. Inscriptio tendinea des M. rectus superficialis hypobranchialis seitlich fortsetzt und hier an dem Hypobranchiale 2 und der 1. Inscriptio des Rectus profundus befestigt ist.

Innervirt werden beide Muskeln fast ausschliesslich vom 2. Kiemenbogenerven, doch hatte einer der Muskeläste auch eine Verbindung mit dem 3. Kiemenbogenerven und dem R. recurrens intestinalis X., die aber sehr fein war.

Ihre Function kann wohl nur in einer Zusammenschnürung der Gegend des 2. Kiemenbogens bestehen. Sie wirken hierbei mit dem M. cephalo-dorso-pharyngeus zusammen. Mit ihm gemeinsam können sie auch das nach hinten verschobene dorsale Ende des 2. Kiemenbogens wieder nach vorn ziehen. Auch ein Einfluss auf die Blut-circulation durch eine Compression des 2. Arterienbogens ist annehmbar.

OSAWA kennt nur einen der beiden Muskeln und rechnet ihn als lateralen, accessorischen Kopf zum Geniohyoideus. Ebenso wie WILDER bei *Siren* giebt er irrthümlicher Weise die Innervation vom Hypoglossus an.

#### 7) M. cephalo-dorso-pharyngeus.

Wie bei *Amblystoma* zerfällt der Muskel in Partes dorsales und eine Pars ventralis. Zu den Partes dorsales rechne ich die noch gesondert an die beiden ersten Ceratobranchialia ansetzenden Levatores arcuum branchialium 1 und 2. Beide sind bei dem 160 cm langen Exemplar vorhanden, bei dem kleinern fehlte der erste.

Der Ursprung und die Innervation konnten nur an letzterm studirt werden.

a) Die Pars dorsalis 1, Levator arcus branchialis 1, welcher nur bei dem grossen, ca. 160 cm langen Exemplar vorhanden war, bildet dort ein ziemlich breites, dünnes Bündel, welches oral an dem 1. Arterienbogen, Carotis interna, vorbei lief und sich dorsal dicht am Ursprung des M. ceratohyoideus internus am Ceratobranchiale 1

anheftete. Ursprung und Innervation waren nicht zu ermitteln. Es ist daher nicht ausgeschlossen, dass der Muskel nur einen abgesprengten Theil des vom 2. Kiemenbogenerven versorgten Levator arcus branch. 2 darstellt.

b) Pars dorsalis 2, Levator arcus branchialis 2 (*Lab*<sub>2</sub>). Er bildet bei dem kleinen, 36 cm langen Exemplar den ersten der 4 auf einander folgenden Muskeln, welche von der Fascia cephalo-dorsalis in einer fast geraden, durch den ziemlich scharf abgesetzten dorsalen Seitenrand der dorsalen Längsmusculatur gebildeten Linie entspringen. Diese starke, breite Fascie deckt, vom Rücken gesehen, die ganze Musculatur als dickes Sehnenblatt zu, welches vorn am Parietale befestigt ist, zwischen den beiden Mm. temporales aber nur durch loses Bindegewebe mit dem Occipitaltheil des Schädels und den Dornfortsätzen des 1. und 2. Wirbels verbunden ist. Mit den Inscriptiones tendineae der dorsalen spinalen Längsmusculatur ist die Fascie dagegen fest verwachsen. Vorn überkleidet sie auch den dorsalen Theil des M. masseter, dessen Fasern zum Theil an ihrer Unterfläche entspringen. Zwischen Masseter und M. cephalo-dorso-mandibularis sendet sie ein Fascienblatt transversal in die Tiefe, welches sich an dem vordern Rande des Paraquadratum anheftet, die Scheide des Muskelgebiets des V. und des VII. bildet und beiden Muskeln zum Ursprung dient.

Seitlich bildet sie hier an der Oberfläche in der nach vorn verlängerten dorsalen Seitenkante der spinalen Längsmusculatur über dem M. cephalo-dorso-mandibularis einen Sehnenbogen mit lateral freiem Rand, von dem nach vorn Fasern des Masseter, nach hinten oberflächlich solche des M. cephalo-dorso-pectoralis ausgehen. Unmittelbar unter dem letztern entspringen hier von der Fascie die des M. lev. arc. branch. 2, indem sie, wie bereits oben erwähnt, die Lücke zwischen der hintern und den beiden vordern Abtheilungen des M. cephalo-dorso-mandibularis durchbrechen.

Der M. levator arcus branch. 2 setzt an der dorsalen Spitze des Ceratobranchiale 2 an und gelangt dorthin zwischen 1. (Carotis interna) und 2. Kiemen-Arterienbogen hindurch.

Er wird von Aesten des 2. Kiemenbogenerven versorgt.

c) Pars dorsalis 3 (*Lab*<sub>3</sub>). Sie entspringt in unmittelbarem Anschluss an den vorstehenden Muskel von der Dorsalfascie. Seine vordersten Fasern werden von denen jenes dachziegelförmig überdeckt. Die Lücke zwischen beiden Muskeln passirt der 2. Arterienbogen. Er setzt an dem obersten Theil des Ligamentum branchio-pectorale an. Bei dem

kleinern Exemplar entspringt ventral davon an dem Bande der zweite *M. ceratopectoralis*, bei dem grossen *Cryptobranchus* die zugehörige Pars ventralis (subpharyngea). Die Pars dorsalis 3 wird von Aesten des 3. Kiemenbogennerven innervirt.

d) Pars dorsalis 4 (*M. dorsopharyngeus* 4). Dieser Muskel ist in fast vollständiger Uebereinstimmung mit dem von *Menopoma* aus mehreren nach der Insertion verschiedenen Abtheilungen zusammengesetzt, welche aber gemeinsamen Ursprung an der Dorsalfascie haben und hier ein breites Blatt darstellen. Auch die Innervation durch den 4. Kiemenbogennerven beweist ihre enge Zusammengehörigkeit. Nach hinten wird er durch den Durchtritt der Arteria pulmonalis vom *M. dorsolaryngeus* abgegrenzt.

α) Das vorderste Bündel (*Lab*<sub>4</sub>) inserirt am Lig. branchio-pectorale, in unmittelbarem Anschluss an die Pars dorsalis 3, gegenüber dem Ursprung der Pars subpharyngea. Den Schlitz zwischen dieser ersten Abtheilung der Pars dorsalis 4 und der Pars dorsalis 3 durchsetzt der 3. Arterienbogen.

β) Ein der Mitte der Pars dorsalis 4 entstammendes kräftiges Bündel (*Dph*<sub>4</sub>) wendet sich lateral von dem übrigen Muskel und vom *M. dorsolaryngeus*, medial von dem Bogen der Arteria pulmonalis schräg nach hinten. Es bildet eine kräftige Endsehne, die an der 3. Inscriptio tendinea des *M. rectus profundus* sich anheftet. Vereinzelte Fasern enden im Bindegewebe etwas weiter vorn und bilden das Rudiment einer bei *Menopoma* unter β beschriebenen besondern vordern Abtheilung.

γ) Der Rest, der weitaus grösste Theil des Muskels (*Dph*<sub>4</sub>), bildet in derselben Weise wie bei *Menopoma* ein am Ursprung und Ansatz breites, an der Mitte sanduhrförmig eingeschnürtes Muskelband, welches medial am *M. dorsolaryngeus* vorbeizieht und sich an der Seite der Trachea und an der Fascienunterlage der ventralen Pharynxwand zu ihrer Seite ansetzt. Das grosse 160 cm lange Exemplar zeigt etwas einfachere Verhältnisse in so fern, als die unter β aufgeführte Abtheilung fehlt und die Insertion der Abtheilung γ auf die Trachea beschränkt ist.

Innervirt wird der ganze Muskel von einer grössern Zahl von dorsalen Aesten, welche alle aus einem als 4. Kiemenbogennerv oder als Vereinigung eines 4. und 5. Kiemenbogennerven zu betrachtenden Nervenstamm hervorgehen. Zum Unterschied von *Menopoma* war eine Betheiligung ventraler Nerven aus dem *R. recurrens intestinalis* X. nicht vorhanden.

e) Pars ventralis m. cephalo-dorso-pharyngei (Pars subpharyngea). Sie entspringt an der Aussenseite des Ligamentum branchio-pectorale als ziemlich kräftiges Bündel und gelangt dorsal von der Arteria pulmonalis in fast rein transversalem Verlauf an die Ventralseite der Trachea, da, wo mit ihr der Truncus arteriosus durch eine feste Bindegewebsmasse verlöthet ist. An diese Bindegewebsmasse inserirt der Muskel in der gleichen Weise wie bei *Menopoma*.

OSAWA hat diese Verhältnisse richtig erkannt, nur die Angabe der Insertion der Mm. lev. arc. br. an der Schluudfascie ist incorrect, und die Beschreibung des M. dorsopharyngeus 4 (dorsotrachealis) ist nicht so vollständig, dass sie den Vergleich mit den andern Urodelen ermöglichte.

Innervation durch den R. recurrens intestinalis X.

#### 8) M. dorsolaryngeus (*Dl*).

Er stimmt mit dem von *Menopoma* vollständig überein. Als ein schmales, parallelfasriges Bündel, welches mit seinem Ursprung unmittelbar an den M. dorsopharyngeus anschliesst und nur durch den Durchtritt der Verbindung der Arteria pulmonalis mit dem 3. Arterienbogen (Ductus Botallii) von ihm geschieden ist, zieht er zunächst ventral und medial und biegt, nachdem er den Bogen der Arteria pulmonalis gekreuzt hat, nach oral um. Während dieser Umbiegung liegt er Anfangs dem M. dorsopharyngeus 4 ventral und lateral an und kreuzt dann dorsal von der Pars subpharyngea des M. cephalo-dorso-pharyngeus diesen und die vier Arterienbogen. Hier ist er schon in unmittelbare Nachbarschaft der Trachea gekommen, an der er durch eine breite sehnige Muskelscheide festgehalten wird. Von hier aus gelangt er in rein oralem Verlauf zum Kehlkopf. Er bildet eine breite Inscriptio tendinea mit den beiden Mm. laryngei, dorsalis und ventralis, und heftet seine Endsehne am Processus muscularis der Cartilago lateralis an.

Innervation durch mehrere Aeste des Truncus intestino-accessorius, welche unter dem ventralen Rande des M. trapezius zu ihrem Ziel gelangen, nicht wie bei *Menopoma* mit dem 4. Kiemenbogennerven Verbindungen haben, und einige feine Zweige des R. recurrens intestinalis X.

#### 9) Die Kehlkopfmuskeln.

Auch sie stimmen fast völlig mit denen von *Menopoma* überein.

Der M. dorsolaryngeus geht am caudalen Ende des Kehlkopfs in eine ziemlich lange Endsehne über, die an den Proc. muscularis der

Cartilago lateralis sich anheftet. An dieser Endsehne entspringen nach beiden Seiten die Mm. laryngei.

Während bei den Salamandriden die Inscriptio tendinea zwischen M. dorsolaryngeus einerseits und den Mm. laryngei andererseits liegt, ist sie hier durch die eigenartige Veränderung des Verlaufs des M. dorsolaryngeus in Folge der Verschiebung des Kehlkopfs nach vorn<sup>1)</sup> zwischen die beiden Mm. laryngei gerückt. Die Endsehne des Dorsolaryngeus bildet die Inscriptio tendinea zwischen den beiden Mm. laryngei, die hier ausserordentlich breit, breiter als bei *Menopoma* sind. Auch hier ist die Faserrichtung keine rein transversale. Namentlich der ventrale richtet seine Fasern schräg ventral und oral zur Mittellinie.

Caudal vom Muskelvorsprung umkreisen die Cartilago lateralis, wie gewöhnlich, die Ringfasern des M. constrictor laryngis.

Innervirt werden diese 3 Muskeln vom N. laryngeus recurrens, welcher aus dem R. recurrens intestinalis X. stammt. Derselbe kreuzt den Bogen der Art. pulmonalis lateral und ventral, den Stamm derselben am Ursprung aus dem Truncus dorsal, schlingt sich also hier um die Arteria pulmonalis nach innen. Ihm sind auch feine Aeste für den M. dorsolaryngeus beigesellt.

#### B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

Auch in ihrem Gebiet findet sich weitgehende Uebereinstimmung mit *Menopoma*.

1) M. geniohyoideus (medialis), rectus hypobranchialis superficialis anterior.

Der Ursprung am Unterkiefer ist der gleiche wie bei allen andern Urodelen. Auch bei *Cryptobranchus* ist er ein kräftiger, breiter, parallelfasriger Muskel. Sein Ansatz stimmt bei dem kleinern Exemplar völlig mit dem bei *Menopoma* überein.

a) Der mediale Haupttheil setzt sich an einem Sehnenbogen an, welcher in der Mitte den hier aus der Tiefe hervortretenden Abdominohyoideus überspannt und an dessen medialem Ende der M. sternohyoideus entspringt, an dessen lateralem Ende die zu einem Bauch vereinigten Mm. subarcuales obliqui ansetzen.

b) Der seitliche Theil des Muskels ist bei dem kleinen Exemplar rechts ebenso stark entwickelt wie bei *Menopoma* beiderseits, links

1) Der Kehlkopf ist hier noch weiter nach oral gewandert als bei *Menopoma*; sein vorderes Ende mit dem Eingang liegt in einer Linie, welche die Grenze des vordern und mittlern Drittels des Hypobranchialis 2 der einen Seite mit der der andern verbindet.

besteht er dagegen nur aus wenigen Fasern. Er setzt wie dort zu beiden Seiten der Verbindung zwischen Cerato- und Hypobranchiale 2 an der lateral-oralen und ventralen Fläche dieser Knochen an.

Dem grossen Exemplar von *Cryptobranchus* fehlt der Theil beiderseits.

Innervation vom N. hypobranchialis.

2) *M. genioglossus*.

Wie bei *Menopoma* ist er auch hier sehr schwach entwickelt. Er besteht nur aus einzelnen Fasern, welche dorsal vom *M. geniohyoideus* am Unterkiefer entspringen und an die Schleimhaut der *Plica hyomandibularis* treten. Die mittlern Fasern beider Seiten durchkreuzen sich. Ein Theil der Fasern gelangt bis zum Hyoidbogen.

3) *M. sternohyoideus, rectus superficialis hypobranchialis posterior*.

Er entspringt als schmales, aber ziemlich dickes Bündel, mit dem der andern Seite verschmolzen, an dem medialen Theil des oben beschriebenen Sehnenbogens, welcher hier die 1. *Inscriptio tendinea* zwischen Unterkiefer und Sternum bildet. Auf dieselbe folgen noch zwei *Inscriptiones*, welche, wie bei *Menopoma*, seitlich in die des *Abdomino-hyoideus* übergehen. Auch hier sind die oberflächlichen Schichten des letztern zum *Rectus superficialis* zu rechnen, können vom *R. profundus* aber nicht abgesondert werden.

Innervation vom N. hypobranchialis und vom 4. Spinalnerven.

4) *M. rectus profundus hypobranchialis (Abdomino-hyoideus)*.

Er entspringt mit kurzer kräftiger Sehne von dem mittlern unpaaren Theil der *Copula (Manubrium)* zwischen den beiden *Hypobranchialia 1* und von der Verbindung jener mit diesen. Die lateralen Theile gehen mit ihrem Ursprung auf die hintere Kante und ventrale Seite der vordern paarigen Knorpelplatte der *Copula* über und durchziehen die Lücke zwischen *Hypobranchiale 1* und 2. Die medialen und oralen zwei Drittel des letztern werden so ganz in die Substanz des Muskels eingebettet, ohne dass aber Muskelfasern von dem Knochen entspringen.

Einen 3. Ursprungspunkt findet der Muskel an der Austrittsstelle der Arterienbogen aus dem Herzbeutel. Caudal und oral von derselben gehen Muskelfasern von der festen Bindegewebsmasse aus, durch die der Herzbeutel mitsammt dem *Truncus arteriosus* hier an der *Trachea* befestigt ist. Die oral vom *Truncus* entspringenden Muskelbündel sind ziemlich zahlreich, sie gehen beiderseits von der Mittel-

linie der Trachea aus. Diese Muskelfasern schliessen sich in caudalwärts gerichtetem Verlauf dem Muskel an.

5 Inscriptiones tendineae durchsetzen den Muskel bis zum Sternum, von denen aber, wie bei *Menopoma*, nur die ersten beiden durch Vermittlung des M. sternohyoideus bis zur Mittellinie gelangen, während die andern in einiger Entfernung von der Mittellinie schräg nach hinten abbiegen und an der Vorderseite des Sternums endigen. Der M. omohyoideus befestigt sich mit seinen lateralen Theilen an der 2., mit seinen medialen, hintern Theilen an der 3. dieser Zwischensehnen. An der 3. setzt sich die Abtheilung  $\beta$  des M. dorsopharyngeus an, und in die 2. geht das Ligamentum branchio-pectorale über. Die ersten 4 Zwischensehnen sind mit dem Herzbeutel verwachsen.

Innervation durch den N. hypobranchialis und ventrale Aeste des 3. und 4. Spinalnerven.

OSAWA bezeichnet mit M. sternohyoideus den ganzen Rectus zwischen Sternum und Hyoid, Rectus profundus und superficialis zusammen. Nur die vorderste Abtheilung des Rectus hypobranchialis superficialis posterior bis zu seiner 1. Inscriptio tendinea, die directe Fortsetzung des Geniohyoideus nach hinten, trennt er als medialen accessorischen Kopf des Geniohyoideus vom Sternohyoideus, den vordern M. subarcualis obliquus rechnet er zum Geniohyoideus, den hintern kennt er nicht.

### 3. Nerven.

#### 1) N. facialis.

Bei *Cryptobranchus* wurde von einer Darstellung des Nervenursprungs am Gehirn und des Verlaufs des Facialisstammes in der Schädelwand sowie des N. palatinus und der mit dem Trigeminus verbundenen Nerven (Nn. ophthalmicus superficialis und maxillaris superior) abgesehen.

Der Theil des Facialis, welcher nach Abzug dieser Nerven übrig bleibt, tritt, wie bei allen Urodelen, unmittelbar hinter der ventralen Befestigung des Quadratum am Petrosum aus diesem hervor und theilt sich in die bei allen Urodelen typischen Aeste:

a) Der N. cutaneus mandibulae lateralis entsendet auf seinem Wege zwischen Quadratum und M. cephalo-dorso-mandibularis eine Reihe von feinern Hautästen, welche etwas dorsal vom Stamm in den gleichen Zwischenraum unter die Haut gelangen. Sie wenden sich hier grössten Theils caudalwärts und gehen vielfache Verbindungen mit den Nervi cutanei occipitales des Vagus und auch solche mit Aesten

des R. ophthalmicus superficialis des Trigeminus ein. Die Stelle, an welcher der Nerv zwischen Trigeminus- und Facialismusculatur zur Oberfläche gelangt, liegt bei *Cryptobranchus* weiter dorsal als bei allen andern Urodelen. Der Nerv verläuft dann unter Abgabe zahlreicher kräftiger Hautäste für die Gegend hinter dem Auge nach vorn, und zwar dorsal von der Stelle, an welcher der N. cutaneus mandibulae lateralis trigemini unter die Haut tritt, zieht er an dem M. masseter vorbei und senkt sich da, wo seine vordersten Fasern am Unterkiefer ansetzen, in einen Knochencanal, in dem er bis nach vorn verläuft und aus dem er eine Reihe von Aesten austreten lässt.

OSAWA bezeichnet den Nerven als R. maxillaris, kennt den Verlauf im Knochencanal nicht.

b) Der N. cutaneus mandibulae medialis ist bis unter die Haut dicht über dem Kiefergelenk unverzweigt, wendet sich hier medial um den Unterkiefer und dann nach vorn, um sich an der Haut der Intermandibularregion wie bei den andern Urodelen zu verzweigen. Er bildet hier mancherlei Verbindungen mit den Hautästen des R. intermandibularis trigemini. Nicht immer zeigt er den bei den übrigen Urodelen typischen Zerfall in 2 Aeste.

OSAWA bezeichnet den R. cut. mand. med. als R. mentalis.

c) Der N. alveolaris wendet sich von seinem mit dem R. jugularis gemeinsamen Austritt aus der Schädelwand zunächst eine kurze Strecke caudalwärts, um erst dann ventral umzubiegen und in der gewöhnlichen Weise an der medialen Seite des Quadratum zu verlaufen.

Sein Eintritt in den Knochencanal an der medialen Seite des Unterkiefers und seine Verzweigung ist die gleiche wie bei *Menopoma*.

d) Der R. jugularis setzt sich auch hier aus zwei Theilen zusammen, von denen der aus dem Glossopharyngeus stammende etwa um ein Drittel an Umfang geringer ist als der Facialisantheil. Beide vereinigen sich in einiger Entfernung vom Austritt des Facialis zu einem ziemlich kräftigen Stamm, nachdem der Facialisantheil bereits vorher mehrere Muskeläste für die tiefe, hintere Portion des M. cephalo-dorso-mandibularis entsandt hat.

Der Stamm gelangt dann zwischen der eben genannten und der vordern Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis, sie mit Muskelästen versorgend, schräg nach hinten und lateral unter den M. cephalo-dorso-pectoralis und zerfällt hier in mehrere Aeste, von denen

α) die einen caudal sich an der hintern, an der Dorsalfascie entspringenden Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis verzweigen



und auch mit einigen Hautästen sich an dem Geflecht betheiligen, deren Hauptantheil die Kiemenbogennerven liefern.

β) Zwei kräftige Aeste versorgen den *M. cephalo-dorso-pectoralis*. Einer durchbohrt ihn, der andere schlingt sich um seinen vordern Rand zur Oberfläche, an welcher beide in ihre Endzweige zerfallen. Auch feine Hautäste enthält der Nerv.

γ) Der stärkste Ast biegt hinter dem Kiefergelenk ventral um und verzweigt sich am *M. interhyoideus*. Er hat stets eine Verbindung mit dem *R. intermandibularis trigemini*. Auch er führt sensible Fasern für die Haut der Intermandibularregion.

δ) Mit den Muskelästen für die hintere Abtheilung des *M. cephalo-dorso-mandibularis* gemeinsam oder neben ihnen verlassen den Stamm mehrere, rechts 4, links 2, feine Nerven, die einen eigenthümlichen Verlauf nehmen. Sie schlingen sich um den hintern Rand dieses Muskels nach innen und gelangen so in das Bindegewebe vor dem *M. ceratohyoideus (internus)*, indem sie sich vielfach mit einander verflechten. Rechts hatte einer dieser Nerven auch eine Verbindung mit einem Hautast des *Glossopharyngeus*. Die Endigung dieser Nerven war nicht ganz sicher festzustellen. Sie schienen sich im Bindegewebe zu verlieren. In den *M. ceratohyoideus (internus)* gelangten sie nicht. Die ventralsten waren oral neben dem Seitenrande des *Ceratohyale* bis zu dessen vordern Ende zu verfolgen.

Diese Nerven entsprechen nach Lage und Anordnung denen, welche bei den Salamandridenlarven und bei *Siredon* den *M. ceratohyoideus externus* versorgen. Bei *Siredon* überdauern sie den Untergang des Muskels und sind als weisse Stränge auch nach der Metamorphose in dem Bindegewebe, an dessen Stelle vorher der Muskel gelegen hatte, nachzuweisen. Erst einige Zeit nach der Metamorphose gehen sie verloren. Bei *Amblystomen* findet man längere Zeit nach derselben nur noch spärliche Reste der Bindegewebsstränge von der Configuration der frühern Nerven, in denen Nervenfasern nicht mehr nachzuweisen sind.

Die bei *Cryptobranchus* gefundenen Nervenrudimente lassen keinen Zweifel über den gleichen Zusammenhang. Es muss aus ihnen gefolgert werden, dass *Cryptobranchus* ein Larvenstadium hat, in welchem ein *M. ceratohyoideus externus* vorhanden ist.

Den *R. alveolaris* bezeichnet OSAWA nach dem Vorgang von G. RUGE und andern Autoren als *Chorda tympani*. Auch ich sehe ihm, im Gegensatz zu meiner frühern Angabe, als ein Homologon derselben an. Den *R. jugularis* beschreibt OSAWA unvollständig. Die

IX.-VII.-Anastomose hat er gesehen, macht aber keine genauern Angaben über sie.

2) Nn. glossopharyngeus und vagus.

Die Lage des Ganglions ist die gleiche wie bei den bisher beschriebenen Urodelen. Von der dorsalen Seite wird es von der spinalen Längsmusculatur bedeckt, deren tiefste Schicht von dem Musculus rectus capitis gebildet wird. Dieser entspringt am Hinterhaupt an der dorsalen Peripherie des Foramen occipitale magnum und von den hintersten Theilen der knöchernen Gehörkapsel und gelangt mit schräg nach medial und caudal gerichtetem Faserverlauf zum 1. Wirbelbogen. Erst nach seiner Wegräumung tritt das Ganglion zu Tage. Es liegt in der Bucht, welche vom Condylus occipitalis und von der knöchernen Labyrinthkapsel gebildet wird.

Die typischen Beziehungen der Kiemennerven zu den Arterienbogen, welche auch hier interessante Besonderheiten aufweisen, machen eine etwas eingehendere Beschreibung derselben an dieser Stelle nothwendig.

*Cryptobranchus* hat 4 Arterienbogen. Der Truncus arteriosus ist da, wo die Arterienbogen aus ihm hervorgehen, an der Umschlagstelle des parietalen in das viscerele Pericard durch eine feste Bindegewebsmasse mit der ventralen Wand der Trachea verlöthet. Von dieser Bindegewebsmasse entspringen Bündel des M. rectus profundus. Die Arterienbogen wenden sich von dieser Stelle dorsal vom M. rectus profundus lateralwärts, dorsal von ihnen liegt die Pars subpharyngea des M. cephalo-dorso-pharyngeus. Bis zum seitlichen Rande des Rectus liegen sie einander dicht an und sind von einer gemeinsamen Bindegewebsmasse umschlossen. Von hier aus aber weichen sie von einander.

Der 1. Arterienbogen (Carotis communis), welcher viel schwächer ist, etwa halb so stark im Durchmesser wie die 3 andern, ziemlich gleich starken, zieht dorsal von den Mm. subarcuales obliqui lateral- und oralwärts und biegt um ihren vordern Rand seitlich und dorsal um. Hier bildet er die sogenannte Carotisdrüse, von der 3 Arterienstämme ausgehen.

Die Carotisdrüse zeigt, ähnlich wie bei *Amblystoma*, einen sehr einfachen Bau. Die Carotis communis endet mit einem etwas erweiterten Hohlraum, von dem aus bei dem von mir untersuchten Exemplar 6 Oeffnungen in eine kurze, cavernöse Masse führen, aus welcher die Arteria carotis externa und interna hervorgehen. Die grösste, am meisten ventral gelegene Oeffnung führt unmittelbar in die Carotis externa.

Der Verlauf dieses Gefässes am medialen Rande des *M. ceratohyoideus* und seine Verzweigung bieten keine Besonderheiten und blieben im Einzelnen ununtersucht. Die *Carotis interna* setzt die Richtung des Arterienbogens fort. Sie liegt, in dorsaler Richtung verlaufend, dem *Ceratobranchiale 1* an und biegt vor dem *M. levator arc. branchialis 1* bzw. *2* nach innen um. Ueber der dorsalen Pharynxschleimhaut empfängt sie hier durch die Verbindung mit dem Aortenbogen einen mächtigen Zuwachs. Von hier an wendet sie sich nach oral zur Schädelbasis.

Die dritte Arterie, welche aus der *Carotisdrüse* an ihrer dorsalen caudalen Ecke hervorgeht, stellt eine Collaterale der äussern Strecke der *Carotis interna* bis zur Umbiegungsstelle am vordern Rande des *Levator arc. br. 2* dar. Es ist eine kleine Arterie, welche in flachem Bogen caudal neben der *Carotis interna* herläuft und an der genannten Umbiegungsstelle in diese wieder einmündet. In ihrer ventralen Hälfte hat diese Collaterale eine kleine Abzweigung. Dieser kleinen Seitenarterie sitzt ein ziemlich grosses Epithelkörperchen an. Sie löst sich in ihm in Capillaren auf, die sich, wie es scheint, zu einem abführenden Gefäss sammeln, welches in die Collaterale wieder einmündet. Aber auch eine feine Vene zur *Vena jugularis externa* liess sich nachweisen.

Wir haben hier also ganz ähnliche Verhältnisse vor uns wie im Pigmentkörper bei *Amblystoma*, nur dass das Pigment fehlt oder nur in unscheinbaren Resten vorhanden ist. Dass diese Collaterale bei *Cryptobranchus* mit ihrer Abzweigung für den Epithelkörper als Rudiment der Gefässe des 1. Kiemenbüschels und -plättchens der Larve aufgefasst werden muss, ergibt dieser Vergleich mit *Amblystoma* von selbst.

Der 2. Arterienbogen passirt den Schlitz zwischen den beiden *Mm. subarcuales obliqui*, wie bei den Larven der Salamandriden die Lücke zwischen den gleichen Muskeln. Er läuft dann an der Seite des *Ceratobranchiale 2* dorsalwärts und biegt mit scharfer Wendung in der Spalte zwischen *Levator arcus branch. 2* und *3* nach medial und oral um, durchquert diese Spalte und nimmt unmittelbar medial von ihr den 3. Arterienbogen auf, um so den Stamm des Aortenbogens zu bilden. An der Umbiegungsstelle mündet, wie bei der *Carotis interna*, eine kleine Collaterale in den 2. Arterienbogen ein, welche an seiner Seite nur wenig weiter ventral entspringt. Mit dem Epithelkörper des *Carotisbogens* und seiner Collaterale ist er in eine gemeinsame Bindegewebsmasse eingebettet, und in dieser Bindegewebsmasse, welche etwas fester und dichter ist als das lose sub-

cutane Bindegewebe der Umgebung, sich von ihm aber nicht etwa scharf abhebt, fand sich rechts bei dem 36 cm langen Exemplar ein zweites, sehr kleines Epithelkörperchen, dessen Gefäßversorgung nicht zu ermitteln war. Von der Collaterale des 2. Arterienbogens schien sich keine Arterie abzuzweigen.

Ganz die gleichen Verhältnisse bietet der 3. Arterienbogen, welcher dorsal den Schlitz zwischen Levator arc. br. 3 und 4 passirt. Auch hier fand sich die kleine Collaterale, nur ein Epithelkörperchen fehlte an derselben. An der rechten Seite aber zeigte sie in ihrer Mitte eine Auflösung in ein kleines Gefäßknäuel, aus dem auch eine feine Vene zur Vena jugularis externa führte.

Auch die Collaterale des 3. Arterienbogens wird von der gemeinsamen Bindegewebsmasse der beiden ersten mit eingeschlossen.

Dass in diesen Bildungen das Homologon des Pigmentkörpers von *Amblystoma* vorliegt, kann, wie mir scheint, keinem Zweifel unterliegen. Es wird dadurch bewiesen, dass auch *Cryptobranchus* ein Larvenstadium mit 3 Kiemenbüscheln hat.

Der 4. Arterienbogen bietet völlig die gleichen Verhältnisse wie beim erwachsenen Salamander. An derselben Stelle wie beim Salamander liegt auch hier ihm dorsal der ziemlich grosse Suprapericardialkörper an, der auch bei *Cryptobranchus* nur an der linken Seite vorhanden ist.

Von demselben gehen 7 Nervenstämme aus, der N. glossopharyngeus, der 2. und 3. Kiemenbogensnerv, der Truncus intestino-accessorius mit dem 4. Kiemenbogensnerven, die Nn. cutanei occipitales, der N. lateralis superior und medius.

1) Der N. glossopharyngeus. Er theilt sich beim Verlassen des Ganglions sofort in 3 Aeste, die IX.-VII.-Anastomose, den R. praetrematicus IX. mit den Rr. pharyngei und den R. posttrematicus.

a) R. communicans cum N. faciali (IX.-VII.-Anastomose) ist sehr kräftig. Er verläuft dorsal von dem mächtigen Lig. hypetrosum und gesellt sich, ohne auf seinem Wege irgend welche Zweige zu entsenden, dem Facialisantheil des R. jugularis in einiger Entfernung von seinem Austritt bei (vgl. oben).

b) R. praetrematicus gelangt in rein transversalem Verlauf, unter Abgabe mehrerer Rr. pharyngei dorsales, ventral unter dem Lig. hypetrosum hindurch an die Innenseite des Ceratohyale, an der er bis zur Zungengegend zu verfolgen ist. Sein Stamm begleitet Anfangs die vordere Kante des Ceratohyale, löst sich aber bald in eine grössere Zahl feiner Aeste auf. Die Rr. pharyngei dorsales biegen lateral um

die Carotis interna um und verlaufen nach medial und oral. Sie gehen mit Aesten des R. palatinus VII. Verbindungen ein.

c) R. posttrematicus wendet sich schräg caudal und lateral zum hintern Ende des Ceratohyale und biegt hier zu dessen Aussenseite ventral um. Er gelangt so links an die Seite des M. ceratohyoideus (internus), die er, allmählich nach oral umbiegend, bis nach vorn begleitet, sich dabei dem medialen Rande des Muskels mehr und mehr nähernd. Rechts durchsetzt der Nerv den Muskel wie bei *Menopoma* und giebt die unten aufgeführten Zweige an denselben ab. An dem Ansatz dieses Muskels kreuzt seine Endverzweigung dessen Rand und dringt nach dorsal zwischen Hyoid- und 1. Kiemenbogen als R. lingualis in die Zunge ein.

Auf dieser Strecke giebt er eine grosse Zahl von Aesten ab:

α) Rr. cutanei jugulares, mehrere, links 3, rechts 4 Nervenzweige, welche vom hintern Rande des M. cephalo-dorso-pectoralis unter die Haut treten und hier mit Aesten des Facialis und des folgenden Kiemenbogennerven ein Geflecht bilden.

β) Rr. musculares für den M. ceratohyoideus (internus). Sie nehmen zum Theil einen rückläufigen Weg, indem sie ziemlich weit ventral an der Seite des Muskels vom Nervenstamm entspringen, dann nach dorsal umbiegen und, sich um seinen dorsalen Rand schlingend, von innen her in den Muskel eintreten.

γ) Schleimhautäste für die den 1. Kiemenbogen und dem M. ceratohyoideus deckende Schleimhaut.

δ) Einen Verbindungsast mit dem 2. Kiemenbogennerven.

ε) R. cutaneus retrocurrans. Er zweigt sich etwa im Querschnitt des untern Randes der Thyreoidea vom Stamm ab, verläuft nach median, kreuzt die Vena thyreoidea dorsal und wird von da an von einem Aste der Carotis externa begleitet, mit der zusammen er den Seitenrand des M. geniohyoideus passirt und nun die hintersten Bündel des M. interhyoideus in einiger Entfernung von der Mittellinie durchsetzt. So gelangt er unter die Haut, an deren knospenförmigen Organen er endigt.

ζ) Seine Endverzweigung nimmt der Glossopharyngeus als R. lingualis in dem Raum zwischen Hyoid und 1. Kiemenbogen mit einer grössern Zahl von Aesten, von denen mehrere die knorpelige Endplatte der Copula durchsetzen, um so in die Zunge zu gelangen. Einige feine Nerven schienen auch in der Sehne des M. ceratohyoideus (internus) und am Perichondrium des Hyoidbogens zu endigen.

2) Der 2. Kiemenbogennerv entspringt unmittelbar hinter dem Glossopharyngeus vom Ganglion und ist hier auch von dem 3. Kiemenbogennerven an seinem Ursprung völlig geschieden. Er verläuft durch den Spalt zwischen Schädelportion des Trapezius und Levator scapulae lateral und caudal und biegt um das Lig. hyocostarium unmittelbar hinter dem Dorsalende des Ceratohyale nach lateral und ventral um. Er passirt hier den vordern Rand des M. levator arcus branch. 2.

Auf dieser Strecke giebt er

a) einen kräftigen R. pharyngeus dorsalis ab, welcher zwischen Carotis interna und 2. Arterienbogen hindurch zur Schleimhaut des Mundhöhlendachs gelangt, wo er mit Aesten des IX. und 3. Kiemenbogennerven das dorsale Pharynxgeflecht bildet;

b) da, wo der Stamm den vordern Rand des M. levator arcus br. 2 passirt, entsendet er 2 kräftige Muskeläste für diesen.

Er verläuft dann zwischen 1. und 2. Arterienbogen am Ceratobranchiale 2 ventralwärts, und nachdem er die Carotis communis dorsal gekreuzt hat, zieht er am medialen Rande des M. ceratohyoideus internus weiter nach vorn, um sich mit seinem stärkern Endast durch den Zwischenraum zwischen Hypobranchiale 1 und 2 nach dorsal zur Schleimhaut des Rachens seitlich vom Kehlkopf zu begeben. Seine Verzweigungen reichen nach vorn bis zur hintern Zungengegend.

Während dieses Verlaufes entsendet er

c) mehrere (4) Rr. cutanei jugulares, welche mit denen des Glossopharyngeus und des 3. Kiemenbogennerven das bereits oben erwähnte Hautgeflecht bilden. Ein kleiner Zweig eines dieser Hautnerven begiebt sich zu dem der Gefäßschlinge des 1. Arterienbogens anhaftenden Epithelkörperchen. Ob er dort endigte, war nicht sicher festzustellen.

d) Ein kräftiger Schleimhautast begiebt sich am Ursprung des vordern M. subarcualis obliquus in den Zwischenraum zwischen Ceratobranchiale 1 und 2 und versorgt die Schleimhaut, welche letzteres und die zwischen beiden ausgespannte straffe Membran bedeckt.

e) Ein feiner Nerv passirt ventral den Zwischenraum zwischen 1. und 2. Arterienbogen etwas medial von der Carotisdrüse und zerfällt hier in feine Fäden, welche an der Carotisdrüse und an der Carotis externa und communis sich verzweigen. Von demselben Stämmchen geht ventral vom 1. Arterienbogen und von der Carotis externa eine feine Nervenverbindung zum Glossopharyngeus. Da der

1. Arterienbogen und die Carotisdrüse dem Innervationsgebiet des Glossopharyngeus zuzurechnen sind, so ist anzunehmen, dass die erwähnten Nerven für diese Theile durch die beschriebene Nervenverbindung aus dem Glossopharyngeus stammen.

f) Rr. musculares für die Mm. subarcuales obliqui. Zwei ziemlich kräftige Nerven, welche dorsal von der Carotis communis zu den Muskeln gelangen. Einer derselben verbindet sich mit einem feinen Aste des 3. Kiemenbogennerven.

g) Der Rest bildet den bereits oben beschriebenen Schleimhautnerven für die Gegend seitlich vom Kehlkopf bis zur hintern Zungenregion. Er biegt dorsal von der Carotis communis nach oral um und ist daher als R. recurrens des 2. Kiemenbogennerven zu bezeichnen. Fast der ganze Nerv gelangt durch den Zwischenraum zwischen Hypobranchiale 1 und 2. Ein kleiner Seitenzweig nur verläuft ventral vom Hypobranchiale 2, zwischen diesem und den Mm. subarcuales obliqui, medianwärts und verzweigt sich weiter hinten an der Schleimhaut zur Seite der Trachea.

3) Der 3. Kiemenbogennerv. Er entspringt unmittelbar hinter dem 2. am Ganglion und läuft neben ihm bis zu dem Ligamentum hyo-vertebrale; unmittelbar darauf scheiden sich ihre Wege durch den M. levator arcus branch. 2. Während der 2. Kiemenbogennerv vor diesem vorbeizieht, tritt der 3. durch die Lücke zwischen Lev. arc. br. 2 und 3. Zwischen 2. und 3. Arterienbogen zieht er dann ventralwärts. Das Endstämmchen gelangt durch die Lücke zwischen 2. und 3. Arterienbogen, nach oral umbiegend, als R. recurrens zur ventralen Pharynxschleimhaut an der Seite der Trachea.

Er entsendet folgende Zweige:

a) R. pharyngeus dorsalis. Ein kräftiger Nerv, welcher wie bei Siredon den Winkel passirt, welcher durch die dorsale Vereinigung des 2. und 3. Arterienbogens gebildet wird.

b) R. muscularis für die Pars dorsalis 3 des M. cephalo-dorsopharyngeus, versorgt diesen Muskel und hat ausserdem eine feine Verbindung mit dem für die Pars dorsalis 4 bestimmten motorischen Nerven des 4. Kiemenbogennerven.

c) Mehrere (2) Rr. cutanei jugulares, die sich mit dem oben bereits genannten Hautgeflecht verbinden.

d) Zwei kräftige Schleimhautnerven, welche vor dem Ansatz der Pars dorsalis 3 am Lig. branchio-pectorale zur seitlichen Rachenschleimhaut treten.

Durch die Abgabe dieser Nerven ist der Stamm fast erschöpft. Den Rest bildet ein winziges Fädchen, welches sich am hintern *M. subarcualis obliquus* in feine Endverzweigung auflöst.

e) Ein feines Aestchen verbindet sich mit den Muskelästen des 2. Kiemenbogennerven für den eben genannten Muskel.

Dieses Verbindungsästchen nimmt einen feinen Nerven auf, welcher ventral vom 3. und 4. Arterienbogen verläuft und aus dem *R. recurrens intestinalis X* stammt.

f) Der Rest stellt den schon erwähnten *R. recurrens* des 3. Kiemenbogennerven dar, welcher zur ventralen Pharynxschleimhaut gelangt.

4) Der 4. Kiemenbogennerv. Während der 3. Kiemenbogennerv nur in so fern Reductionen zeigt, als sein ventraler Endast sehr schwach war, bildet der 4. Kiemenbogennerv ein Rudiment, dessen Rückbildung etwa ebenso weit vorgeschritten ist wie bei den Salamandriden. Es sind von ihm nur noch die motorischen Aeste übrig geblieben, welche die *Pars dorsalis 4* des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* versorgen. Diese entspringen auch bei *Cryptobranchus* nicht gesondert vom IX.-X.-Ganglion, sondern sind dem *Truncus intestino-accessorius* angegliedert worden. Nicht weit von dem Abgang dieses Stammes vom Ganglion verlassen ihn bei dem von mir untersuchten kleinern Exemplar 2 ziemlich feine Aeste, welche unter dem ventralen Rande des *M. trapezius* zu der Innenseite der *Pars ventralis 4*, und zwar dorsal von der Verbindung der *Art. pulmonalis* mit dem 3. Arterienbogen gelangen. Der vordere hat eine bereits oben erwähnte feine Verbindung mit dem dorsalen motorischen Aste des 3. Kiemenbogennerven, und die beiden Theile des 4. Kiemenbogennerven bilden in ihrer peripherischen Verteilung an dem Muskel vielerlei Verbindungen unter einander. Die Endäste sind zwischen den Muskelbündeln weit ventralwärts zu verfolgen, ohne dass der Abgang von Schleimhautästen festzustellen war, und es scheint, als wenn diese im ventralen Bereich wenigstens gänzlich fehlen. Dorsal dagegen findet sich ein vom *Truncus intestino-accessorius* entspringender *R. pharyngeus dorsalis*, welcher mit den motorischen Aesten für die *Pars dorsalis 4* durch eine Schlinge verbunden ist. Er sendet seine Aeste der Schleimhaut medial von diesem Muskel und ist daher möglicher Weise als ein Bestandtheil des 4. Kiemenbogennerven aufzufassen.

5) Der Verlauf des *Truncus intestino-accessorius*, des stärksten Stammes, welcher das Ganglion an seinem caudalen Ende verlässt, ist der nämliche wie bei allen andern Urodelen. Er liegt zunächst medial vom *M. trapezius* zwischen diesem und *M. levator*



scapulae, tritt dann unter dem ventralen Rande des erstern hervor und theilt sich hier in seine Endäste, den N. lateralis inferior, den R. recurrens intestinalis und die Rr. intestinales. Bis zu dieser Theilung entsendet er folgende Aeste:

a) Rr. musculares für den M. dorso-laryngeus, 2 ziemlich feine Nerven, welche unter dem ventralen Rande des M. trapezius hervortreten und, diesen umschlingend, sich von der medialen Seite her in den M. dorso-laryngeus einsenken.

b) Rr. musculares für den M. trapezius, mehrere kräftige Stämme, welche sich von der medialen Seite her in den Muskel einsenken. Einer desselben schlingt sich um den hintern Rand des Muskels und versorgt den M. dorso-pectoralis, welcher als eine abgesprengte Partie des Trapezius anzusehen ist.

c) Rr. pharyngei dorsales. Mehrere feine Nerven, von denen einer, wie bereits oben erwähnt, mit dem 4. Kiemenbognerven in Verbindung steht.

d) Der an der Theilungsstelle entspringende N. lateralis inferior bietet in seinem Verlauf nichts Bemerkenswerthes.

e) R. recurrens intestinalis X. Er schlingt sich lateral um die Arteria pulmonalis herum. Kurz bevor er dieselbe lateral und ventral kreuzt, giebt er einen feinen Ast ab, welcher medial von der Arterie zum M. dorso-laryngeus tritt. Er ist als ein dem Stamm secundär angegliederter Nerv aufzufassen. Der R. recurrens entsendet alsdann folgende Nerven:

α) einen R. pulmonalis, welcher die Art. pulmonalis zu den Lungen begleitet;

β) Rr. musculares für die Pars ventralis des M. cephalo-dorso-pharyngeus;

γ) Rr. pharyngei ventrales und tracheales für die Schleimhaut des Rachens neben der Trachea und die jener selbst;

δ) einen feinen Nerven, welcher um die ventrale Seite der Arteria pulmonalis tritt und sich hierbei theilt. Ein feines Fädchen verläuft an ihr medianwärts zum Truncus arteriosus, R. cardiacus anterior. Der Rest, ein sehr feines Fädchen, kreuzt den 3. Arterienbogen und verbindet sich mit dem 3. Kiemenbognerven;

ε) ein kräftiger Nerv ist der N. laryngeus, welcher, der abgeänderten Lage des Kehlkopfs entsprechend, einen von der Regel abweichenden Verlauf nimmt. Er zweigt sich von einem Muskelast für die Pars ventralis des M. cephalo-dorso-pharyngeus ab, kreuzt diesen Muskelbauch dann dorsal und begleitet mit der von der Art. pulmonalis

entspringenden Arteria laryngea zusammen den medialen Rand des M. dorso-laryngeus nach oral. Er zerfällt schon bald in mehrere (3) Aeste, von denen der eine dem eben genannten Muskel auf diesem Wege mehrere feine Aeste sendet. Am Kehlkopf angelangt, zerfällt der Nerv in feine Endäste für die Mm. laryngei dorsalis und ventralis und den M. sphincter aditus laryngis. Auch der Schleimhaut sendet er sensible Aeste.

6) Die Nn. laterales superior und medius entspringen getrennt vom Ganglion, der erstere dorsal vom 3. Kiemenbogennerven, der letztere dorsal vom Truncus intestino-accessorius. Ihr Verlauf bietet nichts Bemerkenswerthes.

7) Die Nn. cutanei occipitales gehen, zu einem mächtigen Stamm vereinigt, dorsal vom Glossopharyngeus vom Ganglion ab. Verlauf und periphere Verbreitung bieten ebenfalls nichts Erwähnenswerthes.

OSAWA hat die Vagusgruppe nicht vollständig genug beschrieben, um im Einzelnen die Aeste mit denen der übrigen Urodelen zu vergleichen. Auf einen Versuch, seine Befunde mit den meinigen zu identificiren, muss ich noch verzichten.

#### 4) N. hypobranchialis.

Er setzt sich aus Bestandtheilen der ventralen Aeste des 1., 2. und 3. Spinalnerven zusammen.

Bei dem von mir untersuchten kleinen, 36 cm langen Exemplar fehlte ein occipitaler Nerv. An der Stelle, an welcher der Nerv bei *Menopoma* die Schädelwand verlässt, fand sich auch kein Loch.

M. FÜRBRINGER<sup>1)</sup> fand bei *Cryptobranchus* die Reste eines Nerven, welcher als ein spino-occipitaler anzusehen war.

Der 1. Spinalnerv tritt, wie bei allen Urodelen, durch ein Loch des 1. Wirbels dorsal von der occipitalen Gelenkfläche nach aussen. Eine dorsale Wurzel und ein Spinalganglion fehlen ihm. An der Seite des 1. Wirbels theilt er sich in einen dorsalen Ast, welcher zwischen M. rectus capitis (minor) und dorsaler Längsmusculatur sich verzweigt, und einen ventralen Ast, welcher schräg caudal und lateral die hypaxonische Längsmusculatur durchsetzt und an ihrer ventralen Seite, dicht am lateralen Rande derselben, aus ihr hervortritt. Ausser Muskelästen giebt er da, wo er die Art. vertebralis collateralis kreuzt, auch einen feinen sympathischen Nerven ab, welcher an der genannten Arterie zum Geflecht des Aortenbogens gelangt.

1) In: Festschrift für GEGENBAUR.

Der Rest des ventralen Astes kreuzt dann den N. intestinalis, in dessen Begleitung er, für eine Strecke durch eine gemeinsame Bindegewebshülle fest mit ihm verbunden, ventralwärts zieht. Nachdem sich der N. lateralis inferior X. vom R. recurrens intestinalis X. losgelöst und den ventralen Ast des 1. Spinalnerven lateral gekreuzt hat, löst sich der letztere vom Vagus los und biegt nun nach oral und medial zur Seite der hypobranchialen Musculatur um. Hier empfängt er einen Zuwachs, welcher Bestandtheile des 2. und 3. Spinalnerven führt und mit ihm zusammen den N. hypobranchialis bildet.

Der 2. Spinalnerv tritt zwischen 1. und 2. Wirbel hindurch. Er hat eine dorsale und ventrale Wurzel und ein kleines Spinalganglion. Die dorsale Wurzel theiligt sich aber nur an der Zusammensetzung des dorsalen Astes. Der ventrale Ast ist rein motorisch. Sein Verlauf in der hypaxonischen Musculatur bietet dieselben Beziehungen wie der 1. Spinalnerv. In dem Winkel, den der Nerv bei seiner Vereinigung mit dem 1. Spinalnerven bildet, nachdem er vom 3. Spinalnerven Zuwachs erhalten hat, wird nicht, wie sonst die Regel, die V. brachialis externa eingeschlossen, sondern die Stämme der Vv. jugulares externa und interna. Die Vena brachialis externa mündet hier in die Vena jugularis externa. Da, wo der 2. Spinalnerv ventral dem breiten, aus der Vereinigung dieser Venenstämme mit der Vena cardinalis und der V. thyreoidea hervorgegangenen extrapericardialen Venensinus anliegt, hat er eine oder mehrere feine Verbindungen mit den sympathischen Herzerven, welche diesen Sinus umspinnen und zum Theil auf den Sinus venosus im Pericard übergehen. Sie stammen, wie bei den Salamandriden und bei Siredon, aus dem Geflecht der Aorta in der Höhe des Ursprungs der Art. brachialis und gelangen in Begleitung der hintern Cardinalvene zu dem extrapericardialen Venensinus.

Der 3. Spinalnerv, welcher caudal von der Rippe des 2. Wirbels aus einem Loche desselben hervortritt, hat eine kräftige dorsale und ventrale Wurzel und ein entsprechend grosses Spinalganglion. Der ventrale Ast besteht aus gemischten Elementen und führt dem N. hypobranchialis sensible Bestandtheile zu, die durch mehrere Hautäste zu der Haut oral vom Schultergürtel hinter der Kehlfalte gelangen.

Die Verzweigung des N. hypobranchialis bietet die gleichen Verhältnisse wie bei allen andern Urodelen dar.

OSAWA behauptet, dass ein spino-occipitaler Nerv bei *Cryptobranchus* niemals fehlt. Bei dem von mir untersuchten 36 cm langen

Exemplar war er selbst bei starker Präparirvergrößerung nicht nachweisbar. Bei dem besondern Werth, den ich auf einen positiven Befund gelegt hätte, und der grossen Mühe, mit der ich ihn auch mikroskopisch gesucht habe, würde er mir schwerlich entgangen sein. Wenn OSAWA bei allen 50 Exemplaren den Nerven fand, nehme ich unter Zurechnung von M. FÜRBRINGER's Befund vorläufig ein Fehlen des Nerven in nicht ganz 2 Proc. der Fälle an.

### Anlage IX.

#### Zungenbein- und Kehlkopf-Skelet, -Muskeln und -Nerven von *Amphiuma tridactylum*.

Von *Amphiuma tridactylum* standen mir 2 Exemplare, ein 41 cm und ein 60 cm langes, zur Verfügung. Ich verdanke dieselben Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. M. FÜRBRINGER. Die Zungenbein- und Kiemenbogengegend war an denselben zu anderweitigen Zwecken schon theilweise präparirt. Das Bild, welches ich mir von ihrem Bau machen konnte, ist daher, namentlich in Bezug auf die Hautnerven, kein ganz vollständiges.

#### 1. Skelet.

Das Zungenbein wird bei *Amphiuma* aus dem Hyoidbogen, den 4 Kiemenbogen und der Copula gebildet. Die in der Einzahl vorhandene Kiemenspalte liegt zwischen dem 3. und 4. Kiemenbogen.

1) Der Hyoidbogen besteht aus einem Ceratohyale, einem Hypohyale und mehreren (5 bzw. 7) zwischen den beiden Hypohyalia in der Zungenspitze gelegenen Knorpelstückchen. Das Ceratohyale ähnelt in seiner Form dem von *Amblystoma*. Es stellt einen schmälern und zierlicher gebogenen Knorpelstab dar, dessen vorderes Ende zu einer breiten Knorpelplatte umgestaltet ist. Dieser Knorpelstab wird von einer knöchernen Scheide umschlossen, welche aber an keiner Stelle den Knorpel in seiner ganzen Querschnittsperipherie umschliesst, sondern die vordere Verbreiterung und die ganze laterale Kante desselben frei hervortreten und in der hintern Hälfte auch die mediale Kante unbedeckt lässt.

Das Hypohyale ist ziemlich gross, abgeplattet, birnförmig von Gestalt und wird mit der Knorpelplatte durch eine ziemlich dicke, straffe Bindegewebsschicht verbunden, die mit dem beide Theile umgebenden dicken Bindegewebspolster in unmittelbarem Zusammenhang steht. Sie bildet auch die Hauptmasse des Stratums der Zungenspitze. In ihr sind vor und zwischen den beiden Hypohyalia noch mehrere kleine Knorpelstückchen eingeschlossen<sup>1)</sup>, ein unpaariges in der Mitte und 2 grössere symmetrisch zu beiden Seiten. Diesen liegt links aussen ein halbmondförmiges Knorpelstück an, dem rechts 4 kleinere Knorpelfragmente in der Symmetrie entsprechen. Alle sind mit den Hypohyalia zusammen, wie schon erwähnt, in eine dicke Bindegewebsmasse eingebettet, welche sich nach caudal mit dem vordern knorpeligen, ebenfalls zwischen den beiden Hypohyalia gelegenen Ende der Copula verbindet.

Das dorsale Ende des Ceratohyale wird durch 2 starke Bänder in seiner Lage festgehalten. Das vordere, Ligamentum hyoquadratum, geht von seinem ganzen hintern Drittel zum hintern Rande des Paraquadratum und Quadratum und ist am obern Ende und in der Mitte mit kräftigern Faserzügen ausgestattet. Es bildet da, wo der Facialis nach aussen tritt, einen Schlitz am hintern Rande des Paraquadratum. Das zweite hintere Band befestigt sich ventral an der 1. Inscriptio tendinea der hypaxonischen Längsmusculatur und an der den Aortenbogen umkleidenden Fascie.

2) Der 1. Kiemenbogen besteht aus einem Röhrenknochen, welcher knorpelige Enden trägt. In seiner Mitte ist er eingeknickt und bildet einen nach lateral und vorn offenen stumpfen Winkel. An der medialen Seite dieser Einknickung springt ein ziemlich dicker Höcker vor, an welchen sich das knorpelige Ceratobranchiale 2 angliedert; nach vorn von diesem Höcker buchtet sich an der medialen Seite des Knochens eine längliche, ziemlich tiefe Nische ein, welche die Thyreoidea enthält.

Dass dieser Skelettheil aus der Verschmelzung eines Cerato- und Hypobranchiale hervorgegangen ist, kann nach dem Vergleich mit allen andern Urodelen nicht zweifelhaft sein. Eine Trennungslinie ist aber nirgends mehr angedeutet. Man müsste sie unmittelbar medial und oral von dem Höcker suchen. Die Thyreoidea liegt bei allen andern Urodelen der medialen Seite des Hypobranchiale 1 an.

1) Bei dem von FISCHER abgebildeten Exemplar ist an Stelle dieser Knorpelstückchen eine zusammenhängende Knorpelplatte vorhanden. Vergl. in: BRONN, Class. Ordn., Abth. Amphibien, tab. 7, fig. 5.

Das Dorsalende des 1. Kiemenbogens ist medial durch ein straffes, dickes Band an der 1. Inscriptio tendinea der dorsalen Längsmusculatur, über den Nervenstämmen des Vagus befestigt und wird auch mit dem Dorsalende des Ceratohyale durch Faserzüge verbunden.

Der 2. Kiemenbogen besteht bei den von mir untersuchten beiden Exemplaren nur aus einem knorpeligen Ceratobranchiale. Ein Hypobranchiale 2, das FISCHER abbildet, fehlt.

Das mediale Ende der Knorpelspange ist etwas verdickt und verbindet sich durch Bindegewebe mit dem oben beschriebenen Höcker des 1. Kiemenbogens und mit dem ebenfalls verdickten medialen Ende des Ceratobranchiale 3, das etwas schwächer ist als das Ceratobranchiale 2, aber sonst die gleiche nach aussen gebogene Gestalt zeigt.

Das Ceratobranchiale 4 schliesst mit seinem medialen Ende an das verdickte Köpfchen des Ceratobranchiale 3 an. Zwischen ihm und Ceratobranchiale 3 liegt die Kiemenpalte, und da, wo es der hintern Wand jener anliegt, ist es zu einer ziemlich breiten, kräftigen Platte umgestaltet. Nach dorsal geht es wieder in eine dünnere Spitze über, die mit den Spitzen der Ceratobranchialia 2 und 3 und der des 1. Kiemenbogens durch ein kräftiges Band verbunden ist.

Dieses Band setzt sich nach caudal in das Ligamentum branchio-pectorale fort, welches sich auch hier an der 3. Inscriptio tendinea des Rectus profundus anheftet.

Die 3 hintern Kiemenbogen, die knorpeligen Ceratobranchialia 2, 3 und 4, liegen aussen einer kräftigen Membran auf, welche zwischen dem 3. und 4. Kiemenbogen durch die Kiemenpalte durchbrochen wird. Sie spannt sich auch über den ganzen ventralen Zwischenraum zwischen den Kiemenbogen beider Seiten, in der gleichen Weise wie bei *Proteus* und *Menobranchus* die Membrana interbranchialis, und bildet hier die Unterlage für die ventrale Pharynxschleimhaut. Sie wird wie dort vom Kehlkopfeingang durchsetzt. Auch das die Mittellinie verstärkende Band, welches vom hintern Ende der Copula zum Kehlkopf führt, Ligamentum hyo-laryngeum, ist wohl ausgebildet.

Die Copula bildet ähnlich wie bei *Proteus* einen ziemlich langen Knochenstab mit knorpeligen Kuppen an beiden Enden. Die Mitte ist wie dort eingeschnürt, das hintere Ende keulenförmig verdickt. Es verbindet sich mit den beiden 1. Kiemenbogen. Ein Copulastiel oder ein Rest desselben fehlt.

Das vordere Knorpelköpfchen der Copula ist von dem festen Bindegewebe eingehüllt, welches auch, wie bereits oben erwähnt, die

Hypohyalia und die in der Zungenspitze gelegenen kleinen Knorpelstückchen umschliesst.

Die *Cartilago lateralis* lässt sich ähnlich wie bei *Cryptobranchus* aus dem dichten Fasergewebe ausschälen, welches die Wand des Kehlkopfs und der Trachea bildet, und zeigt ähnliche Form- und Lageverhältnisse wie dort. Sie stellt einen kleinen Knorpelstab dar mit medialer und lateraler Kante. Die laterale Kante trägt nahe dem vordern Ende, welches neben der Mitte des schlitzförmigen Kehlkopfeingangs liegt, den Muskelvorsprung für den Ansatz der Sehne des *M. dorso-laryngeus*. Die mediale, ganz geradlinige Kante ist unmittelbar von Kehlkopfschleimhaut überzogen und bildet mit der andern Seite die Stimmritze, welche das Vestibulum von dem Laryngo-Tracheal-Hohlraum scheidet. Die hintern Enden der beiden *Cartilagines laterales* stossen ventral von diesem Hohlraum an einander und sind hier durch festes Bindegewebe verlöthet.

Ein Knorpelfortsatz, wie er sich bei *Cryptobranchus* neben der dorsalen Mittellinie des Pharynx nach hinten erstreckt, fehlt *Amphiuma*. Die die *Cartilago lateralis* einbettende straffe Fasermasse setzt sich zu beiden Seiten der Trachea fort und stützt ihre Wand auf diese Weise. Sie erscheint auf dem Querschnitt beiderseits als sichelförmige Verdickung der seitlichen Trachealwand. In der Mittellinie ist die Wand der Trachea dagegen dorsal und ventral dünn. In diese Fasermasse sind einzelne Knorpelinseln, stäbchenförmige, runde oder ovale Stückchen eingesprengt. Stellenweise bestehen zusammenhängende Knorpelverbände. Hier und da hat die Masse den Charakter des Faserknorpels.

## 2. Muskeln.

### A. Die von VII., IX. und X. versorgten Muskeln.

1) *M. cephalo-dorso-mandibularis (Cdm)*. Der mächtige Muskel besteht aus 3 Portionen.

a) Die vordere tiefe entspringt von der ganzen Seitenfläche des Paraquadratus und greift mit ihrer an der Oberfläche gelegenen Schicht auch auf den vordern Theil der *Fascia cephalo-dorsalis* über. Die Fasern dieser Abtheilung convergiren nach ventral und caudal und gelangen medial und hinter der zweiten und dritten zu ihrem Ansatzpunkt am hintern Fortsatz des Unterkiefers.

b) Die zweite, hintere geht von der *Fascia cephalo-dorsalis* aus und deckt die hintere Hälfte der ersten und die dorsalen Enden der

Kiemenbogen. Sie reicht dorsal an ihrem Ursprung bis hinter die Kiemenöffnung.

c) Die dritte Portion, *M. cerato-mandibularis*, liegt unter der zweiten ganz verborgen; sie geht von der dorsalen Spitze der Cerato-branchiale 1 aus und schliesst sich der zweiten an.

Eine tiefe, am Petrosum entspringende Abtheilung des Muskels fehlt *Amphiuma*, ebenso wie dem umgewandelten Salamander.

Alle drei bilden zusammen nach dem hintern Unterkieferfortsatz zu eine kurze kräftige Sehne, welche sich zwischen beide Abtheilungen ziemlich tief hineinschiebt.

Die Function wird die gleiche sein müssen wie bei allen andern Urodelen. Die 3. Portion, die auch als gesonderter Muskel angesehen werden kann, wird die Spitze des 1. Kiemenbogens nach vorn ziehen. Jedoch ist dies wegen seiner Befestigung an der 1. Inscriptio tendinea der spinalen Längsmusculatur nur in sehr engen Grenzen möglich.

Die Innervation der vordern Portion erfolgt von Aesten des Facialis, die, wie es schien, von IX.-Beimischungen frei waren. Die beiden andern erhalten gemischte Nerven. Die Lage des Facialis zu dem Muskel weicht von der der andern Urodelen sehr wesentlich ab. Der ganze *R. jugularis* bleibt nach Vereinigung mit der IX.-VII.-Anastomose medial von dem Muskel. Von hier aus sendet er ihm feine Aeste, von denen die vordern unmittelbar vom Facialisstamm entspringen. Den Muskelästen für die 3. Portion, *M. cerato-mandibularis*, gesellt sich der *N. lateralis VII.* bei, dessen eigenartiger Verlauf unten beschrieben wird. Er durchbohrt den *M. cerato-mandibularis*.

Auch der *R. cutaneus mandibulae medialis* bleibt an der medialen Seite des *M. cephalo-dorso-mandibularis* und tritt erst ventral neben dem Ast für den *M. interhyoideus* unter jenem hervor.

Allein der *N. cutaneus mandibulae lateralis VII.* gelangt vor dem Muskel zwischen seinem vordern Rande und *Paraquadratum* unter die Haut, nimmt also den Weg, den bei den Salamandriden auch der *R. jugularis* und *cutaneus mand. med.* einschlagen.

2) *M. interhyoideus* (*Jh* Fig.28—32) ist bei *Amphiuma* ausserordentlich breit und kräftig. Sein Ursprung ist ein etwas anderer als bei den bisher untersuchten Urodelen. Während er dort stets mit seinem Haupttheil vom Ceratohyale selbst entsprang und bei einigen Vertretern (*Siredon-Amblystoma*, *Cryptobranchus*, *Menopoma*) mit seinen hinteren Bündeln auf das *Lig. hyo-quadratum* überwanderte, entspringen hier nur wenige Fasern, die hintersten, von der Spitze des Ceratohyale.



Die nach vorn an sie anschliessenden Bündel gehen von dem hier ausserordentlich breiten Lig. hyo-quadratum aus, das einerseits nicht allein von der Spitze des Ceratohyale, sondern auch von dem caudalen Drittel seines vordern Randes ausgeht und sich andererseits am hintern Rande des Quadratum in seiner ganzen Länge anheftet, nach dorsal auf den hintern Rand des Paraquadratum bis zu dessen hintern Vorsprung übergreift und in der Mitte den von einem Sehnenbogen überbrückten Schlitz zeigt, durch den der Facialis einen Theil seiner Aeste hindurchtreten lässt. Von diesem Bande entspringt in seiner ganzen Länge der Muskel bis zum untern Ende des Quadratum am Kiefergelenk. Sein Punctum fixum bildet daher der ganze hintere Rand des Quadratum und Paraquadratum, und nur die hintersten Fasern können unmittelbar auf die Spitze des Ceratohyale wirken. Seine Fasern divergiren ausserordentlich stark.

Die vordersten am untern Ende des Quadratum entspringenden ziehen schräg nach vorn und stossen im spitzen Winkel dorsal von denen des M. intermandibularis posterior in der ziemlich schmalen sehnigen Mittellinie nahe dem vordern Kieferwinkel zusammen; die mittlern haben transversale Richtung, die hintersten reichen, den breiten Fächer vervollständigend, weit nach hinten und liegen hier unter dem M. quadrato-pectoralis versteckt, der an der Mittellinie mit seinem Ansatz an den M. interhyoideus anschliesst.

Innervation von R. jugularis VII + IX.

3) M. quadrato-pectoralis (omo-humero-maxillaris, FISCHER) (*Sphc*). Er entspringt wie beim Salamander von einer kräftigen Sehne, welche über dem Kiefergelenk am Quadratum und Paraquadratum angeheftet, aber auch mit der Gelenkkapsel und so mit dem Unterkiefer selbst und der ihn seitlich bekleidenden Fascie, die sich auf den M. masseter fortsetzt, fest verwachsen ist. Aus dieser Sehne geht ein breiter Muskel hervor, dessen Fasern nach hinten gerichtet sind und nur wenig divergiren.

Die medialsten Bündel heften sich im Anschluss an den M. interhyoideus an der Mittellinie an. Die Fortsetzung bildet der Ansatz an der Fascia pectoralis in einem Winkel, dessen Scheitel bis hinter die vordere Extremität reicht. Die seitlichsten Bündel heften sich an das Procoracoid und bilden zum Theil mit den mittlern Bündeln des Trapezium eine Inscriptio tendinea. FISCHER giebt ausserdem noch einen Ansatz am Humerus an, den ich vermisste.

Die Uebereinstimmung des Muskels mit dem von *Salamandra maculosa* springt auf den ersten Blick in die Augen, und es erscheint

kaum verständlich, wie der Besitz des *M. omo-humero-maxillaris* lange Zeit als eine Besonderheit von *Amphiuma* und der Cöcilien angesehen werden konnte<sup>1)</sup>.

Innervation vom R. jugularis VII + IX.

4) *M. ceratohyoideus* (internus) (*Chi*). Er entspringt von der ventralen Seite der hintern Hälfte des 1. Kiemenbogens, dessen Spitze er aber frei lässt für den Ursprung des *M. cerato-mandibularis*, und setzt an der oralen Hälfte der ventralen Seite des Ceratohyale und an dem hintern Ende des Hypohyale an.

Er wird vom Glossopharyngeus, der ihn durchbohrt, und vom 2. Kiemenbognerven versorgt. Der von hinten her eintretende Ast des 2. Kiemenbognerven ist hier sehr kräftig.

5) *Mm. subarcuales recti* (*Seb*). Wie bei den Salamandriden sind deren 3 vorhanden.

Sie entspringen, wie dort, vom Ceratobranchiale 4, und zwar von seiner hintern Fläche, hinter dem Kiemenloch. Der erste, am meisten ventral entspringende, ist besonders kräftig und breit und deckt die beiden andern von ventral her in seinem Verlauf nach vorn zum 1. Kiemenbogen, an dessen hinterm Rande er etwa in der Mitte zwischen Höcker und dorsalem Ende breit ansetzt.

Der zweite, unter ihm, von ventral her gesehen, verborgene, setzt an der ventralen Seite des Ceratobranchiale 2, der dritte an der des Ceratobranchiale 3 an. Alle drei biegen sich um die ventrale Kante des Kiemenlochs.

Sie erhalten Aeste vom 2. und 3. Kiemenbognerven und vom R. recurrens intestinalis X.

6) *M. subarcualis obliquus* (*Chbr*). Dieser Muskel ist in der Einzahl vorhanden; er entspringt am Ceratobranchiale 3 medial neben dem Ansatz des *M. subarcualis rectus* 3. Sein Ursprung wird, wie bei den Salamandriden, von ventral gesehen, von den *Mm. subarcuales recti* 1 und 2 verdeckt.

An ihrer medialen Seite verläuft er schräg nach vorn, heftet sich aber hier nicht an die Fascie des *Rectus profundus*, sondern an den hintern Rand des 1. Kiemenbogens medial vom *M. subarcualis rectus* 1 an. Seine am meisten lateral gelegenen Fasern waren mitten von einer *Inscriptio tendinea* unterbrochen.

1) Vergl. C. K. HOFFMANN, Amphibien, in: BRONN, Class. Ord., p. 93; R. WIEDERSHEIM, Anatomie der Gymnophionen, Jena 1879, p. 66. Erst G. RUGE hat den Muskel richtig bestimmt in: Festschr. GEGENBAUR, V. 3, p. 311.

Seine Lage und sein Ursprung sind so charakteristisch, dass über seine Homologie mit dem hintern *M. subarcualis obliquus* der Salamandridenlarven wohl kaum ein Zweifel bestehen kann.

Die Innervation erfolgt aus dem *R. recurrens intestinalis* X. und einem feinen Aste des 2. Kiemenbogennerven.

7) *Mm. levatores arcuum branchialium* (*Lab 1—4*). *Amphiuma* hat deren 4. Ihre Anordnung stimmt mit der von Siredon ziemlich überein.

Der erste, *Levator arcus branch. 1*, entspringt vom hintern Ende der von dem dorsalen Rande des Squamosum und dem Petrosom gebildeten *Crista*, welche auch hier eine Tuberosität trägt, von der die Schädelportion des Trapezium und der *Lev. arc. branch. 1* in unmittelbarem Zusammenhang ihren Ausgang nehmen. Der letztere verläuft in rein caudaler Richtung neben der spinalen Längsmusculatur zum Dorsalende des Ceratobranchiale 1, an dessen Vorderseite er sich anheftet. Er wird von 2 Aesten des Glossopharyngeus versorgt.

Die *Mm. levatores arc. branch. 2, 3* und 4 schliessen unmittelbar an einander an, während der erste isolirt durch eine weite Lücke von dem zweiten getrennt ist. Sie entspringen, von dem *M. cephalo-dorsopharyngeus* gedeckt, von der *Fascia cephalo-dorsalis*. Der zweite ist schräg von oral-dorsal nach caudal-ventral gerichtet. Diese Faserichtung geht bei den folgenden allmählich in eine mehr transversale über. Der *M. dorso-laryngeus* schliesst an den *Lev. arc. branch. 4* an.

Der zweite *Levator* setzt an der medialen Seite des Dorsalendes des Ceratobranchiale 2, der dritte an das des Ceratobranchiale 3 an. Sie werden von dem zu ihnen gehörigen Kiemenbogennerven versorgt, der (wie auch der Glossopharyngeus vor dem *Lev. arc. branch. 1*) oral von seinem *Levator* nach aussen tritt, während der zugehörige Arterienbogen durch die Lücke caudal vom *Levator* hindurch gelangt.

Besonderheiten bietet nur der *M. levator arc. branch. 4*, dessen Verhalten mit dem von Siredon übereinstimmt. Der vordere Theil setzt an das dorsale Ende des Ceratobranchiale 4 an, der hintere Theil geht, wie dort, auf das *Ligamentum branchio-pectorale* über, das hier mit 2 Schenkeln den *M. dorso-laryngeus* umfasst und in die 3. *Inscriptio tendinea* des *M. rectus profundus* übergeht. Ihm gegenüber entspringt die zweite Abtheilung des *M. interbranchialis 4*<sup>1)</sup>. Beide Theile werden von einem Aste des *Truncus intestino-accessorius* innervirt, welcher keine andern Bestandtheile enthält.

1) Vergl. H. H. WILDER.

8) *M. interbranchialis 4 (Jb 4)*, ein sehr kräftiger Muskel, welcher mit zwei Portionen, einer vordern am Ceratobranchiale 4 und einer hintern am Lig. branchio-pectorale, entspringt. Beide Portionen schliessen unmittelbar an einander an. Der hintern gegenüber setzt die hintere Abtheilung des Lev. arc. branch. 4 an.

Die im Allgemeinen transversal verlaufenden Fasern divergiren nach ihrem Ansatz zu, welcher an der Mittellinie ventral von der Trachea vom Kehlkopf an caudalwärts erfolgt, nur wenig.

9) *M. dorso-laryngeus (Dl)*. Er ist bei *Amphiuma* sehr kräftig und entspringt im Anschluss an die vorstehenden Muskeln breit von der Dorsalfascie.

Hinter dem 4. Kiemenbogen zerfällt er in zwei Portionen. Die vordere, Pars laryngea, biegt dorsal von dem *M. interbranchialis 4* nach oral um und gelangt zum Kehlkopf, wo sie an dem Proc. muscularis sich anheftet. Da, wo sie den vordern Rand des *M. interbranchialis 4* passirt, erhielt sie bei dem grössern Exemplar Zuwachs durch Muskelbündel, welche von dem den Muskel hier einhüllenden straffen Bindegewebe ausgingen. Dieses dient einer Portion des *M. rectus profundus* zum Ansatz. Die hintere, Pars trachealis (*M. dorso-trachealis*), verläuft in transversaler Richtung weiter und heftet sich an der Seite der Trachea dorsal vom *M. interbranchialis 4* an. Sein Ansatz reicht etwas weiter nach hinten als der des letzt genannten Muskels.

Innervirt vom *N. laryngeus recurrens* und von Aesten, welche vom *Truncus intestino-accessorius* entspringen.

10) Die Kehlkopfmuskeln (*Jlv, Cal*). Es sind die *Mm. laryngei dorsalis* und *ventralis* und der *M. constrictor laryngis* vorhanden. Ihr Bau bietet nichts Bemerkenswerthes. Er stimmt mit dem von *Menopoma* und *Cryptobranchus* im Wesentlichen überein.

Innervation von *N. laryngeus recurrens*.

Der Kehlkopf ist auch hier beträchtlich nach vorn verschoben. *Amphiuma* nimmt hierin eine Mittelstellung zwischen *Siredon* und *Menopoma* ein. Der Kehlkopfeingang liegt unmittelbar hinter der Querschnittsebene, welche durch die Dorsalenden der Ceratohyalia gelegt wird, etwa in der Mitte zwischen hinterm Ende der Copula und *Truncus arteriosus*.

## B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

Sie zeigt die gleichen Bestandtheile wie bei allen andern Urodelen.

1) *M. rectus hypobranchialis superficialis anterior, geniohyoideus (Gh)*. Er entspringt am Unterkiefer neben der Mittellinie, dorsal vom *M. intermandibularis anterior* und läuft als breites, dünnes Muskelband caudalwärts. Er geht durch eine *Inscriptio tendinea* in den hintern Theil des *M. rectus* über. Diesen Muskel gesondert zu beschreiben, berechtigt nur der Vergleich mit den Urodelen, bei welchen er an dem Hyoidstiel inserirt und dadurch von dem anschliessenden Sternohyoideus geschieden ist. Hier bei *Amphiuma* bildet er aber die unmittelbare Fortsetzung.

Diese *Inscriptio tendinea* liegt in der Querschnittsebene, welche die hintern Enden der *Ceratobranchialia* 4 und die hintere Grenze des Kehlkopfs trifft. Sie ist nicht auf den *Rectus superficialis* beschränkt, sondern hängt mit der 1. *Inscriptio* des *Rectus profundus* unmittelbar zusammen.

Von der *Inscriptio* gehen oberflächlich nach caudal seitlich die Fasern des *M. omohyoideus (Oh)* aus, der hier sehr kräftig entwickelt ist, und medial daneben ein flaches Muskelband, welches eine *Inscriptio tendinea*, die 2., überspringt und sich erst an der 3. anheftet.

Innervirt wird der Muskel wie immer vom *N. hypobranchialis*.

2) *M. genioglossus (Ggl)*. Er ist bei *Amphiuma* auffallend stark entwickelt. Er entspringt dorsal vom *M. genio-hyoideus* am Unterkiefer und strahlt mit etwa 10 ziemlich dicken Bündeln zur Zunge hin aus. Er befestigt sich nicht am Skelet, sondern an der Schleimhaut. Die mittlern Muskelbündel sind nur kurz und endigen in der Gegend der dicken Drüsenschläuche der Zungenspitze. Nach der Seite zu nehmen die Fasern an Länge zu, die längsten strahlen an der *Plica hyomandibularis* aus. Auch hier sind zwischen den Muskelfasern kleine Drüsenschläuche zu bemerken. Eine Durchkreuzung der mittlern Fasern beiderseits findet nicht statt.

Innervation vom *N. hypobranchialis*.

3) *M. rectus hypobranchialis profundus (Ah)*. Er entspringt von einer starken Sehne, welche aus dem Periost der dorsalen und ventralen Seite des *Copula* hervorgeht und auch mit den Vorderenden der 1. Kiemenbogen fest verwachsen ist. Der runde Muskelbauch, welcher an seinem Anfang sehr dünn ist, nimmt schnell an Dicke zu und bildet ventral vom Kehlkopf die 1. *Inscriptio tendinea*, welche in der Mittellinie mit der des Kehlkopfs und der *Trachea* durch eine straffe Fasermasse fest verwachsen ist. Von dieser erhält er einen kräftigen Zuwachs von Muskelfasern (*Ahi*), welche vom hintern Ende des Kehlkopfs an bis zum Anfang des Herzbeutels von der Ventralseite der *Trachea*

entspringen. Der Herzbeutel ist hier ebenfalls fest mit der genannten Fasermasse verwachsen, an welcher sich von der Seite her der M. interbranchialis 4, ebenfalls ventral von der Trachea, anheftet.

Einen zweiten Zuwachs erhält der Muskel von der Fascia interbranchialis an der medialen Seite des ventralen Endes des Ceratobranchiale 4 (*Ahi*). Hier ist diese Fascie durch eine dicke Fasermasse verstärkt, welche den 3. Arterienbogen umschliesst und auch um den M. dorso-laryngeus am Vorderrand des M. interbranchialis 4 eine dicke Scheide bildet; diese giebt auch einem Theil des M. dorso-laryngeus Ursprung.

Im Uebrigen sind die Formverhältnisse im Wesentlichen die gleichen wie bei den andern Urodelen. Die Inscriptiones tendineae von der zweiten an sind mit dem Herzbeutel verwachsen, an der 3. Inscriptio tendinea heftet sich das Ligamentum branchio-pectorale an.

Nach caudal geht der Muskel in den M. rectus abdominis und obliquus internus über.

Innervirt wird er vom N. hypobranchialis und ventralen Aesten der folgenden Spinalnerven.

### 3. Nerven.

Auch bei *Amphiuma* wurde nur der Verlauf der Nerven ausserhalb des Schädels genauer studirt.

#### 1. N. facialis.

Die dem Trigemini angegliederten Theile wurden nicht untersucht.

Der R. palatinus tritt unmittelbar vor der äussern Oeffnung des Canalis caroticus, wie bei allen Urodelen, aus einem besondern Loch im Petrosium hervor, hat hier eine Verbindung mit dem R. pharyngeus IX. und verläuft dann in der von straffem Bindegewebe überbrückten Furche zwischen Pterygoid und Parasphenoid nach vorn. Seine Verästelung wurde im Einzelnen nicht verfolgt. Der Hauptstamm des Facialis kommt aus der äussern Oeffnung des Facialiscanals hervor, welche wie immer zwischen ventraler Verbindung des Quadratkorpels mit der Labyrinthkapsel und Operculum gelegen ist. Er theilt sich hier in die für alle Urodelen typischen Aeste R. cutaneus mandibulae lateralis, R. cutaneus mandibulae medialis, R. alveolaris und R. jugularis. Von diesen bleibt nur der R. alveolaris medial am Quadratum und läuft an diesem unmittelbar hinter der Art. quadrato-mandibularis ventralwärts. Die 3 andern durchsetzen gemeinsam den

von der Sehne des *M. interhyoideus* gebildeten Schlitz am Hinter-  
 rande des *Squamosum* und kommen so an die Aussenseite dieses  
 Muskels.

1) *R. cutaneus mandibulae lateralis* (*R. c. m. lat. VII*). Er ist der  
 einzige *Facialisast*, welcher vor dem *M. cephalo-dorso-mandibularis* ver-  
 läuft. Zwischen *Paraquadratum* und dem vordern Rande dieses Muskels  
 unmittelbar über dem Kiefergelenk gelangt er in die Ursprungssehne des  
*M. quadrato-pectoralis*, durchsetzt dieselbe und läuft dann wie ge-  
 wöhnlich an der Seite des Unterkiefers nach vorn, seine Zweige den  
 knospenförmigen Organen dieser Linie sendend. Er giebt auch einen  
 Hautnerven ab, welcher rückläufig sich an der den *M. cephalo-dorso-*  
*mandibularis* deckenden Haut verzweigt.

2) Der *R. cutaneus mandibulae medialis* (*R. c. m. med. VII*), welcher  
 bei allen andern Urodelen zunächst den gleichen Weg wie der laterale  
 einschlägt, bleibt hier an der medialen Seite des *M. cephalo-dorso-mandi-*  
*bularis* und des *quadrato-pectoralis*. Er verläuft an der Aussenseite des  
*M. interhyoideus* ventralwärts, biegt hinter dem Kiefergelenk dann nach  
 vorn um und tritt erst am medialen Rande des *M. quadrato-pectoralis*  
 medial neben dem Kiefergelenk unter die Haut, um sich bald in 2 Aeste  
 zu spalten, deren Verlauf und Verbreitung an den knospenförmigen  
 Organen die gleichen sind wie bei den übrigen Urodelen. Auch er  
 hat mannigfache Verbindungen mit Hautästen des *N. intermandibularis*  
*trigemini*.

3) Der *R. jugularis* (*R. j. VII*) von *Amphiuma* gewährt durch die  
 Eigenart seiner Lage und seiner Verzweigung besonderes Interesse. Er  
 zerfällt, indem er nach Durchtritt durch den oben genannten Sehnen-  
 schlitz an der Aussenseite des *M. interhyoideus* caudalwärts verläuft, in  
 eine grössere Zahl von Aesten, von denen einer caudal neben dem *R. cu-*  
*taneus mandibulae medialis* ventralwärts umbiegt und sich an dem  
*M. interhyoideus* verzweigt, nachdem er einen Zuwachs aus der IX.-  
 VII.-Anastomose erhalten hat.

Ein zweiter, caudal von dem vorstehenden, wendet sich schräg  
 caudal und ventral zu dem *M. quadrato-pectoralis*. Auch er nimmt,  
 ganz selbständig geworden, einen feinen Ast aus der IX.-VII.-  
 Anastomose auf.

Von den übrigen Aesten treten alle, ausser einem, von der  
 medialen Seite her in den *M. cephalo-dorso-mandibularis* ein, um  
 diesen zu versorgen. Nur bei zweien derselben, welche unmittelbar  
 nach dem Austritt aus dem Sehnen Schlitz den Stamm verliessen, war

eine Beimengung von Aesten der IX.-VII.-Anastomose nicht festzustellen, aber auch nicht sicher auszuschliessen. Alle übrigen nahmen eine solche in grösserer oder geringerer Entfernung von dem Abgang vom Stamme des R. jugularis auf.

Mit dem Aste für den M. cerato-mandibularis war der N. lateralis VII. (*N.l. VII*) verbunden, welcher zwischen den Fasern dieses Muskels hindurchtrat und an dem hintern Rande desselben zum Vorschein kam. Er verläuft dorsal neben der Vena suprbranchialis (jugularis externa) dorsal- und caudalwärts, theilt sich hier in 2 Aeste, welche getrennt die Thymus durchsetzen, dann zwischen den Fasern des M. dorso-laryngeus hindurch von aussen nach innen an die Seite der spinalen Längsmusculatur gelangen und sich hier wieder zu einem Stamme vereinigen. Dieser legt sich lateral neben den N. lateralis medius X. und ist mit ihm zusammen am Körper weit nach hinten zu verfolgen, indem er unter Abgabe feiner Zweige an die mittlere Seitenlinie allmählich dünner wird. Ueber 20 Muskelsegmente habe ich ihn dargestellt; er war nach dieser Strecke etwa halb so dick wie zu Anfang.

Ausser diesem eigenartig bei *Amphiuma* ausgebildeten Hautast, welcher in dieser Form andern Urodelen nicht zukommt, war dem Aste für den M. quadrato-pectoralis und dem für den M. cerato-mandibularis je ein feiner Hautnerv zugetheilt, welcher am hintern Rande des M. cephalo-dorso-mandibularis unter die Haut gelangte und sich hier vor der Kiemenöffnung verzweigte. Sie sind als Rr. cutanei jugulares anzusehen.

Die IX.-VII.-Anastomose biegt über den dorsalen Rand des Ligamentum hyoquadratum nach ventral um und theilt sich lateral am M. interhyoideus in eine grössere Zahl von Aesten, die sich den oben beschriebenen des Facialis beigesellen. So wird der grösste Theil derselben erschöpft. Es besteht ausserdem aber noch ein recht feiner Verbindungsnerv, welcher am Glossopharyngeus sowohl wie auch am Facialis ventralwärts weiter zu verlaufen schien, dessen Herkunft und Endigung mithin nicht festzustellen war. Es ist möglich, dass er vom IX. stammt und sich sensiblen Bestandtheilen des VII. beigesellt und ein Homologon des bei Siredon gefundenen Nerven ist, welcher sich einem R. cutaneus zugesellte.

4) Der N. alveolaris zeigt in seinem peripheren Verlauf dasselbe Verhalten wie bei Siredon. Er nimmt zwei feine Verbindungen aus dem Glossopharyngeus auf, eine aus dem R. pharyngeus und eine aus dem R. praetrematicus desselben.



Er tritt nach Abgabe mehrerer feiner Schleimhautäste in das Canälchen des Unterkiefers, aus dem er eine grössere Zahl von Aesten zur Schleimhaut des Mundhöhlenbodens zwischen Unterkiefer und Hyoid und zur Zunge sendet.

#### Ueber die Kiemenarterienbogen von *Amphiuma*.

Der R. alveolaris des Facialis verläuft von seinem Ursprung vom Facialisstamm bis zum Eintritt in seinen Unterkiefercanal hinter einer sehr kräftigen Arterie, welche von der Carotis interna da entspringt, wo diese ventral den Facialisstamm kreuzt. Sie folgt dann der medialen Seite des Unterkiefers ventral von dem M. intermandibularis posterior nach vorn und versorgt die Haut und die oberflächlichen Muskeln der intermandibularen Region. Ein kleines Aestchen begleitet noch den R. alveolaris in dem Knochenanälchen. Von dieser Arterie, der Arteria quadrato-mandibularis, geht unmittelbar an ihrem Ursprung von der Carotis die Arteria petrosa lateralis ab, welche, wie bei den Salamandriden, durch das Antrum petrosum laterale nach vorn in das Trigemiusgebiet führt; etwas weiter ventral entspringt die Arteria jugularis, welche mit dem R. jugularis den Sehnenschlitz hinter dem Paraquadratum passirt, den M. cephalo-dorso-mandibularis versorgt und auch neben dem N. cutaneus mandibulae lateralis VII. Hautäste entsendet.

Wir haben hier also ganz die gleichen Verhältnisse vor uns wie bei Siredon-*Amblystoma* und erkennen in dieser Arterie den Abkömmling des 1. Arterienbogens, welcher dem Kieferbogen angehört<sup>1)</sup>.

Bei *Amphiuma* finden sich 3 Kiemenarterienbogen.

1) Die Arteria quadrato-mandibularis findet sich im Wesentlichen in der gleichen Form wie bei vielen Urodelen in der Embryologie der Säuger wieder. TANDLER (Zur Entwicklungsgesch. der Kopfarterien bei den Mammaliern, in: Morph. Jahrb., V. 30, 1902) hat ihre Ableitung aus dem Arterienbogen des 1. Visceralbogens und ihre Umwandlung beim Menschen und bei der Ratte zuerst richtig und vollständig beschrieben. Meine Untersuchung bestätigte später (ohne Kenntniss von TANDLER's vortrefflicher Arbeit) einen Theil seiner Angaben bei der Maus (Anat. in: Anz., V. 24, 1904, p. 285). Ich verdanke Herrn Prof. TANDLER die Liebenswürdigkeit, mich privatim auf seine frühern umfassendern Ergebnisse aufmerksam gemacht zu haben.

Bei den Säugern tritt die von der Carotis interna entspringende Arterie des 2. Visceralbogens (Art. hyoidea) später durch Anastomosenbildung mit der Art. quadrato-mandibularis in Verbindung und übernimmt einen Theil ihres Gebiets. Die Anastomose durchbohrt das Stapesblastem und wird zum Stamm der Art. stapedia.

Der ventrale Theil des 1. Arterienbogens geht bei den Urodelen zusammen mit dem unpaaren, zu ihm gehörigen vordersten Theil des Truncus arteriosus zu Grunde (vergl. Anh. 2 zur Anl. VII). Die Carotis externa bildet sich von der Kiemenvene des 3. Visceralbogens aus neu.

Der 1. ist, wie überall zur Carotis geworden, der 2. bildet den Stamm des Aortenbogens, der 3. ist zu einem sehr feinen Gefäss geworden. Ein 4. Arterienbogen endlich fehlt ganz. Die Art. pulmonalis hat einen wesentlich andern Verlauf, und wenn sie auch an der Stelle vom Truncus arteriosus entspringt, an welcher der Anfang eines 4. Kiemenarterienbogens zu suchen wäre, so ist ihre Lage zu den Nerven doch eine von der bei den andern Urodelen so weit abweichende, dass ihre complete Homologie mit der Arteria pulmonalis jener in Frage gestellt werden muss.

Das Herz ist bei *Amphiuma* relativ ausserordentlich gross und weiter nach caudal gewandert als bei irgend einem andern Vertreter der Urodelen. Es liegt hinter der vordern Extremität.

Der gegen den Bulbus scharf abgesetzte Truncus arteriosus gabelt sich in der Querschnittshöhe der 3. Inscriptio tendinea des Rectus; beide Aeste der Gabel treten gesondert aus dem Herzbeutel, dessen Umschlagsstelle zwischen ihnen bis zur 2. Inscriptio tendinea recti oralwärts reicht und hier mit dieser und der dorsal von ihm gelegenen Trachea fest verwachsen ist. Hier ist zugleich das hintere Ende des Ansatzes des M. interbranchialis 4. Jeder der beiden Gabeläste des Truncus arteriosus giebt an der Seite, nur wenig oral von der Theilungsstelle, die Arteria pulmonalis ab, welche sich sofort nach caudal wendet und an der Rückseite des Herzbeutels zu den Lungen gelangt. Die Beziehungen dieses Gefässes zu den benachbarten Organen sind hier also wesentlich andere als bei den übrigen Urodelen.

Dort bildete die Arteria pulmonalis den 4. Kiemenarterienbogen. Er entspringt vom Truncus arteriosus in engem Zusammenhang mit dem 3. Arterienbogen und läuft dann an der Aussenseite des Ceratobranchiale 4 dorsalwärts, um über dessen Spitze in ein Gefäss einzumünden, welches sich von der dorsalen Vereinigung des 3. und 2. Arterienbogens caudalwärts fortsetzt und zwischen M. lev. arc. branch. 4

Bei einigen Säugern geht der Stamm der Carotis externa aus dem ventralen Theil des 1. Arterienbogens hervor, welcher nicht oder nur vorübergehend am Ursprung vom Truncus arteriosus einen unpaaren Stamm bildet (vergl. b. TANDLER). Beim Menschen fand ich in einer vortrefflich conservirten Serie eines Embryos aus der 4. Woche, deren Benutzung ich Herrn Geheimrath HERRWIG verdanke, Gefässrudimente, die ich als die Reste eines unpaaren Stammes und eines in Rückbildung begriffenen ventralen Theiles des 1. Arterienbogens auffasse. Danach scheint mir die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, dass im Stamme der Säuger die Entwicklung der Carotis externa keine ganz gleichartige ist, dass sie bei den einen Formen (Ratte, Maus) aus den ventralen Theilen des 1. Arterienbogens, bei den andern (Mensch) aus denen des 2. Arterienbogens sich bildet. Keinesfalls ist aber nach der ontogenetischen Entstehung die Carotis externa der Urodelen als ein Homologon der Carotis externa der Säuger zu betrachten, und es wäre daher angebracht, für die Carotis externa der Urodelen einen andern Namen, Arteria hypobranchialis, einzuführen.

und Dorsolaryngeus nach aussen tritt (vgl. fig. 11 und 42 a, b, c des I. Theils). Es ist oral stärker als der 4. Arterienbogen und bildet bei den Larven der Salamandriden die Hauptblutzufuhr für die Arteria pulmonalis, neben welcher der sehr feine 4. Arterienbogen kaum in Betracht kommt. Während der Metamorphose kehrt sich dieses Verhältniss um. Der 4. Arterienbogen wird zu einem mächtigen Gefäss, das nun die Hauptzufuhr zur Art. pulmonalis übernimmt, während die dorsale Verbindung mit dem 3. Arterienbogen (bzw. seiner Verbindung mit dem 2.) im Wachsthum ganz zurückbleibt.

Den gleichen Zustand wie bei *Salamandra* nach der Metamorphose finden wir bei *Cryptobranchus japonicus*, während *Menopoma* die Verhältnisse der Salamandridenlarven zeigt.

Ganz gleichförmig bei allen diesen ist aber die Lage des R. recurrens intestinalis X. zur Arteria pulmonalis. Er kreuzt den aus der Vereinigung der 4. Kiemenarterie mit der oben genannten dorsalen Verbindung mit der 3. Kiemenarterie hervorgegangenen Stamm der Art. pulmonalis aussen, lateral. Die Nervenäste, welche zum Kehlkopf und zur ventralen Pharynxschleimhaut vor dem Truncus arteriosus gelangen, kreuzen den Theil der Arteria pulmonalis, welcher aus dem 4. Arterienbogen hervorgegangen ist, also die Strecke, welche vom Truncus arteriosus bis zu der dorsalen Verbindung mit dem 3. Arterienbogen reicht, innen, dorsal, sie liegen zwischen Pharynx und Arterienbogen. Diese Aeste des R. recurrens intestinalis X. schlingen sich also von aussen nach innen um den 4. Arterienbogen oder die aus ihm gebildete Strecke der Arteria pulmonalis.

Eine Arteria pulmonalis, welche entwicklungsgeschichtlich aus einem 4. Arterienbogen hervorgegangen ist, wird auch dieses Verhalten stets beibehalten müssen.

Die Thatsache, dass bei *Amphiuma* diese Beziehungen aufgegeben sind, beweist, dass die Arteria pulmonalis mit dem verloren gegangenen 4. Arterienbogen nichts gemeinsam haben kann als den Ursprung am Truncus arteriosus. Wenn in der Ontogenie von *Amphiuma* ein 4. Arterienbogen früher bestanden hat, müssen wir uns seinen Verlauf so denken, dass er am Abgang der Art. pulmonalis vom Truncus arteriosus entsprang und ventral die Muskel- und Schleimhautäste, insbesondere den R. laryngeus kreuzte, dann an der Aussenseite des Ceratobranchiale 4 verlief und dorsal vom Lig. branchio-pectorale nach innen zwischen Dorsolaryngeus und M. lev. arc. branch. 4 die Verbindung mit dem 3. und 2. Arterienbogen aufnahm.

Von einer solchen Arterie finden wir bei *Amphiuma* keine Spur. Wäre sie neben der jetzt bestehenden Arteria pulmonalis vorhanden, so würden sich die Aeste des R. recurrens intestinalis X., im Besondern der N. laryngeus der Recurrens zu ihr so verhalten, wie der linke N. laryngeus recurrens der Säger zum Ductus Botalli.

Unmittelbar oral von der Art. pulmonalis entspringt an der Seite des Truncus arteriosus der 3. Arterienbogen, welcher zu einem sehr feinen Gefäss geworden ist. Er kreuzt schräg oral und lateral die

Mm. dorso-laryngeus und interbranchialis 4 ventral vom Pharynx und wird dann von dem straffen Fasergewebe umschlossen, welches am Vorderrand des M. interbranchialis 4 dem Rectus profundus und einigen Bündeln des M. dorso-laryngeus Ursprung bietet. Er durchsetzt dasselbe und tritt nun dorsal von den Mm. subarcuales recti an die Seite des 3. Kiemenbogenknorpels vor die Kiemenpalte. Ventral von dem Verbindungsband der Spitzen der Ceratobranchialia tritt er nach innen und gelangt zwischen den Ansätzen der Mm. lev. arc. branch. 3 und 4 zu dem 2. Arterienbogen, mit dem er sich verbindet. An dieser Verbindungsstelle deutet nichts auf ein in der Ontogenie etwa rückgebildetes Gefäss hin, welches caudal den Weg der Arteria pulmonalis der übrigen Urodelen einschlug.

Reste einer Gefässchlinge, welche, wie bei *Menopoma* und *Cryptobranchus*, als Reste eines Kiemenbüschelkreislaufs anzusehen wären, fanden sich bei *Amphiuma* nicht. Der 1. und 2. Kiemenarterienbogen bilden vereint die Fortsetzung jeder der beiden Gabeläste des Truncus arteriosus. Sie laufen parallel dem 3. Arterienbogen. Der 2. kreuzt den M. subarcualis obliquus dicht an seinem Ursprung und dann die Mm. subarcuales recti 1 und 2 dorsal. Nachdem er die Aussenseite des Ceratobranchiale 2 bis zu seiner dorsalen Spitze begleitet hat, tritt er zwischen Ceratobranchiale 2 und 3 und den Ansätzen der zugehörigen Mm. levatores arc. branch. nach innen und bildet nach Aufnahme des kleinen 3. Arterienbogens den Stamm des Aortenbogens. Der 2. Arterienbogen ist bei weitem der stärkste. Der Durchmesser seiner Dicke ist etwa 3mal so gross wie der des 1. Arterienbogens und doppelt so gross wie der der Arteria pulmonalis.

Der 1. Arterienbogen giebt auf der Strecke vom Truncus arteriosus bis zu der Stelle, wo er sich dem 1. Kiemenbogen anlegt und die Carotisdrüse bildet, dorsal vom Seitenrand des M. subarcualis rectus 1 mehrere kleine Arterien ab. Die erste entspringt bald, nachdem er den Herzbeutel verlassen hat, und bildet ausser mehreren kleinen Aesten für den Rectus profundus die Art. laryngea, die also hier nicht aus der Art. pulmonalis entspringt. Ein Ast der Art. laryngea begleitet den N. laryngeus recurrens bis zu seinem Ursprung am N. intestinalis X. Der zweite Ast entspringt von dem 1. Arterienbogen am medialen Rande des M. subarcualis obliquus und verzweigt sich an der ventralen Pharynxschleimhaut mit dem Endast des 2. Kiemenbogenerven.

Aus der ziemlich kleinen Carotisdrüse, deren Bau ich genauer nicht untersucht habe, geht ventral die Art. carotis externa, dorsal die Arteria carotis interna hervor.

Die Carotis externa begleitet den 1. Kiemenbogen am Ursprung des M. ceratohyoideus internus ventral von der Thyreoidea nach vorn. Ihre Verzweigung bietet nichts Erwähnenswerthes.

Die Carotis interna folgt als Fortsetzung des 1. Arterienbogens dem 1. Kiemenbogen nach dorsal und tritt zwischen 1. und 2. Kiemenbogen unter dem Verbindungsband der Spitzen beider nach innen.

Hier biegt sie nach oral um und gelangt, die grossen Nervenstämme des IX. und VII. ventral kreuzend, neben der Vena pharyngeo-palatina an die Schädelbasis. Der Ursprung der Art. quadrato-mandibularis wurde bereits oben beschrieben. An der Umbiegungsstelle ist sie durch ein kräftiges Gefäss mit dem 2. Arterienbogen, der sich in den Aortenbogen fortsetzt, verbunden.

Dieses Gefäss giebt etwa in seiner Mitte einer kräftigen Arterie Ursprung, welche mehrere kleine Aeste dem 1. und 2. M. levator arc. branch. sendet und deren Hauptast die Carotis dorsal kreuzt und sich an der Aussenseite des M. interhyoideus vertheilt. Ihr Ursprung und ihre Verästelung entspricht theilweise denen der Arteria mandibulo-jugularis der Salamandriden.

Beziehungen zu einem Arterienbogen des Hyoids kommen nicht in Frage, weil sie von der Verbindung zwischen 1. und 2. Kiemenarterienbogen entspringt, nicht vor dem 1. Kiemenarterienbogen von der Carotis interna.

Schliesslich sei hier noch eines eigenartigen Stranges Erwähnung gethan, über den mein Material keine sichern Feststellungen erlaubte. Er besteht aus ziemlich festem Bindegewebe und ist etwa so dick wie die Carotis communis. Auf dem Querschnitt zeigt er ein Lumen, dessen Auskleidung festzustellen nicht gelang. Er beginnt dorsal vom Herzbeutel neben der Trachea, läuft eine Strecke weit caudal von dem 3. Arterienbogen diesem parallel ungefähr in der Lage, in welcher der 4. Arterienbogen zu suchen wäre. Er begleitet dann die Vena jugularis externa ventral vom Lig. branchio-pectorale nach aussen und lagert sich für eine Strecke einem ihrer Aeste, der Vena brachialis externa an. An dem Ansatz des Trapezius am Schultergürtel verlässt er die Vene und tritt zwischen den beiden Portionen des Muskels nach innen zur Seite der spinalen Längsmusculatur; hier endet er in der Linie, in welcher die Nn. lateralis medius X. und lateralis VII. verlaufen, an einem Bläschen, welches flüssigen Inhalt enthielt. Dort fanden sich auch zahlreiche gelbe Körner, welche Colloidkörnern der Thyreoidea glichen. Eine Abzweigung des Ganges gelangte hinter dem Schultergürtel zur Haut.

Einen Aufschluss über den feinem Bau dieses Ganges sowie über Anfang und Ende gestattete mein Material leider nicht. Er war bei beiden Exemplaren von *Amphiuma* auf beiden Seiten vorhanden.

## 2. Nn. glossopharyngeus und vagus.

Das Glossopharyngeus-Vagusganglion liegt in einer tiefen Knochenrinne an der Seite des Condylus occipitalis. Dorsal vom Ganglion kommt die Vena jugularis interna aus dem Foramen jugulare hervor und vereinigt sich, nachdem sie zwischen IX. und 2. Kiemenbogenerven hindurch getreten ist, mit der Vena petrosa lateralis und pharyngo-palatina.

Aus dem Ganglion gehen 6 Stämme hervor: der Glossopharyngeus, der 2. Kiemenbogennerv, der 3. Kiemenbogennerv, der Truncus intestino-accessorius, die zu einem Stamm vereinigten Nn. lateralis medius und superior und die Nn. cutanei occipitales.

1) N. glossopharyngeus. Er theilt sich unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Ganglion in 3 Theile, den R. communicans, den R. praetrematicus und den R. posttrematicus.

Der R. communicans (IX.-VII.-Anastomose) tritt durch den Schlitz hindurch, welcher vom M. levator arcus branchialis 1 und dem Ligamentum hyo-quadratum gebildet wird, nach aussen und gelangt so an die laterale Seite des M. interhyoideus. Er theilt sich schon kurz vorher in einen sehr feinen vordern und einen sehr kräftigen hintern Ast.

Der vordere läuft in gerader Linie auf den Sehnenschlitz zu, aus welchem der Facialis austritt. In welche Bahnen dieser Nerv peripherwärts einlenkt, blieb ungewiss. Er vereinigt sich mit dem R. jugularis VII., und es hatte den Anschein, als ob seine Fasern in ventraler Richtung in ihm weiter liefen. In der Mitte etwa verliess ihn ein feiner Muskelast für den M. cephalo-dorso-mandibularis, dessen Zusammensetzung aus VII. und IX.-Theilen sich nachweisen liess.

Der hintere Ast der IX.-VII.-Anastomose, der bei weitem stärkste Theil des Glossopharyngeus, läuft an der Seite des M. interhyoideus ventralwärts und splittert sich hier in die einzelnen Zweige auf, welche sich mit denen des R. jugularis VII. vereinigen und so ein peripher gelegenes Geflecht mit diesen bilden.

Der R. praetrematicus schlingt sich ebenfalls lateral um die Arteria carotis und Vena petrosa lateralis, bleibt aber an der medialen Seite des M. interhyoideus. Er giebt hier einen kräftigen R. pharyngeus ab, welcher neben der Vena pharyngo-palatina und Carotis interna unter Abgabe zahlreicher Pharynxäste nach vorn verläuft. Die Schleimhautäste bilden mit den hintern des N. palatinus VII. ein Geflecht. Ausserdem besteht aber auch eine feine unmittelbare Verbindung zwischen beiden Nerven am Austritt des N. palatinus vor dem Foramen caroticum externum. Der R. pharyngeus IX. hat noch eine zweite Verbindung mit dem Facialis, welche bedeutend kräftiger ist als die eben genannte. Sie geht in den N. alveolaris über, nachdem sie sich zuvor mit einem feinen Zweige des R. praetrematicus vereinigt hat, welcher weiter ventral am Hyoid entspringt und rückläufig zum N. alveolaris gelangt. Der R. praetrematicus IX. verläuft wie bei allen Urodelen an der Innenseite des Ceratohyale unter der Schleimhaut

ventral- und oralwärts und versorgt diese mit einer grossen Zahl von feinen Aesten.

Der R. posttrematicus ist der kleinste der 3 Aeste des Glosso-pharyngeus; er läuft bis zum Dorsalende des Ceratohyale neben der Vena jugularis nach hinten und giebt auf dieser Strecke mehrere Rr. pharyngei ab. Dann biegt er über dem Ceratohyale seitlich um. Da, wo er den untern Rand des M. levator arcus branchialis 1 kreuzt, sendet er diesem Muskel 2 feine Aeste. Der Stamm läuft dann zwischen M. cerato-mandibularis und cerato-hyoidens (internus) ventralwärts und tritt schliesslich zwischen die des letztern, dem er eine grosse Zahl von Muskelästen abgiebt. Auch mehrere Schleimhautäste entsendet er auf diesem Wege zu der Pharynxwand zwischen Hyoid- und 1. Kiemenbogen. Sein Endast, der R. lingualis, gelangt wie immer durch die Lücke zwischen Ceratohyale und 1. Kiemenbogen neben der Copula in die Zungenschleimhaut. Ein R. cutaneus retrocurrrens liess sich nicht auffinden.

2) Der 2. Kiemenbogennerv. Er gelangt auf seinem schräg caudal und lateral gerichteten Verlauf dorsal von den grossen Gefässstämmen vor den Ansatz des M. levator arcus branchialis 2. Kurz vorher giebt er einen kräftigen R. pharyngeus ab, welcher zwischen Carotis interna und 2. Kiemenarterienbogen die Verbindung zwischen beiden umschlingt und sich an der Pharynxschleimhaut hauptsächlich oralwärts verzweigt, indem er mit den Pharynxästen des Glosso-pharyngeus den Plexus pharyngeus dorsalis bildet.

Da, wo der Stamm des Nerven vor dem Ansatz des M. levator arc. branch. 2 an die Oberfläche tritt, sendet er einen R. cutaneus jugularis zur Haut und wendet sich neben dem Ceratobranchiale 2 ventralwärts, um vor dem 2. Kiemenarterienbogen über dem M. subarcualis rectus 2 zu verschwinden. Er sendet dem M. subarcualis rectus 1 einen kräftigen und dem zweiten einen kleinern Muskelast.

Am medialen Rande dieser Muskeln kommen seine beiden Endäste nach Entfernung des M. rectus profundus wieder zum Vorschein. Beide sind sehr kräftig. Der eine kreuzt die Art. carotis communis ventral und versorgt den medialen Theil des M. ceratohyoideus (internus). Der zweite kreuzt die Carotis communis dorsal und verbreitet sich an der ventralen Pharynxschleimhaut zwischen den Kiemenbogen von der Zunge bis zum Kehlkopf.

3) Der 3. Kiemenbogennerv ist bereits rudimentär. Er verlässt aber selbständig das Ganglion, läuft als feiner Nerv neben

dem vorbeschriebenen zu der Lücke zwischen den Ansätzen des *M. levator arcus branch. 2* und *3*. Kurz zuvor giebt auch er einen feinen *R. pharyngeus* ab, der sich in analoger Weise verzweigt wie der des *2*. Kiemenbogennerven. Er sendet dann dem *M. levator arcus branchialis 3* mehrere feine Aeste, läuft am *Ceratobranchiale 3* ventralwärts und kommt als winziges Schleimhautästchen am medialen Rande des *M. subarcualis obliquus* dicht an seinem Ursprung wieder zum Vorschein. Er versorgt die Schleimhaut seitlich vom Kehlkopf. Ventrale Muskeläste waren nicht aufzufinden.

4) Vom *4*. Kiemenbogennerven, welcher einen Ast des *Truncus intestino-accessorius* darstellt, ist nur noch der den *M. levator arcus branchialis 4* versorgende Zweig übrig geblieben. Er verlässt gemeinsam mit dem *R. accessorius* als feines Fädchen den *Truncus* bald hinter dem Ganglion und vertheilt sich an der medialen Seite an den beiden Portionen des *M. levator arcus branchialis 4*.

5) Der *Truncus intestino-accessorius*. Dieser kräftigste, aus dem Ganglion hervortretende Nervenstamm enthält auch hier die motorischen Elemente für den *M. dorso-laryngeus*, den *M. trapezius*, den *M. interbranchialis 4*, die Kehlkopfmuskeln und einen Theil der *Mm. subarcuales*.

Er verläuft am untern Rande der (auch hier wie bei *Salamandra* und *Triton* am Hinterende der Kante des *Paraquadratum ventral* vom *M. levator arcus branchialis 1* entspringenden) Schädelportion des *M. trapezius* und giebt hier einen ziemlich kräftigen Nerv ab, welcher seine Verzweigungen den verschiedenen Abtheilungen des *M. trapezius* und dem *M. dorso-laryngeus* sendet. Letzterer entspringt gemeinsam mit dem Muskelnerve für den *Lev. arc. branch. 4* vom Stamme. Am hintern Rande des *M. dorso-laryngeus* tritt er medial vom *Lig. branchio-pectorale ventralwärts* und liegt hier unmittelbar neben dem *1*. Spinalnerven, der ihn, nach vorn umbiegend, kreuzt.

Hier zerfällt der Stamm in seine Endäste, die *Nn. intestinales X*. und den *R. recurrens intestinalis X*. Der letztere entsendet ventral neben dem *Ligamentum branchio-pectorale* den *N. lateralis inferior X.*, dessen Verlauf nichts Erwähnenswerthes bietet, und vertheilt sich dann am *M. interbranchialis 4*. Ein feiner Zweig verläuft weiter nach vorn und sendet den *Mm. subarcuales* feine Aeste. Ausserdem biegen mehrere sehr feine Aeste medial ab und verlieren sich in dem Bindegewebe in der Umgebung der Arterienbogen. Nach dem Vergleich mit andern Urodelen sind sie theils als Schleimhautäste anzusehen, theils



als Nerven, welche die Arterienbogen selbst versorgen und neben ihnen auch zum Truncus arteriosus gelangen.

Mit dem 2. Kiemenbogenerven und dem Glossopharyngeusgebiet hat der Nerv keine Verbindung. Der N. laryngeus recurrens wird von einem R. intestinalis entsandt. Er kreuzt die hintere, an der Seite der Trachea ansetzende Abtheilung des M. dorso-laryngeus ventral und zieht an der medialen Seite der Pars laryngea dieses Muskels nach vorn. Er entsendet ihm und den kleinen Kehlkopfmuskeln Aeste.

6) Die Nn. lateralis medius und superior entspringen gemeinsam neben dem Truncus intestino-accessorius vom Ganglion. Beide betten sich tief in die spinale Längsmusculatur ein. Der N. lateralis medius erhält durch die Begleitung des N. lateralis VII., welcher neben ihm nach hinten verläuft, Beziehungen, welche noch der genaueren Untersuchung, namentlich entwicklungsgeschichtlich, bedürfen.

7) Die Nn. cutanei occipitales bieten nichts besonders Erwähnenswerthes. Sie entspringen als ein Stamm an der Dorsalseite des Ganglions.

### 3. Der N. hypobranchialis

setzt sich aus dem 1. und 2. Spinalnerven zusammen. Ein occipitaler Nerv wurde nicht aufgefunden. Dem 1. Spinalnerven, welcher wie bei allen andern Urodelen durch ein Foramen des 1. Wirbels nach aussen tritt, fehlte ein Spinalganglion, der 2. hatte ein kleines rudimentäres Ganglion.

Der Verlauf der Nerven bietet keine erwähnenswerthen Besonderheiten.

---

## Anlage X.

**Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopf-Skelet, -Muskeln  
und -Nerven von *Siren lacertina*.**

Von *Siren lacertina* erhielt ich durch die Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. TORNIER mit Genehmigung des Herrn Geh. Rath Prof. Dr. MÖBIUS ein 25 cm langes Exemplar aus dem naturhistorischen Museum zu Berlin mit der Erlaubniss, an demselben die eine Seite der Zungenbein- und Kiemenbogengegend zu präpariren.

Das Exemplar war in Alkohol conservirt und nur an einigen Stellen für die Präparation nicht ganz günstig erhalten.

Wenn auch die Ergebnisse der Innervation in Folge dessen nicht ganz vollständige sind, bieten sie doch in den meisten Punkten für den Vergleich mit den übrigen Urodelen eine genügende Grundlage, und bei der Seltenheit des Materials erscheint mir die Mittheilung der Präparationsresultate nicht überflüssig und wohl geeignet, dem glücklichen Forscher, welcher über ein reichlicheres Material verfügt, für eine genauere Bearbeitung Anhaltspunkte zu geben. Meine Befunde weichen von denen H. H. WILDER'S (Zool. Jahrb., V. 4, Anat., 1891) in vielen Punkten ab.

**1. Skelet (Fig. S<sup>1</sup>).**

Es hat dieselben Bestandtheile wie das der Salamandriden und von Siredon, nur ist das Vorhandensein eines Hypohyale zweifelhaft.

Die Copula des Ceratohyale, das Hypobranchiale 1 und 2, sowie der Copulastiel sind theilweise verknöchert.

Das Ceratohyale bildet einen langen, etwas seitlich gebogenen Knochenstab, welchem medial eine Knochenkappe aufsitzt. Das ganze hintere Ende bleibt knorpelig und ist zu einer kolbenförmigen Anschwellung geworden, die von einem dicken, straffasrigen Perichondrium überzogen wird. Sie ahmt im Allgemeinen die Formen des hintern Endes des Ceratohyale der Salamandriden nach, nur ist die Verdickung eine mächtigere. An der medialen Seite geht das Perichondrium in ein breites, dickes Band über, welches das Ceratohyale an dem Petrosium und Quadratum befestigt. Beide Theile desselben stehen in unmittelbarem Zusammenhang.

Das mediale, mit einem Knorpelüberzug versehene Ende verbindet sich mit dem verknöcherten Theil der Copula und mit dem Knorpel, der die Spitze derselben bildet. Es war auch ein kleines, gesondertes Knorpelstückchen an der Seite dieser knorpeligen Spitze der Copula vorhanden, gegen dessen Auffassung als Hypohyale nichts anzuführen ist. Eine Entscheidung könnte jedoch nur die Ontogenie bringen.

Der 1. und 2. Kiemenbogen bestehen je aus einem Hypobranchiale und einem Ceratobranchiale, deren Verbindung unter einander und mit der Copula den gleichen Verhältnissen bei den Salamandridenlarven und bei *Siredon* entspricht. Die Hypobranchialia enthalten hier aber eine knöcherne Diaphyse, welche beiderseits Knorpelenden trägt. In Folge dessen sind sie viel zierlicher gestaltet.

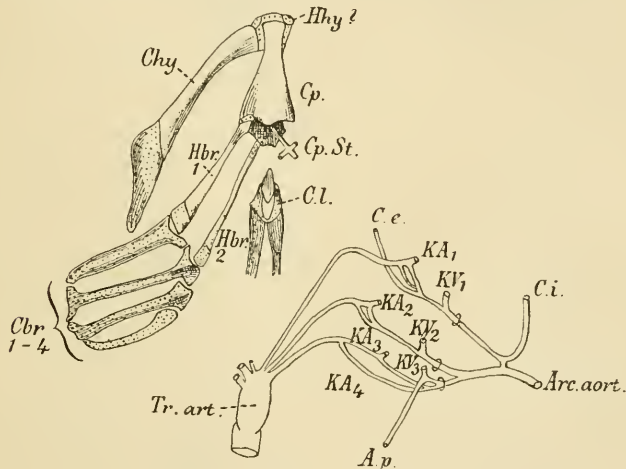


Fig. S<sup>1</sup>. Hyoid-Kiemenbogen-Kehlkopf-Skelet von *Siren* nebst Kiemenbogen-gefäßen. Knorpel punktiert, Knochen schattirt. *Hhy* Hypohyale, *Chy* Ceratohyale, *Hbr. 1, 2* Hypobranchiale 1 u. 2, *Cbr. 1-4* Ceratobranchiale 1-4, *Cp* Copula, *Cp. St.* Copulastiel, *Cl.* Cartilago lateralis, *Tr. art.* Truncus arteriosus, *C. e.* Carotis externa, *C. i.* Carotis interna, *K. A. 1-3* Kiemenarterien, *K. V. 1-3* Kiemenvenen, *K. A. 4* Gefäß des 4. Kiemenbogens, *Arc. art.* Arcus aortae, *A. p.* Arteria pulmonalis.

Das Ceratobranchiale 1 trägt seitlich eine besonders stark vorspringende Muskelkante, welche dem Ursprung des *M. ceratohyoideus externus* zur Verstärkung dient.

Auch die Formen der Ceratobranchialia 3 und 4 stimmen im Allgemeinen mit denen bei den Salamandridenlarven. Die dorsalen Enden aller 4 Ceratobranchialia sind wie dort in Knorpelzipfel ausgezogen, welche dorsal von den Kiemenvenen sich bogenförmig verbinden.

Das Kehlkopfskelet bildet ein Proarytänoid (Fig. T<sup>1</sup>).

Der aus der Cartilago lateralis hervorgegangene Theil desselben (zwischen *o* und *c* der Textfigur) liegt mit seiner medialen und ventralen Kante der Kehlkopfschleimhaut an und bildet die Unterlage

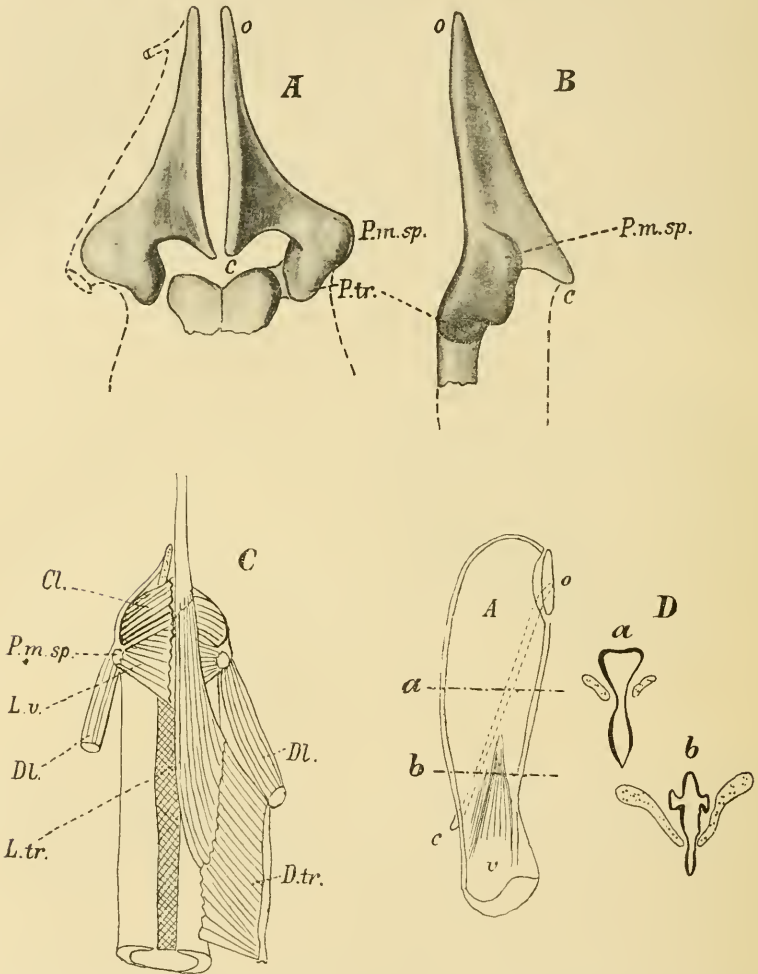


Fig. T<sup>1</sup>. *A* u. *B* Proarytänoid von *Siren*; *A* von der ventralen, *B* von der rechten Seite. *C* Kehlkopfmuskeln von *Siren*, *D* Medianschnitt durch den Kehlkopf, *P.m.sp* Processus muscularis spurius, *P.tr* Proc. trachealis, *Cl* Constrictor laryngis, *L.v* Laryngicus ventralis, *Dl* Dorsolaryngicus, *D.tr* Dorsotrachealis, *L.tr* Laryngo trachealis ventralis.

für die Stimmritze. Das Epithel ist hier abgeflacht, zwei bis dreischichtig, während im Uebrigen den Kehlkopf ein hohes, zweischichtiges Flimmerepithel auskleidet. Seitlich trägt die ziemlich dünne Knorpel-

platte, deren Form aus der beistehenden, nach einem Reconstructionsmodell gezeichneten Figur ersichtlich ist, einen dicken, nach ventral und lateral hervortretenden Vorsprung, über dessen Bezeichnung als *Processus muscularis spurius* unten bei der Kehlkopfmusculatur die Rede sein wird. Dieser setzt sich nach hinten und medial in den *Processus trachealis fort (P. tr)*, der durch eine dünne fasrige Zwischenschicht von dem neben der dorsalen Mittellinie in der Trachealwand eingebetteten Trachealknorpel getrennt ist. Letzterer verschmilzt hier an der Grenze zwischen Kehlkopf und Luftröhre mit dem der andern Seite für eine kurze Strecke zu einem unpaaren Stück, welches seitlich in die Anfangs rein fasrigen, weiter caudal aber zunehmend knorpeligen Charakter zeigenden Halbrinnen zu beiden Seiten der Trachea übergeht.

Der Kehlkopf ist auch hier nach vorn gewandert und liegt etwa zwischen den Mitten der beiden Hypobranchialia 2<sup>1)</sup>.

Im Bereich der Kiemengefäße (vergleiche Fig. T<sup>1</sup> rechte Seite) besteht nur in der Bildung des 4. und der Art. pulmonalis eine bemerkenswerthe Abweichung von den sonst gleichartigen Verhältnissen der Salamandridenlarven. Meine Befunde stimmen mit denen von BOAS überein<sup>2)</sup>. Das Gefäß des 4. Kiemenbogens entspringt nicht vom *Truncus arteriosus*, sondern ist eine kleine, unscheinbare Verbindung zwischen 3. Kiemenarterie und 3. Kiemenvene, welche hinter der 4. (oder richtiger 3. bleibenden) Kiemenspalte (5. Schlundspalte) von *Siren* (zwischen *Ceratobranchiale* 3 und 4) verläuft und sich über der Kiemenspalte mit der vor der 4. Kiemenspalte, am 3. Kiemenbogen liegenden Gefäßverbindung zwischen 3. Kiemenarterie und -vene zu einem Stamm vereinigt, der sich in die 3. Kiemenvene ergießt. Diese passirt, wie immer, zwischen *Ceratobranchiale* 3 und 4 nach innen.

Die *Arteria pulmonalis* entspringt in ganz von dem sonst Typischen abweichender Weise von der 3. Kiemenvene selbst lateral von ihrem Durchtritt zwischen *Ceratobranchiale* 3 und 4 und von der Stelle, an welcher sich der oben erwähnte Stamm in sie ergießt, welcher aus der Vereinigung des 4. Kiemengefäßes mit der Verbindung zwischen

1) Vergl. E. GÖPPERT, Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien, in: *Morphol. Jahrb.*, V. 26, 1898, tab. 9, fig. 8—12, und H. H. WILDER, A contribution to the anatomy of *Siren lacertina*, in: *Zool. Jahrb.*, V. 4, Anat., 1891, und *The Amphibian larynx*, *ibid.* V. 9, 1896.

2) BOAS, *Conus arteriosus* und Arterienbogen der Amphibien, in: *Morphol. Jahrb.*, V. 7, 1882, tab. 25, fig. 37.

3. Kiemenarterie und -vene hervorgegangen ist, und wendet sich schräg nach caudal und ventral zum hintern Rande des *M. dorso-laryngeus*. Von hier aus läuft sie lateral neben den Stämmen des *R. intestinalis* X. caudalwärts. Vom *R. recurrens intestinalis* X. wird sie nicht umschlungen.

## 2. Muskeln.

Die Musculatur des Visceralskelets zeigt mancherlei Abweichungen von den bei den andern Urodelen gefundenen Verhältnissen, die aber auch hier leicht die Grundform erkennen lassen.

### A. Die von VII., IX. und X. versorgten Muskeln.

#### 1) *M. cephalo-hyo-mandibularis*.

Eine Portion, welche an der *Fascia cephalo-dorsalis*, und eine solche, welche am *Ceratobranchiale* 1 entspringt, fehlt bei *Siren*. Dafür ist der Ursprung am dorsalen Theil des *Ceratohyale* nur dieser Art eigenthümlich. Nur bei Salamandridenlarven finden sich bisweilen vereinzelte Fasern, welche den gleichen Verlauf haben. Aus einem *M. cephalo-dorso-mandibularis* ist also hier ein

*M. cephalo-hyo-mandibularis* geworden. Er bildet eine dicke breite Muskellage mit schräg von dorsal-caudal nach ventral-oral gerichtetem Faserverlauf.

Er entspringt von der besonders kräftigen *Membrana intermuscularis* zwischen *Facialis*- und *Trigeminus*musculatur, welche sich an dem hintern Rande des schmalen *Paraquadratum* (*Squamosum*) anheftet, ferner von der knöchernen Seitenfläche des *Petrosums* dorsal vom *Operculum* bis zum hintern Ende desselben, drittens geht eine mächtige Abtheilung von der ganzen Vorderfläche des dorsalen, verbreiterten, knorpeligen Endes des *Ceratohyale* aus. Sie reicht am weitesten caudalwärts und wird hinten von der Seite her durch den *M. levator arc. branch. 1* bedeckt. Sämmtliche Bündel vereinigen sich zu einer kurzen Sehne, welche am hintern Fortsatz des Unterkiefers ansetzt.

Innervirt vom *R. jugularis* VII. + IX.

2) *M. levator hyoidei*<sup>1)</sup>. Dieser kräftige, dicke, aber kurze Muskel kommt unter den ausgewachsenen Urodelen ausschliesslich *Siren* zu. Er entspringt von der Seitenfläche des *Petrosum* unmittel-

1) Dieser Muskel ist, soweit ich sehe, von frühern Forschern nicht beschrieben worden.

bar unter dem dorsalen Ende des Paraquadratum und der an dieses sich anschliessenden Knochencrista des Petrosium, welche auf der dorsalen Seite der spinalen Längsmusculatur Ursprung giebt. Die Ursprungsfläche des Muskels wird dorsal und ventral von Bündeln des M. cephalo-hyomandibularis umgriffen. Er verläuft schräg lateral und caudal und heftet sich an der medialen Seite des Ceratohyale, nicht ganz bis zu seiner Spitze hin, an.

Seine Innervation habe ich nicht feststellen können; doch kann in Uebereinstimmung mit den Befunden bei den Salamandridenlarven kein anderer Nerv als der R. jugularis VII. + IX in Frage kommen.

3) M. interhyoideus. Er entspringt wie bei den Salamandriden an der ventralen Kante des Ceratohyale vor und hinter dem Winkel desselben, indem er auf seine Aussenseite und das von hier zum Quadratum gehende Ligamentum hyo-quadratum und den Processus hyoideus des Quadratoms übergreift. Der Ansatz an der Mittellinie ist der gleiche wie bei allen andern Urodelen. In Bezug auf die Lage zu den andern in Betracht kommenden Muskeln ist zu erwähnen, dass er hier vom Unterkiefer durch den bei *Siren* zu einem mächtigen gesonderten Muskel ausgebildeten M. pterygoideus (pterygo-maxillaris), welcher von der medialen Seite her mit convergenten Fasern am hintern Fortsatz des Unterkiefers und an seiner medialen Seite sich anheftet, abgedrängt wird.

Auch die Innervation des Interhyoideus bietet in so fern eine Besonderheit, als nur die hintern Partien des Muskels vom R. jugularis versorgt werden, während die vordern Theile einen auffallend kräftigen Ast aus dem R. intermandibularis V. beziehen. Beide Nerven haben auch hier vielfache Verbindungen. Bei *Salamandra* wurde dies Verhalten ausnahmsweise festgestellt (fig. 28, I. Theil).

4) M. interbranchialis 1. Er entspringt ventral vom M. ceratohyoideus externus mit einer kurzen Sehne vom Ceratobranchiale 1 mit wenigen Bündeln von der den letztgenannten Muskel deckenden Fascie. Der M. interbranchialis 1 schliesst caudal an den M. interhyoideus auch mit seinem Ansatz an der Mittellinie an. Die hintersten Fasern befestigen sich an der Fascia pectoralis, und ihr Ansatz beiderseits bildet so einen nach hinten offenen Winkel, wie bei *Cryptobranchus* und *Menopoma*.

Innervation vom R. jugularis VII. + IX.

5) M. ceratohyoideus externus ist ganz typisch in seinem Verhalten. Er entspringt von dem dorsalen Theile des Ceratobranchiale 1 und setzt an der ventralen Fläche des knöchernen Theils

des Ceratohyale an. Mit einigen Fasern greift er auf das Hypohyale über.

Innervation vom R. jugularis VII. + IX<sup>1)</sup>.

6) *M. levator arcus branchialis 1.* Während dieser Muskel bei fast allen Urodelen seinen Ursprung seitlich von der spinalen Längsmusculatur am Schädel hat und daher mehr oder weniger von der Oberfläche abgerückt ist, liegt er bei *Siren* in seinem mittlern Abschnitt unmittelbar unter der Haut dem hintern Theile des *M. cephalo-hyo-mandibularis* an. Sein Ursprung an der Fascia cephalo-dorsalis schiebt sich unter den der andern 3 Levatores arc. br. Verlauf und Ansatz an der Vorderseite des dorsalen Endes des Ceratobranchiale 1 bieten nur in so fern etwas Besonderes dar, als der Ansatz sehr breit ist und am Ceratobranchiale 1, gedeckt vom *M. ceratohyoideus externus*, weit hinabreicht bis zum Ursprung des *M. ceratohyoideus internus*.

Innervation vom IX., der den Muskel durchbohrt.

7) *M. ceratohyoideus internus*<sup>2)</sup>. Er ist ein mächtiger Muskel, welcher auch bei *Siren*, ähnlich wie bei *Amphiuma*, nicht allein von der ventralen und vordern Fläche des medialen Endes des Ceratobranchiale 1 entspringt, sondern auch von der oral und lateral gekehrten Seite des hier knöchernen Hypobranchiale 1, dessen ventrale Kante sogar zur Vergrößerung der Ursprungsfläche in eine Crista ausgezogen ist. Der Muskelbauch füllt den vordern Theil des Zwischenraums zwischen Hyoid- und 1. Kiemenbogen ganz aus und geht nach vorn in eine kräftige Sehne über, die sich zum Theil an dem medialen vordern Ende des Ceratohyale und seiner Verbindung mit der Copula anheftet, zum Theil ventral von derselben in die Zungenspitze ausstrahlt.

Versorgt wird er von einem Nerven, welcher aus der Vereinigung des IX. mit einem Aste des 2. Kiemenbogennerven hervorgegangen ist.

Ueber seinen von dem bei andern Urodelen abweichenden Verlauf siehe bei *N. glossopharyngeus*.

8) *Mm. levatores arcuum branchialium 2, 3 und 4* entspringen in unmittelbarem Anschluss an einander von der Dorsalfascie an der Seite der Längsmusculatur und verhalten sich in ihrer Lage zu den zugehörigen Nerven ebenso wie bei den andern Urodelen.

Auch die Innervation ist die gleiche.

1) Die Angaben H. H. WILDER's sind irrthümlich (l. c. p. 663).

2) Meine Befunde von Ursprung, Ansatz und Innervation weichen von denen H. H. WILDER's in einigen Punkten ab.



9) *M. dorsolaryngeus* ist ein breiter und ziemlich dicker Muskel, welcher sich an die vorgenannten anschliesst. Er entspringt hinter ihnen von der Dorsalfascie. Seine hintern Fasern verlaufen fast rein transversal um die Pharynxwand, nach ventral und medial umbiegend, zur Seite der Trachea; die nach oral sich anschliessenden divergiren zunehmend und heften sich schräg medial und oral an die Seite der Trachea. Das vorderste Bündel endlich biegt wie bei *Amphiuma* in rein oraler Richtung um und endigt am Processus muscularis spurius des Proarytänoids. Von hier aus begleitet ein lange medial an der Seitenkante der Cartilago lateralis befestigtes Sehnenblatt den Knorpel bis nahe zu seiner Spitze am Kehlkopfeingang. Es dient den *Mm. laryngei* als Ursprung. Wir müssen also auch hier eine Pars laryngea des *M. dorso-laryngeus* von einer Pars trachealis (*M. dorso-trachealis*) unterscheiden. Gegenüber der vordern Hälfte des Ansatzes der Pars trachealis an der Seite der Luftröhrenwand entspringt der bereits von WILDER unter dem Namen *Depressor laryngis* beschriebene kräftige Muskel, welcher nach vorn verläuft und unter dem Kehlkopf endigt (vergl. unten).

Innervirt wird der *M. dorso-laryngeus* von einem dorsalen Aste des *Truncus intestino-accessorius* und mehreren feinen Zweigen des *R. recurrens intestinalis X*.

10) *M. subarcualis rectus*. Er ist bei *Siren* nur in der Einzahl vorhanden. Er entspringt von der hintern und ventralen Seite des Ceratobranchiale 4 in ziemlich weiter Ausdehnung, überspringt unter den ventralen Kanten der 3 Kiemenpalten die Ceratobranchialia 3 und 2 und heftet sich am ventralen Muskelvorsprung des Ceratobranchiale 1 an. Ihm gegenüber entspringt der *M. ceratohyoideus internus*.

Innervation vom 2. Kiemenbogennerven und vom *R. recurrens intestinalis X*.

11) *Mm. subarcuales obliqui*. Wie bei den Salamandriden sind deren 2 vorhanden, von denen der eine von der ventralen Seite des Ceratobranchiale 2, der andere von der des Ceratobranchiale 3 entspringt. Beide vereinigen sich zu einem ziemlich kräftigen Muskelbauch, welcher sich an der Fascie des Theiles des *Rectus hypobranchialis* ansetzt, welcher dorsal von dem *M. genio-hyoideus* an dem Copulastiel und dem Hypobranchiale 1 entspringt. Diese Fascie, welche an beiden Skelettheilen sich befestigt, hat aber hier verstärkte Faserzüge, welche sich am Copulastiel, nahe seiner Verbreiterung am Ende (*Cartilago triquetra*), ansetzen. Sie bilden die Fortsetzung der Richtung der Muskelfasern und sind gewissermaassen ihre Sehne.

Hieraus lässt sich leicht der Ansatz dieser beiden Muskeln an der Inscriptio tendinea zwischen Genio- und Sterno-hyoideus nach Schwund des Copulastiels verstehen, wie wir ihn bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* gefunden haben. Der vordere der beiden Muskeln wird nur vom 2. Kiemenbognennerven, der hintere von diesem und dem R. recurrens intestinalis X innervirt<sup>1)</sup>.

12) *M. omo-arcualis*. Dieser in solcher Stärke nur *Siren* eigene Muskel entspringt mit einer kurzen, breiten Sehne von den dorsalen Spitzen der Ceratobranchialia 3 und 4, verläuft hinter dem letztern ventralwärts und befestigt sich in dem Winkel, den Procoracoid und Scapula mit einander bilden, mit dem grössern Theil seiner Fasern am Procoracoid, mit dem kleinern an der Scapula.

FISCHER<sup>2)</sup> beschreibt diesen Muskel als Adductor branchiae tertiae und gibt an, dass sich nur wenige Fasern an der dorsalen Spitze des 4. Kiemenbogens anheften, während die Hauptmasse derselben in den Stiel des 3. stärksten Kiemenbüschels übergeht.

Bei dem von mir untersuchten Exemplar bestehen keinerlei Verbindungen mit den in das Kiemenbüschel übergehenden Muskelfasern.

Innervirt aus dem R. recurrens intestinalis X<sup>3)</sup>.

13) *M. interbranchialis* 4. Er zerfällt, wie bereits H. H. WILDER und GÖPPERT zeigten, in zwei Theile. Der vordere, Pars hypobranchialis 2 (Protractor arcus ultimi) entspringt am ventralen Ende des Ceratobranchiale 4 gegenüber dem Ansatz des *M. subarcualis* rectus und greift auch auf das ventrale Ende des Ceratobranchiale 3 über. Er verläuft dorsal von den 3 vordern Arterienbogen neben den ventralen Enden der Ceratobranchialia 2 und 3 zur medialen Seite der hintern 2 Drittel des Hypobranchiale 2. Der hintere Theil, Pars subpharyngea, schliesst sich nach hinten an. Er entspringt am hintern Rande des Ceratobranchiale 4 und mit seinen hintern, hier aber von den vordern nicht durch eine Lücke geschiedenen Fasern mit einer kurzen Sehne von der Spitze des Ceratobranchiale 4. Der Levator arcus branchialis 4 setzt lateral von dieser an. Die vordersten

---

1) H. H. WILDER rechnete diese Muskeln irrthümlicher Weise zum Gebiete des N. hypobranchialis, ohne die Innervation festgestellt zu haben (p. 665, l. c.).

2) Perennibranchiaten und Derotremen, Hamburg 1863, citirt nach C. K. HOFFMANN, Amphibien, in: BRONN, Class. Ordn., p. 99.

3) H. H. WILDER giebt irrthümlicher Weise den N. lateralis inferior als Quelle der Innervation an.

Fasern dieser Pars subpharyngea verlaufen an der Innenseite der Pars hypobranchialis 2 schräg medial und oral und befestigen sich an dem ventral die Pars laryngea des Dorsolaryngeus deckenden Bindegewebe. Es sind dies nur wenige Fasern. Der weitaus grösste hintere Theil des Muskels verläuft dorsal vom M. dorso-laryngeus zur Seitenwand der Trachea.

Wie bereits H. H. WILDER und GÖPPERTE hervorheben, liegt in diesem Verhalten eine Abweichung von dem aller andern Urodelen, bei denen der Muskel ventral vom M. dorso-laryngeus zur Mittellinie, ventral von der Trachea oder an deren Seite verläuft.

Innervirt vom R. recurrens intestinalis X.

14) Die Kehlkopfmuskeln von *Siren* bieten interessante Beziehungen dar.

Wie bereits erwähnt, setzt die Pars laryngeus mittels einer kurzen Sehne an dem Processus muscularis spurius der Cartilago lateralis an, ein Theil der Fasern heftet sich auch unmittelbar an ihr selbst an. Vor und hinter dieser Anheftungsstelle entspringen am Knorpel oder an der Sehne die Fasern der beiden M. laryngei dorsalis und ventralis, welche, wie überall, zur Mittellinie ventral und dorsal vom Kehlkopf gelangen. Die Fasern des M. laryngeus ventralis sind schräg nach caudal und medial gerichtet.

Die weitaus grössere Masse der beiden Muskeln liegt nicht caudal, sondern oral von dem Ansatz der Pars laryngea des Dorsolaryngeus an der Cartilago lateralis, und dieser vordere Theil ist, wie bereits WILDER fand, aussen von einer Ringfaserschicht bedeckt, deren Fasern wie die des Sphincter laryngis der übrigen Urodelen seitlich nicht unterbrochen sind, sondern von der dorsalen zur ventralen Mittellinie continuirlich um die Seite des Kehlkopfs herumlaufen. Der sehr wesentliche Unterschied von dem Sphincter der übrigen Urodelen liegt aber darin, dass er bei jenen stets caudal von dem Processus muscularis und dem Ansatz der Sehne des Dorsolaryngeus, meist auch zum Theil bedeckt von den Mm. laryngei, den Kehlkopf umkreist, während die bei *Siren* vorhandenen Ringfasern ganz oberflächlich liegen und den vordersten Theil des Muskels vor, oral von dem Processus muscularis bilden. GÖPPERTE hat diese Lagebeziehungen auf Querschnitten bereits dargestellt (in: Morphol. Jahrb., V. 26, 1898, p. 314—317). Da der hier vorhandene Processus muscularis im Gegensatz zu den Befunden der übrigen Urodelen (Perennibranchiaten ausgenommen) nicht an dem Theil des Proarytänoids liegt, welcher der Cartilago lateralis entstammt, so bezeichne ich ihn als Processus muscularis spurius oder

accessorius. Der dem Processus muscularis der Salamandriden und von *Menopoma* und *Cryptobranchus* homologe Vorsprung müsste viel weiter oral gesucht werden. Der Ansatz des M. dorso-laryngeus an demselben erfolgt stets durch eine lange Sehne oral vom Muskelring. Man findet auch bei *Siren* lateral von den kleinen Kehlkopfmuskeln (Constrictor und Laryngei) Sehnenfäden, welche die Richtung des Dorsolaryngeus fortsetzen und sich oral von dem Muskelring seitlich an die Spitze des Proarytänoids ansetzen. Diese Sehnenfäden entbehren aber der regelmässigen Anordnung und scheinen auch, nach den Befunden beider Seiten des von mir untersuchten Exemplars zu urtheilen, sehr verschieden stark ausgebildet zu sein. Es liegt nahe, sie als Rudimente der Sehne des Dorsolaryngeus, wie sie bei den Cryptobranchiaten vorhanden ist, zu betrachten und so die Uebereinstimmung hergestellt zu sehen. Das Vorhandensein eines Processus muscularis accessorius bei *Menopoma* und einer Verbindung desselben mit dem Dorsolaryngeus an der Stelle, wo er in seine Sehne übergeht, bestärkt diesen Eindruck.

Hierzu kommt nach der bereits von H. H. WILDER beschriebene Muskel, den ich als M. laryngo-trachealis ventralis<sup>1)</sup> bezeichne (Fig. T<sup>1</sup> C. Ltr). Er entspringt, wie erwähnt, am Ansatz der vordern Hälfte der Pars trachealis M. dorso-laryngei in der faserknorpeligen Seitenwand der Trachea, bildet also hier mit dieser eine Nahtlinie und verläuft mit fast rein nach oral, nur wenig medial gerichteten Fasern zum Kehlkopf, an dessen ventraler Seite er in Sehnenfäden übergeht, welche weiter vorn schräg die Mittellinie erreichen und in das Ligamentum hyo-laryngeum übergehen<sup>2)</sup>. Die am meisten medial gelegenen und am weitesten hinten entspringenden Fasern heften sich neben denen der andern Seite unmittelbar an die Mittellinie an. Die lateralsten und am weitesten vorn an der Trachea entspringenden Fasern sind nur durch einen schmalen Zwischenraum von den hintersten Fasern des M. laryngeus ventralis getrennt.

Innervation vom N. laryngeus recurrens.

1) WILDER'S Benennung Depressor laryngis halte ich nicht für angebracht. Der Muskel zieht meines Erachtens die ventralen Theile der Trachea nach der Hyoidcopula oder bei gleichzeitiger Wirkung des Dorsolaryngeus diese mitsammt dem Kehlkopf caudalwärts.

2) Von GÖPFERT wird der Muskel auf den Querschnitten 10—12 mit *M. d. tr* (M. dorso-trachealis) bezeichnet, in: Morphol. Jahrb., V. 26, 1898, tab. 10.

15) Die Muskeln der Kiemenbüschel, *Mm. levatores et depressores branchiarum*.

*Siren* hat 3 Kiemenbüschel, deren Grösse nach hinten bedeutend zunimmt. Sie zeigen im Uebrigen die Anordnung wie bei den andern Urodelen. Der Levator branchiae 1 entspringt an der Spitze des Ceratobranchiale 2 und strahlt seitlich und ventral in das 1. Kiemenbüschel aus. Er liegt neben zugehöriger Kiemenvene und dem Kiemenbüschelast des 2. Kiemenbogenerven genau so wie bei den Salamandridenlarven. Der Levator branchiae 2 entspringt, wie bei *Salamandra*, von der Spitze des Ceratobranchiale 3. Der Levator branchiae 3 zeigt dagegen darin eine Abweichung, dass er seinen Ursprung auf die Spitze des Ceratobranchiale 2 verlegt hat und den Levator branch. 2 dorsal kreuzt. Die Depressores branchiarum sind bei allen 3 Kiemenbüscheln, am stärksten im 3. ausgebildet und zeigen die gleiche Anordnung wie bei den Salamandriden. Sie entspringen an der Seite der Ceratobranchialia, der des 1. Kiemenbüschels vom Ceratobranchiale 2 und der 3. vom Ceratobranchiale 3.

Einzelheiten über ihre Innervation vermag ich nicht anzugeben.

## B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

1) *M. genio-hyoideus* ist ein schmales, parallelfasriges Bündel, welches neben der Mittellinie am Unterkiefer entspringt. Er befestigt sich an der Inscriptio tendinea, welche mit dem queren, knöchernen Stück des kreuzförmigen Copulastiels verwachsen ist.

Innervation vom N. hypobranchialis.

2) *M. genio-glossus*. *Siren* ist das einzige unter den von mir untersuchten Urodelen, dem jede Spur eines solchen Muskels oder seiner Anlage fehlt. Die Plica hyo-mandibularis, welche hinten schmal und flach ist, verbreitert und vertieft sich nach vorn zu, und die beiderseitigen Falten vereinigen sich hier unter der weit vorspringenden Zungenspitze. Der *M. genio-hyoideus* liegt der Schleimhaut fest an, ohne dass sich aber Fasern an ihr befestigen.

3) *M. sterno-hyoideus*. Er entspringt am Querstück des Copulastiels und überdeckt als breite, dünne Lage den tiefern Theil des Rectus hypobranchialis. Seine Beziehungen zum Sternum habe ich nicht ermittelt. Von ihm zweigt sich seitlich der ziemlich kräftige *M. omohyoideus* ab, und zwar von der 1. Inscriptio tendinea, hinter dem Copulastiel.

Innervation, soweit er von mir präparirt wurde, durch den N. hypo-branchialis.

4) M. abdomino-hyoideus entspringt, wie bei Siredon, von der Seite der Copula und des Hypobranchiale 1, sowie vom Copulastiel und bietet sonst keine Besonderheiten.

### 3. Nerven.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung sind hier am wenigsten vollständig, wie nach Präparation nur einer Seite eines Exemplars nicht anders zu erwarten ist. Immerhin erlauben sie einen Ueberblick, der zeigt, dass keine tiefer einschneidenden Abweichungen von den übrigen Urodelen vorliegen.

Die Darstellung musste sich auf die peripherische Verbreitung derjenigen Nerven einer Seite des Exemplars beschränken, welche ohne Schädigung der andern Seite und des gesammten Skelets erreichbar waren.

#### I. Facialis.

Der R. jugularis tritt gemeinsam mit den Nn. cutanei mandibulares lateralis und medialis aus einem Loch im Petrosum hervor, welches nicht homolog mit dem Facialisloch von *Salamandra*, *Triton* und *Amblystoma* ist, sondern lateral von demselben liegt. Es wird durch secundäre Umschliessung dieser 3 Nerven durch eine Verknöcherung am Petrosum gebildet, welche mit dem Ansatz des mächtigen Ligamentum hyo-petrosum zusammenhängt. Dadurch wird auch für den N. alveolaris eine besondere Austrittsöffnung weiter medial und ventral geschaffen, die wiederum von der des R. palatinus geschieden ist. Wir haben hier dadurch die Anfänge der Bildung eines FALLOPI'schen Canals mit 3 Austrittsöffnungen vor uns, eine für den R. palatinus (Petrosus superficialis major, eine für den N. alveolaris (Chorda tympani) und eine für die äussern Aeste.

Aehnliches hatte sich auch schon bei *Menobranchus* und *Proteus* gefunden.

1) Der R. cutaneus mandibulae lateralis läuft, wie stets, am hintern Rande des Paraquadratus zur Seite des Unterkiefers und zwischen den Sehnenfäden einer hier entspringenden Abtheilung des Masseter hindurch nach vorn, um sich zu der Haut an der Seite des Unterkiefers bis nach vorn zu verzweigen.

2) R. cutaneus mandibulae medialis schlingt sich, wie bei den Salamandridenlarven, um den M. cephalo-hyo-mandibularis und

wendet sich dann in der Furche zwischen *M. pterygoideus* und *M. interhyoideus* nach vorn zu. Er zerfällt dann in seine 2 typischen Aeste, die medial vom Unterkiefer nach vorn verlaufen.

3) *R. jugularis*<sup>1)</sup>. Er nimmt die hier sehr feine IX.-VII.-Anastomose auf und verläuft, wie bei den Salamandriden und *Menobranchus*, am vordern Rande des *M. cephalo-hyo-mandibularis*, zwischen diesem und *Quadratum* nach aussen, umschlingt diesen Muskel parallel dem *R. cut. mand. med.*, und nachdem er bereits auf diesem Wege eine Reihe von der medialen Seite her in den Muskel eintretender Aeste für den *Cephalo-hyo-mandibularis* abgegeben hat, zerfällt er an seiner Oberfläche in eine grössere Zahl von Hautästen, *Rr. cutanei jugulares*, und in Muskeläste für die *Mm. interbranchialis 1*, *ceratohyoideus externus* und *interhyoideus*. Den letzt aufgeführten Muskel versorgt er indessen nur zum Theil. Die vordern Abschnitte desselben erhalten einen kräftigen Ast aus dem *R. intermandibularis V.*, mit dem der *Facialisast* durch einen starken Nerven verbunden ist.

4) Der *N. alveolaris*, der hier ausserordentlich kräftig ist, kommt an der Schädelbasis neben dem Seitenrande des *Parasphenoids* aus einem gesonderten Loche das *Petrosum* hervor und läuft an der medialen Seite des *Quadratum*s zwischen den Fasern des *M. pterygoideus* hindurch ventral- und lateralwärts zur medialen Seite des Unterkiefers. Zum Unterschied von den Salamandriden und *Siredon* wird er aber nicht von Knochen umschlossen, sondern bleibt medial neben dem Unterkiefer am Ursprung des *M. intermandibularis anterior* und *posterior*<sup>2)</sup> unter der Schleimhaut der *Plica hyo-mandibularis*, die er versorgt. Er ist bis zum vordern Ende des Unterkiefers dorsal vom Ursprung des *M. genio-hyoideus* zu verfolgen<sup>3)</sup>.

Der *N. palatinus* wurde nicht untersucht.

## II. *Nervi glossopharyngeus* und *vagus*.

Das gemeinsame Ganglion liegt in einer tiefen Knochennische vor und seitlich vom *Condylus occipitalis* verborgen, dessen Mitte die

1) H. H. WILDER, l. c., 1889, p. 667, beschreibt von diesen 3 Aesten — *R. jugularis* und *Rr. cutan. mand. med. und lat.* — nur 2, und zwar so, wie ich seine Beschreibung verstehe, den *R. jugularis* und den von ihm als *R. mandibularis* bezeichneten *R. cutaneus mandibulae lateralis*. Er hat mithin den *R. cut. mand. med.* übersehen.

2) Der *M. intermandibularis anterior* ist hier etwa ebenso breit wie der *posterior*. Beide sind am Ursprung nicht gegen einander abgesetzt.

3) Diesen Befund hat bereits H. H. WILDER vollständig erhoben.

mächtige, bereits oben erwähnte Muskelcrista überragt, von welcher nach seitlich und vorn die Fasern des *M. cephalo-hyo-mandibularis* und *M. levator hyoidei*, nach hinten und medial die der spinalen Längsmusculatur entspringen. Die die IX.-X.-Nische überragende Kante ist durch ein starkes Band mit der Seite des *Condylus occipitalis* verbunden, und dieses scheidet so den Austritt des *Glossopharyngeus* von dem des *Vagus*. Eine vollständige knöcherne Scheidewand, wie sie FISCHER beschreibt, war bei dem von mir untersuchten Exemplar nicht vorhanden.

1) Der *Glossopharyngeus* ist bei dem Hervortreten aus dem eben beschriebenen Loche bereits in 4 Aeste zerfallen.

a) Der vorderste, der *R. communicans cum Faciali*, biegt am *Petrosum* nach vorn um und verläuft oberhalb vom *Operculum* und vom *Lig. hyo-petrosum* zum *R. jugularis VII* <sup>1)</sup>.

b) Der *R. praetrematicus* ist der stärkste Ast des IX. und er übertrifft auch den *R. posttrematicus* erheblich. Er ist rein sensibel, verläuft lateral um die *Carotis* und biegt an der Ventralseite des *Ligamentum hyo-petrosum* nach vorn und ventral um. Hier gelangt er an die laterale und dorsale Seite des *Ceratohyale*, das er unter Abgabe zahlreicher Schleimhautäste bis zur Zungenspitze begleitet. Erst in dieser findet er sein Ende. Er versorgt den grössten Theil der Zunge und ist hier compensatorisch für den sehr schwachen *R. lingualis* des *R. posttrematicus IX.* eingetreten. Einen nach oral umbiegenden dorsalen *Pharynxast*, der von hinten her bis in das Gebiet des *R. palatinus VII.* vordringt, habe ich nicht festgestellt, doch ist sein Vorhandensein in Uebereinstimmung mit allen andern Urodelen wohl ausser Zweifel.

c) *R. posttrematicus.* Er biegt an seinem Austritt nach hinten um und gelangt so an die mediale Seite des *M. levator arcus branchialis 1*, den er mit motorischen Fasern versorgt. Zwischen seinen Muskelfasern verläuft er ventralwärts, medial vom *M. ceratohyoideus externus* bis zum Ansatz des *M. subarcualis rectus* am *Ceratobranchiale 1.* Zum Unterschied von allen andern Urodelen tritt er hier zwischen den Fasern dieses Muskels hindurch und nimmt an dessen medialem Rande einen kräftigen Ast des 2. Kiemenbogenerven auf. Mit ihm zusammen wendet er sich an der ventralen Seite des *M. ceratohyoideus internus* nach vorn und theilt ihm seine motorischen Aeste zu, während ein sehr feiner Schleimhautast zwischen den

1) H. H. WILDER hat den Nerven bereits gefunden und abgebildet.



Muskelfasern an ihrem Ursprung am Hypobranchiale 2 hindurch neben der Copula zur Zungenschleimhaut gelangt.

d) Der 4. unbedeutendste Ast ist ein *R. pharyngeus dorsalis*, welcher bei den meisten andern Urodelen einen Zweig des *R. posttrematicus* bildet. Hier tritt er gesondert aus dem Ganglion hervor. Er wendet sich caudal, umschlingt die *Carotis interna* und versorgt Theile der dorsalen Pharynxschleimhaut.

Die Aeste des Vagus sind zu einem Bündel eng vereinigt; dieses theilt sich erst, nachdem es zwischen hypaxonischer und epaxonischer Musculatur hindurch getreten ist, in folgende Aeste: in den 2. Kiemenbognerven, in einen Stamm, welcher den 3. Kiemenbognerven und die Rudimente der folgenden umfasst, in den *Truncus intestino-accessorius*, in den *Truncus lateralis*, welcher hier alle 3 Seitennerven enthält, und in den *N. cutaneus occipitalis*.

2) Der 2. Kiemenbognerv, der vorderste der Aeste, stimmt vollkommen mit dem der übrigen Urodelen überein. Er passirt über dem 1. Kiemenbogen die Lücke zwischen *Levator arc. br. 1* und 2, entsendet kurz vorher einen kräftigen *R. pharyngeus*, der wahrscheinlich auch einen *R. praetrematicus* abgiebt. Er versorgt den *M. lev. arc. br. 2*, sendet dann eine grössere Zahl von Aesten an das 1. und 2. Kiemenbüschel, von denen er das 1. ganz versorgt, da dem IX. ein Ast für dasselbe fehlt.

Der Rest verläuft als *R. posttrematicus* am *Ceratobranchiale 2* ventralwärts und theilt sich dorsal von dem *M. subarcualis rectus* in einen motorischen Ast, welcher nach Abgabe kleiner Aeste an den eben genannten Muskel und an die *Mm. subarcuales obliqui* den Haupttheil seiner Fasern ventral von der *Carotis communis* mit dem IX. vereinigt und zum *M. ceratohyoideus internus* gelangt, und einen sensiblen Ast, welcher medial zur ventralen Pharynxschleimhaut tritt.

3) Dem 3. Kiemenbognerven sind eine Reihe von ihm ursprünglich fremden Elementen angegliedert, welche aus Rudimenten des 4. und vielleicht noch eines hintern bestehen.

Der als 3. Kiemenbognerv zu betrachtende Ast dieses Stammes entsendet einen *R. pharyngeus dorsalis*, welcher den Winkel, in dem 2. und 3. Kiemenvene zusammentreffen, passirt, und theilt sich dann in mehrere Zweige, von denen der stärkste durch die Lücke zwischen *Lev. arc. br. 2* und 3 hindurchtritt, den *Lev. arc. br. 3* versorgt und dann seine Aeste dem 2. und 3. Kiemenbüschel sendet. Ein feiner Nerv begleitet auch das *Ceratobranchiale 3* ventralwärts, konnte aber

nicht weiter verfolgt werden. Der grösste Theil seiner Aeste trat hinter dem Lev. arc. br. 3 in das 3. Kiemenbüschel.

Nicht weit von seinem Ursprung verliess den 3. Kiemenbogen-nerven ein kräftiger Nerv, welcher den Lev. arc. br. 4 versorgte, mehrere Rr. pharyngei zur Schleimhaut über und am 4. Kiemenbogen sandte und auch ein feines Aestchen hinter dem Lev. arc. br. 4 in das 3. Kiemenbüschel gelangen liess.

Der Rest, der stärkste Theil des Nerven, umschlang am hintern Rande des M. interbranchialis 4 die Pharynxwand und vertheilte sich an ihr bis zur Trachea hin<sup>1)</sup>. Es kann sich sehr wohl um das secundär wieder zu stärkerer Ausbildung gelangte Rudiment eines 5. Kiemenbogen-nerven handeln. Ein am 4. Kiemenbogen verlaufender R. posttrematicus wurde vermisst.

4) Der Truncus intestino-accessorius schlingt sich, wie immer, um den hintern Rand des Dorsolaryngeus und liegt hier in unmittelbarer Nachbarschaft des N. hypobranchialis, der den N. intestinalis X. lateral kreuzt. Er entsendet Pharynxäste und motorische Aeste für den sehr kleinen Trapezium.

Am hintern Rande des Dorsolaryngeus verlässt ihn auch der N. lateralis inferior, der ihm bei *Siren* nur lose angelagert ist, und zerfällt dann in seine Endäste, die Rr. intestinales X. und in den R. recurrens intestinalis X., welcher seine motorischen Aeste ventral von den Arterienbogen den Mm. omo-arcualis und subarcuales sendet und dessen wichtigster motorischer Ast als N. laryngeus recurrens dorsal von den 3 Arterienbogen am medialen Rande der Pars laryngea des M. dorso-laryngeus zu den kleinen Muskeln des Kehlkopfs und zu dem M. laryngo-trachealis ventralis gelangt. Dieser Ast bildet mit dem der andern Seite eine Commissur.

Ausserdem sendet der R. recurrens intestinalis X. seine Aeste dem M. interbranchialis 4 und der ventralen Pharynxschleimhaut.

Aeste für den Truncus arteriosus und die Arterienbogen wurden nicht aufgefunden, sind aber wohl sicher ebenso wie bei allen andern Urodelen vorhanden.

5) und 6) Die Nn. laterales und cutanei occipitales bieten nichts Erwähnenswerthes.

1) H. H. WILDER giebt von dem auch von ihm gefundenen und abgebildeten Nerven (*r. hy. tr.* fig. 7, tab. 39) an, dass er den hintern Theil des M. interbranchialis 4 (M. hyo-trachealis WILDER's) versorge. Meiner Präparation nach trifft dies nicht zu.

## III. N. hypobranchialis.

Er setzt sich aus Theilen des 1. und 2. Spinalnerven zusammen. Ein occipitaler Nerv wurde nicht gefunden.

Der 1. Spinalnerv bietet in so fern eine Besonderheit, als seine beiden Aeste, der R. dorsalis und ventralis, aus 2 gesonderten Löchern an der Seite des Wirbels austreten. Die beiden Löcher werden durch eine Knochenspange geschieden, welche in die Wurzel des mächtigen, hier sogar eine knöcherne Rippe tragenden Processus transversus übergeht. Der ventrale Ast verläuft unter Abgabe von mehreren Muskelästen an der ventralen Seite des Processus transversus und vereinigt sich, abweichend von allen andern Urodelen, unmittelbar hinter demselben mit dem ventralen Aste des 2. Spinalnerven, der ein Spinalganglion führt. Die Vereinigung findet also hier medial von der spinalen Längsmusculatur statt, während sonst fast ausnahmslos beide Nerven gesondert an der Ventralseite der hypaxonalen Längsmusculatur hervortreten und sich erst an ihrer Aussenseite zu einem Stamme verbinden. Der weitere Verlauf konnte in Folge seines Erhaltungszustandes nicht genauer untersucht werden.

## Anlage XI.

**Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopf-Skelet, -Muskeln  
und -Nerven von *Ellipsoglossa naevia*.**

Von diesem ausserordentlich seltenen Urodelen hat R. WIEDERSHEIM 1877<sup>1)</sup> eine eingehende Beschreibung des Kopfskelets und des Hyoidapparats gegeben und sie mit vorzüglichen Abbildungen ausgestattet. Er hat bereits auf die nahen Beziehungen des Baues dieser Theile zu dem der Cryptobranchiaten *Menopoma* und *Cryptobranchus* hingewiesen und denselben in seinem Stammbaum der Urodelen Ausdruck gegeben. *Ranodon* sowohl wie auch *Ellipsoglossa* zeigen so viel Uebereinstimmung mit jenen, dass eine Untersuchung der Musculatur und der Nerven und des von R. WIEDERSHEIM nicht beschriebenen Kehlkopfs vieles Interessante erwarten liess.

1) R. WIEDERSHEIM, Das Kehlkopfskelet der Urodelen, in: Morph. Jahrb., V. 3, 1877.

Die Möglichkeit, die Untersuchung an *Ellipsoglossa* auszuführen, verdanke ich der Güte der Herren Geheimrath Prof. Dr. SPENGLER und Prof. Dr. TORNIER, denen ich auch an dieser Stelle meinen besondern Dank dafür ausspreche. Ersterer stellte mir das einzige Exemplar seiner zoologischen Sammlung in liberalster Weise zur Verfügung, Letzterer gestattete mir, eine Seite der Kiemenregion eines Exemplars des Museums für Naturkunde in Berlin zu präpariren.

Ein Exemplar von *Ranodon* zu erhalten, habe ich mich leider bisher vergeblich bemüht. Doch ist die Uebereinstimmung im Bau des Skelets nach den Mittheilungen von R. WIEDERSHEIM eine so weitgehende, dass die Annahme, dass auch der Bau der Weichtheile nicht sehr verschieden von dem von *Ellipsoglossa* sein wird, Berechtigung hat.

Das von Herrn Prof. TORNIER erhaltene Exemplar mass 11 cm. Es wurde zuerst untersucht. Das von Herrn Prof. SPENGLER erhaltene mass 12 cm Länge. Ich bezeichne es in Folgendem als zweites Exemplar.

### I. Skelet.

Es ist bereits von R. WIEDERSHEIM vorzüglich abgebildet und beschrieben. Ich kann seine Befunde durchaus bestätigen. Nur in unwesentlichen Einzelheiten weichen die meinigen ab.

Das Zungenbein-Skelet besteht, wie bei *Cryptobranchus*, aus einem in der Mitte mit dem der andern Seite verbundenen, aber von der Copula abgetrennten Hyoidbogen, einem wie dort zu einem Stück verschmolzenen 1. Kiemenbogen und einem aus zwei verknöcherten Theilen, einem Hypo- und Ceratobranchiale 2, bestehenden 2. Kiemenbogen. Beide Kiemenbogen befestigen sich an der Copula.

Am Hyoidbogen lassen sich nicht, wie bei den Cryptobranchiaten, einzelne Knorpelstücke unterscheiden. Die Knorpelsubstanz ist continuirlich. Er stellt einen gekrümmten, vorn zu einer Platte verbreiterten Stab dar, dessen hinteres Ende mit dem Processus hyoideus des Quadratknorpels durch ein langes Band, Lig. hyo-quadratum, verbunden ist (Fig. 38 *Lhq*, Taf. 24). Nach hinten läuft von der Spitze ein zweites Band, welches in die Inscriptio tendinea des M. cephalo-dorso-pharyngeus übergeht, Lig. hyopharyngeum (*Lhph* Fig. 39).

Die medial dünne, lateral grätenartig verdickte Platte hat eine mediale und laterale Ecke, von denen die mediale sich in einen zierlich geschwungenen Knorpelzipfel, die laterale in einen dünnen Knorpelfaden fortsetzt, der etwa zwei Drittel der Länge des Knorpelstabes

misst, im Bogen nach medial und dann caudal umbiegt und dessen Ende mit dem der andern Seite durch Bindegewebe verlöthet ist (Fig. 37 u. 40).

Der Vergleich des Knorpelstabes mit dem Ceratohyale der Cryptobranchiaten, des Knorpelfadens mit der bei jenen aus 2 bezw. 3 Stücken jederseits bestehenden mittlern Verbindung, und des geschwungenen Knorpelzipfels mit dem namentlich bei *Cryptobranchus* stark hervortretenden isolirten Knorpel, welcher der medialen vordern Ecke des Ceratohyale ansitzt, drängt sich von selbst auf und wird durch die Gleichartigkeit der Insertion des *M. ceratohyoideus* (internus) an der vordern Verbreiterung des Ceratohyale verstärkt.

Zwischen dem Knorpelfaden und dem Knorpelzipfel spannt sich bei *Ellipsoglossa* eine straffe Membran aus, welche den Knorpelfaden in seiner Lage fixirt.

Die beiden Theile des 1. Kiemenbogens sind mit einander zu einem Knorpelstab verschmolzen, ohne dass sich eine Trennungslinie nachweisen liess. Er ist nur leicht gebogen und verbreitert sich, ähnlich wie bei den Salamandriden, zu einer dünnen Knorpelplatte. Sie liegt mit ihrer dorsalen Seite der ventralen Pharynxwand an und ist mit ihr ziemlich fest durch Bindegewebe verbunden, medial verbindet sich die mediale, hintere Ecke mit der Copula, und es spannen sich hier auch Bindegewebsfasern zu dem Knorpel der andern Seite hinüber. Von hier bis zur lateralen vordern Ecke der Platte geht ein breites, kurzes Band nach dem vordern Rande des Copulablattes hinüber (vergl. Fig. 39 u. 40 c, Taf. 25).

Der 2. Kiemenbogen besteht aus 2 schlanken, runden Stäben mit knöcherner Diaphyse und knorpeligen Epiphysen an beiden Enden.

Das Hypobranchiale 2 verbindet sich mit dem dorsalen hintern Fortsatz der Copula, welcher hier ganz so geformt ist wie bei den Salamandriden und bei *Siredon*; das Ceratobranchiale 2 liegt der Dorsalseite des 1. Kiemenbogenknorpels an und ist hier durch ziemlich lange Fasern verschieblich angeheftet. Zwischen 1. Kiemenbogen und Hypobranchiale 2 ist, wie überall, eine Membran ausgespannt, welche medial eine Lücke zum Durchlass des *M. rectus profundus* aufweist.

Die Copula steht in ihrer Form ebenfalls der der Cryptobranchiaten nahe. Nur ist ein hinterer, dorsaler Fortsatz als Träger der Verbindung mit dem Hypobranchiale 2 vorhanden, der bei jenen fehlt. Der vordere Theil ist, wie dort, zu zwei flügel förmigen Fortsetzungen umgestaltet. Nur sind dieselben kleiner (Fig. 40 c, Taf. 25).

Bei dem zweiten Exemplar war ein kleines Os triquetrum in der Inscriptio tendinea zwischen *M. geniohyoideus* und *sternohyoideus* vorhanden.

Die *Cartilago lateralis* bildet mit der andern Seite, wie bei *Menopoma*, eine Klammer, deren mediale Kanten der *Rima glottidis* zu Grunde liegen. Sie stellt einen ziemlich kurzen, an beiden Enden verjüngten, in der Mitte verdickten Knorpelstab dar. Etwa an der Grenze zwischen oralem und mittlern Drittel trägt dieser einen seitlichen Vorsprung, an welchem der Haupttheil der Sehne des *Dorso-laryngeus* sich anheftet. Es ist der *Processus muscularis* (Fig. U<sup>1</sup>, d).

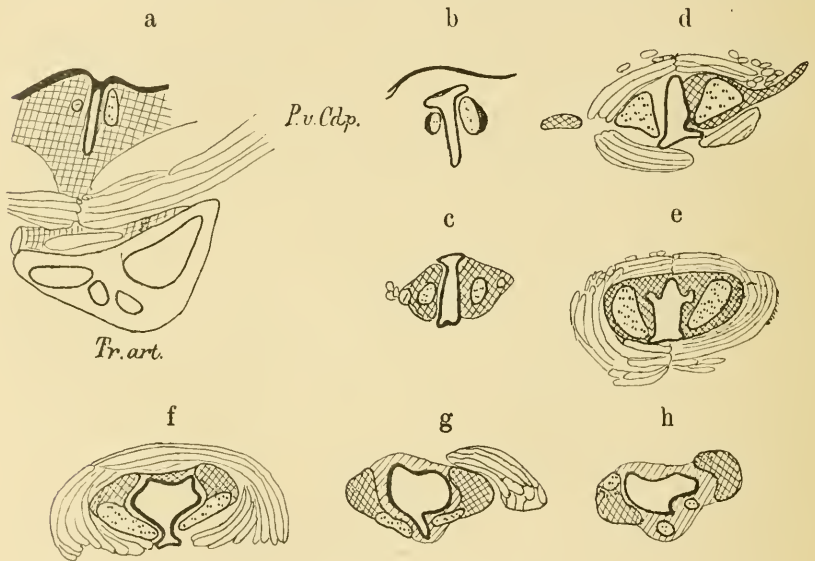


Fig. U<sup>1</sup>. Querschnittbilder des Kehlkopfs von *Ellipsoglossa*. Hyalinknorpel durch Doppelpunkte, Faserpolster durch gekreuzte Schraffirung signirt. Die faserknorpeligen Theile sind durch Punkte in derselben gezeichnet. *Tr.art* Truncus arteriosus, *P.v.cdp* Pars ventralis *M. cephalo-dorso-pharyngei*.

Auf dem Querschnitt ist der Knorpel hier dreieckig, mit einer besonders stark gegen das Kehlkopflumen vorspringenden ventralen Kante, während er weiter oral rund oder oval sich darstellt. Beide Seiten verhalten sich nicht ganz gleich, sondern der rechte Knorpel ist hier breiter als der linke und erstreckt sich auch weiter nach vorn neben dem Kehlkopfeingang. Während bei den meisten Urodelen die Spitze etwa bis zur Grenze zwischen mittlern und caudalem Drittel des Kehlkopfeingangs reicht, ragt bei dem darauf hin untersuchten

Exemplar von *Ellipsoglossa* nur der rechte Knorpel bis zum Kehlkopfeingang vor, der linke endet unmittelbar neben dem hintern Winkel des Aditus laryngis (vergl. die Querschnitte der Fig. U<sup>1</sup>).

Caudal vom Muskelvorsprung verbreitert sich der Knorpel, wird flacher und dreht sich so, dass die ventrale Kante zur medialen, die dorsale zur lateralen wird, indem die ventrale Kante gleichzeitig immer weiter nach ventral an der Seite des Kehlkopflumens rückt und endlich ventral von demselben in eine feine Spitze ausläuft, die mit der andern Seite durch Faserzüge verbunden ist. Auf dieser Strecke wird der Knorpel durch das auch bei *Amphiuma*, *Menopoma*, *Siren* und *Cryptobranchus* vorhandene Fasergewebe zu der bekannten Halbrinne ergänzt. Dieses Fasergewebe ist, wie überall, nach aussen durch eine besondere, in das Perichondrium der Cartilago lateralis übergehende Hülle abgeschlossen. Die ventrale Spitze der Cartilago lateralis laryngis endet, wie bei *Amphiuma* und *Menopoma*, ausserhalb dieses Fasergewebes (*h* der Fig. U<sup>1</sup>). Im dorsalen Winkel desselben taucht in der gleichen Höhe mit dem Ende der Cartilago lateralis der Trachealknorpel auf, welcher als gebogenes Stäbchen die Trachea begleitet und mehrere medial vorspringende Fortsätze aufweist (Fig. 44, Taf. 25). Fig. 43 *a* und *b*, Taf. 25 stellen Abbildungen der Cartilago lateralis und ihrer Verbindung mit den Halbrinnen der Trachea, welche nach einem Reconstructionsmodell gezeichnet wurden, dar.

Der Vergleich mit *Menopoma* und *Cryptobranchus* zeigt, dass hier der Cartilago lateralis noch ein Processus trachealis fehlt. Sie ist hier Zeit Lebens in ganz ursprünglicher Form erhalten, wie sie in der Ontogenie von *Siredon* und *Triton* vorübergehend auftritt. Die Knorpelkerne der Trachealwand stehen nur durch Vermittlung des Bindegewebes mit ihr in Verbindung. Angliederungen von Knorpel-elementen der Trachealwand oder Bildung eines Processus trachealis durch appositionelle Umwandlung von Bindegewebszellen in Knorpelzellen hat noch nicht stattgefunden. Ein Processus trachealis, wie er bei *Cryptobranchus* vorhanden ist und bei *Siren* zur Bildung eines Processus muscularis accessorius geführt hat, fehlt *Ellipsoglossa*.

## II. Muskeln.

Die Musculatur zeigt auf den ersten Blick eine überraschende Uebereinstimmung mit der der Salamandriden, die nähere Untersuchung deckt aber tiefgehende Unterschiede auf.

## A. Die von VII., IX. und X. versorgten Muskeln.

1) *M. cephalo-dorso-mandibularis* (*Cdm*). Er zerfällt in zwei Abtheilungen, eine vordere am Schädel und eine hintere, an der Dorsalfascie entspringende. Die vordere (*Cdma* Fig. 34) entspringt an der hintern Kante des Paraquadratum (Squamosum) und der seitlichen knorpeligen Labyrinthwand, ferner von dem Zwischenmuskelband, welches am Squamosum befestigt ist und Facialis- und Trigeminus-musculatur scheidet. Diese vordere Abtheilung (a) wird durch den Ramus jugularis wieder in eine vordere äussere und hintere innere Unterabtheilung geschieden. Die hintere, von der Dorsalfascie ausgehende Abtheilung (b) ist vom Ursprung bis zum Ansatz völlig gesondert (*Cdmb*), und zwischen ihr und der vordern tritt der R. jugularis der Art. mandibulo-jugularis nach aussen und eine kleine Vene nach innen. Wir finden also eine fast völlige Uebereinstimmung mit *Menopoma* und *Cryptobranchus*. Ein geringer Unterschied liegt darin, dass der Spalt zwischen beiden Abtheilungen nicht so weit ist und dass der *M. lev. arc. branch. 2*, bezw. sein Abkömmling, die Pars dorsalis 2 des *M. cephalo-dorso-pharyngeus*, hier nicht mit seinem Ursprung durch den Spalt zur Oberfläche dringt, sondern unmittelbar unter der gleichen Stelle von der Dorsalfascie ausgeht<sup>1)</sup>.

Innervation vom R. jugularis VII. + IX.

2) *M. subhyoideus*<sup>2)</sup> (*Jh<sup>2</sup>* Fig. 35, 37). Im ventralen Facialisgebiet finden wir ebenso wie bei den Salamandriden an Stelle eines *M. interhyoideus* einen *M. subhyoideus* und *M. inter ossa quadrata*. Der erstere entspringt mit der gleichen Muskelkuppe am dorsalen Ende des Ceratohyale und umhüllt das dorsale Drittel desselben. Er begleitet es ventral nach vorn und setzt mit seinen lateralen Bündeln neben dem Ursprung des *M. geniohyoideus* am Unterkiefer, mit seinen medialen an die hier sehr breite Zwischensehne der Mittellinie zwischen den beiden *Mm. intermandibulares* an.

Innervation durch feine Aeste des R. jugularis VII. + IX., welche am vordern Rande des *M. inter ossa quadrata* zu ihm gelangen.

3) *M. inter ossa quadrata* (*M. i. q.*). Er entspringt mit seinen hintern Fasern am Processus hyoideus quadrati, mit seinen vordern am Quadratum selbst und strahlt fächerförmig zur Mittellinie aus einander,

1) Bei dem zweiten Exemplar traten einige Fasern der Pars dorsalis 3 des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* durch den Spalt hindurch.

2) Diese Bezeichnung erscheint mir besser als die im 1. Theil der Arbeit von WALTER übernommene, *M. genio-hyoideus lateralis*.



indem sich, wie bei den Salamandriden, seine vordern Fasern unter den *M. intermandibularis* schieben.

Innervation vom *R. jugularis VII. + IX.*

4) *M. quadrato-pectoralis (Sphe)*. Wie bei *Salamandra* entspringt er mit seiner medialen Hälfte von der Mittellinie, mit seiner lateralen von der Kehlfalte bezw. der mit ihr verbundenen *Fascia pectoralis*. Er befestigt sich seitlich am ventralen Ende des *Quadratum*, am *Ligamentum jugale* und an der *Mandibula*. Bei dem zweiten Exemplar fand ich ein Muskelbündel am seitlichen Rande des Muskels, welches nach dorsal abgebogen und sich an der die 3 Thymusballen überdeckenden *Fascie* anheftete.

Innervation vom *R. jugularis VII. + IX.* Die Aeste umschlingen wie bei *Salamandra* den vordern Rand des Muskels und treten von aussen in ihn ein.

5) *M. ceratohyoideus internus (Chi)*. Er entspringt vom dorsalen Drittel des 1. Kiemenbogens und vom *Ceratobranchiale 2*. Er umhüllt beide vollständig mit einer dicken Muskelkuppe, die caudal am *Ceratobranchiale 2* eine Naht aufweist. Beide Skelettheile umscheidend, gelangt er nach vorn und setzt an der Verbreiterung des *Ceratohyale* an (Fig. 40 a, die Ansatzfläche ist mit rothen Punkten umzogen).

Innervation vom *IX.* und 2. Kiemenbognerven. Bei dem 2. Exemplar fehlte links die Betheiligung des 2. Kiemenbognerven.

6) *M. cephalo-dorso-pharyngeus*. Er hat wie bei *Triton* eine *Pars ventralis* und 3 *Partes dorsales 2, 3 und 4*, deren Schlitze die Arterienbogen in der gleichen Anordnung durchlassen wie dort. Zwischen 2 und 3 passirt der 2., zwischen 3 und 4 der 3. Arterienbogen und zwischen *Pars dorsalis 4* und *M. dorso-laryngeus* die dorsale Verbindung der *Arteria pulmonalis*. Zwischen beiden liegt auch hier die *Inscriptio tendinea pharyngea lateralis (St Fig. 39)*. Die *Pars dorsalis 2 (Lab. 2)* entspringt an der Seite der spinalen Längsmusculatur von der *Dorsalfascie* und dem *Zwischenmuskelband* zwischen ihr und vorderer Abtheilung des *M. cephalo-dorso-mandibularis*. Die folgenden entspringen, an einander anschliessend, aber von der *Pars dorsalis 2* durch einen Spalt getrennt, von der *Dorsalfascie (Lab. 3 u. 4)*. Sie liegen aussen dem *M. trapezius (Tr)* an. Sie vereinigen sich ventral an der Seite der *Pharynxwand* zu der genannten *Inscriptio tendinea*, an deren anderer Seite die *Pars subpharyngea (Jb. 4)* entspringt. Die *Inscriptio pharyngea lateralis* ist aber hier, zum Unterschied von den Salamandriden und Siredon, nicht mit der *Pharynxwand* verwachsen,

sondern nur durch loses Gewebe mit ihr verbunden und ziemlich weit von ihr entfernt.

Ausser der Pars subpharyngea giebt sie noch 2 andern Muskeln Ursprung, dem hintern *M. subarcualis obliquus*<sup>1)</sup> und einem Bündel, welches an der *Scapula ventral* vom Trapezium ansetzt, *M. omo-pharyngeus*, welches der Innervation nach ein Bündel der Pars subpharyngea ist.

Die Pars subpharyngea läuft als parallelfaseriges Band transversal zur Mittellinie und erreicht diese ventral vom Kehlkopfeingang. Hier ist sie auch mit dem *Truncus arteriosus* fest verbunden (Fig. 39, Taf. 25).

Der *M. omo-pharyngeus* ist ein ziemlich langes, schmales Bündel, welches von dem hintern Theil der *Inscriptio tendinea* aussen entspringt und am Winkel zwischen *Scapula* und *Procoracoid* ansetzt. Die *Arteria pulmonalis* umschlingt dieses Bündel. Der Muskel ist ein Homologon des *M. omo-arcualis* der *Perennibranchiaten*.

Innervation der Pars dorsalis 2 vom 2., der Pars dorsalis 3 vom 3. Kiemenbogennerven, der Pars dorsalis 4 aus dem *Truncus intestiuo-accessorius*, der Pars subpharyngea und des *M. omo-pharyngeus* vom *R. recurrens intestinalis* X. Das zweite Exemplar zeigte im Bau dieses Muskels wesentliche Unterschiede: Eine Pars dorsalis 2 fehlte. Die Pars dorsalis 3 lag an ihrer Stelle. Die Pars dorsalis 4 war sehr breit. Die Pars dorsalis 3 passirte zwischen 2. und 3. Arterienbogen zur *Inscriptio pharyngea lateralis*; der 2. und 3. Kiemenbogennerv verliefen an ihrem vordern Rande.

Ausser dem *M. omo-pharyngeus* bestand noch ein kleines Muskelbündel von gleichem Ursprung an der *Inscriptio tendinea*, welches aber medial von der *Scapula* im Bindegewebe endete.

7) *Mm. subarcuales obliqui* (*Chybr*). 2 kleine Muskeln, deren Bezeichnung, wie vorstehend, nur durch den Vergleich mit den *Cryptobranchiaten* Berechtigung hat. Der erste entspringt mit einer langen Sehne von der Spitze des *Ceratobranchiale* 2 und verläuft ventral und medial, um zwischen *M. genio-hyoideus* und der tiefen Abtheilung des *Rectus superficialis hypobranchialis posterior* an der Fascie des letztern zu endigen.

Der zweite entspringt zwischen 2. und 3. Arterienbogen an der *Inscriptio tendinea* des *M. cephalo-dorso-pharyngeus* und setzt mit dem

1) Die Bezeichnung hat nur Sinn im Hinblick auf den Vergleich mit den *Cryptobranchiaten*; sie wurde beibehalten, um einen neuen Namen für den gleichen Muskel zu vermeiden.

andern zusammen an der Fascie des Rectus an. Der 1. Arterienbogen, die Carotis communis, läuft oral an dem vordern M. subarcualis obliquus vorbei und umschlingt ihn, so dass der Muskel also den Zwischenraum zwischen 1. und 2. Arterienbogen passirt.

Innervation vom 2. Kiemenbognerven. Der hintere erhält vielleicht auch ein feines Aestchen vom 3. Kiemenbognerven.

Nach Lage und Innervation kann mithin über die Homologie mit den Mm. subarcuales obliqui der Cryptobranchiaten kein Zweifel sein.

Dem zweiten Exemplar fehlte links der hintere M. subarcualis obliquus ganz, rechts befestigte er sich nicht an der Inscriptio tendinea, sondern an dem den 2. Arterienbogen umhüllenden Bindegewebe. Der kräftige vordere M. subarcualis obliquus entsprang beiderseits von der ganzen Länge des Ceratobranchiale 2 fleischig, ohne Sehne.

8) *M. dorso-laryngeus* (*DI*). Er bildet wie bei den Salamandriden ein schmales, nur am Ursprung an der Dorsalfascie etwas breiteres Band, welches aussen dem Trapezius aufliegt, in rein transversaler Richtung ventral und medial um den Pharynx biegt und in einiger Entfernung vom Larynx in eine lange Sehne übergeht. Diese Sehne begiebt sich zum Processus muscularis der Cartilago lateralis und strahlt auch an ihrer Seite nach dem Kehlkopfeingang zu aus. Die Entfernung der Stelle, an welcher der Muskel in die Sehne übergeht, von dem Processus muscularis ist etwas geringer, als die Breite des Kehlkopfs; und an dieser Stelle entspringt bei dem ersten Exemplar von der Sehne jederseits ein feines Muskelbündel, welches ventral vom Kehlkopf die Mittellinie erreicht, der Laryngeus ventralis.

Innervirt wird der *M. dorso-laryngeus* durch mehrere feine Aeste des Truncus intestino-accessorius, von denen auch hier einige dem *R. recurrens intestinalis* X. angegliedert sind und erst an der ventralen Seite zu dem Muskel gelangen, während die meisten Nerven um den ventralen Rand des Trapezius herum von innen her in seine dorsale Hälfte eintreten.

9) Die Kehlkopfmuskeln. Es ist ausser dem bereits erwähnten Reste des Laryngeus ventralis ein Constrictor vorhanden, dessen Bau aber von dem der Salamandriden in einigen Stücken abweicht. Nur die mittlern Fasern umkreisen von der dorsalen bis zur ventralen Mittellinie die Seite der Cartilago lateralis, die vordern gehen nicht von der dorsalen Mittellinie aus, sondern entspringen neben ihr von dem oral vom Muskelfortsatz die Cartilago lateralis umgebenden straffen Bindegewebe. Sie bilden ein ziemlich dickes Bündel, welches

unmittelbar hinter dem Muskelfortsatz zur ventralen Mittellinie gelangt. Das hinterste, etwa gleich starke Bündel des Constrictor setzt ventral nicht an der Mittellinie, sondern am Herzbeutel neben dem Kehlkopf an. Es entspringt zum Theil von der dorsalen Mittellinie, zum Theil aber auch, diese überschreitend, von dem dorsalen Rande der Cartilago lateralis der andern Seite unter Vermittlung von Bindegewebsfasern. Dadurch fehlt die Unterbrechung der Fasern in der hintern Hälfte der Mittellinie, von der dorsalen Seite gesehen (Fig. 41). Ausserdem fand sich noch ein kleines Bündel an der dorsalen Seite des Kehlkopfs, welches nur linkerseits vorhanden war. Es entsprang neben der Mittellinie oral vom Processus muscularis und verlief longitudinal nach hinten. Es endigte an der dorsalen Mittellinie (vergl. Fig. 41, Taf. 25, u. Fig. U<sup>1</sup>).

Innervation vom N. laryngeus.

### B. Die hypobranchiale spinale Musculatur.

Innervation durch den N. hypobranchialis.

1) *M. genio-hyoideus* (*Gh*). Ein am Ursprung am Unterkiefer schmales, nach hinten sich verbreiterndes und allmählich parallelfaserig werdendes Band, welches an der 1. Inscriptio tendinea des an der Copula und dem Hypobranchiale 1 entspringenden Theiles des Rectus sich anheftet und hier in den Sterno-hyoideus übergeht.

2) *M. sterno-hyoideus* (*Rectus hypobranchialis superficialis posterior*) (*StH*). Er entspringt als Fortsetzung des Genio-hyoideus von der eben genannten Inscriptio tendinea. Ihm gesellen sich tiefere, vom Hypobranchiale 1 entspringende Theile zu, welche sich an der 1. Inscriptio mit dem Sterno-hyoideus vereinigen und hier ebenfalls eine Unterbrechung ihrer Fasern erleiden. Sie bilden zusammen die den Rectus profundus überdeckende Schicht, welche bis zum Sternum von 4 Inscriptio tendinea unterbrochen wird (*Ah + StH<sup>β</sup>*). Die 5. liegt wie bei den Cryptobranchiaten in der Höhe des vordern Sternalrandes. Von diesen Inscriptio tendinea reichen aber auch hier nur die ersten beiden bis zur Mittellinie. Die beiden hintern biegen vorher nach caudal um und erreichen in schräger Richtung den vordern Rand des Sternums.

3) *M. rectus profundus hypobranchialis* (*Ah*). Er entspringt von der vordern blattförmigen Verbreiterung der Copula, sowohl von der hintern Kante wie auch von der dorsalen und ventralen Fläche derselben, ferner von den die vordere Kante des Copulablattes mit der des Hypobranchiale 1 verbindenden Bindegewebszügen und von der Seite

des Copulakörpers. Dieses Bündel passirt die Lücke zwischen 1. und 2. Kiemenbogen und geht nach hinten in den Rectus profundus abdominalis über.

Die 1. und 2. Inscriptio tendinea hat er mit dem Rectus superficialis gemeinsam, weiter hinten wird er zu einem abgeschlossenen rundlichen Muskelbauch, ähnlich wie bei *Triton* und *Amblystoma*. Die Inscriptiones sind hier für beide Theile des Rectus gesonderte.

4) Der *M. genio-glossus* ist ausserordentlich kräftig ausgebildet. Er zerfällt auch hier in einen lateralen und medialen Theil. Der laterale Theil entspringt dorsal von dem *M. genio-hyoideus* am Unterkiefer und strahlt, nach hinten divergirend, an der Schleimhautfalte unter der Zunge aus, ohne dass seine Fasern in die Zunge selbst gelangen. Sie reichen dabei über den 2. Kiemenbogen hinaus nach hinten (Fig. 39).

Der mediale Theil bildet den eigentlichen Genioglossus. Er stellt ein mächtiges Bündel dar, welches breit unmittelbar neben der Mittellinie am Unterkiefer entspringt und sich um den Ursprung des *M. genio-hyoideus* medial in die Zunge hinein begiebt. Der Ursprung bildet dadurch jederseits ein dreieckiges Feld, welches vor dem *M. intermandibularis* (posterior — ein *M. intermandibularis* anterior fehlt —) unter der Haut, nur von der Fascie des *M. intermandibularis* gedeckt, zu Tage tritt.

Der Muskel verbreitet sich in der ganzen Zunge und gelangt mit den medialen, zum Theil sich in der Mittellinie kreuzenden Fasern bis zum vordern Rande der vordern blattförmigen Verbreiterung der Copula. Von diesem Rande entspringt ein System von Fasern, welches ebenfalls in die Zunge ausstrahlt und daher als *M. hyo-glossus* (*Hgl* Fig. 39) bezeichnet werden kann. Diese Muskelfasern liegen dem *M. genio-glossus* ventral auf. Die von der rechten Seite entspringenden strahlen nach links hin aus und umgekehrt. Die Fasern beider Seiten müssen sich daher in der Mittellinie kreuzen.

### III. Nerven.

Meine Untersuchung ist hier am wenigsten vollständig. Es liegt dies einerseits an der geringen Zahl von 2 Exemplaren, die mir zur Verfügung stand, andererseits an dem Conservirungszustand derselben, der leider zu wünschen übrig liess und der Präparation der Nerven besondere Schwierigkeiten bereitete.

## 1. N. facialis.

Die seitlichen Aeste kommen aus einem Loche über dem seitlichen Rande des Parasphenoids aus dem Petrosum hervor. Dieser Stamm enthält die Nn. alveolaris (Chorda tympani), jugularis, cutanei mandibulae medialis und lateralis. Er zerfällt in die oben genannten Aeste.

1) N. alveolaris (*N. alb.*). Er läuft an der Unterseite des Pterygoids, welches hier das Quadratum vollständig deckt, ventral und tritt vor dem Kiefergelenk in seinen Canal im Unterkiefer, in dem er Verbindungen mit dem Unterkieferast des Trigemini erhält. Er sendet eine grössere Zahl von Zweigen durch feine Seitenöffnungen des Canals zur Schleimhaut des Mundhöhlenbodens neben der Zunge. Die vordersten stärksten Aeste dringen in den vordern Theil der Zunge selbst vor.

2) und 3) Rr. cutanei mandibulae lateralis und medialis (*R. c. m. lat., R. c. m. med. VII*). Sie laufen beide hinter dem Quadratum und Paraquadratum nach aussen und vorn und kommen am vordern Rande des M. cephalo-dorso-mandibularis zum Vorschein. Hier giebt der R. cutaneus mandibulae medialis mehrere nach caudal umbiegende Hautäste zu der den M. cephalo-dorso-mandibularis deckenden Haut ab, biegt dann selbst um den vordern Rand dieses Muskels nach caudal und ventral um und verschwindet unter dem M. quadratopectoralis, an dessen ventralem vordern Rande er dicht am Kiefergelenk wieder zum Vorschein kommt. Bald darauf gabelt er sich, wie überall, und seine beiden Aeste sind bis ganz vorn zum Unterkiefer unter der Haut zu verfolgen. Der R. cutaneus mandibulae lateralis läuft wie bei den Cryptobranchiaten an der Seite des Masseter nach vorn, trägt hier Aeste des N. cutaneus mandibulae lateralis V. (*R. c. m. lat. V*) und begleitet den Unterkiefer nach vorn, ohne aber in ein Knochenanälchen desselben eingeschlossen zu sein.

4) Der R. jugularis (*R. j. VII+IX*) nimmt die ventral vom Operculum verlaufende IX.-VII. Anastomose auf, die sich kurz vor der Vereinigung in mehrere Aeste auflöst, von denen die hintersten, feinsten nicht dem Stamme des R. jugularis beitreten, sondern sich mit kleinern Aesten desselben vereinigen, die ventral von dem Hauptstamm der Anastomose den hintersten Bündeln des M. cephalo-dorso-mandibularis zustreben. Der R. jugularis VII. + IX. durchsetzt alsdann die vordere Abtheilung dieses Muskels so, dass der grössere Theil vor und lateral, der kleinere, nur aus wenigen Bündeln bestehende, hinter und medial

von dem Nerven liegen bleibt. Auf diesem Wege giebt er dem Muskel zahlreiche Aeste. Da, wo er aus ihm hervortritt, theilt er sich in einen kräftigen Ast, welcher nach hinten und dorsal umbiegt und sich an der hintern, von der Dorsalfascie entspringenden Abtheilung des *M. cephalo-dorso-mandibularis* verzweigt, ferner in mehrere *Rr. cutanei jugulares*, welche mit Aesten des *R. jugularis* zur Haut gelangen, und in einen feinen Nerven (Fig. 37 *R. ch. VII+IX*), welcher um den hinter dem *M. cephalo-dorso-mandibularis* zum Vorschein kommenden *M. subhyoideus* herum in den Zwischenraum zwischen *M. subhyoideus* und *Ceratohyoideus (internus)* gelangt. Wie er dort endigt, konnte ich nicht ermitteln. Nach dem Vergleich mit den *Cryptobranchiaten* muss ich annehmen, dass der Nerv im Bindegewebe endigt und das auch bei jenen vorhandene Rudiment des Nerven für den *M. ceratohyoideus externus* der Larvenform darstellt.

Der Stamm des *R. jugularis* verschwindet neben dem *R. cutaneus mandibulae medialis* unter dem *M. quadrato-pectoralis* und theilt sich an seinem vordern Rande in seine Endäste für diesen Muskel und den *M. inter ossa quadrata*. Seine vordersten Aeste gelangen in den *M. subhyoideus*.

Auch hier bestehen feine Anastomosen mit dem *Trigeminus*.

Der Nerv führt, wie bei allen Urodelen, auch der Haut sensible Aeste zu.

## 2. *Nn. glossopharyngeus* und *vagus*.

Das ausserhalb des Schädels in der gewöhnlichen Lage an der Seite des *Condylus occipitalis* liegende Ganglion zerfällt in einen kleinern vordern, fast völlig gesonderten Theil, der dem *Glossopharyngeus* angehört, und einen hintern, welcher die Aeste des *X.* aus sich hervorgehen lässt. Es sind 5 Stämme vorhanden, der *Glossopharyngeus*, die zu einem Stamme vereinigten beiden folgenden, 2. und 3. Kiemenbogennerven, der *Truncus intestino-accessorius*, der die *Nn. lateralis dorsalis* und *medius* enthaltende Stamm.

1) *N. glossopharyngeus*. An dem Austritt aus seinem von dem *Vagusganglion* fast ganz gesonderten Ganglion theilt er sich in drei Theile. Der vordere ist die *IX.-VII. Anastomose*, der mittlere ist der *R. pharyngeus* mit dem *R. praetrematicus*, und der hintere endlich stellt den Hauptast, den *R. posttrematicus*, dar.

a) Die *IX.-VII. Anastomose* ist bereits beim *Facialis* beschrieben worden.

b) Der *R. pharyngeus* biegt lateral vom *M. levator scapulae* nach ventral um und bildet, die *Carotis interna* lateral umschlingend, den *Plexus pharyngeus dorsalis*, welcher nach vorn mit dem *R. palatinus VII.*, nach hinten mit den Pharynxästen des 2. und 3. Kiemenbogennerven Verbindungen eingeht. Aus den in dieses Geflecht übergehenden Aesten des IX. zweigt sich ein ziemlich feiner Nerv ab, welcher neben einem Aste der *Art. mandibulo-jugularis* an der Pharynxwand nach ventral und oral umbiegt, um in den seitlichen Theilen des *M. genio-glossus* zu verschwinden; dies ist der *R. praetrematicus IX.*

c) Der *R. posttrematicus* giebt 2 kräftige *Rr. cutanei jugulares* ab, welche in dem die Thymus umgebenden Bindegewebe zur Haut gelangen. Er läuft neben der *Carotis communis* caudalwärts, biegt dann lateral von dieser ventralwärts um und tritt an die Innenseite des 1. Kiemenbogens, um hier mehrere kräftige Muskeläste in den *M. ceratohyoideus (internus)* zu senden und als *R. lingualis*, wie bei allen Urodelen, in der Zunge zu enden.

Ein *N. cutaneus retrocurrans* fehlt.

2) Der 2. Kiemenbogennerv (*2 Kb. N.*), welcher, mit dem 3. zu einem Stamm vereinigt, das Ganglion verlässt und hier einen ziemlich kräftigen *R. pharyngeus dorsalis* abgiebt, kommt am vordern Rande der *Pars dorsalis 2* des *M. cephalo-dorso-pharyngeus*, den er versorgt, zum Vorschein, giebt einen kräftigen *R. cutaneus jugularis* ab und tritt dann in den Zwischenraum zwischen 1. und 2. Arterienbogen. Medial von der Carotisdrüse theilt er sich in einen motorischen Ast, welcher ventral von der Carotis zum *M. ceratohyoideus (internus)* tritt, in mehrere feine Muskeläste für die *Mm. subarcuales obliqui* und in den *R. pharyngeus ventralis*, welcher zwischen *Carotis communis* und Pharynxschleimhaut hindurch, nach vorn umbiegend, sich an der letztern verzweigt und mit seinen vordersten Aesten die hintere Zungengegend erreicht.

3) Der 3. Kiemenbogennerv (*3 Kb. N.*) tritt zwischen den Fasern der *Pars dorsalis 3* hindurch nach aussen und giebt ebenfalls einen kräftigen *R. cutaneus jugularis* ab. Der Stamm läuft caudal neben dem 2. Arterienbogen ventral, giebt dem hintern *M. subarcualis obliquus* einen feinen Zweig und tritt dann als Schleimhautast zum Pharynx.

Ihm sind auch Nervenfasern beigesellt, welche in die *Pars dorsalis 4* gelangen.

4) *Truncus intestino-accessorius*. Er verläuft, wie immer, an der medialen Seite des Trapezius und sendet diesem eine



grössere Zahl von Zweigen und auch einige dem Dorso-laryngeus, biegt dann nach ventral um und zerfällt am hintern Rande des Dorso-laryngeus in seine Endäste, nachdem sich bereits kurz vorher der N. lateralis inferior von ihm abgezweigt hat.

Der R. recurrens intestinalis X. kreuzt auch hier lateral die Art. pulmonalis und giebt einen feinen Nerven für den M. omo-pharyngeus ab, biegt dann nach vorn und zerfällt in seine Endäste für die Pars subpharyngea und die sie deckende Schleimhaut und für den Kehlkopf, N. laryngeus. Auch dem Dorso-laryngeus lässt er feine Fäden zukommen. Eine ventrale Verbindung mit dem Kiemenbogennerven habe ich nicht aufgefunden.

5) Die Nn. cutanei occipitales und Nn. laterales dorsalis und medius bieten nichts Erwähnenswerthes.

### 3. N. hypobranchialis.

Er setzt sich aus Bestandtheilen des 1. und 2. Spinalnerven zusammen. Dem 1. Spinalnerven fehlt ein Ganglion und eine dorsale Wurzel. Der 2. besitzt Beides. Einen occipitalen Nerven habe ich nicht gefunden.

---

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 14—25.

## Abkürzungen.

## I. Skelet und Varia.

- |  |  |
|--|--|
| <i>A</i> Vestibulum laryngis               | <i>Lsq.op</i> Verbindung zwischen Para-          |
| <i>Adl, Al</i> Aditus laryngis             | quadratum und Operculum                          |
| <i>C</i> Herz                              | <i>Md</i> Unterkieferknorpel bezw. seine         |
| <i>C<sub>2</sub></i> Rippe am 2. Wirbel    | Anlage   |
| <i>Cbr</i> Ceratobranchiale                | <i>Ms</i> Mesoderm                               |
| <i>Chy</i> Ceratohyale                     | <i>Msec</i> Mesektoderm                          |
| <i>Cl</i> Cartilago lateralis              | <i>Msen</i> Mesentoderm                          |
| <i>Co</i> Coracoid                         | <i>Oc</i> Auge                                   |
| <i>Cond. occip</i> Condylus occipitalis    | <i>Occip. Gel</i> Occipitalgelenk                |
| <i>Cp</i> Hyoidcopula                      | <i>Op</i> Operculum                              |
| <i>Cst</i> Copulastiel                     | <i>Pc</i> Pericard                               |
| <i>D</i> Darmcanal                         | <i>Pk</i> Pigmentkörper                          |
| <i>De</i> Ductus endolymphaticus           | <i>Plhm</i> Plica hyomandibularis                |
| <i>Doc</i> der am Schluss des Abschnitts   | <i>Plobr</i> Plica omobranchialis                |
| über die Kiemenarterien bei <i>Am-</i>     | <i>Pm</i> Processus muscularis der Carti-        |
| <i>phiuma</i> beschriebene Gang            | lago lateralis                                   |
| <i>E</i> Epithel der Rachenwand            | <i>Proco</i> Procoracoid                         |
| <i>Ek</i> Epithelkörperchen                | <i>Ptr</i> Processus trachealis der Carti-       |
| <i>For. zv</i> Austrittsöffnung des spino- | lago lateralis                                   |
| occipitalen Nerven                         | <i>Pul</i> Lunge                                 |
| <i>Gbl</i> Gehörbläschen                   | <i>Q, q</i> Quadratum                            |
| <i>H, Hy</i> Anlage des Hyoidbogen-        | <i>Rad.post</i> hinterer Radius der Hyoid-       |
| knorpels                                   | copula   |
| <i>Hbr</i> Hypobranchiale                  | <i>Schlsp</i> Schlundspalte                      |
| <i>Hhy</i> Hypohyale                       | <i>Sp</i> Knorpelspanne zwischen Qua-            |
| <i>Jt</i> Inscriptio tendinea              | dratknorpel und Trabekel (Pro-                   |
| <i>K, Kfb</i> Kieferbogen                  | cessus ascendens quadrati)                       |
| <i>Kb</i> Kiemenbogenknorpel bezw. seine   | <i>Sq</i> Paraquadratum (Squamosum)              |
| Anlage                                     | <i>St</i> Sternum                                |
| <i>Kpl</i> Kiemenplättchen                 | <i>Th<sub>1-6</sub></i> Thymusknospen bezw. Thy- |
| <i>Ksp</i> Kiemenspalte                    | musballen  |
| <i>L.brp</i> Ligamentum branchio-pecto-    | <i>Thec, Then</i> ektodermaler bezw. ento-       |
| rale                                       | dermaler Theil der Thymus-                       |
| <i>L.cp</i> Lig. cerato-petrosum           | knospen  |
| <i>Ldl</i> Sehne des M. dorso-laryngeus    | <i>Thy</i> Thyreoidae                            |
| <i>Lhm, Lhq</i> Lig. hyomandibulare,       | <i>V</i> Laryngotrachealraum                     |
| hyoquadratum                               | <i>1. V, 2. V</i> 1., 2. Wirbel                  |
| <i>L.hph</i> Lig. hyopharyngeum            | <i>Zsp</i> Zungenspitze                          |
| <i>Lj</i> Lig. jugale                      |  |

## II. Muskeln.

- Ah* M. abdomino-hyoideus, rectus profundus hypobranchialis  
*Cal* M. constrictor laryngis  
*Cdm* M. cephalo-dorso-mandibularis  
*Cdma*, *Cdmb*, *Cdms* Theile desselben  
*Cdmp* tiefe Portion desselben  
*Chbr* Mm. subarcuales obliqui (im 1. Theil als Mm. cerato-hypobranchiales bezeichnet, Adductores arcuum branch. der Autoren)  
*Che* M. ceratohyoideus externus  
*Chi* M. „ „ internus  
*Cm* M. ceratomandibularis  
*Db* M. depressor branchiae  
*Dl* M. dorso-laryngeus  
*Dp* M. dorso-pectoralis  
*Dph. 4* M. dorso-pharyngeus 4  
*Epa* epaxonalische Musculatur  
*Ggl* M. genio-glossus  
*Gh* M. genio-hyoideus  
*Hgl* M. hyo-glossus  
*Ib* M. interbranchialis  
*Ih $\alpha$*  M. subhyoideus (im 1. Theil als M. genio-hyoideus lateralis, WALTER, bezeichnet)  
*Ih* M. interhyoideus  
*Ilv* M. laryngeus ventralis  
*Ima*, *Imp* M. intermandibularis anterior, posterior  
*It* Inscriptio tendinea  
*Lab.* M. levator arcus branchialis  
*Lb* M. levator branchiae  
*Lbr. 1* Rudiment eines M. levator branchiae 1 bei *Menopoma*.  
*Lco* Ursprung der langen Rückenmuskeln am Schädel  
*Ldl* Sehne des M. dorso-laryngeus  
*Lh* am Hyoid ansetzende Musculatur des Facialis (M. orbitohyoideus)  
*Lsc* M. levator scapulae  
*Lv* M. laryngeus ventralis  
*M* Masseter  
*Mm. scb + chybr* Mm. subarcuales recti und obliqui (subceratobranchiales und cerato-hypobranchiales)  
*M. i. q* M. inter quadrata  
*M. ph. pc* M. omo-pharyngeus (omocarcualis)  
*O. a. int* M. obliquus abdominis internus  
*Oh* M. omohyoideus  
*Pct* M. pectoralis major  
*Reo* Ursprung des M. rectus capitis am Schädel  
*Scb* Mm. subarcuales recti (subceratobranchiales des 1. Theils), Constrictores arcuum branchialium der Autoren  
*Sphe* M. quadrato-pectoralis bez. cephalo-dorso-pectoralis (sphincter colli)  
*Sth* M. sterno-hyoideus  
*Sth $\alpha$*  }  
*Sth $\beta$*  } Theile desselben  
*T* M. temporalis  
*Tr* M. trapezius.

## III. Nerven.

- I. IX* Kopfnerven.  
*V. Rmx. md* Nervenstämme des Trigemini für Ober- und Unterkiefer  
*VIIa* Haupttheil des Facialisganglions  
*VIIb* zum Seitenliniensystem gehöriges Ganglion des Facialis  
*IXa*, *IXb* desgl. beim Glosso-pharyngeus  
*X. a*, *X. b* desgl. beim Vagus  
*IX.-VII. Anast.* Ramus communicans IX. ad VII.  
*X. Rmchi* R. muscularis für den M. ceratohyoideus internus aus dem 2. Kiemenbogennerven  
*1.—5* Rr. postrematici des 1.—5. Kiemenbogennerven  
*Ch. t* Chorda tympani (N. alveolaris VII.)  
*Gl* Ganglion

- Kbn, KBN* Kiemenbogennerv  
*Ls, Lm, Li* N. lateralis superior, medius, inferior vagi  
*N. I. Kbsch* in das 1. Kiemenbüschel übergehender Ast des 2. Kiemenbogennerven  
*N. alb. VII* N. alveolaris VII. (Chorda tympani)  
*N. br. 2.* 2. Kiemenbogennerv  
*N. br. 2. po* R. posttrematicus desselben  
*N. hybr* N. hypobranchialis  
*N. l. VII* N. lateralis VII.  
*N. lar. i* N. laryngeus inferior  
*Ni. X* N. intestinalis vagi  
*Nn. c* Nn. cutanei  
*Pl. br.* Plexus brachialis  
*po, pr* R. posttrematicus, praetrematicus  
*R. card. ant. X* Ramus cardiacus anterior vagi  
*Rr. che. VII + IX* Rudimente von Nerven eines M. ceratohyoideus externus der Larvenform von *Cryptobranchus* und *Menopoma*  
*Rr. c. hybr* Hautäste des N. hypobranchialis  
*R. c. j, R. c. jug* R. cutaneus jugularis  
*R. c. m. l, R. c. m. lat* Ramus cutaneus mandibulae lateralis  
*R. c. m. m, R. c. m. med* Ramus cutaneus mandibulae medialis  
*R. c. oc* R. cutaneus occipitalis  
*R. com, R. c* R. communicans  
*R. c. retr. IX* N. cutaneus retrocurrens IX.  
*R. im* R. intermandibularis  
*R. int* R. intestinalis  
*R. j* R. jugularis  
*R. ling* R. lingualis  
*R. ling. 2., 3. Kb. N* R. pharyngeus ventralis des 2., 3. Kiemenbogennerven  
*R. m. a. che* R. muscularis anterior des M. ceratohyoideus externus  
*Rr. m* Rami musculares  
*R. op* Ramus ophthalmicus profundus  
*R. pal* R. palatinus VII.  
*R. ph* R. pharyngeus  
*R. po, R. potr, R. posttr* R. posttrematicus  
*R. pr. R. praetr* R. praetrematicus  
*R. rec. int. X* Ramus recurrens intestinalis vagi  
*R. rec. 2. Kb. N* R. pharyngeus ventralis (lingualis) des 2. Kiemenbogennerven  
*Spn, SpN* Spinalnerv  
*Symp* Sympathicus  
*Tr. ia* Truncus intestino-accessorius

## IV. Gefäße.

- A. br* Arteria branchialis  
*A. cht* Begleitarterie des N. alveolaris VII.  
*A. m. j. r. j* R. jugularis der Arteria mandibulo-jugularis  
*A. m. l.* Arteria mandibularis lateralis  
*A. m. m* Arteria mandibularis medialis  
*A. oph* Arteria ophthalmica  
*A. p* Arteria pulmonalis  
*A. pn* Arteria palatonasalis  
*A. q. m.* Arteria quadrato-mandibularis  
*Arc. aort* Arcus aortae  
*Arc. art. 4* 4. Kiemenarterienbogen  
*Art. m. j.* Arteria mandibulo-jugularis  
*C. c* Carotis communis  
*C. d* Carotisdrüse  
*C. e* Carotis externa (Arteria subhyoidea)  
*C. i* Carotis interna  
*I. Kb. Gf.* Rudimente der Gefäße des 1. Kiemenbüschels bei *Menopoma*  
*Pc* Pericard bzw. Pericardialhöhle  
*Tr. art* Truncus arteriosus

<i>V. br</i> Vena branchialis	<i>V. m. m.</i> , <i>V. m. i</i> Vena mandibularis medialis
<i>V. cph</i> V. brachialis externa (cephalica)	<i>V. pl</i> Vena petrosa lateralis
<i>V. j. i.</i> , <i>U. j. i</i> Vena jugularis interna	<i>V. sbr</i> Vena suprabranchialis
<i>V. m</i> Vene zwischen den beiden Carotides externae	<i>V. sph</i> Vena subpharyngea
<i>V. m. l</i> Vena mandibularis lateralis	<i>V. th.</i> , <i>V. t</i> Vena thyreoidea

## Zu den Stereogrammen auf Taf. 14—20.

Die Aufnahmen sind mit der 1901 in der Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie beschriebenen, von der Optischen Werkstätte CARL ZEISS, Jena, angefertigten Camera <sup>1)</sup> hergestellt. Sie stammen sämtlich aus der ersten Zeit ihres Gebrauchs und zeigen daher kleine Mängel, die jetzt zu vermeiden sind. Vor allem ist die an einigen Stereogrammen hervortretende Abnahme der Schärfe in den höchsten und tiefsten Theilen des Objects durch die Einführung enger Blenden bis zu 1 mm Durchmesser ganz beseitigt.

Meine neuern, auf der diesjährigen Versammlung der Anatomischen Gesellschaft demonstirten Stereogramme vom menschlichen Gehörorgan lassen bei den üblichen Stereoskopvergrößerungen keine Verschiedenheit der Schärfe in demselben Bilde mehr erkennen.

Sämtliche Stereogramme haben bei Verwendung der gebräuchlichen Stereoskope eine etwas vermehrte Tiefenwirkung. Auch sie lässt sich durch die Anwendung besonders construirter Stereoskope vermeiden <sup>2)</sup>. Es ist dies aber im praktischen Gebrauch ohne Belang. Ja, eine etwas vermehrte Tiefenwirkung kann sogar die plastische Auffassung eines schwierigen Objects erleichtern.

Die Wiedergabe durch Heliogravüre ist durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Herrn Verlegers ermöglicht worden, dem ich auch an dieser Stelle meinen besondern Dank sagen möchte. Die Firma MEISENBACH, RIFFARTH u. Co. hat in den technischen Fragen mich in der freundlichsten Weise unterstützt und sich die sorgfältige Ausführung in der dankenswerthesten Weise angelegen sein lassen.

Die Stereoskopcamera hat seit der ersten Veröffentlichung über dieselbe noch mehrere Verbesserungen erfahren. Auf meine Anregung wurde ein Zeit- und Momentverschluss an derselben angebracht. Bei Beleuchtung mit Sonnenlicht oder mit Bogenlicht sind daher auch stereoskopische Aufnahmen von lebenden Thieren ermöglicht. Ich besitze solche von kleinen Krebsen (*Canthocamptus* und *Daphnia*).

1) L. DRÜNER, Ueber Mikrostereoskopie und eine neue vergrößernde Stereoskop-Camera, in: Z. wiss. Mikrosk., V. 17, 1900, p. 281.

2) Dr. SCHÄFFER gab in seinem Vortrage auf der diesjährigen Versammlung der Anatomischen Gesellschaft die Mittel an, wie eine vollkommen richtige stereoskopische Wirkung zu erzielen ist.

BRAUS <sup>1)</sup> hat zum Zweck der Aufnahme von Momentbildern lebender Objecte an der Camera ein Suchermikroskop anbringen lassen, welches die Belichtung bei gleichzeitiger Beobachtung des Objects gestattet.

## Tafel 14.

Stereogramm No. 1. *Menopoma alleghaniense*. Hinterer Theil der Schädelbasis mit der von ihr entspringenden hypaxonalen Muskulatur. An der linken Seite des Thieres ist letztere im Bereich des 1. Wirbels entfernt, so dass der Austritt des Vagus, des 1. und 2. Spinalnerven frei liegt. Rechts ist der spinooecipitale Nerv (*z.v*) bis zu seiner Austrittsöffnung am Condylus occipitalis ventral vom Vagusganglion, das ebenfalls freigelegt ist, präparatorisch dargestellt.

In die Austrittsöffnung von *z.v* der linken Seite ist eine Borste eingeführt. F = 55 mm.

Stereogramm No. 2. *Amblystoma mavortium*. Larvenform. 15 cm Gesamtlänge. Ventralseite des Kopfes. Links ist der M. intermandibularis posterior entfernt, so dass die Plica hyomandibularis in ihrer ganzen Länge übersehen werden kann. Auch der M. interbranchialis 1 (*Ibr. I*) der linken Seite ist abgetragen, um den M. ceratohyoideus externus (*Che*) sichtbar zu machen. F = 55 mm.

Stereogramm No. 3. Dasselbe Präparat nach Abtragung des M. interhyoideus (*Ih*) beider Seiten und des vordern Theils des M. geniohyoideus der rechten Seite. F = 55 mm.

## Tafel 15.

Stereogramm No. 4. Kiemenregion der linken Seite von demselben Präparat. Es ist nur die Haut entfernt. F. 55 mm.

Stereogramm No. 5. Dasselbe Präparat bei stärkerer Vergrößerung. a<sup>0</sup>.

Stereogramm No. 6. Kiemenregion desselben Exemplars, von der dorsalen Seite gesehen. Links sind die Mm. levatores arc. branch. 1, 2 und 3, die Thymusballen und die beiden oberflächlichen Portionen des M. cephalo-dorso-mandibularis entfernt. F = 55 mm.

## Tafel 16.

Stereogramm No. 7. Durch Abtragung der dorsalen Längsmuskulatur und eines Theils des M. temporalis ist an demselben Exemplar das Vagusganglion mit seinen Aesten und die Austritte des 1., 2. und 3. Spinalnerven freigelegt. F = 55 mm.

Stereogramm No. 8. Dasselbe Präparat. Auch rechts ist ein Theil des M. temporalis und der dorsalen Längsmuskulatur abpräpariert und dadurch der M. rectus capitis (minor) freigelegt, an dem der dorsale Ast des 1. und 2. Spinalnerven sich verzweigt, und unter dessen Seitenrand die Aeste des Vagus hervorkommen. F = 55 mm.

1) Vortrag in der Medicinischen Gesellschaft zu Heidelberg, in: Münch. med. Wochenschr., 1903.

Stereogramm No. 9. *Siredon mexicanus*. 10 cm Gesamtlänge. Kopf und Schultergürtelgegend von der ventralen Seite gesehen. Die Coracoide sind aus ihren Lagern am knorpeligen Sternum gelöst und seitlich aus einander geklappt. Die Mm. intermandibularis posterior, interhyoideus und interbranchialis 1 sind von der Mittellinie aus rechterseits in die Höhe geschlagen, linkerseits zur Hälfte abgetragen, so dass das System des M. rectus hypobranchialis freigelegt ist. F = 55 mm.

## Tafel 17.

Stereogramm No. 10. Dasselbe Exemplar. Kiemenregion von der rechten Seite. Das Ceratohyale und der grösste Theil der Ceratobranchialia 1—3 sind abgetragen. Ferner ist der M. cephalo-dorso-mandibularis und der M. levator arcus branchialis entfernt. Man sieht auf die Seitenwand der Labyrinthkapsel und in die Kopfdarmhöhle hinein. a<sup>2</sup>.

Stereogramm No. 11. Ventralseite des Kopfes eines 14 cm langen *Siredon mexicanus*. Das Thier lag mit dem Kopfe nach dem Beschauer zu, mit dem Schwanze nach der Lichtquelle. Entfernt ist auf der rechten Körperseite ausser den Mm. intermandibularis posterior, interhyoideus und interbranchialis 1 der ganze M. rectus hypobranchialis bis auf die Ansätze. Dadurch ist die ventrale IX.-X.-Musculatur (Mm. ceratohyoideus internus, subarcuales, interbranchialis 4) nebst Gefässen und Nerven der ventralen Kiemenregion blossgelegt. Durch einen Haken ist der M. ceratohyoideus externus zur Seite gezogen, und der R. praetrematicus IX. in seiner Lage am Ceratohyale ist durch eine untergeschobene Borste kenntlich gemacht. F = 55 mm.

Stereogramm No. 12. Die Kiemenbogen der rechten Seite von demselben Exemplar nach Entfernung des ganzen Hyoid-Kiemenbogen-Skelets mit seinen Muskeln aus dem Körper. Man sieht von dorsal her auf die Mm. interbranchiales 4 und 5 und kann ihren Ursprung am Ceratobranchiale 4 und am Lig. branchio-pectorale, ihre Beziehungen zu den Mm. levatores arc. branch. 4 und 5 und ihre Lage zum Kehlkopf überblicken. a<sup>0</sup>.

## Tafel 18.

Stereogramm No. 13. Hyoid-Kiemenbogen-Skelet und -Muskeln des Exemplars der Stereogramme 9 und 10 nach Entfernung vom Schädel, von der ventralen Seite gesehen.

Der M. rectus ist bis auf die Ansätze des Abdomino-hyoideus (*Ah*) und der tiefen Abtheilung des Sterno-hyoideus (*StH*?) entfernt. Vom Herzen ist nur der Truncus arteriosus stehen gelassen. a<sup>0</sup>.

Stereogramm No. 14. Hinterer Theil der Schädelbasis mit Aortenbogen, Carotis interna, Art. palato-nasalis und quadrato-mandibularis. Man erkennt ferner den N. palatinus VII. und die Rr. pharyngei dorsales des IX. und X. a<sup>0</sup>.

Stereogramm No. 15. Desgleichen nach Entfernung der hypoxonischen Musculatur der linken Seite und Freilegung des Vagus-ganglions, des 1., 2. und 3. Spinalnerven. a<sup>2</sup>.

## Tafel 19.

Stereogramm No. 16. Innenfläche der Schädelwand eines 3,6 cm langen *Siredon mexicanus*. Man sieht die Wurzeln sämtlicher Kopfnerven<sup>1)</sup> des 1. Spinalnerven, den Ductus endolymphaticus und die Art. ophthalmica.

Stereogramm No. 17. Muskeln und Nerven hinter dem Dorsalende des Ceratobranchiale 4 eines 29 cm langen *Siredon mexicanus*, zur Darstellung des Verlaufs des 4. Kiemenbognerven und des als 5. Kiemenbognerv aufzufassenden Astes desselben. Das Kopfende ist dem Beobachter, das Schwanzende der Lichtquelle zugekehrt. Die dorsale Seite ist nach rechts, die ventrale nach links gewendet. Das Ceratobranchiale 4 ist nach oral herübergezogen. Die Stelle der 6. Schlundspalte ist mit gekreuzten Borstenstückchen markirt. a<sup>2</sup>.

Stereogramm No. 18. Kehlkopf desselben Exemplars, von dorsal gesehen. Nur am Kehlkopfeingang ist die Schleimhaut der Rachenhöhle stehen gelassen.

## Tafel 20.

Stereogramm No. 19. *Amblystoma mavortium*, umgewandelte Form, 12 cm Gesamtlänge. Kopf- und Kiemenregion von der Seite gesehen. Der M. cephalo-dorso-mandibularis ist an seinem Ansatz abgetrennt und nach dorsal umgeschlagen; das Ceratohyale mit der Kuppe des M. ceratohyoideus internus wird durch einen Haken nach ventral gezogen. Dadurch wird die Seitenansicht der Arterienbogen und der Kiemenbognerven frei. F = 55 mm.

Stereogramm No. 20. Die mittlere in der Tectur zu 19 mit einer Kreislinie umzogene Partie desselben Präparats bei stärkerer Vergrößerung (1:4) a<sup>2</sup>, zur Darstellung des Pigmentkörpers (*Pk*).

Stereogramm No. 21. Das gleiche Präparat von der ventralen Seite gesehen. Die Mm. intermandibularis interhyoideus und quadratopectoralis sind rechts fast ganz, links zur Hälfte abgetragen. Links ist ausserdem der M. rectus hypobranchialis entfernt, so dass die 4 Arterienbogen frei liegen. Der Schultergürtel ist abgetrennt.

## Tafel 21.

Die Figg. 22—32 sind photographische Reproduktionen grösserer, farbig ausgeführter, nach dem Präparat gezeichneter Abbildungen.

Fig. 22. *Menopoma*. Ventralseite des Kopfes. Der M. intermandibularis post. ist beiderseits bis auf den Ursprung am Unterkiefer,

1) Der Trochlearis entspringt ebenso wie bei der Salamanderlarve dorsal aus den hinteren Theilen des Mittelhirns (nicht Zwischenhirns, wie fälschlicher Weise bei der Correctur, in: Z. wiss. Mikrosk., V. 17, 1900, p. 291 stehen geblieben ist). Seine Verbindungen mit den Trigeminiästen ausserhalb des Schädels liessen sich auch hier leicht lösen, so dass festzustellen war, dass der Trochlearis ausschliesslich den M. obliquus superior versorgt, ein rein motorischer Nerv ist.



der M. interhyoideus links bis auf seinen Ursprung am Ceratohyale abgetragen.

Fig. 23. Dasselbe Object nach Entfernung des Schultergürtels und des ganzen M. rectus hypobranchialis der rechten, des M. geniohyoideus der linken Seite. Ferner ist auch die oberflächliche Schicht des M. ceratohyoideus (internus) und des rechtsseitigen M. interhyoideus und die rechte Hälfte des M. intermandibularis anterior entfernt.

#### Tafel 22.

Fig. 24. Ventralseite des Kopfes von *Menopoma* nach Entfernung der Haut und Präparation der Nerven und Gefäße.

Fig. 25. Linke Seitenansicht des gleichen Objects.

Fig. 26. Linke Seitenansicht des Kopfes von *Cryptobranchus japonicus*. Der M. cephalo-dorso-pectoralis und der M. dorso-pectoralis sind durchschnitten und nach dorsal und ventral umgeschlagen. Darunter ist die seitliche Hyoid-Kiemenbogenregion präparirt.

Fig. 27. Die mittlere Partie des gleichen Objects nach Abtragung des M. cephalo-dorso-mandibularis.

#### Tafel 23.

##### *Amphiura tridactylum.*

Fig. 28. Rechte Hälfte der Ventralseite des Kopfes nach Entfernung der Haut und Präparation der oberflächlichen Nerven und Gefäße.

Fig. 29. Rechte Seitenansicht desselben Objects.

Fig. 30. Rechte Seitenansicht der Hyoid-Kiemenbogenregion desselben Objects nach Entfernung des M. cephalo-dorso-mandibularis und der Thymus.

Fig. 31. Dasselbe Präparat in einer etwas frühern Phase der Präparation.

Die vordere Abtheilung des M. cephalo-dorso-mandibularis (*Cdma*) steht noch, und von der am Ceratobranchiale 1 entspringenden Abtheilung (*Cdme*) ist nur der die Facialisäste deckende Theil abgetragen. Auch die Thymus ist noch in ihrer Lage gelassen.

Fig. 32. Ventralseite des Kopfes von *Amphiura tridactylum*. Der Schultergürtel und der ganze M. rectus hypobranchialis der rechten Seite sind entfernt. Die Mm. interhyoideus und quadrato-pectoralis sind links abgetragen, rechts seitlich umgeschlagen. Der M. intermandibularis posterior ist beiderseits weggeschnitten. Die vordere Wand des Herzbeutels ist, soweit er vom M. rectus entblösst wurde, mit abgetragen.

#### Tafel 24.

##### *Ellipsoglossa naevia.*

Fig. 33. Ventralseite des Kopfes.

Fig. 34. Desgl. Linke Seitenansicht der Hyoid-Kiemenbogengegend hinter dem Quadratum.

Fig. 35. Ventralansicht nach Entfernung der Mm. intermandibularis posterior, quadrato-pectoralis und der Haut hinter der Kehlfalte.

Fig. 36. M. rectus hypobranchialis nach Abtragung des M. geniohyoideus.

Fig. 37. Die Muskeln, Gefäße und Nerven der Hyoid-Kiemenbogengegend nach Entfernung der oberflächlichen Trigemini- und Facialismusculatur und des M. rectus hypobranchialis. (Die untere punktierte Führungslinie für *Ggl* ist 3 mm zu kurz und endigt im Bereich der lateralen Portion des M. subhyoideus.)

Fig. 38. Linke Seitenansicht des Kopfes nach Entfernung der Mm. cephalo-dorso-mandibularis, quadrato-pectoralis und M. interquadrata. Man sieht die Muskeln, Nerven und Gefäße hinter dem Quadratum.

#### Tafel 25.

##### *Ellipsoglossa naevia.*

Fig. 39. Ventralansicht wie Fig. 37 nach Entfernung der Gefäße und Nerven und der Mm. subhyoideus und ceratohyoideus internus.

Fig. 40. a Hyoidknorpel. b hinteres Ende des 1. Kiemenbogenknorpels und des Ceratobranchiale 2 von der Dorsalseite. c Copula.

Fig. 41. Kehlkopfskelet und -muskeln von der Dorsalseite.

Fig. 42. Cartilago lateralis laryngis von der ventralen Seite.

Fig. 43. Linke Cartilago lateralis, von medial und lateral gesehen.

Fig. 44. Kehlkopf-Luftröhrenskelet von der ventralen Seite.

## Inhaltsübersicht.

## I. Theil

(in Band 15, 1901).

	Seite
Zusammenfassung und Beurtheilung der Untersuchungsergebnisse . . . . .	435—468
Skelet, Muskeln und Nerven des Zungenbein-Kiemenbogenapparats und Kehlkopfes von <i>Salamandra maculosa</i> (Anlage I) . . . . .	468—555
I. Larvenform . . . . .	468—514
Skelet . . . . .	469
Muskeln . . . . .	473
Nerven . . . . .	492
II. Umgewandelte Form . . . . .	514—555
Skelet . . . . .	514
Muskeln . . . . .	518
Nerven . . . . .	537
<i>Triton taeniatus</i> (?) Larvenform (Anlage II) . . . . .	556—566
Skelet . . . . .	556
Muskeln . . . . .	557
Nerven . . . . .	560
<i>Triton taeniatus</i> , umgewandelte Form (Anlage III) . . . . .	566—577
Skelet . . . . .	566
Muskeln . . . . .	567
Nerven . . . . .	573
<i>Proteus anguineus</i> (Anlage IV) . . . . .	577—596
Skelet . . . . .	577
Muskeln . . . . .	582
Nerven . . . . .	591
<i>Menobranchus lateralis</i> (Anlage V) . . . . .	597—612
Skelet . . . . .	597
Muskeln . . . . .	599
Nerven . . . . .	607

## II. Theil

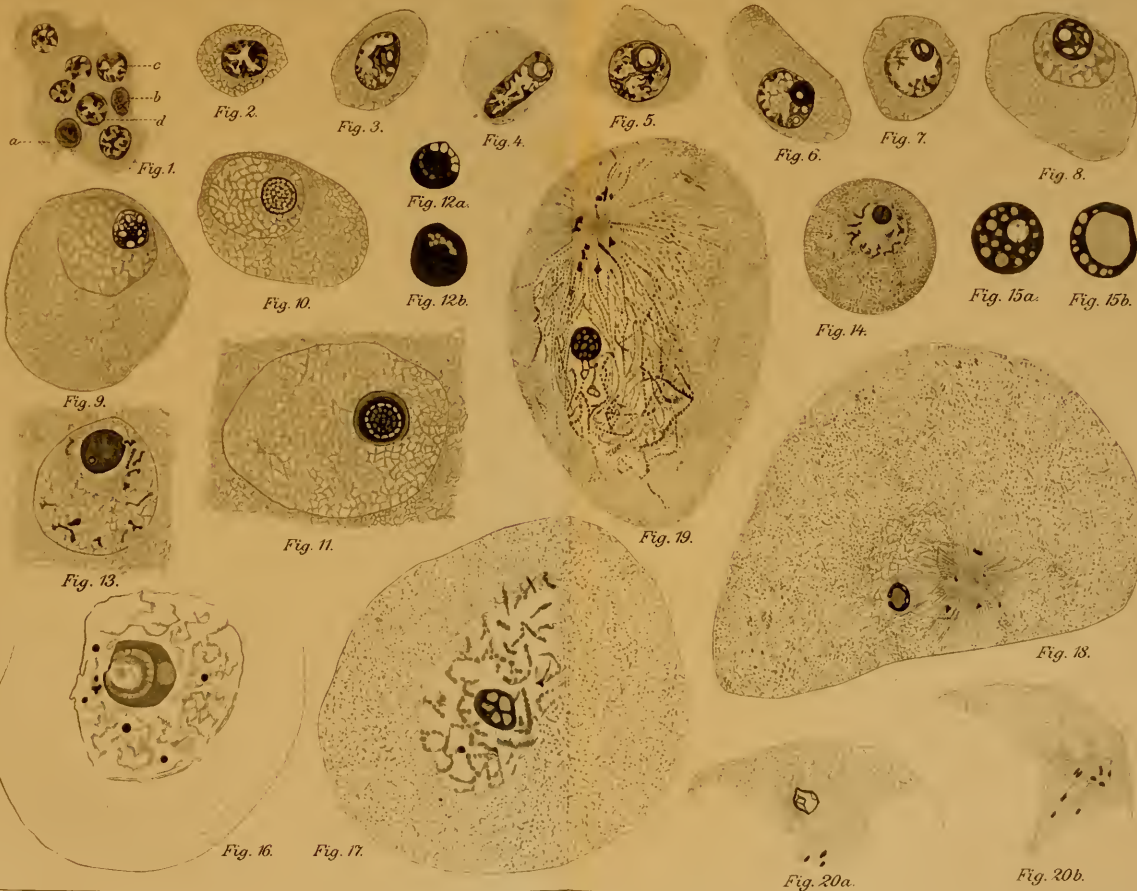
(in diesem Bande).

Zusammenfassung und Beurtheilung der Untersuchungsergebnisse . . . . .	361—442
Einleitung . . . . .	361
I. Vergleichung. 1. Abschnitt. Caducibranchiaten . . . . .	362
II. Entwicklung . . . . .	409
III. Vergleichung. 2. Abschnitt. Perennibranchiaten . . . . .	422
Zusammenfassung der Ergebnisse . . . . .	432
Schluss . . . . .	441

	Seite
Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopf-Skelet, - Muskeln und -Nerven von	
<i>Menopoma alleghaniense</i> (Anlage VI) . . . . .	443—467
Skelet . . . . .	444
Muskeln . . . . .	448
Nerven . . . . .	460
Siredon (Anlage VII) . . . . .	467—598
Larvenform (Anlage VIIa) . . . . .	467—508
Skelet . . . . .	468
Muskeln . . . . .	474
Nerven . . . . .	486
Bemerkungen über Kiemenpaltenreste etc. . . . .	507
Umgewandelte ( <i>Amblystoma</i> -) Form (Anlage VIIb) . . . . .	509—539
Skelet . . . . .	509
Muskeln . . . . .	514
Nerven . . . . .	526
Anhang 1 zur Anlage VII. Plica hyomandibularis, hyomandibulare Schlundspalte und anderes aus der Ontogenie der Kiemenregion von Siredon . . . . .	540—577
Anhang 2 zur Anlage VII . . . . .	577—598
I. Die topographische Lage von F. MAURER's Thymus- knospen bei Urodelen und Anuren . . . . .	577—588
II. F. MAURER's Arteria hyo-mandibularis und die Ar- teria quadrato-mandibularis . . . . .	588—598
<i>Cryptobranchus japonicus</i> (Anlage VIII) . . . . .	598
Skelet . . . . .	598
Muskeln . . . . .	601
Nerven . . . . .	613
<i>Amphiuma tridactylum</i> (Anlage IX) . . . . .	626—647
Skelet . . . . .	626
Muskeln . . . . .	629
Nerven . . . . .	636
Ueber die Kiemenarterien . . . . .	639
<i>Siren lacertina</i> (Anlage X) . . . . .	648—665
Skelet . . . . .	648
Muskeln . . . . .	652
Nerven . . . . .	660
<i>Ellipsoglossa naevia</i> (Anlage XI) . . . . .	665—679
Skelet . . . . .	666
Muskeln . . . . .	669
Nerven . . . . .	675





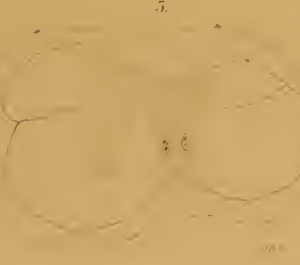
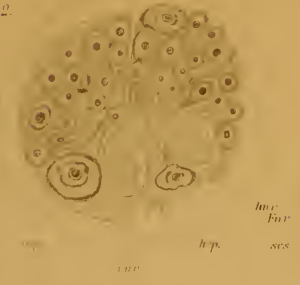






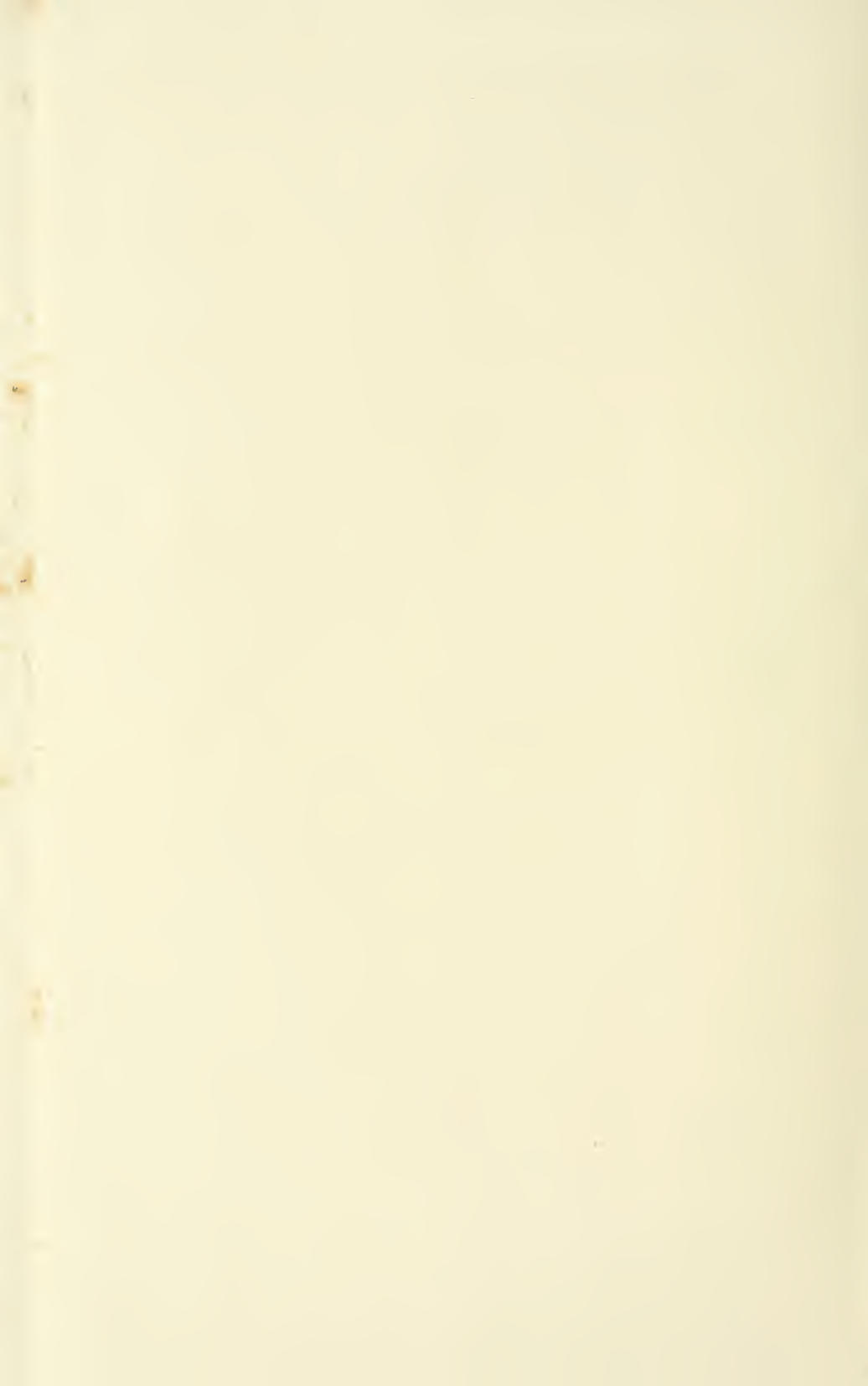






























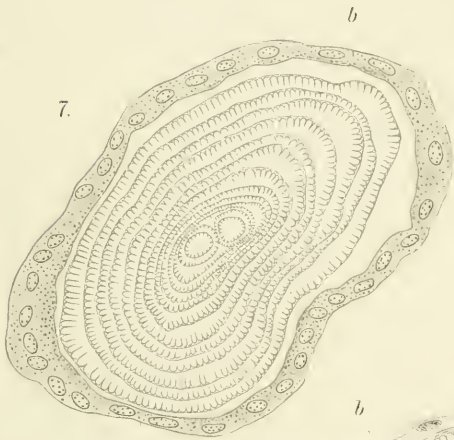
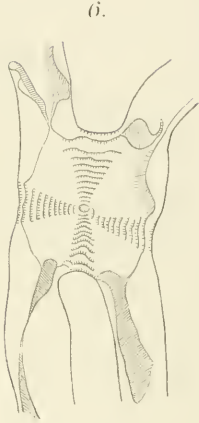
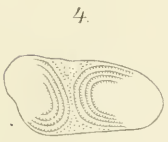




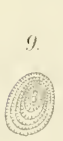








8.





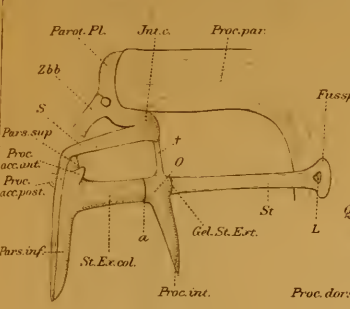


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

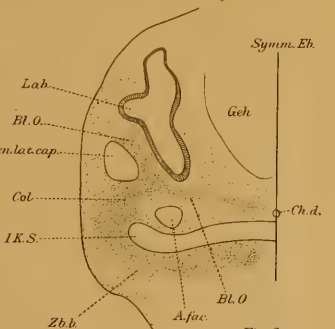


Fig. 6.

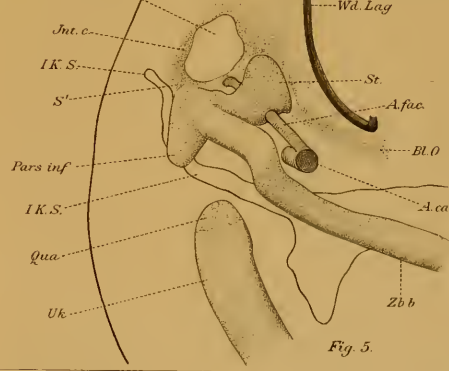


Fig. 5.

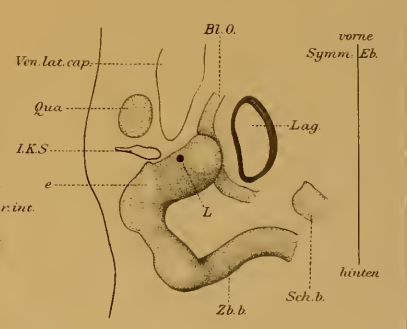
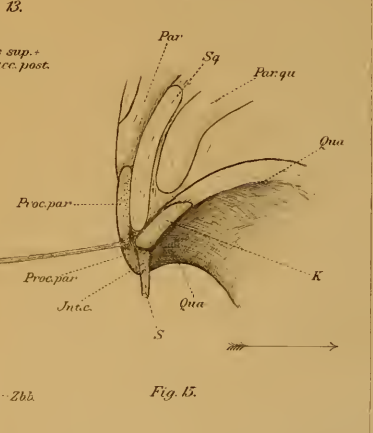
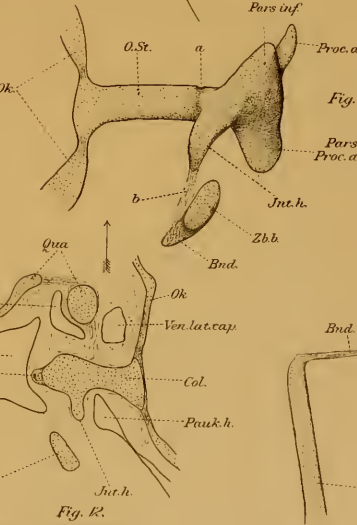
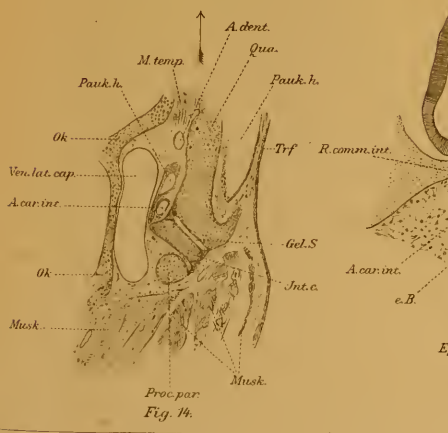
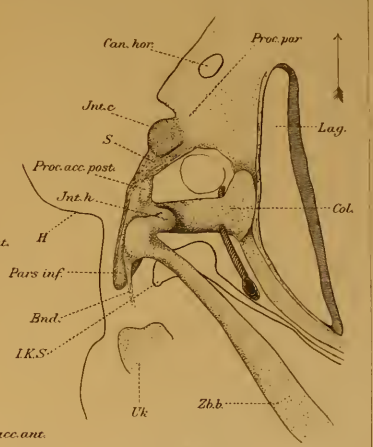
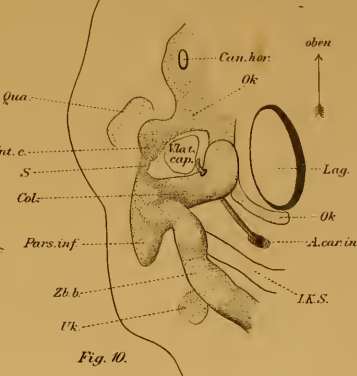
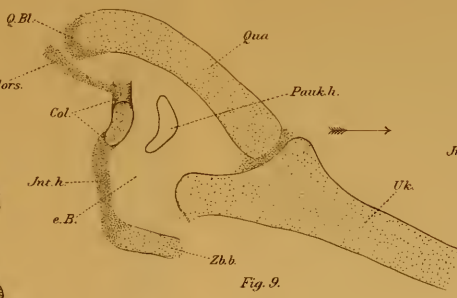
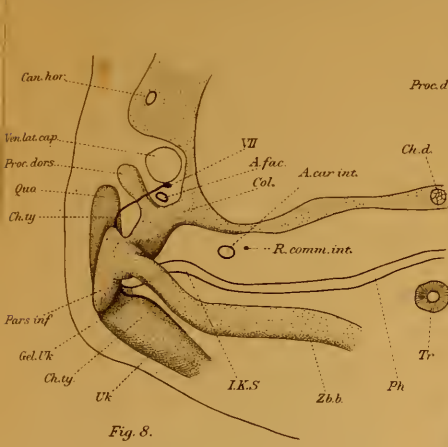


Fig. 7.













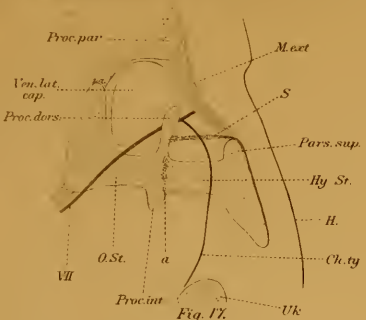


Fig. 17.

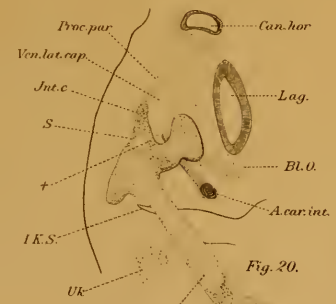


Fig. 20.

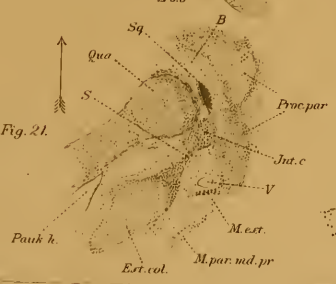


Fig. 21.



Fig. 18.

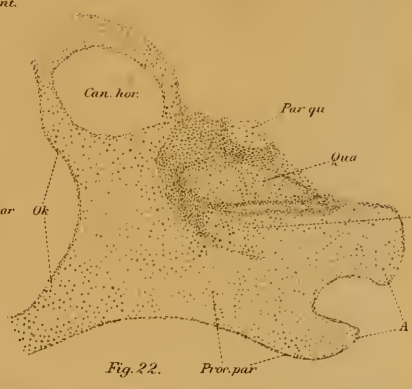


Fig. 22.

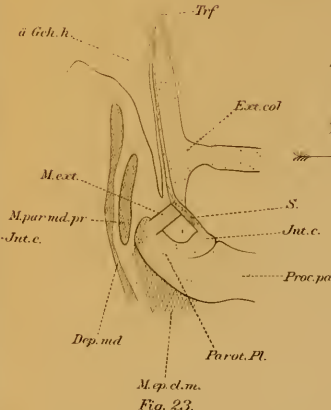


Fig. 23.

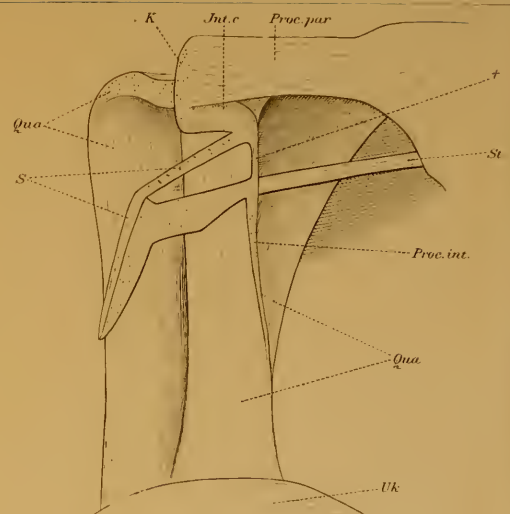


Fig. 19.

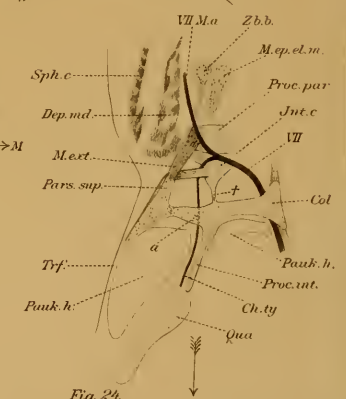


Fig. 24.







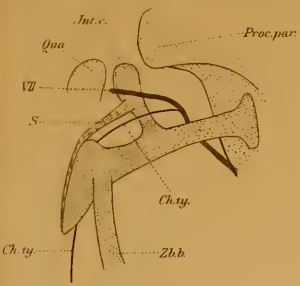


Fig. 25.

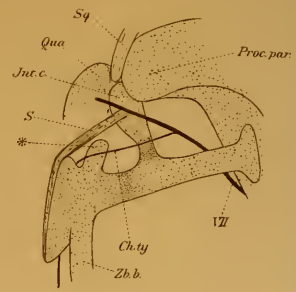


Fig. 26.

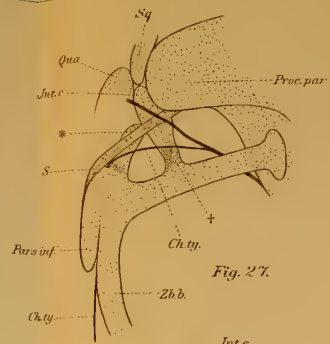


Fig. 27.

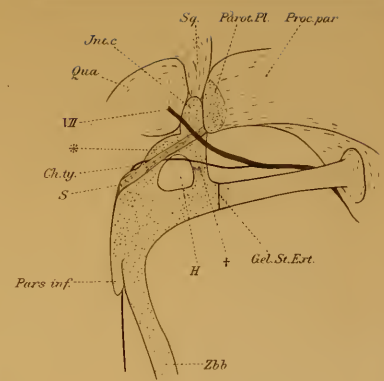


Fig. 28.

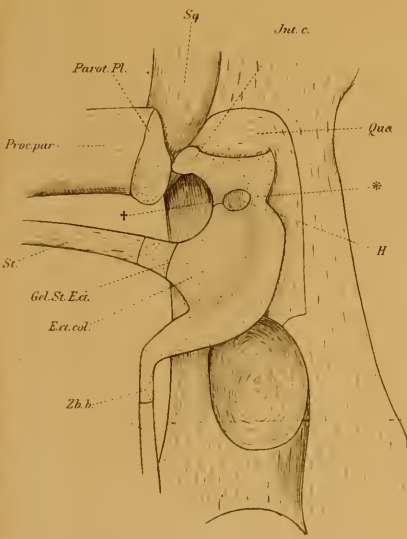


Fig. 29.

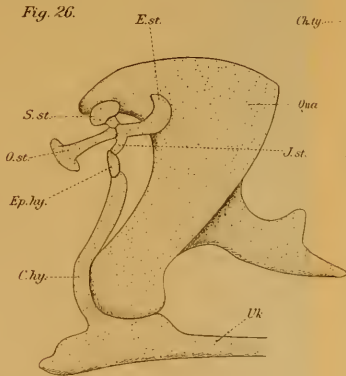


Fig. 30.

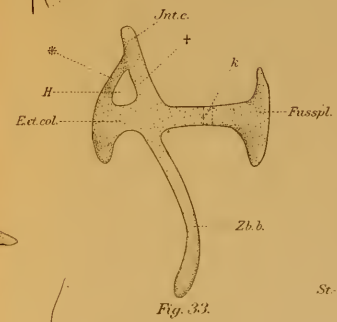


Fig. 31.

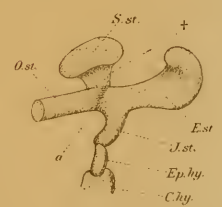


Fig. 32.

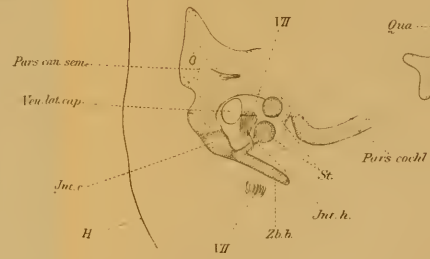


Fig. 33.

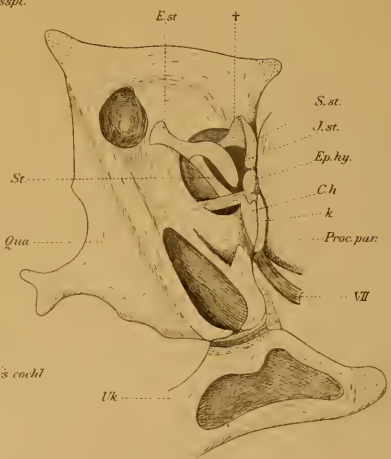


Fig. 34.

















Fig 6.

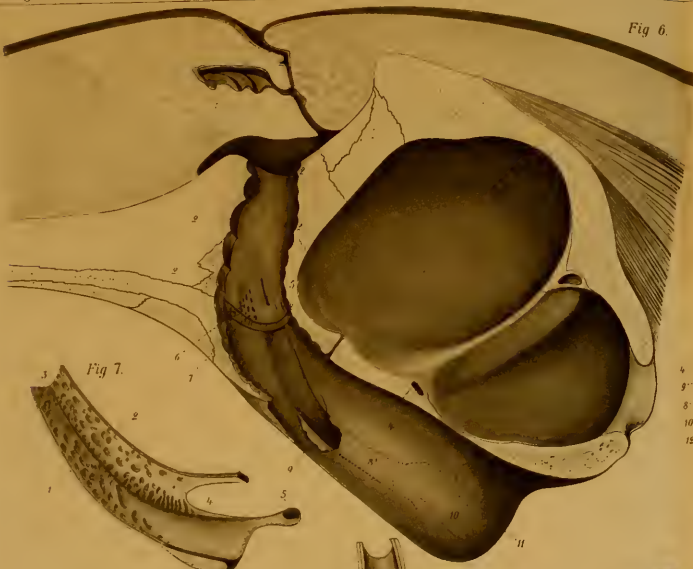


Fig 7.



Fig 8.

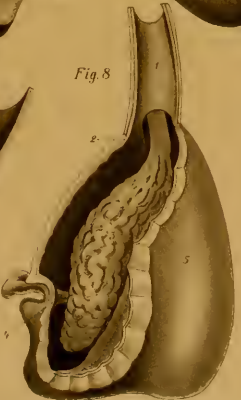


Fig 9.



Fig 10.

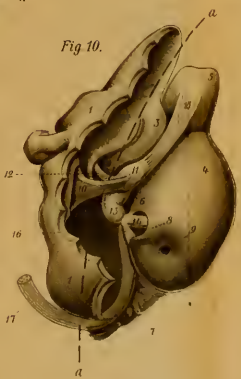


Fig 11.

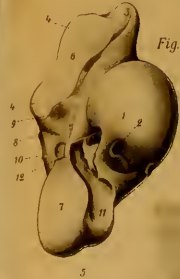


Fig 14.

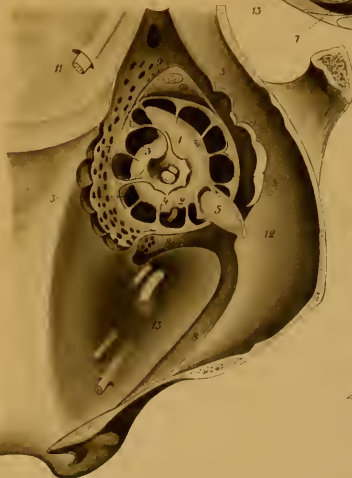
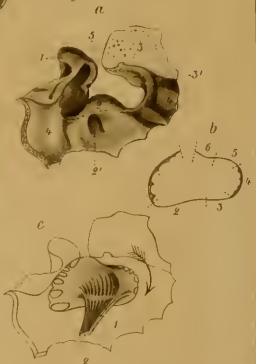
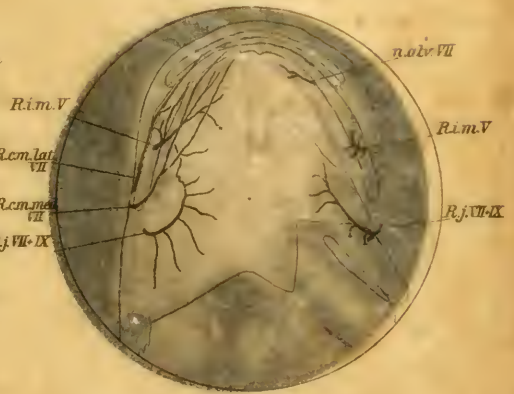
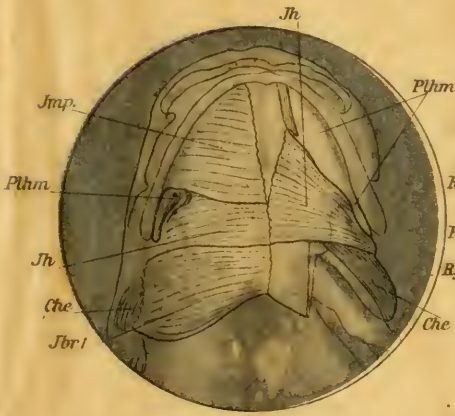


Fig 12.

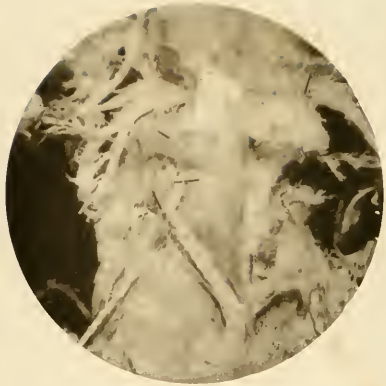
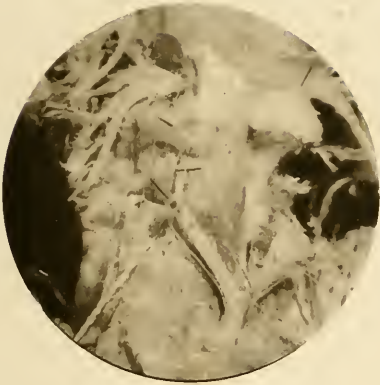








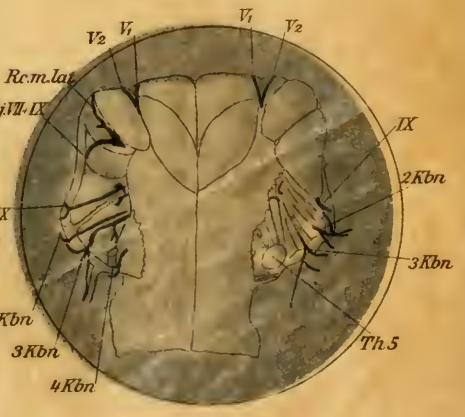
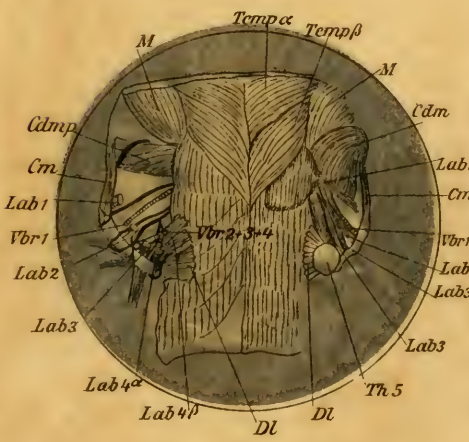
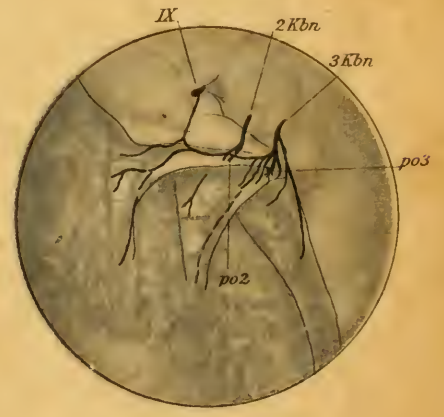
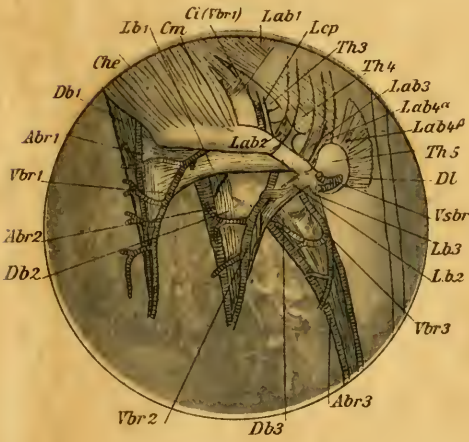
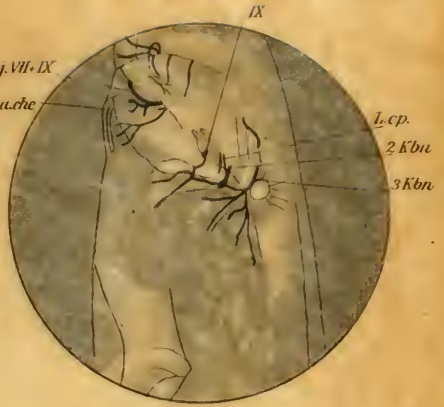
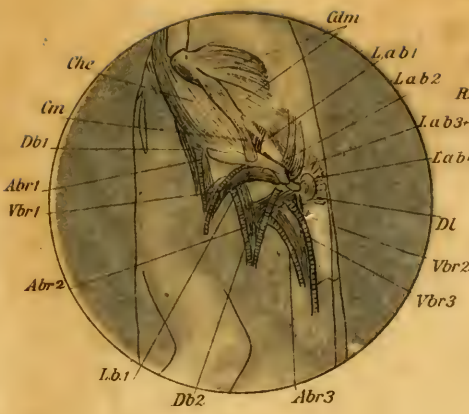




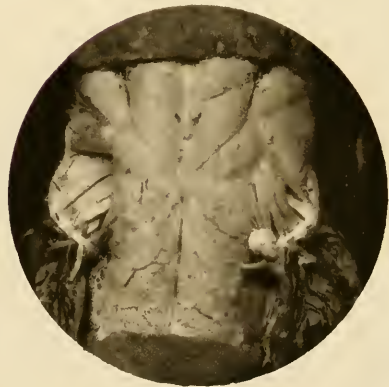
Dr. Drüner

Meisenbach, Riffarth & Co., Berlin



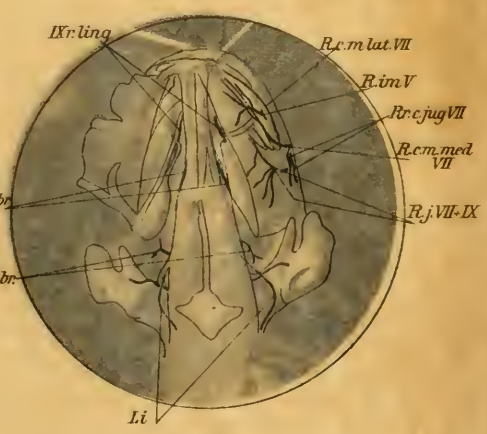
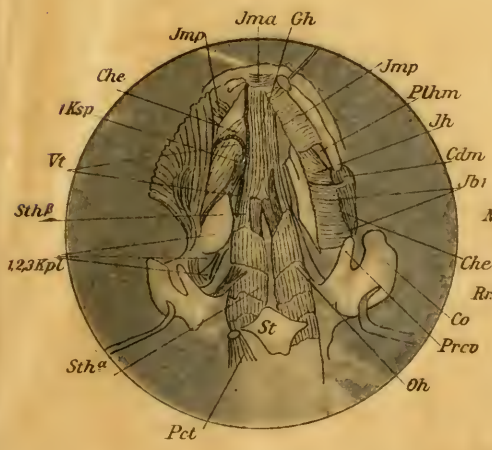
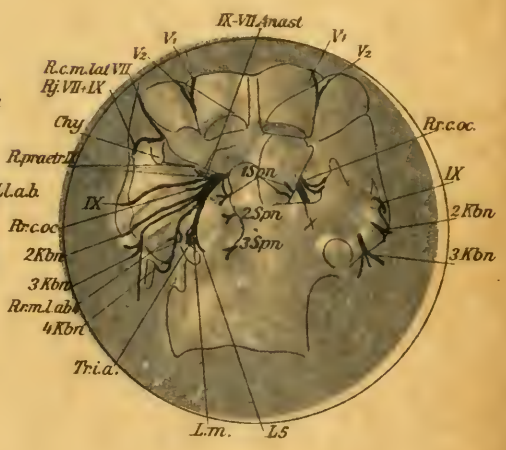
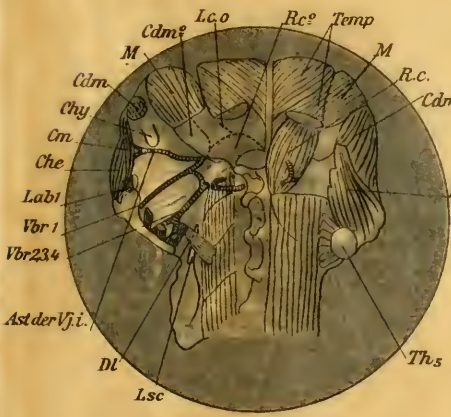








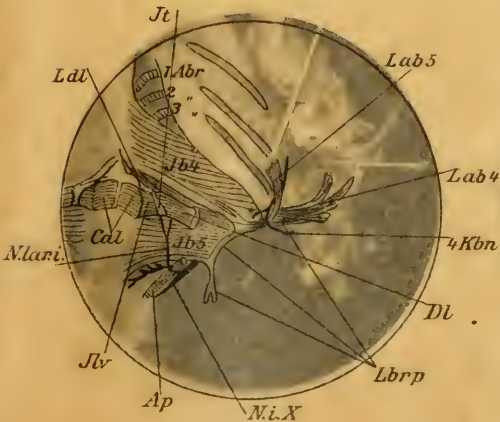
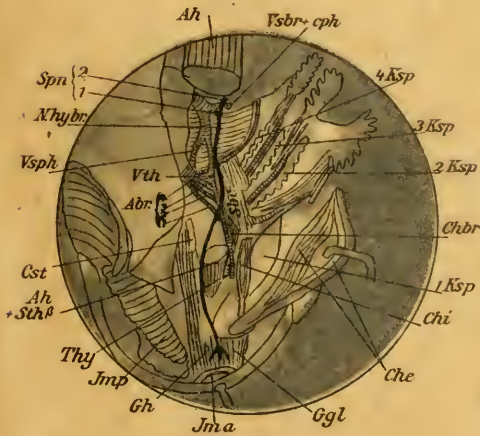
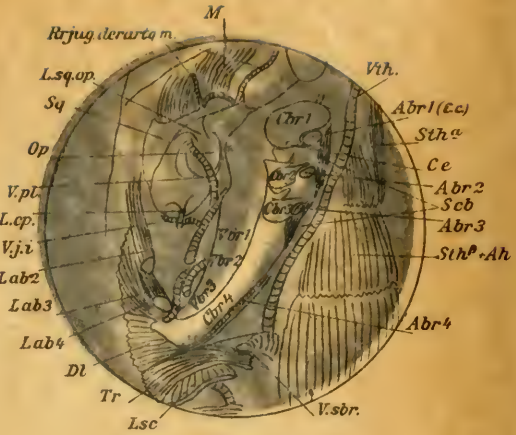
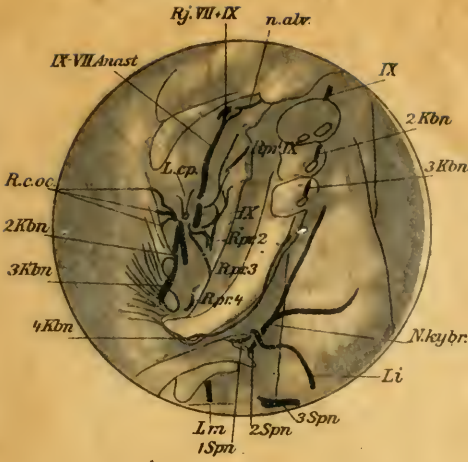




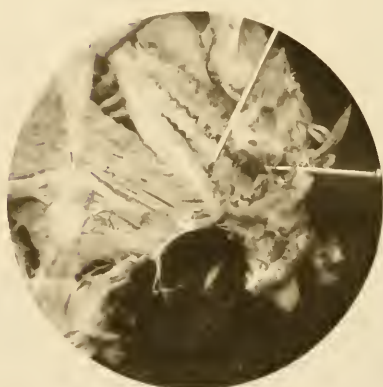
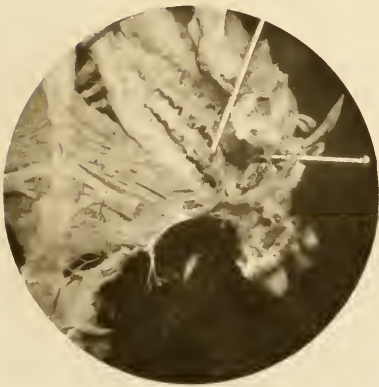






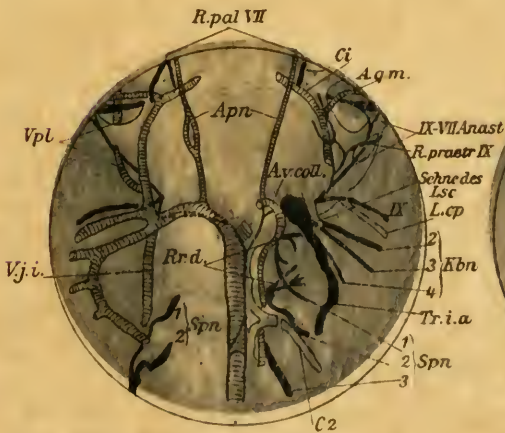
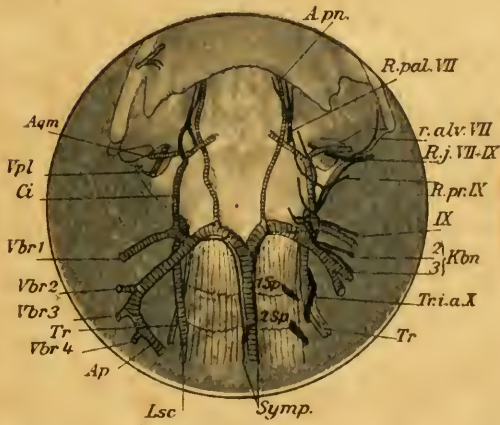
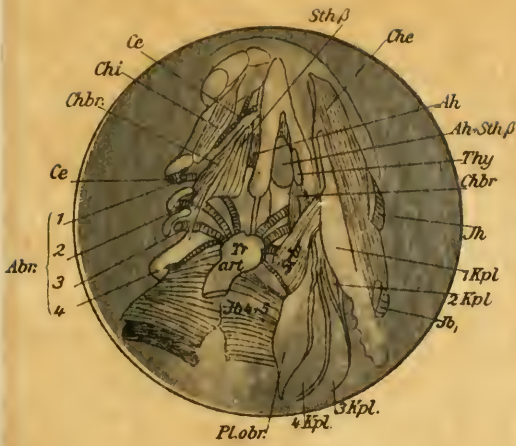


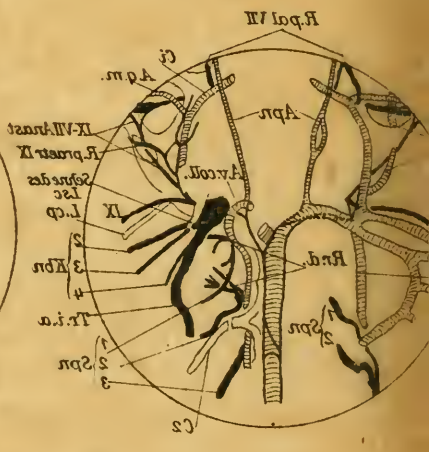
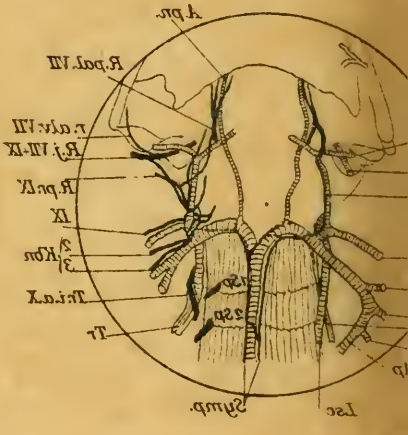
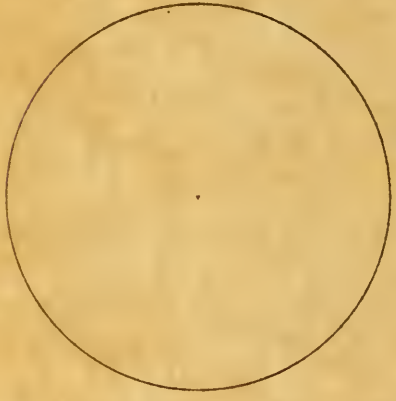
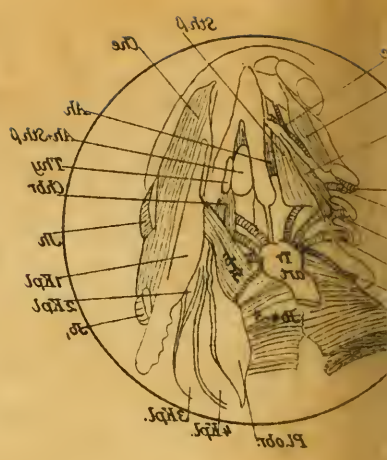
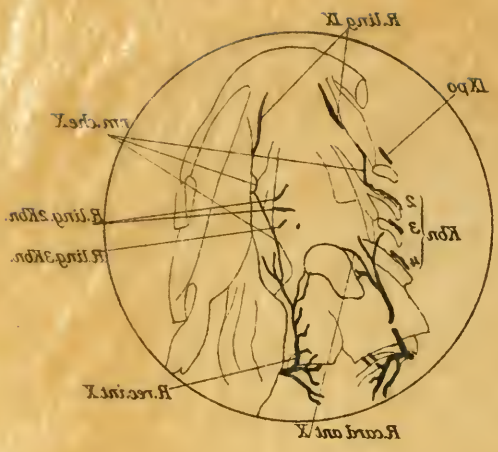










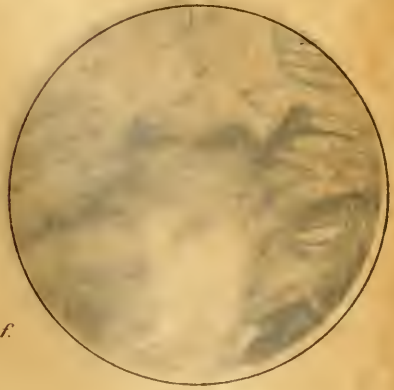
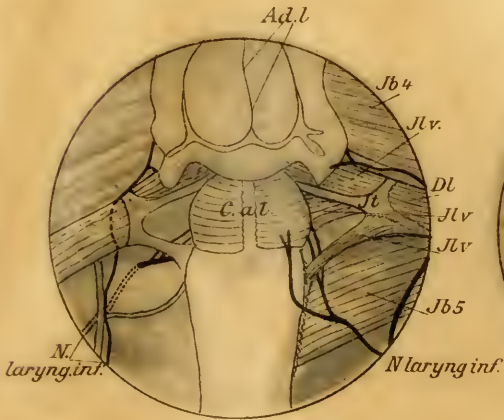
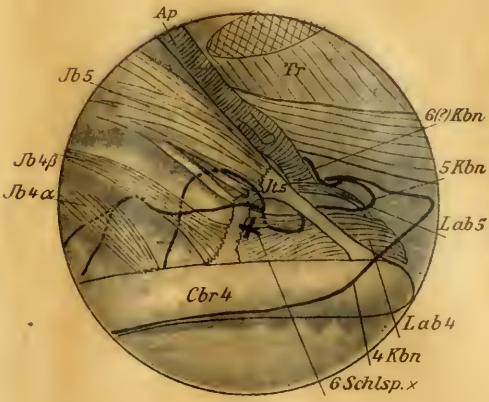




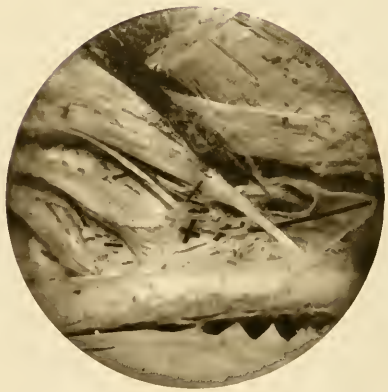
Dr. Dr. Dr.

Meisenbach, Riffarth & Co. - Ber.







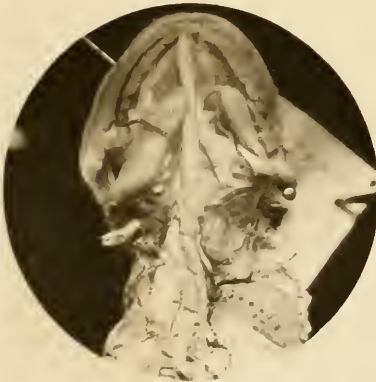










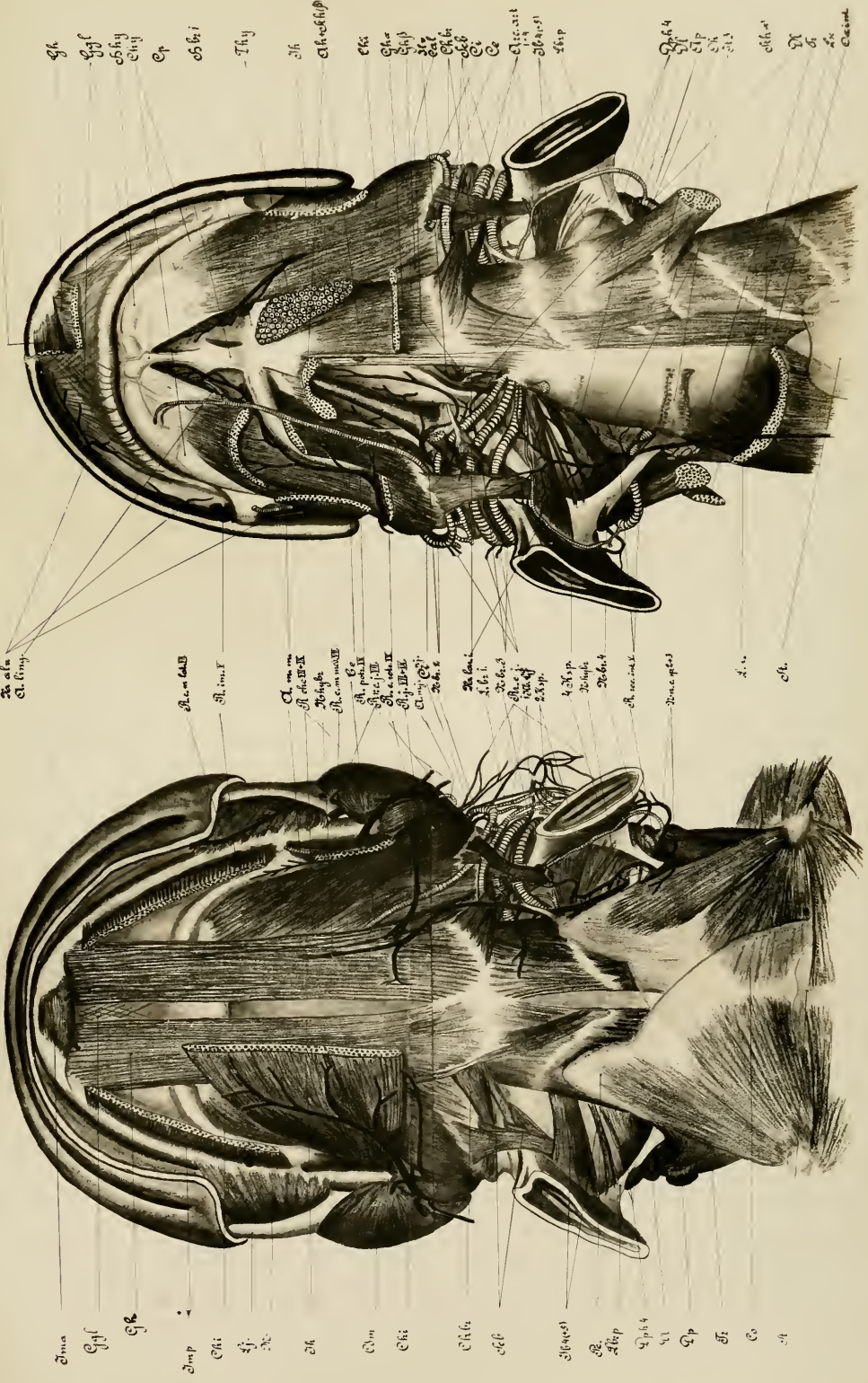


Urdmünder

Meisenbach Piffarth & Co., Berlin

Verlag von Gustav Fischer, Jena





Amia

Gh

Gh f

Chy

Chy

Ep

Chy i

Thy

Sh

Ch. 1. 2. 3. 4.

Ch.

Ch. 1. 2.

Ch. 3.

Ch. 4.

Ch. 5.

Ch. 6.

Ch. 7.

Ch. 8.

Ch. 9.

Ch. 10.

Ch. 11.

Ch. 12.

Ch. 13.

Ch. 14.

Ch. 15.

Ch. 16.

Ch. 17.

Ch. 18.

Ch. 19.

Ch. 20.

Ch. 1. 2.

Ch. 3.

Ch. 4.

Ch. 5.

Ch. 6.

Ch. 7.

Ch. 8.

Ch. 9.

Ch. 10.

Ch. 11.

Ch. 12.

Ch. 13.

Ch. 14.

Ch. 15.

Ch. 16.

Ch. 17.

Ch. 18.

Ch. 19.

Ch. 20.

Ch. 21.

Ch. 22.

Ch. 23.

Ch. 24.

Amia

Gh f

Gh

Chy

Chy

Ep

Chy i

Thy

Sh

Ch. 1. 2. 3. 4.

Ch.

Ch. 1. 2.

Ch.

Ch. 1. 2.

Ch. 3.

Ch. 4.

Ch. 5.

Ch. 6.

Ch. 7.

Ch. 8.

Ch. 9.

Ch. 10.

Ch. 11.

Ch. 12.

Ch. 13.

Ch. 14.

Ch. 15.

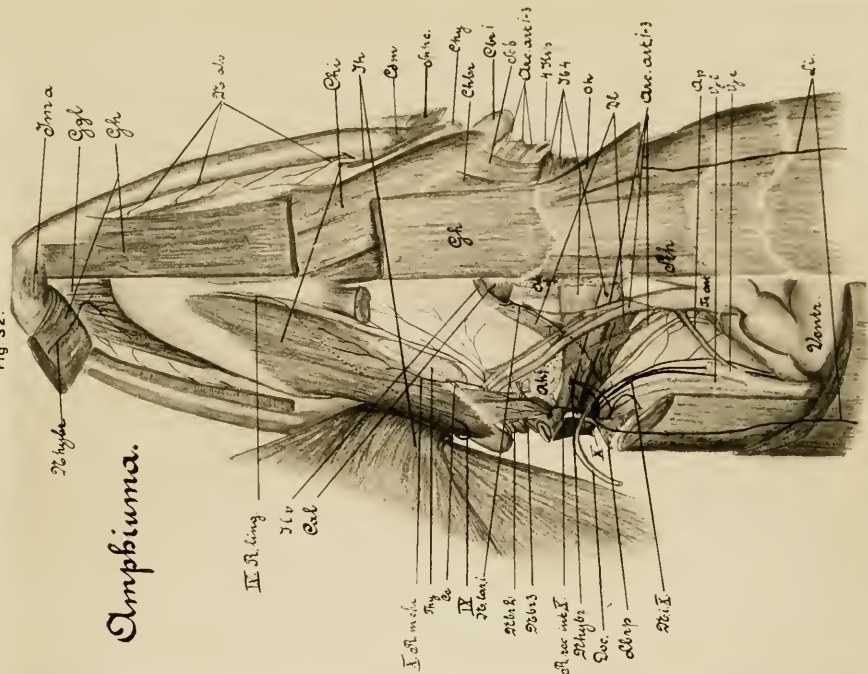
Ch. 16.

Ch. 17.

Ch. 18.



Fig. 32.



Amphiuma.

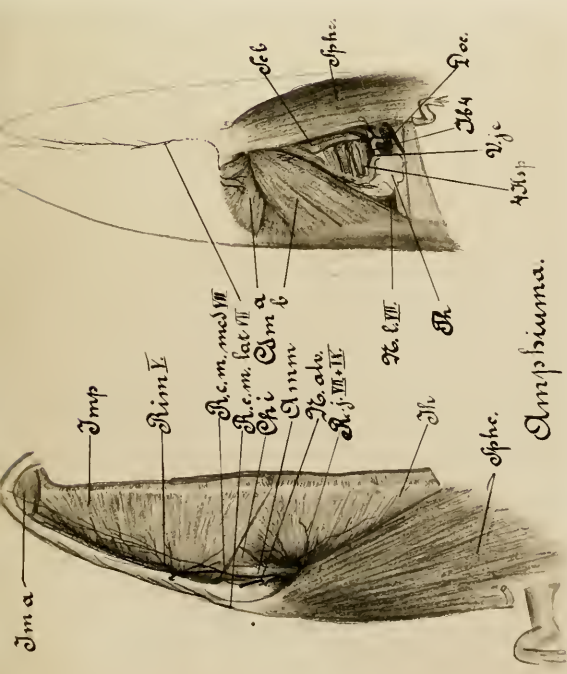


Fig. 31.

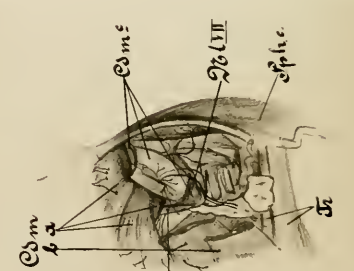
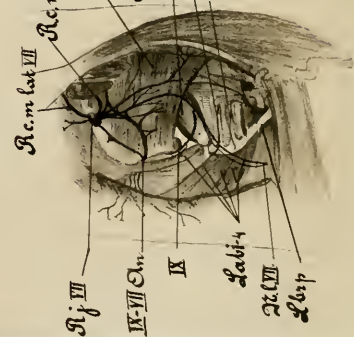


Fig. 30.



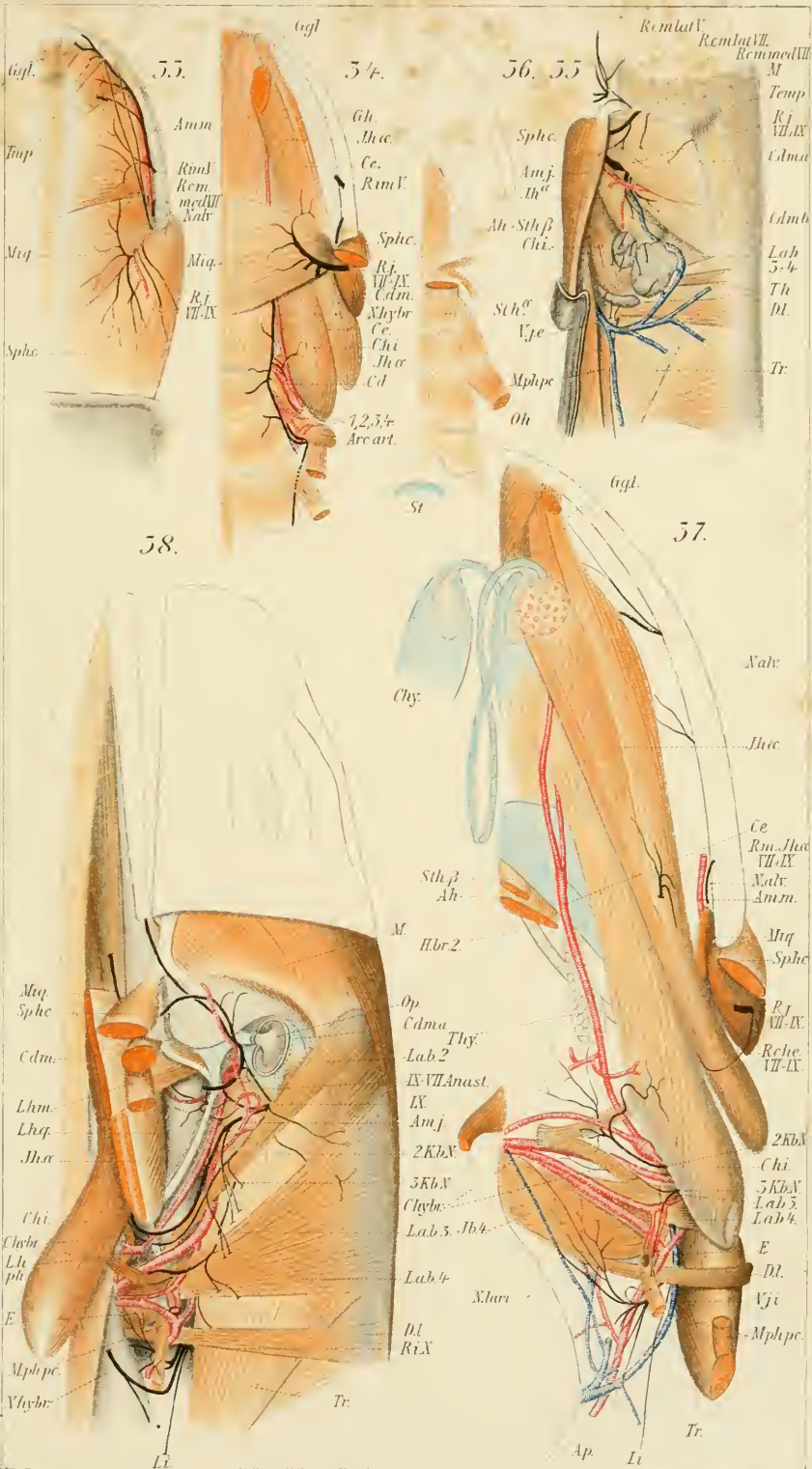
Amphiuma.



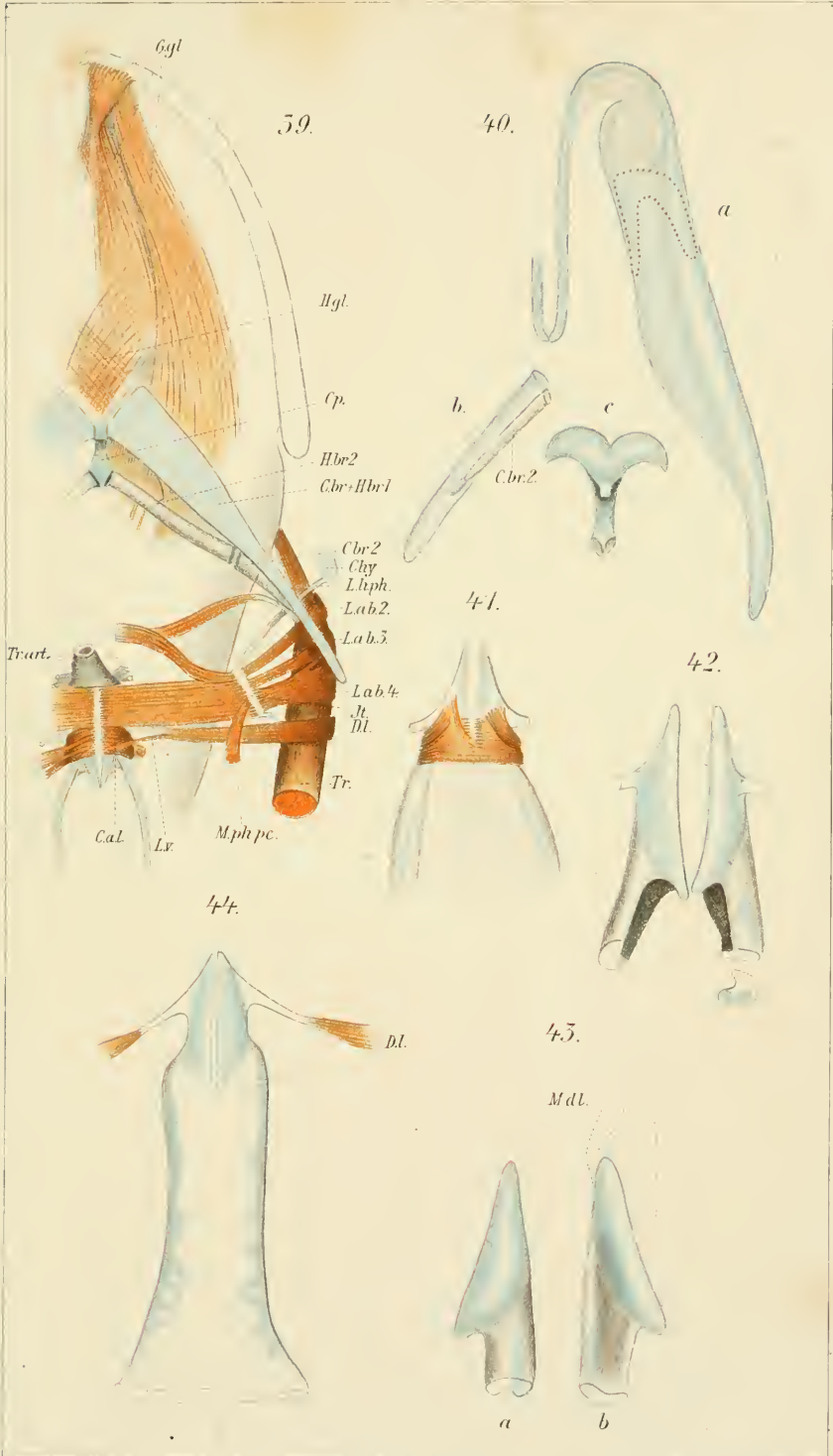
























MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04626

1606

