DAS
CHONDROCRANIUM
VON
LACERTA AGILIS.

EIN BEITRAG ZUM VERSTÄNDNIS DES AMNIOTENSCHÄDELS.

VON
ERNST GAUPP,
FREIBURG I. B.

Mit 23 Figuren auf den Tafeln XLII—XLVII.

Die nachfolgende Arbeit bezweckt, von dem Chondrocranium der Eidechse eine genaue Darstellung in Wort und Bild zu geben, und durch Vergleich desselben mit dem Chondrocranium der Amphibien einerseits und dem der übrigen Amnioten, vor allem dem der Säuger, andererseits, den Amniotenschädel überhaupt dem Verständnis näher zu führen. Dabei werden sich naturgemäss auch eine Anzahl von Gesichtspunkten, die für die Auffassung des Knorpelschädels der Wirbeltiere im allgemeinen von Bedeutung sind, gewinnen oder schärfer präzisieren lassen.

Eine Anzahl der Thatssachen, die sich in Bezug auf den Knorpelschädel der Eidechse ergeben hatten, wurden von mir schon an anderen Orten kurz mitgeteilt; im nachfolgenden sind sie weiter ausgeführt, in ihrer Bedeutung gewürdigt, und durch die bisher noch nicht gegebenen bildlichen Darstellungen ergänzt.

Eine eigentliche Entwicklungsgeschichte des Eidechsen-schädels zu schreiben, war im Augenblick noch nicht meine Absicht. Die Entwicklungsgeschichte des Schädels bietet so viele und zudem so heterogene Probleme dar, dass das „divide et impera“ wohl berechtigt erscheint. Und angesichts der sehr grossen Bedeutung, die das Chondrocranium für den definitiven Schädel besitzt, angesichts der Thatssache ferner, dass das Chondrocranium den ältesten Teil des Craniums darstellt, muss eine vergleichende Anatomie des Chondrocraniums für sich schon als ein vollberechtigtes, wenn auch nur vorläufiges, Erkenntnisziel darstellen. Wie viel in dieser Hinsicht noch zu thun ist,

darüber wird wohl kaum jemand in Zweifel sein. Es ist ja ein, man möchte sagen: tragisches Geschick, dass von den Ergebnissen der Parkerschen Abhandlungen, die eine wahre Riesensumme von Arbeit enthalten, nur verschwindend wenig in das allgemeine wissenschaftliche Bewusstsein übergegangen ist. Das allgemeine Verständnis des Wirbeltierschädels ist durch Parker wenig gefördert worden. Das wird man aussprechen dürfen, unbeschadet der persönlichen Bewunderung der von Parker geleisteten Arbeitsmenge.

Die Hauptschwierigkeit, die sich dem Versuche, die Konfiguration des Knorpelschädels durch die Wirbeltierreihe hindurch zu verfolgen, entgegenstellt, ist die, dass die Objekte, die das Knorpelcranium noch gut erhalten zeigen, sehr klein sind, und so eine deutliche Anschauung durch Lupen-Präparation nicht zu gewinnen ist. Hier ist denn die Modellier-Methode ganz unerlässlich und von unschätzbarem Werte. Ich verfüge nunmehr über Wachsmodelle der Knorpelschädel einer ganzen Anzahl von Wirbeltieren und glaube so eine im allgemeinen gute Übersicht über das Gebiet zu besitzen. Leider hat mir anderweitige Thätigkeit bisher nicht die Zeit zu ausführlicheren Darstellungen gelassen; und nach den beiden das Primordialcranium und das Visceralskelett von *Rana fusca* betreffenden Arbeiten von 1893 und 1894 ist die vorliegende Abhandlung wieder der erste grössere Beitrag zu diesem Gebiete.

Ich hoffe, dass andere ihm in nicht zu ferner Zeit wieder folgen können. Zunächst habe ich in Herrn Dr. Tonkoff aus St. Petersburg und Herrn Dr. Fischer Mitarbeiter gefunden, die zwei weitere Amniotenschädel zu bearbeiten übernommen haben. Die bezüglichen Abhandlungen werden voraussichtlich noch in diesem Jahre erscheinen. Und auch von mir selbst wird hoffentlich die vorliegende Arbeit nicht die letzte auf diesem Gebiete sein.

Dass ich das schwierig zu bearbeitende Objekt des Amniotenschädels mit Erfolg in Angriff nehmen konnte, verdanke ich der Elizabeth-Thompson-Stiftung, aus der ich, wie ich an anderer Stelle früher schon erwähnte, eine grosse Summe zur Verfügung gestellt erhielt. Ohne den grossen Projektionsapparat, der zum grossen Teil aus jenem Gelde bestritten wurde, wäre es mir nicht möglich gewesen, die grossen Zeichnungen, wie sie zur Herstellung der Plattenmodelle nötig waren, anzufertigen. Ich möchte auch an dieser Stelle noch einmal den Verwaltern jener Stiftung meinen ehrerbietigsten Dank aussprechen; derselbe gilt auch Herrn Hofrat Wiedersheim, der die Aufstellung des Apparates mit namhaften Mitteln des Instituts ermöglichte.

Die nachfolgende Darstellung betrifft zunächst den Teil des primordialen Knorpelschädels, den man gewöhnlich kurzweg als Cranium bezeichnet, und den ich, nachdem die B. N. A. diese Bezeichnung für den Gesamtschädel als gültig sanktioniert haben, als Neurocranium primordiale zu nennen vorschlug, da seine Bedeutung in der Bildung einer Schutzkapsel für nervöse Organe, Gehirn und Sinnesorgane, liegt. Von den Teilen des primordialen Splanchnocraniums (dem Visceralskelett) sollen die Columella auris und der Kieferbogen im speziellen, ersten Teile geschildert werden, da sie auf dem Modell mit dargestellt sind (ausser dem Meckelschen Knorpel); auf eine eingehende vergleichend-morphologische Behandlung dieser Teile muss ich dagegen im Augenblicke verzichten.

Das modellierte und hier zur genauen Darstellung gekommene Cranium ist das eines Embryo von *Lacerta agilis*, von 31 mm Gesamtlänge. Ich habe ausserdem noch ein älteres Stadium

47 mm Gesamtlänge) modelliert¹⁾ und mich dabei überzeugt, dass wesentliche Veränderungen nicht mehr eintreten. Die Hauptveränderung liegt in den Proportionen der einzelnen Abschnitte. Das ältere Modell zeigt aber schon ausgedehntere Anlagen von primordialen Knochen, durch die der Knorpel teilweise zerstört ist, und aus diesem Grunde ist das jüngere mehr geeignet, als Beispiel für den Aufbau des Knorpelschädels auf der Höhe seiner Entwicklung zu dienen.

Was noch die Nomenklatur anlangt, so besitzen wir eine solche für die Teile des Knorpelschädels, die durchaus befriedigte, noch nicht. Ich habe meinerseits versucht, zur Schaffung derselben einen Anfang zu machen, und zwar von vornherein mit lateinischen, resp. latinisierten Bezeichnungen. Als Grundsätze schwebten mir dabei vor: die möglichste Vermeidung von Namen, die von der Bezeichnung der knöchernen Territorien hergenommen waren, und dementsprechend die Auffassung des Chondrocraniums als eines Bauwerkes, an dem Boden, Seitenwände, Decke, Pfeiler, Balken u. s. w. zu unterscheiden sind. Für die verschiedenen Bodenabschnitte brauchte ich die Bezeichnung „Solum“ (dem Boden in der Occipital- und Labyrinthregion wird wohl am besten die Bezeichnung *Planum basale*, Basalplatte) gelassen; als Bezeichnung für die Deckenabschnitte verwendete ich *Tectum*. Schwierig war die Wahl eines Ausdruckes für die verschiedenen vertikalen und horizontalen Knorpelspannen, die entweder vorübergehend, als Anfangszustände, oder als bleibende Gebilde sich finden. Für die vertikalen Spannen wird sich die Bezeichnung *Columna* oder *Pila* empfehlen; die horizontalen würden wohl am zweckmässigsten mit *Trabecula* bezeichnet, doch nahm ich bisher davon Abstand, um vorläufig wenigstens diese Benennung den basalen Schädelbalken zu reservieren. So kam

¹⁾ Dasselbe zeigt auch die Deckknochen auf der rechten Seite und ist von Herrn Fr. Ziegler vervielfältigt.

ich seinerzeit zu der Bezeichnung *Taenia*, und unterschied am Anurencranium eine *Taenia tecti medialis*, *transversalis* und *Taeniae marginales*.

Ich bin weit davon entfernt, diese Bezeichnungen, sowie die im vorliegenden Aufsatz gebrauchten für die besten möglichen zu halten; der Nachteil einer Namengebung unter Zugrundelegung eines allgemeinen Schemas wird immer der bleiben, dass die so geschaffenen Namen das individuelle Gepräge verlieren, das eine so wichtige Vorbedingung für das leichte praktische Operieren mit ihnen ist. Aber es musste eben einmal ein Anfang gemacht werden; ist erst einmal das ganze Gebiet mehr durchgearbeitet und übersehbar, so wird sich die beste Nomenklatur wohl von selbst ergeben.

In der Litteratur ist das Chondrocranium der Saurier bisher wenig behandelt worden. Die ersten bildlichen Darstellungen gab wohl Leydig; sie beziehen sich vor allem auf *Anguis fragilis*, daneben auf *Lacerta viridis*. Alsdann schilderte Parker die Schädel-Entwicklung von *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara*, und bildete dabei ebenfalls die Primordialcranien ab. Dass die Ergebnisse der Lupen-Präparation, deren sich die beiden genannten Forscher bedienten, hinter denen der Modelliermethode zurückbleiben müssen, ist selbstverständlich. Ausserdem finden sich noch mehr gelegentliche Angaben über Teile des Knorpelschädels, so bei M. Weber und bei Siebenrock.

Im ersten beschreibenden Teile habe ich nur wenig Litteratur-Angaben zusammengestellt; die den ganzen chordalen Abschnitt betreffenden wurden hinter der Schilderung der Labyrinthregion eingefügt; die auf die Orbital- und Nasalregion bezüglichen dagegen unmittelbar der Bezeichnung jeder dieser beiden Regionen angeschlossen. Diese Angaben des ersten Teiles betreffen aber nur rein thatsächliche Dinge; alle in Bezug auf die Auffassung einzelner Teile geäusserten Anschauungen sind im zweiten Teile

besprochen, ebenso wie die auf anderen Arbeitsgebieten gewonnenen und für das Verständnis des Schädels bedeutungsvollen Resultate.

Das ausführliche Litteraturverzeichnis folgt am Schlusse der Arbeit.

Erster Teil.

Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*.

(Embryo von 31 mm Gesamtlänge).

Das primordiale Neurocranium des vorliegenden Stadiums stellt ein knorpeliges Kontinuum dar, für dessen Schilderung somit die bekannte Regionen-Einteilung zu Grunde zu legen ist. Wegen ihrer Zugehörigkeit zu zwei dieser Regionen, der Occipital- und der Labyrinthregion, sind die Basalplatte und die Chorda dorsalis vorher für sich zu besprechen.

1. Basalplatte und Chorda dorsalis.

Die Basalplatte bildet die Grundlage des ganzen hinteren (chordalen) Schädelabschnittes. Sie erstreckt sich durch die Occipital- und Labyrinthregion hindurch, aber nicht kontinuierlich, vielmehr enthält sie entsprechend der vorderen Hälfte der Labyrinthregion eine grosse, länglich viereckige Lücke (*Fenestra basiscranialis posterior*), vor welcher nur noch eine schmale querliegende Leiste den eigentlichen vorderen Abschluss des mittleren Teiles der Basalplatte bildet. Diese Leiste mag als *Crista sellaris* bezeichnet werden, mit Rücksicht darauf, dass sie die *Fenestra Hypophyseos* oder *Sella turcica* von hinten her begrenzt.

Die Fenestra basicranialis posterior wird von einem Gewebe verschlossen, das beiderseits, sowie vorn und hinten in den Knorpel der Basalplatte und in deren dorsales und ventrales Perichondrium übergeht. Es stellt einen unverknorpelt bleibenden Abschnitt der Anlage des Primordial-Craniums dar (Fig. 1 und 2, Fig. 18).

Die Chorda dorsalis tritt aus dem Dens des Epistropheus ohne Unterbrechung auf die Dorsalfläche der Basalplatte, umgeben (abgesehen von ihrer Scheide) von einem zellig-faserigen Gewebe, das hinten in den Knorpel des Dens Epistrophei, vorn in das dorsale Perichondrium der Basalplatte übergeht. Dieses perichordale Gewebe bildet die Grundlage des späteren Ligamentum apicis dentis.

So liegt die Chorda dorsalis hinter der Fenestra basicranialis posterior frei auf der Dorsalfläche der Basalplatte, die hier eine leichte mediane Delle zeigt; am Hinterrande der Fenestra aber tritt sie in das Verschlussgewebe derselben ein und läuft in diesem nach vorn. Ihr sehr verjüngtes vorderes Ende findet sich noch hinter der Crista sellaris. Auf ihrem Verlaufe innerhalb des Verschlussgewebes der Fenestra basicranialis posterior liegt die Chorda eine längere Strecke weit ganz ventral und drängt sich auch ventralwärts aus jener Verschlussplatte hervor, bleibt aber von einer dünnen Schicht des Verschlussgewebes bedeckt. Erst ihr vorderstes Ende liegt wieder mehr innerhalb des Verschlussgewebes.

Die Basalplatte bildet den Boden der Schädelhöhle im Bereiche der Occipital- und Labyrinthregion; sie ist, abgesehen von der geschilderten Fontanelle, durchaus einheitlich und es lässt sich an ihr weder eine Grenze der beiden Regionen, noch eine solche zweier Hälften unterscheiden.

Ihrer Form nach kann die Basalplatte in ihrer Gesamtheit als achteckig beschrieben werden. Je eine quer, von rechts nach links verlaufende Begrenzungslinie des Achtecks liegt vorn

und hinten; je eine longitudinal verlaufende findet sich lateral. Dazu kommen dann noch jederseits eine lateral-hintere und eine lateral-vordere Seite (Fig. 1 u. 2).

Die schmale hintere Begrenzungslinie bildet den hinteren Abschluss-Rand der Basalplatte und zeigt in der Mitte eine Einziehung, jederseits von derselben eine flache Vorwölbung. Die lateral-hintere Seite des Achtecks ist die Linie, längs der die Basalplatte in den lateralen Teil der Occipitalregion übergeht; sie ist ebenfalls nicht sehr lang. Dagegen ist sehr ausgedehnt die longitudinal verlaufende Seite, die die laterale Begrenzung der Basalplatte darstellt. Längs des grösseren vorderen Abschnittes derselben geht die Basalplatte kontinuierlich in den medial-ventralen Umfang der Ohrkapsel über, und nur das Foramen pro N. faciali bedingt hier eine Unterbrechung der Verwachsungslinie. Dagegen ist der hintere kleinere Abschnitt des Seitenrandes der Basalplatte von der Ohrkapsel durch eine Spalte (*Fissura metotica*) getrennt. Die laterale Begrenzungslinie der Basalplatte reicht nicht bis zum vordersten Umfang der Ohrkapsel, sondern endet früher, und von ihrem Endpunkte aus zieht die lateral-vordere Achtecks-Seite schräg nach vorn und medialwärts. Dieser lateral-vordere Rand der Basalplatte ist frei. Er stösst im Winkel mit dem vorderen quer verlaufenden Rande der Platte zusammen. Letzterer ist nur in seinem mittleren Abschnitt frei und wird hier durch die schon erwähnte Querleiste (die *Crista sellaris*) gebildet, dagegen stossen an die seitlichen Abschnitte verschiedene andere Gebilde an. Jederseits sind dies: nach vorn hin die *Trabecula baseos cranii*, ventralwärts: der *Processus basipterygoideus*, dorsalwärts: die *Pila prootica*. Letztere entspringt gerade an der lateral-vorderen Ecke der Basalplatte.

Des genaueren wird auf die geschilderten Verhältnisse der Basalplatte bei der Beschreibung der einzelnen Regionen eingegangen werden. Hier sei noch das Foramen N. abducentis

erwähnt, das ganz vorn, unter der Wurzel der Pila prootica in der Basalplatte liegt, und, von hinten nach vorn führend, seine vordere Mündung an der vorderen Kante der Basalplatte, über der Wurzel des Processus basipterygoideus, besitzt. Die drei Foramina Hypoglossi, die sowohl bei ventraler wie bei dorsaler Betrachtung der Schädelbasis sichtbar sind, liegen nicht eigentlich in der Basalplatte selbst, sondern dicht über ihrem lateral-hinteren Rande jederseits in dem lateralen Teil der Occipitalregion.

2. Regio occipitalis.

Die Regio occipitalis lässt einen basalen, zwei laterale und einen dorsalen Abschnitt unterscheiden, die das Foramen occipitale magnum begrenzen. Die Pars basalis wird gebildet durch den hinteren Teil der Basalplatte (Fig. 2, 5; 15—17). Der Condylus occipitalis ist als etwas verdickte Partie der Platte bereits gut erkennbar, und es besteht auch eine Gelenkspalte zwischen ihm und dem Atlas; vom definitiven Verhalten etwas abweichend ist aber seine Form. Der Condylus, der seine in transversaler Richtung konvex gekrümmte Oberfläche hauptsächlich ventralwärts kehrt, springt mit seinen lateralen Partien etwas stärker kaudalwärts vor, als mit dem medianen Bezirk. So entsteht zwischen den beiden seitlichen Partien, die ihrerseits noch zwei kleine besondere Höckerchen bilden, eine mediane Einziehung, ein Verhalten, auf das ich später noch zurückkomme.

Die Pars lateralis der Occipitalregion wird jederseits durch einen wirbelbogenähnlichen Knorpelpfeiler (*Arcus occipitalis*) repräsentiert, der mit breiter, d. h. sagittal ausgedehnter, Basis aus der Basalplatte hervorgeht und sich aufsteigend verschmälert. Medial von der hinteren Ohrkapsel-Kuppel, und von dieser durch eine mit Bindegewebe ausgefüllte Spalte getrennt, strebt er aufwärts, biegt dann medialwärts um und geht schliesslich in das

Tectum synoticum über. Die Umbiegung findet unter einem ziemlich scharfen Winkel statt (Fig. 5), und da auch der Übergang der Basalplatte in den Bogen und der Zusammenstoß beider Hälften des Tectum synoticum in der dorsalen Mittellinie winkelig erfolgen, so gewinnt das Foramen occipitale magnum die Gestalt eines Fünfecks mit ventraler Basis und dorsaler Spitze (Fig. 4).

In der Gegend des seitlich-oberen Winkels des Fünfecks ist der Occipitalbogen stark verdickt und drängt sich gegen die mediale Wand der hinteren Ohrkapselkuppel vor, die dadurch lateralwärts eingebuchtet wird. Doch besteht auch hier keine kontinuierliche Verbindung beider Teile, sondern nur eine solche durch eine dünne Lage von Bindegewebe. Der Übergang des Occipitalbogens in das Tectum synoticum erfolgt erst weiter dorsal und medial (Fig. 5).

Es besteht somit zwischen der Ohrkapsel und dem Occipitalbogen eine schmale Spalte, die sehr weit dorsalwärts emporreicht, und sich ventral auch noch zwischen der Ohrkapsel und dem lateralen Rande der Basalplatte eine Strecke weit nach vorn fortsetzt. In ihrer Gesamtheit sei diese vom Bindegewebe ausgefüllte Spalte als *Fissura metotica* bezeichnet. In ihrem Verlaufe finden sich der Durchtritt des N. accessorio-vagus, des N. glossopharyngeus, einer aus dem Schädelraum herausführenden Vene, sowie eines perilymphatischen Ganges. Diese Teile werden später noch zur Sprache kommen. Das spätere Schicksal der *Fissura metotica* gestaltet sich so, dass das sie ausfüllende Bindegewebe verknöchert, und nur für die durchtretenden Gebilde, soweit dieselben in den definitiven Zustand übernommen werden, Öffnungen ausgespart bleiben. Völlig zum Schluss kommt der dorsale Abschnitt der Fissur, von dem Tectum synoticum bis zu der Gegend, wo der Occipitalbogen seine lateral-obere Knickung besitzt.

Als eine Besonderheit des modellierten und abgebildeten Craniums, die bei gleichalterigen nicht immer gleich deutlich ist, zeigt sich eine besondere Verengung der in Rede stehenden Fissur auf der Strecke zwischen dem lateral-oberen Winkel des Occipitalbogens und dem Übergang des letzteren in das Tectum synoticum. Die Verengung kommt zustande durch eine lokale Verdickung der medialen Ohrkapselwand. Der über dieser Enge gelegene Abschnitt der Spalte ist wieder beträchtlich weiter (er ist in Fig. 4 linkerseits sichtbar).

Der dorsale Abschluss der Occipitalregion wird hergestellt durch das Tectum synoticum, das aber zum grösseren Teil der Labyrinthregion angehört und daher erst bei dieser zur Sprache kommen soll.

Durch die Occipitalregion verlassen die drei Wurzeln des N. hypoglossus den Schädelraum. Der Durchtritt durch den Knorpel erfolgt durch drei Foramina (Foramen N. hypoglossi anterius, medium, posterius), die hinter einander in der Pars lateralis der Region, aber hart über dem basalen Teil gelegen sind. Das vorderste Foramen ist das kleinste, das hinterste das grösste, entsprechend dem Verhalten der Hypoglossus-Wurzeln, von denen die vorderste die dünnste, die hinterste die stärkste ist (Fig. 1, 2, 5).

3. Regio otica (Labyrinthregion).

Der basale Abschnitt der Ohr- oder Labyrinthregion wird durch den bei weitem grössten Teil der Basalplatte gebildet, die lateralen Teile durch die beiden Ohrkapseln; ein dorsaler Abschluss besteht nur in einem kleinen hinteren Bezirk der Region in dem Tectum synoticum.

Die Basalplatte wurde bereits geschildert; im Gebiete der Labyrinthregion enthält sie die Fenestra basicranialis posterior. Ihr lateral-vorderer Rand, vor der Ohrkapsel, begrenzt mit der

vorderen Ohrkapselkuppel und der bei der Orbitalregion zu erwähnenden Pila prootica die weite Incisura prootica, die aus der Schädelhöhle herausführt, und in deren hinterem Abschnitt das grosse Ganglion des zweiten und dritten Trigeminus-Astes liegt. Dasselbe wird von der vorderen Ohrkapselkuppel überwölbt. Der erste Ast des Trigeminus tritt ebenfalls durch die Incisur aus, tritt aber nicht in das Ganglion ein, sondern läuft medial an ihm vorbei nach vorn und besitzt lateral von der nachher zu schildernden Pila prootica sein eigenes Ganglion.

Die Beziehungen der Basalplatte zur Ohrkapsel sind folgende.

Ein kontinuierlich-knorpeliger Übergang der Basalplatte in die Ohrkapsel erfolgt an zwei Stellen, zwischen denen eine Lücke für den Austritt des N. facialis aus der Schädelhöhle bleibt; ich nenne daher die beiden Verbindungen: praefaciale und postfaciale basikapsuläre Verbindung. Die präfaciale Verbindung beginnt in einiger Entfernung hinter dem vordersten Umfang der Ohrkapsel, sodass der vorderste Teil der letzteren, der zugleich sich rasch verjüngt, als Cupula anterior frei vorspringt (Fig. 2). Entsprechend der präfacialen, basikapsulären Verbindung besteht ein kontinuierlicher Übergang der Basalplatte in den ventralen und medialen Umfang des Teiles der Ohrkapsel, der den vordersten Zipfel des Recessus utriculi enthält. Längs der ausgedehnteren postfacialen basikapsulären Verbindungslinie geht die Basalplatte kontinuierlich in den vorderen und in den medial-ventralen Umfang der Pars cochlearis über.

Hinter der postfacialen Verbindungszone sind die Ohrkapsel und der laterale Rand der Basalplatte durch einen grösseren Zwischenraum getrennt, der sich kaudalwärts in eine engere Spalte verlängert. Letztere setzt sich auch zwischen den aufsteigenden lateralen Teil der Occipitalregion und der Ohrkapsel fort und erreicht erst da ihr Ende, wo der Occipitalbogen in das Tectum synoticum übergeht. Diese Spalte ist die, die schon bei der Beschreibung der Occipitalregion erwähnt wurde, und

die ich in ihrer Gesamtheit als *Fissura metotica* zu benennen vorschlug. Sie stellt in grosser Ausdehnung eine Trennung der Ohrkapsel einerseits und der Basalplatte sowie des Occipitalbogens andererseits her. Als Fissur erscheint sie indessen nur am Knorpelschädel nach Entfernung resp. bei Nichtberücksichtigung aller Weichteile, und auch dann nur in bestimmten Entwicklungsstadien, wie z. B. dem vorliegenden. Die Durchmusterung der Serien ergibt einerseits, dass zur Zeit der Zwischenraum zwischen Ohrkapsel und Basalplatte allenthalben durch mesodermales Gewebe ausgefüllt ist, das allerdings schon regionäre Besonderheiten erkennen lässt, und andererseits, dass dieses Gewebe durchsetzt wird von dem N. glossopharyngeus, dem N. vagus und einer Vene, die am kaudalen Umfang des N. vagus den Schädelraum verlässt, um sich in die Vena capitis lateralis zu ergiessen.

Im Speziellen gestalten sich die Dinge folgendermassen:

Dicht hinter der postfacialen basikapsulären Verbindung ist die Fissur am weitesten und im Bereiche dieses verbreiterten Abschnittes mündet die *Fenestra cochleae* (*Fenestra rotunda*) aus, die den ventralen Umfang der Pars cochlearis der Ohrkapsel durchbohrt (Fig. 5). Wie ein Querschnitt (Fig. 17) noch prägnanter zeigt, bestehen hier also drei Kommunikationen: aus der Schädelhöhle nach aussen, aus der Ohrkapselhöhle nach aussen und aus der Schädelhöhle in die Ohrkapselhöhle. In diesem Gebiete, das dem sogenannten *Recessus scalae tympani* am erwachsenen Schädel entspricht, lässt das ausfüllende Gewebe auch bereits die Umwandlung zum definitiven Verhalten erkennen. Die noch innerhalb des Ohrkapselbereiches befindliche Gewebsmasse, die dem medial-ventralen Umfang der Lagena anliegt, ist locker und zeigt bereits die Anfänge ausgedehnter Spaltraumbildung. Daraus geht dann später, durch Zusammenfluss jener Räume, das *Cavum perilymphaticum* hervor. Sowohl ventralwärts gegen die Schädelbasis, wie medialwärts gegen die Schädelhöhle ist dieses lockere Gewebe begrenzt durch festeres

Bindegewebe, das von dem ganzen Umfang der Fenestra cochleae aus an den lateralen freien Rand der Basalplatte geht. Dieses festere Gewebe, das somit das perilymphatische Gewebe nach aussen und innen überzieht und abschliesst, wird dicht hinter dem perilymphatischen Gewebe vom N. glossopharyngeus durchsetzt.

Die weitere Umwandlung der geschilderten Verhältnisse gestaltet sich so, dass das perilymphatische Gewebe zum Saccus perilymphaticus wird, das feste Verschlussgewebe zwischen dem ventralen Umfang der Fenestra cochleae und dem Rand der Basalplatte aber zu einer Membran, der Membrana tympani secundaria, sich gestaltet. Diese Membran ist dann also ausgespannt nicht in der Fenestra cochleae, sondern in der äusseren Mündung des Recessus scalae tympani, die ich demnach auch als *Apertura lateralis recessus scalae tympani* bezeichne. Im Gegensatz dazu muss dann die Öffnung des Recessus in die Schädelhöhle als *Apertura medialis recessus scalae tympani* bezeichnet werden.

Hinter der Gegend des Recessus scalae tympani ist das Verschlussgewebe der Fissura metotica dicht und fest; erst im Querschnittsgebiet des hinteren Hypoglossusloches findet sich wieder eine Durchlassstelle, die ich als *Foramen jugulare* bezeichne. Hier treten die Wurzeln des Accessorio-Vagus hindurch und dicht hinter ihnen eine cerebrale Vene. Hinter dem *Foramen jugulare* ist die Fissura metotica wieder sehr eng und bindegewebig ausgefüllt. Ihre Fortsetzung wurde schon bei der Occipitalregion besprochen. (Auf dem Modell sind nur die hyalinknorpeligen Teile dargestellt, daher erscheint die Fissura metotica einheitlich.)

Der Besprechung der Verhältnisse an der Basis sei hier zunächst die des Tectum synoticum angefügt. Das Tectum stellt den einzigen vorhandenen Decken-Abschnitt der Schädelhöhle am Saurier-Cranium dar und spannt sich zwischen den

hintersten Teilen beider Ohrkapseln und zwischen beiden Occipitalbögen aus (Fig. 1 u. 4). Die letzteren gehen von beiden Seiten her in den hintersten Teil des Tectum über, dessen Hinter- rand somit den dorsalen Abschluss des Foramen occipitale magnum bildet. Die beiden Hälften des Tectum steigen von der Seite her gegen die Mittellinie etwas an, sodass das Foramen occipitale magnum eine dorsale Spitze erhält. Übrigens blickt die Dorsalfläche des Tectum synoticum nicht rein dorsalwärts, resp. dorsal- und lateralwärts, sondern auch ein wenig kaudalwärts, d. h. die sagittale Achse des Tectum verläuft nicht horizontal, sondern von hinten ventral nach vorn und dorsalwärts aufsteigend (auf Fig. 1 erkennbar).

Die Breite des Tectum in sagittaler Richtung ist nicht bedeutend. Von der Mitte des Vorderrandes erhebt sich noch ein medianer Fortsatz, der dorsalwärts gerichtet aufsteigt und sich zugleich etwas nach vorn krümmt (Fig. 1, 3 - 5, 14). Auf dem Querschnitt besitzt er dreikantige Form, indem er sich keilförmig zwischen die beiden Sacci endolymphatici von oben her eindrängt. Die Schärfe des Keiles blickt ventralwärts und nach vorn. Der Fortsatz ist vom erwachsenen Tier schon lange bekannt und hat verschiedene Namen erhalten: *Processus ascendens*, *Processus spinosus*; die Bezeichnung *Processus ascendens tecti synotici* ist wohl die bequemste. Beim erwachsenen Tiere stützt er das unpaare *Os parietale*, indem er sich mit seiner Spitze in eine an der Unterfläche des Knochens befindliche Grube einlagert.

Die Ohrkapsel.

Die Ohrkapsel dieses Stadiums ist noch durchweg knorplig und präsentiert sich in hoher formaler Ausbildung. Im grossen Ganzen kann man ihre Form als oval bezeichnen; die Längsachse des Ovals liegt schräg, von hinten innen nach vorn

aussen gerichtet. Vorn wie hinten schliesst die Kapsel kuppelförmig ab.

Die ovale Form der Kapsel wird aber verschiedentlich modifiziert durch mehr oder minder beträchtliche Vorsprünge, die teils Ausbuchtungen der Kapselwand (bedingt durch Vergrösserung des Innenraumes), teils Verdickungen und Fortsatzbildungen der Wand darstellen. In dorso-ventraler Richtung ist die Höhe der Kapsel nicht überall gleich: in den hinteren zwei Dritteln ist sie beträchtlicher als im vorderen Drittel (Fig. 7).

Von der Raumverteilung im Innern kommt ein grosser Teil an dem Oberflächen-Relief zum Ausdruck. Längs des ganzen dorsalen Randes der Kapsel macht sich der vordere Bogengang bemerkbar, als *Prominentia semicircularis anterior* (Fig. 3 u. 7). Die Verlaufsrichtung der Prominenz ist fast horizontal, nur wenig nach vorn hin abfallend. Vorn geht der Randwulst in die vordere Kuppel der Ohrkapsel über, auf deren medialer wie lateraler Fläche sich eine flache *Prominentia ampullaris anterior* (von der vorderen Ampulle herrührend) bemerkbar macht. Der Wulst des vorderen Bogenganges bildet den ganzen dorsalen Kapselrand, hinten wird er durch eine Impression, der im Innern der *Sinus superior* entspricht, von dem Wulst des hinteren Bogenganges getrennt. Dieser, die *Prominentia semicircularis posterior* (Fig. 3 u. 4), nimmt den hinteren Rand der Ohrkapsel ein; seine Hauptkrümmung liegt in transversaler Ebene, d. h. er kehrt seine grösste Konvexität nach aussen. Ventralwärts geht er über in eine breitere, medial- und ventralwärts vorspringende Erhebung, die *Prominentia ampullaris posterior* (von der Ampulle des hinteren Bogenganges herrührend). Schliesslich ist auch eine *Prominentia semicircularis lateralis*, dem lateralen Bogengang entsprechend, gut ausgeprägt; sie nimmt den lateral am meisten vorspringenden Rand der Ohrkapsel ein, beginnt hinten über der *Prominentia ampullaris posterior* und verbreitert sich in

ihrem vorderen Abschnitt auf der Aussenfläche der Ohrkapsel zu einer *Prominentia ampullaris lateralis*, die sich gegen die *Prominentia ampullaris anterior* durch eine flache Einsenkung absetzt (Fig. 3). Auch auf der medialen Ohrkapselwand ist eine flache *Prominentia ampullaris lateralis* ausgeprägt (Fig. 7). Von der am meisten vorragenden Stelle des lateralen Bogengangwulstes (dem hinteren Abschnitt des Wulstes entsprechend) springt noch eine Knorpelleiste nach abwärts vor: *Crista parotica*; an sie legt sich ein nach vorwärts gerichteter selbständiger Fortsatz, *Processus paroticus*, an (Fig. 3, 6). Auf diesen Fortsatz komme ich nachher noch zurück. Ausser den drei Bogengängen sind noch einige weitere Relief-Besonderheiten der Ohrkapsel erkennbar. Auf der Aussenfläche (Fig. 3) fallen ausser der *Prominentia semicircularis anterior*, *Prom. ampullaris anterior* (die sich auch auf den der vorderen Kuppel folgenden Teil der Aussenwand erstreckt), *Prom. semicircularis lateralis*, *Prom. ampullaris lateralis* und *Prom. semicircularis posterior* noch auf: die *Prominentia recessus utriculi* und ein dem *Sacculus* entsprechendes Gebiet. Die *Prominentia recessus utriculi* schliesst sich auf der Aussenfläche der Ohrkapsel als flache und schmale Erhabenheit an die *Prominentia ampullaris lateralis* nach vorn abwärts hin an, unter der *Prominentia ampullaris anterior* gelagert. Ihr ventraler Rand geht kontinuierlich in die Basalplatte über; nach vorn hin reicht sie nicht so weit als die *Prominentia ampullaris anterior*, sondern hört früher auf. Ihr vorderer Umfang hilft die *Incisura prootica* (*Trigemini*) begrenzen.

Das dem *Sacculus* und dem ihm aussen anliegenden *Cavum perilymphaticum* entsprechende Gebiet wird durch die Wülste der drei Bogengänge und der *Ampulla lateralis* begrenzt und ist im ganzen von etwa dreieckiger Form; es wölbt sich in seiner Mitte flach nach aussen vor und fällt nach den umgebenden Teilen hin ab (Fig. 3, *Prominentia saccularis*).

Wie schon bemerkt, besitzt die Ohrkapsel in ihren hinteren zwei Dritteln eine beträchtlichere Höhe als im vorderen Drittel. Es kommt also in dem grösseren hinteren Abschnitt noch ein besonderer ventraler Teil hinzu, der sich in äusserer Betrachtung ventral von dem Wulst des lateralen Bogenganges bemerkbar macht und zwar in Form von zwei Wülsten (Fig. 6). Der hintere kleinere Teil dieser Wülste ist die schon genannte *Prominentia ampullaris posterior*, in die der Wulst des hinteren Bogenganges ausläuft; die davor gelagerte und von ihr durch eine Einsenkung getrennte grössere Anschwellung beherbergt die *Lagena* und ist sonach als *Prominentia cochlearis* zu bezeichnen. In ihr findet sich, lateralwärts blickend, die runde *Fenestra vestibuli* (*Fenestra ovalis*), die durch die Fussplatte der *Columella auris* verschlossen wird. Die *Prominentia cochlearis* begrenzt sich dorsalwärts durch eine vorn breiter werdende *Impression* gegen die Wülste des lateralen Bogenganges, der lateralen Ampulle und des *Recessus utriculi*; ihr kranialer und kranial-ventraler Umfang geht kontinuierlich in die Basalplatte über: postfaciale basikapsuläre Verbindung (s. oben). Dicht vor der Prominenz liegt das *Foramen pro N. faciali* (Fig. 6). Der grössere Teil ihres ventralen Umfanges wird durch die *Fissura metotica* von der Basalplatte getrennt.

Bei ventraler Betrachtung sind die beiden genannten Prominenzten ebenfalls gut erkennbar (Fig. 5). Direkt ventralwärts blicken der ventrale Umfang der *Prominentia ampullaris posterior* und der der *Prominentia cochlearis*, die hier die runde *Fenestra cochleae* (*Fenestra rotunda*) aufweist; in höherer Etage liegt die *Prominentia semicircularis lateralis* mit ihrem Vorsprung, der *Crista parotica*; an sie schliesst sich vorn die schmale *Prominentia recessus utriculi* an. Die *Prominentia ampullaris posterior* und die *Prominentia cochlearis* werden von der Basalplatte durch die *Fissura metotica* getrennt, die im Gebiet der *Pars cochlearis* zum *Recessus scalae tympani* erweitert ist (Fig. 5).

Von Wichtigkeit ist noch die mediale Ohrkapselwand (Fig. 7). Von den schon erwähnten Teilen machen sich auch hier bemerkbar die *Prominentia ampullaris posterior* und die *Prominentia cochlearis*; beide bilden zusammen den unteren Abschnitt der medialen Wand. Auf der Grenze der *Prominentia cochlearis* und der gleich zu erwähnenden *Prominentia utricularis* liegt eine grosse Öffnung, das *Foramen acusticum posterius*; eine davor, in der Wand der *Pars cochlearis* befindliche kleinere Lücke hat nur die Bedeutung einer in der Verknorpelung zurückgebliebenen Partie der Ohrkapselwand. Die *Fissura metotica*, die prä- und die postfaciale basikapsuläre Verbindung und das *Foramen N. facialis* sind natürlich auch bei medialer Betrachtung der Labyrinthregion erkennbar.

Über den beiden ventralen Prominenzen wölbt sich der mittlere Teil der medialen Ohrkapselwand medialwärts vor, die *Prominentia utricularis* bildend. Sie ist vorn in dorso-ventraler Richtung schmal und zugleich flach; weiter nach hinten wird sie breiter und zugleich prominenter; im hintersten Drittel der Ohrkapsel ist sie nur noch ventralwärts gegen die *Prominentia ampullaris posterior* deutlich abgegrenzt, verstreicht dagegen dorsalwärts gegen die dorsale Kante der Ohrkapsel. Auf dem hinteren Abschnitt der *Prominentia utricularis* liegt das *Foramen endolymphaticum*; nach vorn und etwas abwärts von diesem, auf der Grenze der utrikularen und cochlearen Prominenz, das runde *Foramen acusticum posterius*, und vor diesem schliesslich, ebenfalls auf der Grenze der beiden genannten Teile, das längliche *Foramen acusticum anterius*, dessen Ebene nicht genau medialwärts blickt, sondern vor allem ventralwärts und etwas nach hinten, da die über dem *Foramen* gelegene *Prominentia utricularis* sich erheblich stärker medialwärts vorwölbt, als die unter dem *Foramen* gelegene *Prominentia cochlearis*. Längs des dorsalen Ohrkapselrandes markiert sich auch an der medialen Wand die *Prominentia semicircu-*

laris anterior; zwischen ihr und der Prominentia utricularis bleibt ein vorn hohes, kaudalwärts stark verschmälertes Gebiet, das der Ampulla anterior und der Ampulla lateralis entspricht. Im hinteren Teil dieses Gebiets buchtet sich die mediale Ohrkapselwand stark lateralwärts ein und gegen diese Fossa subarcuata fällt der dorsale Begrenzungsrand des hinteren breiteren Abschnittes der Prominentia utricularis schroff ab. Der Wulst des vorderen Bogenganges ist an der medialen Ohrkapselwand nicht so weit rückwärts zu verfolgen als an der Aussenwand; er läuft aus in die abgeflachte Partie der medialen Ohrkapselwand, dorsal von dem hintersten Abschnitt der Prominentia utricularis. Hier liegt im Innern der Sinus superior, der sich auch bis in die dorsale Kante der Kapsel hinein ausdehnt.

Die starke Vorwölbung der Prominentia utricularis bedingt eine sehr beträchtliche Verengung der Schädelhöhle in der hinteren Ohrregion. Da es sich um eine Verengung in transversaler Richtung handelt, kommt sie am besten und ohne weiteres bei Dorsalbetrachtung des Craniums zur Anschauung (Fig. 1).

Innenraum der Ohrkapsel.

Die Raumverteilung im Innern der Ohrkapsel ist recht kompliziert. Der Bedeutung der einzelnen Raumabteilungen entsprechend können unterschieden werden: ein Cavum vestibulare anterius und ein Cavum vestibulare posterius, von welchem letzterem sich ein besonderer Recessus ampullaris posterior etwas selbständiger absetzt; dazu kommen drei Canales semicirculares (anterior, posterior, lateralis) und schliesslich ein Cavum cochleare, das indessen auch nur einen besonderen Recessus des Cavum vestibulare posterius darstellt und mit diesem weit kommuniziert.

Der Hauptraum, um den herum die anderen angeordnet sind, ist das Cavum vestibulare posterius. Es nimmt den

grössten centralen Teil der Ohrkapsel ein (Fig. 8, 9, 10). Medialwärts reicht es bis an die mediale Wand der Ohrkapsel; seine laterale Begrenzungswand wird dagegen nicht überall von der lateralen Ohrkapselwand gebildet, sondern teilweise durch die vertikal stehende Scheidewand, die das Cavum vestibulare posterius von dem Canalis semicircularis lateralis trennt, das Septum semicirculare laterale. Die dorsale Wand des Cavum vestibulare posterius wird gebildet durch das Septum semicirculare anterius, d. h. die Scheidewand zwischen dem Cavum vestibulare posterius und dem Canalis semicircularis anterior, die horizontal gelagert zwischen der lateralen und der medialen Ohrkapselwand ausgespannt ist. Der Boden des Cavum vestibulare posterius fällt im hinteren Abschnitt zusammen mit dem Boden der Ohrkapsel überhaupt; er buchtet sich hier ventralwärts bedeutend aus und bildet so den weit mit dem Hauptraum kommunizierenden Recessus ampullaris posterior, der bei äusserer Betrachtung der Ohrkapsel sich als Prominentia ampullaris posterior bemerkbar macht. In diesen Recessus mündet hinten, über dem Boden, das Orificium inferius Canalis semicircularis posterioris ein (Fig. 10). Im vorderen Abschnitt des Cavum vestibulare posterius kann man von einem Boden eben dieses Raumes darum nicht mehr reden, weil sich letzterer hier weit in das unter ihm gelegene Cavum cochleare öffnet (Fig. 9). Nach vorn wird das Cavum vestibulare posterius durch eine querstehende vertikale Scheidewand, das Septum intervestibulare, von dem Cavum vestibulare anterius getrennt (Fig. 8 u. 9). Die genannte Scheidewand wird von zwei Öffnungen, einem Foramen intervestibulare mediale und einem Foramen intervestibulare laterale, durchbohrt, von denen das mediale für den Utriculus bestimmt ist, während das laterale membranös verschlossen ist. Auch der hintere Abschluss des Cavum vestibulare posterius wird durch eine quer- und vertikal stehende Wand (Fig. 10) be-

wirkt, die in ihrer medialen Hälfte durch eine verdickte Partie der medialen Ohrkapselwand, in ihrer lateralen Hälfte durch das Septum semicirculare posterius gebildet wird. Letzteres trennt das Cavum vestibulare posterius von dem Canalis semicircularis posterior. In der Hinterwand liegen zwei Öffnungen: im medial-oberen Winkel das Foramen pro sinu superiore, und aussen und unten, dicht über dem Eingang zum Recessus ampullaris posterior, das Orificium posterius canalis semicircularis lateralis (Fig. 10). Das Foramen pro sinu superiore kommt zustande dadurch, dass das Septum semicirculare anterius hinten und das Septum semicirculare posterius oben mit einem freien Rande aufhören (Fig. 12); es führt aus dem Cavum vestibulare posterius in einen Raum, in dem der Canalis semicircularis anterior und der Canalis semicircularis posterior zusammenfliessen (Fig. 12). Das Orificium posterius canalis semicircularis lateralis wird nur durch eine schmale Spange von dem Orificium inferius canalis semicircularis posterioris getrennt, das in der Hinterwand des Recessus ampullaris posterior liegt (Fig. 10 u. 12). Wie Fig. 12 zeigt, führen die beiden zuletzt genannten Foramina nicht ausschliesslich in den entsprechenden Bogengangraum, sondern in einen Raum, der am Skelett dem hinteren und äusseren Bogengang gemeinsam ist. Ich komme darauf noch zurück.

In der medialen Wand des Cavum vestibulare posterius liegt vorn, hart über dem Eingang zum Cavum cochleare, das grosse Foramen acusticum posterius; dahinter und etwas höher, das kleinere Foramen endolymphaticum (Aquaeductus vestibuli, Fig. 8 u. 9; 16 u. 17).

Von den Teilen des häutigen Labyrinthes liegen in dem Cavum vestibulare posterius: der ganze Sacculus, ein grosser Teil des Utriculus, nebst dessen Sinus posterior, ein Teil des Canalis semicircularis lateralis, und zwar das hintere, nach vorn

zum Utriculus aufsteigende Crus simplex, schliesslich die Ampulla posterior (Fig. 15—17).

Der Sacculus nimmt den lateralen Teil des Cavum vestibulare posterius ein; aussen von ihm liegt noch der Hauptabschnitt des Cavum perilymphaticum. Der Utriculus liegt im medialen Teil des Cavum und wölbt die mediale Ohrkapselwand medialwärts vor. Durch das Foramen endolymphaticum, das auf der Höhe dieser Vorwölbung (Fig. 7 u. 16) liegt, verlässt der Ductus endolymphaticus den Ohrkapselraum. Der Utriculus setzt sich jedoch nach zwei Richtungen hin aus dem Cavum vestibulare posterius heraus fort. Sein vorderer röhrenförmiger Teil dringt durch das Foramen intervestibulare mediale in das Cavum vestibulare anterius, in dem er mit dem Recessus utriculi endigt. Die zweite Fortsetzung, der Sinus superior, dringt dorsal- und kaudalwärts aus dem Cavum vestibulare posterius durch das Foramen pro sinu superiore in den Raum, in dem der Canalis semicircularis anterior und der Canalis semicircularis posterior zusammenfliessen (Fig. 12).

Die Ampulla posterior liegt in dem Recessus ampullaris posterior; der hintere häutige Bogengang tritt in diesen Raum durch das Orificium inferius canalis semicircularis posterioris ein, während durch die weite Kommunikationsöffnung des Recessus mit dem Cavum vestibulare posterius die Verbindung der häutigen Ampulle mit dem Sinus posterior utriculi erfolgt. Schliesslich dringt durch das Orificium posterius canalis semicircularis lateralis das Crus simplex des lateralen häutigen Bogenganges in das Cavum vestibulare posterius und wendet sich hier medialwärts, um in den Utriculus einzumünden (Fig. 15).

Das Cavum vestibulare anterius (Fig. 11) nimmt den vorderen Teil der Ohrkapsel ein und wird von dem Cavum vestibulare posterius durch das Septum intervestibulare getrennt.

Die Vorderwand des Cavums wird gebildet durch die Vorderwand der ganzen Ohrkapsel, der Boden aber nur in seiner grösseren vorderen Hälfte durch den Boden des vordersten Ohrkapselabschnittes, während ein kleiner hinterer Bodenabschnitt hergestellt wird durch eine Scheidewand, die das Cavum vestibulare anterius von dem Cavum cochleare trennt. Das Cavum cochleare schiebt sich also ein wenig von hinten her unter das Cavum vestibulare anterius nach vorn vor, und die trennende Wand stellt eine in die Horizontale umgebogene Fortsetzung des Septum intervestibulare dar. Die laterale Wand des Cavum vestibulare anterius ist identisch mit dem vorderen Abschnitt der lateralen Ohrkapselwand; die dorsale Wand schliesslich wird in der hinteren Hälfte noch durch das Septum semicirculare anterius (den Boden des Canalis semicircularis anterior) hergestellt, in der vorderen, nach Aufhören dieser Scheidewand, durch den dorsalen Umfang der vorderen Ohrkapsel-Kuppel (Fig. 11).

In dem Cavum vestibulare anterius liegen: der vordere Teil des Utriculus mit dem Recessus utriculi, die Ampulle des vorderen und die Ampulle des lateralen häutigen Bogenganges, sowie der vorderste Abschnitt des Canalis semicircularis anterior. Von diesen Teilen liegt im hinteren Abschnitt des Cavum der Utriculus medial, und die Ampulla lateralis lateral; weiter vorn liegt der Recessus utriculi ventral von der Ampulla lateralis, und diese beiden Teile dehnen sich von der lateralen bis zur medialen Ohrkapselwand aus, auf beiden ein charakteristisches Relief bedingend (Fig. 18). Die Ampulla anterior nimmt zwar den vorderen Teil der ganzen Kapsel ein, wird aber nicht nur von dem dorsalen, sondern auch noch von dem vorderem Umfang derselben getrennt durch den vorderen Bogengang selbst, der der Vorderwand der Kapsel entlang herabzieht, um erst am Boden derselben in die Ampulle einzumünden (s. die Retziussche Abbildung; Gehörorgan Bd. II, Taf. 8, Fig. 1 und 2). Ventral,

lateral und medial wird die vordere Ampulle durch indifferentes Gewebe von den Kapselwänden getrennt.

Das vordere Cavum vestibulare steht, wie schon aus der Natur der in ihm gelegenen Teile hervorgeht, mit einer Anzahl anderer Räume in Kommunikation. Mit dem Cavum vestibulare posterius wird eine Verbindung hergestellt durch das Foramen intervestibulare mediale, durch das der Utriculus hindurchtritt; das ebenfalls im Septum intervestibulare gelegene Foramen intervestibulare laterale ist membranös geschlossen (s. Fig. 8 und 11). Ferner münden in das Cavum anterius der laterale und der vordere Bogengang ein. Das Orificium anterius canalis semicircularis lateralis liegt lateral und ventral von dem Foramen intervestibulare laterale und kommt dadurch zustande, dass das Septum semicirculare laterale in das Septum intervestibulare umbiegt (Fig. 11). Das Orificium anterius canalis semicircularis anterioris liegt am Dach des Cavum vestibulare anterius; das Septum semicirculare anterius hört hier mit scharfem Rande auf (Fig. 11). Schliesslich wird die mediale Wand des Cavum vestibulare anterius noch durchbrochen von dem Foramen acusticum anterius, durch das der vordere Ast des N. acusticus in das vordere Cavum eintritt.

Die drei Canales semicirculares stellen besondere Räume dar, die um die beiden Cava vestibularia so herumgelegt sind, dass der Canalis anterior über dem Dach der beiden genannten Cava, der Canalis posterior hinter der Hinterwand des Cavum vestibulare posterius, der Canalis lateralis aussen um das Cavum vestibulare posterius herumzieht. Die Trennung der Canales semicirculares von den beiden Cava vestibularia wird durch nicht sehr dicke knorpelige Scheidewände bewirkt, die ich als Septa semicircularia bezeichnen möchte. Das Septum semicirculare anterius, d. h. die Scheidewand, die den Canalis anterior von den beiden Cava vestibularia trennt, ist eine horizontal gelagerte, schmale, aber in sagittaler Richtung

sehr ausgedehnte Platte, die von der lateralen zur medialen Ohrkapselwand herüberzieht (Fig. 8—12). Vorn und hinten endet sie mit je einem freien scharfen Rande: der vordere Rand (Fig. 11) liegt im Cavum vestibulare anterius, der hintere begrenzt mit dem freien oberen Rande des Septum semicirculare posterius das Foramen pro sinu superiore utriculi (Fig. 12). Das Septum semicirculare anterius bildet somit das Dach des Cavum vestibulare posterius und eines Teiles des Cavum vestibulare anterius. Der über ihm gelegene Canalis semicircularis anterior mündet vorn in das Cavum vestibulare anterius, hinten fließt er mit dem Canalis semicircularis posterior zu einem gemeinsamen Raume zusammen, der in der dorsal-kaudalen Ecke der Ohrkapsel gelagert ist und den Sinus superior utriculi beherbergt. Durch das grosse Foramen pro sinu superiore kommuniziert dieser Raum mit dem Cavum vestibulare posterius (Fig. 8, 12). Das Septum semicirculare posterius bildet die laterale Hälfte der Hinterwand des Cavum vestibulare posterius und stellt eine vertikal und quer stehende schmale Platte dar, die oben und unten mit scharfem Rande aufhört (Fig. 12). Der obere Rand hilft, wie schon erwähnt, das Foramen pro sinu superiore utriculi begrenzen (Fig. 12), der untere bildet die obere Begrenzung des Orificium posterius canalis semicircularis lateralis. Dies ist ein eigentümliches Verhalten, und kann so aufgefasst werden, dass das Septum semicirculare posterius in seinem unteren Abschnitt unvollständig ist. Es reicht nicht bis zu dem Orificium inferius canalis semicircularis posterioris herab, sondern besitzt über diesem Foramen einen Ausschnitt, durch den am Skelett der Raum des Canalis posterior mit dem des Canalis lateralis in Verbindung tritt (Fig. 12). Dagegen sind dann die eigentlichen Mündungen beider Kanäle, d. h. das Orificium inferius canalis semicircularis posterioris und das Orificium posterius canalis semicircularis lateralis, durch welche die entsprechenden

häutigen Bogengänge in das Cavum vestibulare posterius eintreten, von einander durch eine Knorpelbrücke getrennt (Fig. 8 und 12).

Der Canalis semicircularis posterior zieht hinter dem Septum semicirculare posterius herab; seine Konvexität blickt lateral-, seine Konkavität medialwärts. Die mediale Konkavität wird bedingt durch eine wulstige Verdickung der medialen Ohrkapselwand (Fig. 12). Oben fliesst der Raum des hinteren Bogenganges mit dem des oberen zu dem gemeinsamen Raum für den Sinus superior zusammen; unten besteht, infolge des geschilderten Verhaltens des Septum semicirculare posterius, eine Strecke weit eine Kommunikation des hinteren und des lateralen Bogengang-Raumes. Doch ziehen die häutigen Kanäle hier ohne Kommunikation an einander vorbei; der membranöse hintere Bogengang durch das Orificium inferius canalis semicircularis posterioris in den Recessus ampullaris posterior.

Das Septum semicirculare laterale schliesslich steht vertikal und hilft die Aussenwand des Cavum vestibulare posterius bilden. Vorn biegt es medialwärts in das Septum intervestibulare um, wodurch der Raum des Canalis semicircularis lateralis, der aussen von dem Septum laterale hinzieht, zur Einmündung in das Cavum vestibulare anterius kommt. Hinten endet das Septum mit einem scharfen Rande, der die untere und laterale Begrenzung des Orificium posterius canalis semicircularis lateralis bildet, fliesst aber ausserdem mit der Knorpelbrücke zusammen, die das Orificium posterius canalis semicircularis lateralis von dem Orificium inferius canalis semicircularis posterioris trennt. Infolge der schon geschilderten Unvollständigkeit des Septum semicirculare posterius stehen hinten der Canalis semicircularis lateralis und der Canalis semicircularis posterior unter einander in Verbindung (Fig. 12); hier zieht der membranöse laterale Bogengang vor dem hinteren vorbei zum

Orificium posterius canalis semicircularis lateralis, durch das er in das Cavum vestibulare posterius eintritt.

Als letzte, besondere Raum-Abteilung der Ohrkapsel ist noch das Cavum cochleare zu betrachten. Es stellt (Fig. 8 und 9) eine ventrale Ausbuchtung des Cavum vestibulare posterius dar, die vor dem Recessus ampullaris posterior gelagert ist, und entsprechend der Lage der ganzen Ohrkapsel auch etwas mehr lateral als jener Recessus. Äusserlich ist sie von allen Seiten als blasige Vorwölbung des Ohrkapselbodens (*Prominentia cochlearis*) erkennbar. Von dem Recessus ampullaris posterior wird sie durch eine vom Ohrkapselboden her vorspringende *Crista* getrennt; mit dem Cavum vestibulare posterius kommuniziert sie weit; ihr vorderster Teil schiebt sich noch unter das Cavum vestibulare anterius herunter und wird von diesem durch eine Fortsetzung des *Septum intervestibulare* getrennt. In dem Cavum cochleare liegt die *Lagena* nebst dem lateral von ihr befindlichen Teil des Cavum perilymphaticum. In der lateralen Wand des Cavum cochleare liegt die grosse runde *Fenestra vestibuli*, die durch die Fussplatte der *Columella* verschlossen wird (Fig. 17); in der medial-ventralen Wand, die nach dem Recessus *scalae tympani* hin blickt, findet sich die ebenfalls beträchtliche *Fenestra cochleae*, durch die der *Ductus perilymphaticus* nach aussen tritt (s. Fig. 11, auf der man durch die *Fenestra vestibuli* und die *Fenestra cochleae* hindurchblickt). Schliesslich liegt noch eine Lücke vorn in der medialen Wand des Cavum cochleare; sie ist zur Zeit nur häutig verschlossen (Fig. 7, 18).

Processus paroticus.

Als *Processus paroticus* wurde oben ein Fortsatz bezeichnet, der sich an die mit der *Prominentia semicircularis* zusammenhängende *Crista parotica* anschliesst und spitz schnabelförmig nach vorn hin vorspringt. Seinem äusseren Umfange legt sich

das Quadratum an. Durchmustert man Serien des vorliegenden oder eines jüngeren Stadiums, so zeigt sich eine ausserordentlich bemerkenswerte Eigentümlichkeit: eine deutliche Grenze des Fortsatzes gegen die Crista parotica einerseits und ein Zusammenhang mit der Columella auris andererseits. Die Verbindung des Fortsatzes mit der Crista parotica wird hergestellt durch eine Schicht zellreichen Gewebes, das im Hämatoxylin auch einen bläulichen Schimmer zeigt, aber durchaus kein hyaliner Knorpel ist. Auf älteren Stadien ist eine Verknorpelung erfolgt, und dann geht der Fortsatz kontinuierlich aus der Crista parotica hervor.

Von der stark verjüngten Spitze des Fortsatzes geht ferner ein dünner Strang nicht verknorpelten, aber dichtzelligen Gewebes aus, der kontinuierlich in den scharfen Rand der sagittal über die Ohr columella hinweg verlaufenden Leiste übergeht. Da die Spitze des Processus paroticus der Ohr columella schon sehr nahe steht, so ist der erwähnte Strang nur sehr kurz.

Zur Nomenklatur sei bemerkt, dass häufig die Crista parotica als Processus paroticus bezeichnet wird. Da ich im vorliegenden Stadium beide Gebilde von einander getrennt finde, so wählte ich besondere Namen.

Columella auris.

Die Columella auris dieses Stadiums muss ich als ein knorpeliges Continuum bezeichnen, in dem zwar einzelne Knorpelpartien durch Grösse und Charakter der Zellen von anderen unterschieden sind, eine wirkliche Abgrenzung einzelner Teile durch nichtverknorpeltes Bindegewebe aber nicht besteht. Ich kann sie daher auch als ein Continuum beschreiben. Zu unterscheiden sind an ihr: Fussplatte, Stiel, Insertionsteil (Fig. 2—6).

Die Fussplatte ist etwa kreisrund und füllt die Fenestra vestibuli fast vollkommen aus, sodass nur ein schmaler Ring

nicht verknorpelten Gewebes zwischen ihr und dem Rand der Fenestra bleibt.

Der Stiel setzt sich von der Platte scharf ab und entspringt etwa central von ihrer Aussenfläche. Er ist ziemlich lang und nach aussen gerichtet. Etwa in der Mitte seiner Länge zieht über seinen dorsalen Umfang hinweg eine sagittale Leiste, die nach vorn von dem Stiel aus auf einen vorwärts gerichteten relativ langen und kräftigen Fortsatz ausläuft. Dieser Fortsatz, *Processus internus* (Versluys) ist, wie gesagt, nach vorwärts gerichtet und erreicht mit seiner Spitze den hinteren konkaven Rand des Quadratum, an dem er bindegewebig befestigt ist. In die erwähnte sagittale Crista des Stieles geht der kurze Strang über, der vom *Processus paroticus* herkommt.

Der Insertionsteil schliesslich ist am kompliziertesten gebaut. Er besitzt etwa Kreuzform, mit einem langen longitudinalen, und einem kürzeren vertikalen Arm. Da wo beide Arme sich kreuzen, inseriert medial der Stiel der *Columella*. Von dem horizontal liegenden longitudinalen Arm des Kreuzes ist die vordere Hälfte die bei weitem grössere, sie ist auf dem Querschnitt drehrund. Die hintere Hälfte dieses Armes ist nur kurz und mehr hoch plattenförmig. Der vertikale Schenkel des Kreuzes ist ebenfalls kurz und auch mehr platt. Die *Membrana tympani* ist noch nicht ausgebildet.

Der Nomenklatur entsprechend, die von Versluys in seiner grossen Arbeit, über die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilier und Rhynchocephalen, vorgeschlagen ist, wäre der vordere longitudinale Arm des Insertionsteiles als *Pars inferior*, der hintere kürzere als *Pars superior*, von dem kurzen Querschapel der obere Teil als *Processus accessorius anterior*, der untere als *Processus accessorius posterior* zu bezeichnen. Wie schon aus diesen Benennungen hervorgeht, ist die Lage des Insertionsteiles beim erwachsenen Tier ein wenig

verändert, indem der longitudinale Arm mit seiner Längsachse schräg von hinten und oben nach vorn und unten gerichtet ist.

Die Nervenaustrittsstellen und sonstigen Foramina der Labyrinthregion.

Die verschiedenen Foramina, die sich in der Labyrinthregion finden, seien hier noch einmal kurz zusammengestellt.

Die *Incisura prootica*, unter der vorderen Ohrkapselkuppel, zwischen dieser und der *Pila prootica* am Rande der Basalplatte gelegen, enthält das grosse Ganglion Trigemini (d. h. des II. und III. Astes); zugleich tritt hier der erste Trigeminastrast aus.

Das Foramen pro N. abducente liegt dicht hinter dem vorderen Rande der Basalplatte, und führt durch diese direkt nach vorn.

Das Foramen pro N. faciali liegt auf der Grenze der Basalplatte und der Ohrkapsel, dicht vor der *Prominentia cochlearis*, zwischen der prä- und postfacialen Verbindungszone.

Das Foramen acusticum anterius, durch das der R. anterior des N. acusticus in die Ohrkapsel tritt, liegt in der medialen Ohrkapselwand, dicht über der *Prominentia cochlearis* und führt in das Cavum vestibulare anterius; seine Ebene blickt ventralwärts, da es von der *Prominentia utricularis* überwölbt wird.

Das Foramen acusticum posterius liegt hinter dem soeben erwähnten Foramen, ebenfalls auf der Grenze der utrikularen und cochlearen *Prominentia*; es ist kreisrund und führt in das Cavum vestibulare posterius. Durch das Foramen hindurch tritt der R. posterior des N. acusticus.

Die *Fissura metotica* ist das Austrittsgebiet des N. glossopharyngeus, des N. accessorio-vagus und einer cerebralen Vene, die in Begleitung des Vagus verläuft.

Der *N. glosso-pharyngeus* tritt durch den vordersten, verbreiterten Abschnitt der *Fissura metotica* aus, der als *Recessus scalae tympani* bezeichnet wird, und zwar durch den hinteren Bezirk dieses *Recessus*. An dem *Recessus* ist eine *Apertura lateralis* und eine *Apertura medialis* zu unterscheiden.

Der *N. accessorio-vagus* tritt durch das *Foramen jugulare*, d. h. eine von Bindegewebe nicht ausgefüllte Lücke der *Fissura metotica*, lateral vom *Foramen Hypoglossi posterius*. Dem *Vagus* angeschlossen tritt eine cerebrale Vene aus dem Schädel heraus.

Ferner besitzt die Ohrkapsel noch (abgesehen von den *Foramina acustica*) einige Öffnungen.

Das *Foramen endolymphaticum*, in der hinteren Hälfte der medialen Ohrkapselwand gelegen, leitet den *Ductus endolymphaticus* nach aussen.

Ein in der medialen Wand des *Cavum cochleare*, direkt ventral von dem *Foramen acusticum anterius*, gelegenes *Foramen* besitzt keine besondere Bedeutung als Austrittsstelle für irgend etwas; es ist vielmehr eine Partie der Ohrkapselwand, deren Verknorpelung retardiert ist. Als Grund hierfür muss die enge Anlagerung des vorderen *Acusticus-Ganglion* angesehen werden. Die gleiche Erscheinung, dass an Stellen, wo irgendwelche Gebilde dem chondroblastischen Gewebe des *Primordialcraniums* eng anliegen, die Verknorpelung verzögert wird, ist auch sonst zu beobachten.

Die *Fenestra vestibuli* liegt als grosse, kreisrunde Öffnung in der lateralen Wand des *Cavum cochleare*; sie wird von der Fussplatte der *Columella auris* verschlossen.

Die *Fenestra cochleae* schliesslich liegt ventral von der *Fenestra vestibuli*, am Boden des *Cavum cochleare*. Sie stellt ebenfalls eine grosse runde Öffnung dar, die in den Bereich des *Recessus scalae tympani* führt, und ist zur Zeit mit lockerem

Gewebe angefüllt, das im Begriff steht, sich in den Saccus perilymphaticus umzuwandeln. Der N. glossopharyngeus tritt hinter demselben aus der Schädelhöhle durch den Recessus scalae tympani hindurch.

Litteratur-Angaben, den chordalen Schädel-
Abschnitt betreffend.

Die allgemeine Gestaltung der Occipital- und Labyrinthregion ist schon auf Leydigs Abbildungen im ganzen richtig zu erkennen; ebenso bei Parker. Die hintere basikraniale Fontanelle wurde von beiden Untersuchern richtig dargestellt. Irrtümer sind bei Parker vorgekommen in Bezug auf einige Foramina: das Foramen N. abducentis scheint übersehen worden zu sein, den N. IX und X lässt Parker durch ein gemeinsames Foramen austreten, das seiner Lage nach der Austrittsstelle des N. X entspricht; für den N. XII sind auf der Abbildung vom erwachsenen Schädel nur zwei Öffnungen angegeben, doch kann dies sachlich richtig sein, da bei erwachsenen Tieren hin und wieder eine wenigstens äusserliche Verschmelzung zweier Hypoglossuslöcher vorkommt. Nur scheint Parker seinen beiden Öffnungen eine andere Deutung zu geben; er spricht nur von einem Hypoglossusloch, und fügt hinzu: „the hole behind its foramen is the posterior condyloid“. Die Fenestra vestibuli und die Fenestra cochleae sind richtig dargestellt und gedeutet. Die von mir als Crista sellaris bezeichnete Leiste führt bei Parker den Namen „posterior clinoid wall“ oder „postclinoid wall“. Genauer auf Einzelheiten der Parkerschen Schilderung einzugehen, hat wohl keinen Zweck.

Die Innenräume des Labyrinthes bei der erwachsenen Eidechse hat Clason eingehend geschildert, und meine Darstellung entspricht in allen wesentlichen Punkten der seinigen. Das Cavum vestibulare posterius führt bei Clason die Bezeichnung „Vestibulum“ schlechtweg, das Cavum vestibulare anterius

heisst dort „vordere Ampullenhöhle“, der *Recessus ampullaris posterior*: „hinterer Ampullenraum“. Von den Besonderheiten, die der ausgebildete Zustand gegenüber dem von mir geschilderten embryonalen zeigt, sei hier nur erwähnt der häutige Verschluss des Foramen intervestibulare laterale; die übrigen Veränderungen sind untergeordneter Natur und betreffen namentlich eine stärkere Ausbildung des Innenreliefs, das durch die Anlagerung einzelner Abschnitte des häutigen Labyrinthes bedingt ist. Die Kommunikation des hinteren und seitlichen Bogenganges durch Mangel einer trennenden Skelettwand an der Kreuzungsstelle beider Kanäle bleibt auch im erwachsenen Zustande bestehen. Dass die *Fenestra vestibuli* auch bei der erwachsenen Eidechse in das *Cavum cochleare* führt, und somit die Fussplatte der *Columella auris* gegen den perilymphatischen Raum der Schneckenhöhle wirkt, hat auch Clason schon hervorgehoben.

Bei der Deutung der Foramina im hinteren Schädelabschnitt ist auch Clason in Irrtümer verfallen, die ich, da sie neuerdings von Siebenrock aufgenommen worden sind, noch kurz erwähnen möchte.

Im erwachsenen Schädel findet man das Verschlussgewebe der *Fissura metotica* verknöchert (es geht aber vorher nicht in hyalinen Knorpel über!) und es bleiben nur zwei grössere Öffnungen bestehen: eine hintere schlitzförmige, durch die der *N. vagus* austritt, und eine vordere, die von dem *Saccus perilymphaticus* eingenommen wird, und durch die zugleich der *N. glossopharyngeus* hindurchtritt. Erstere nenne ich Foramen jugulare, die letztere *Recessus scalae tympani*. Clason hat das Foramen jugulare für ein Foramen *Hypoglossi superius* erklärt, während ihm der Durchtritt des *N. glossopharyngeus* durch den *Recessus scalae tympani* unbekannt geblieben ist. Infolgedessen kommt er auch zu einer irrigen Deutung der drei wirklichen *Hypoglossus-Foramina*: nur das hinterste schreibt er als Foramen *nervi hypoglossi inferius* dem *Hypoglossus* zu, das

mittlere betrachtet er als Austrittsöffnung des *N. vagus*, das vor-
dere als die des *N. glossopharyngeus*. Diese Irrtümer, die sich,
wie gesagt, auch bei Siebenrock finden, sind bereits von Vers-
luys richtig gestellt worden, und ich kann mit den obigen An-
gaben die Deutungen von Versluys durchaus bestätigen.

Als Foramen jugulare bezeichnet Clason die innere
Öffnung des *Recessus scalae tympani*. Dieser selbst hat
von Clason zuerst seinen Namen erhalten, auf Grund der
Homologie mit dem *Recessus scalae tympani* der Schildkröten
und Vögel. Clason giebt an, dass durch den *Recessus scalae*
tympani eine *Vena jugularis interna* verlaufe, „jedoch nicht der
Hauptstamm, denn dieser läuft weiter nach vorn dicht an dem
äusseren oberen Rande desselben vorbei, sondern nur ein viel
kleinerer Zweig, welcher wohl der *Vena jugularis posterior* bei
den Wirbeltieren entspricht, bei denen der Hauptstamm als *Vena*
jugularis anterior seinen embryonalen Verlauf vor der Gehör-
kapsel beibehält. Jedenfalls ist diese Vene des *Recessus* immer
das Homologon der *Jugularis interna* des Menschen“ (Clason,
S. 323). Diese Vene, die durch den *Recessus scalae tympani*
verlaufen soll, existiert bei der Eidechse nicht, wie ich mit Vers-
luys behaupten kann. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass Clason
den *N. glossopharyngeus*, dessen Durchtritt durch den *Recessus*
scalae tympani ihm unbekannt geblieben ist, für eine Vene ge-
halten hat. Dafür spricht die Angabe, dass die fragliche Vene
„am oberen, hinteren Rande der äusseren Öffnung des *Recessus*
schräg die pigmentreiche Membran, das „*pelliculum*“ *Compa-*
rettis durchbohrt, welche als eine unmittelbare Fortsetzung des
angrenzenden *Periosts* diese Öffnung im übrigen vollständig ver-
schliesst“. Im übrigen komme ich auf die Öffnungen im Be-
reiche der *Fissura metotica* noch im zweiten Teile zurück.

4. Regio orbitalis.

Die Orbitalregion ist die eigentümlichst gestaltete des ganzen primordialen Eidechsen-Craniums. Sie besitzt eine beträchtliche Länge und lässt sich leicht in zwei Abschnitte, einen hinteren und einen vorderen zerlegen, die am ausgebildeten Schädel ziemlich genau der Temporal- und der Orbital-Region entsprechen.

Der hintere Abschnitt, der sich unmittelbar an die Labyrinth-Region anschliesst, ist dadurch charakterisiert, dass hier die Schädelhöhle ihren grössten transversalen Durchmesser besitzt, während der vordere seine eigentümliche Gestaltung durch das Septum interorbitale erfährt, durch das die Schädelhöhle beträchtlich dorsalwärts verlagert wird. Zugleich ist letztere hier auf eine schmale Rinne für die beiden lang ausgezogenen Lobi olfactorii reduziert.

In dem hinteren Abschnitt der Orbitalregion ist das knorpelige Primordialskelett auf einige knorpelige Spangen reduziert, die basal und in der Seitenwand liegen. Von einem knorpeligen Dach ist keine Spur vorhanden (Fig. 1–3).

An der Basis finden sich zunächst die beiden Trabeculae baseos cranii. Sie gehen beide, in einigem Abstände von einander, von dem Vorderrande der Basalplatte aus, d. h. von der oben als Crista sellaris erwähnten Querleiste vor der Fenestra basi-cranialis posterior, konvergieren nach vorne hin und legen sich dann dicht aneinander. So gehen sie in den unteren verdickten Rand des Septum interorbitale über, an dem eine Trennung in zwei Hälften nicht mehr erkennbar ist. Mit der Crista sellaris zusammen begrenzen die beiden Trabeculae eine dreieckige Lücke der Schädelbasis, die Fenestra hypophyseos (Fenestra basi-cranialis anterior).

In ihr liegt die Hypophysis cerebri; nur durch die hintere äussere Ecke der Fenestra jederseits tritt die A. carotis cerebialis in die Schädelhöhle. So ist es in dem abgebildeten

Modell der Fall; die Lage der Arterie ist hier nur durch einen besonderen Ausschnitt (*Incisura carotica*) angedeutet, in anderen Serien fand sich dagegen ein allseitig knorpelig umrandetes Foramen caroticum. Gerade da, wo auf jeder Seite die Trabecula von der Basalplatte abgeht, entspringt auch ventral an der Platte ein lateralwärts gerichteter Fortsatz, der in seinem Anfangsteil drehrund, stielartig gestaltet ist, an seinem lateralen Ende aber sich zu einer länglichen Platte verbreitert. Der Fortsatz führt in der Anatomie des erwachsenen Schädels den Namen *Processus basipterygoideus*.

Seine funktionelle Bedeutung liegt darin, dass seine verbreiterte Endplatte mit ihrer nach oben und aussen sehenden Oberfläche der Knorpelfacetten am *Os pterygoideum* gegenübersteht (s. *Quadratum*), und mit dieser artikuliert, und dass ferner Muskeln an ihm entspringen. Dagegen hat er durchaus nichts mit der Begrenzung der Schädelhöhle zu thun; er springt lateral- und ventralwärts von der Schädelbasis vor. (Der Fortsatz ist dargestellt in Fig. 2, Fig. 3, Fig. 6). Vor der *Fenestra hypophyseos*, da, wo der Übergang der neben einander liegenden Trabekel in das *Septum interorbitale* erfolgt, liegt über den Trabekeln noch eine nicht sehr ausgedehnte knorpelige Platte, die ich als *Subiculum infundibuli* bezeichnen will, weil auf ihr der vordere Umfang des *Lobus infundibularis* ruht. Sie ist unpaar, aber deutlich aus zwei Hälften zusammengesetzt, die in der Mittellinie so zusammenstossen, dass sie einen nach oben offenen stumpfen Kantenwinkel bilden. Von der Zusammenstossstelle beider Hälften in der Mittellinie geht am Vorderrande der Platte ein drehrunder Stiel nach vorn abwärts und kontinuierlich in den untersten Teil des Hinterrandes des *Septum interorbitale* über. Dieser dünne mediane Knorpelstiel mag *Cartilago hypochiasmatica* heissen, da er unter dem *Chiasma nervorum opticorum* liegt. Die *Cartilago hypochiasmatica* wie das *Subiculum infundibuli* sind von dem verschmolzenen Ab-

schnitt der Trabekel vor der Fenestra hypophyseos durch eine niedrige Spalte getrennt (Fig. 3).

Eine kontinuierliche Seitenwand besteht, wie schon bemerkt wurde, im hinteren Abschnitt der Orbitalregion nicht, statt einer solchen ist ein Gerüstwerk aus einzelnen Spangen vorhanden, zwischen denen jederseits vier grosse Fenster bleiben: vorn unten die Fenestra optica, darüber die Fenestra epioptica; hinter der Fenestra optica die Fenestra metoptica und über dieser die Fenestra prooptica, die sich aber auch noch hinter der Fenestra metoptica bis an die Basalplatte ventralwärts erstreckt.

Das gesamte durchbrochene Gerüst der orbitalen Schädelseitenwand steht nicht vertikal, sondern in einer von oben und aussen nach unten und innen geneigten Ebene; die Schädelhöhle verjüngt sich also basalwärts ganz beträchtlich. Von den das orbitale Seitenwand-Gerüst bildenden Spangen verlaufen zwei in der Hauptsache horizontal von vorn nach hinten, drei andere wesentlich dorso-ventral, aber mit der erwähnten Neigung.

Als ein Gebilde besonderer Wichtigkeit sehen wir die Taenia marginalis — nach der von mir für das Anuren-Cranium gebrauchten Nomenklatur — am seitlich-oberen Umfang der Schädelhöhle hinziehen. Sie hängt hinten mit der oberen Kante der Ohrkapsel, etwa entsprechend der Längenmitte derselben, zusammen, erstreckt sich im freien Verlaufe bis über die halbe Orbitalregion nach vorn und geht dann in den oberen Rand des Solum suprasedale über, von dessen Vorderrande aber noch eine kurze Fortsetzung der genannten Leiste nach vorn vorspringt.

In einiger Entfernung unterhalb der Taenia marginalis und parallel zu ihr verläuft in der seitlichen Begrenzung der Schädelhöhle eine zweite Spange ebenfalls horizontal von vorn nach hinten, die ich als Taenia parietalis media bezeichnen möchte. Vorn hängt auch sie mit dem Solum suprasedale, aber mit

dessen unterem Teil, zusammen; hinten endet sie in einiger Entfernung vor der Ohrkapsel und stösst hier in scharfem Winkel zusammen mit einer ventralen Spange, die vom vordersten Teil der Basalplatte, dorsal von der Wurzel des Processus basipterygoideus, ausgeht und etwas nach hinten konkav gebogen aufsteigt. Sie sei als *Pila prootica* bezeichnet.

Die beiden horizontalen Spangen werden nun durch eine auf ihnen ungefähr senkrecht stehende Spange in der Mitte ihrer Länge unter einander verbunden, *Pila accessoria*, und fast von der gleichen Stelle, wo diese die *Taenia parietalis media* trifft — nur wenig nach vorn verschoben — geht von der letzteren eine weitere absteigende Spange aus: *Pila metoptica*. Diese findet dann ihr ventrales Ende, indem sie in das Subiculum infundibuli übergeht.

So werden also die vier bereits genannten Fenster begrenzt. Die *Fenestra optica* findet ihre vordere Begrenzung in dem scharfen Hinterrande des Septum interorbitale, ihre hintere in der *Pila metoptica*, die obere in der *Taenia parietalis media* und die untere in der *Cartilago hypochiasmatica* und dem oberen Rande des Subiculum infundibuli. Da die vordere Begrenzung, der Hinterand des Septum interorbitale, den beiden Opticuslöchern gemeinsam ist, so gehen dieselben in der Mittellinie weit in einander über: in diesem mittleren gemeinsamen Abschnitt liegt das Chiasma, während der Sehnerv selbst durch die *Fenestra optica* lateralwärts zieht.

Die Grenzen der *Fenestra metoptica* sind: die *Pila metoptica*, *Pila prootica*, *Taenia parietalis media* und die *Trabecula baseos cranii*. Durch diese *Fenestra* treten aus: der *N. oculomotorius* und der *N. trochlearis*.

Die *Fenestra epioptica* (zwischen *Taenia marginalis*, *Taenia parietalis media*, Hinterrand des Solum supraseptale und *Pila accessoria*) hat zu Nerven keine Beziehung.

Die Fenestra prootica schliesslich liegt zwischen der Taenia marginalis, der Pila accessoria, Taenia parietalis media, Pila prootica, dem Seitenrand der Basalplatte und der Ohrkapsel; sie besitzt in ihrem oberen Abschnitt ebenfalls keinerlei Beziehungen zu Nerven, beherbergt aber in ihrem unteren Abschnitt das grosse Ganglion trigemini. Der Teil der Fenestra prootica, in dem das Ganglion liegt, und der sich unter der vorderen Ohrkapselkuppel findet, kann noch besonders als Incisura prootica bezeichnet werden (Fig. 3, 6).

Hinzufügen möchte ich an dieser Stelle noch, dass das ältere von mir modellierte Eidechsenencranium noch eine Spange zeigt, die bei dem hier geschilderten jüngeren fehlt: sie läuft als Supratrabecularspange in kurzer Entfernung von der Trabecula, über derselben von hinten nach vorn, zwischen dem Subiculum infundibuli und der Pila prootica.

Der vordere Teil der Orbitalregion ist ausgezeichnet durch das Septum interorbitale, eine hohe und dünne mediane Wand, die allerdings nur zum Teil knorplig ist, in einem grösseren Bezirk dagegen durch eine Membran ergänzt wird. Rechnet man diese Membran mit zum Septum, so kann man sagen, das Septum beginne hinten mit einem freien, ziemlich hohen Rande, nehme dann nach vorn hin noch an Höhe zu, um dann wieder sehr stark nach vorn hin abzufallen. Vorn geht es in zwei Knorpelspangen über, die sich in das Septum nasi fortsetzen. Basalwärts schliesst das Septum mit einem abgerundeten und verdickten Rande ab, in den von hinten her die beiden Trabeculae baseos cranii übergehen. Der hintere Rand ist frei und blickt gegen das Chiasma nervorum opticorum, da er, wie schon bemerkt, die vordere Begrenzung beider Fenestrae opticae bildet. Ventralwärts läuft er auf die Cartilago hypochiasmatica aus. Was die obere Begrenzung des Septum interorbitale anlangt, so ist dieselbe, wenn man zunächst auch den membranösen Septum-Abschnitt mitrechnet, durch einen scharfen Rand gebildet, dem

noch ein aus zwei symmetrischen Hälften bestehender Boden für den vordersten Teil der Schädelhöhle (*Solum suprasedale*) aufsitzt. Doch ist eben das Septum nicht in ganzer Ausdehnung knorplig, sondern wird von einer *Fenestra septi* durchbrochen, die häutig verschlossen ist. Die *Fenestra septi* nimmt ein ausgedehntes Gebiet in der dorsalen Hälfte des Septum ein und reicht bis zum *Solum suprasedale* empor; in diesem Gebiete sind also zwei Abschnitte des Septums, ein ventraler knorpliger und ein dorsaler membranöser zu unterscheiden, und der membranöse ist es, der den oberen Rand des Gesamt-Septums bildet und sich mit dem *Solum suprasedale* verbindet.

Als *Solum suprasedale* habe ich in meiner früheren Mitteilung den Boden des vordersten, in seiner Ausdehnung stark reduzierten Abschnittes der Schädelhöhle bezeichnet. Dieser Boden besteht aus einer rechten und einer linken Hälfte, die deutlich von einander getrennt sind und in einem nach oben offenen stumpfen Kantenwinkel zusammengeschlossen (Fig. 1). Genauer betrachtet ist das Verhalten allerdings etwas anders. Die beiden Bodenhälften stellen platte Knorpelstreifen dar, deren mediale Kanten ventralwärts abgebogen sind und sich in der Mittellinie zwar sehr nahe kommen, aber nicht ineinander übergehen. Dagegen geht ein jeder der Streifen in das Septum interorbitale über (Fig. 21).

An dem *Solum suprasedale* sind noch zwei Abschnitte, ein hinterer breiter und ein vorderer schmaler, zu unterscheiden. Auf dem hinteren breiten Abschnitt ruht jederseits eine Hemisphäre, auf dem schmalen vorderen ein *Lobus olfactorius*. In den hinteren Abschnitt gehen von hinten her die *Taenia marginalis* und die *Taenia parietalis media* über, erstere in den dorsalen Rand, letztere in den untersten Teil, dicht über dem Septum interorbitale. In der Verlängerung der *Taenia marginalis* springt noch vom vorderen Rande des *Solum suprasedale* eine kurze

Knorpelspange nach vorn vor, um dann frei zu endigen (Fig. 1, 3).

Der Übergang der Orbital- in die Ethmoidalregion vollzieht sich in der Weise, dass das Septum interorbitale in das Septum nasi und die beiden Hälften des Solum supraseptale in das Dach der Nasenkapsel übergehen. Was zunächst das Septum interorbitale anlangt, so geht dasselbe an seinem niedrigen Vorderende in zwei auf dem Querschnitt rundliche Spangen, eine obere und eine untere, über, die durch eine schmale Spalte von einander getrennt werden (Fig. 22). Die untere verläuft in der direkten Fortsetzung des unteren Randes des Septum interorbitale und geht auch wieder in den unteren Rand des Septum nasi über. Die obere Spange verläuft in aufsteigender Richtung nach vorn und geht in den oberen Rand des Septum nasi über. Die trennende Spalte zwischen diesen beiden Spangen ist nur kurz.

Auch jede Hälfte des Solum supraseptale geht vorn in eine drehrunde Spange über, die lateralwärts ausbiegend in die Decke der Nasenkapsel übergeht. Sie bildet die hintere und laterale Begrenzung der grossen Fenestra olfactoria und sei als *Cartilago spheno-ethmoidalis* bezeichnet. Unter ihr liegt die später zu schildernde *Fissura orbito-nasalis*, durch die der *R. ethmoidalis* des *Trigeminus* aus der Orbita in die Nasenhöhle tritt.

Frühere Litteratur. Bezeichnung der einzelnen Spangen.

Leydig (1872) hat in seiner Abbildung des Primordialcraniums von *Anguis* das durchbrochene Seitenwandgerüst in der Orbitalregion, das viele Ähnlichkeit mit dem von *Lacerta* bietet, dargestellt; eine Benennung fügt er den einzelnen Spangen nicht bei.

M. Weber (1877) gab eine zutreffende Schilderung und Abbildung des Septum interorbitale der erwachsenen Eidechse.

Die bildliche Darstellung von Parker (1879; von *Zootoca vivipara*, Pl. 41. Fig. V; von *Lacerta agilis*, Pl. 43, Fig. II) ist im wesentlichen richtig, wenn auch bei der mangelhaften Plastik nicht gerade leicht verständlich. Die Crista sellaris heisst bei Parker, wie schon erwähnt, posterior clinoid wall. Von der Seitenwand sagt Parker ganz zutreffend: „the space between the eyes and ears it largely membranous, full of „fenestrae“, and framed with ascending and transverse bands of cartilage“ (1879, S. 631). Eine besondere Bezeichnung wird hier aber nur einzelnen Teilen gegeben. Das Solum suprasedale führt den Namen „orbito-sphenoidal cartilage“ oder „orbito-sphenoid“ kurzweg; die Taenia marginalis heisst „upper transverse band of the alisphenoid“; die Pila metoptica ist gemeint, wenn Parker sagt: „behind the large optic „fenestra“ (II) the main ascending bar arises“.

Bestimmtere Bezeichnungen finden sich in der Darstellung des Chondrocraniums der Krokodile, die Parker 1883 giebt. Nach den Abbildungen Parkers zu urteilen, liegen hier die Dinge in vielen Punkten sehr ähnlich wie bei den Sauriern. Parker unterscheidet ein „upper orbito-alisphenoidalband“ (würde der Taenia marginalis entsprechen) und ein „lower orbito-alisphenoidal band“ (Taenia parietalis media), eine „orbito-alisphenoidal fenestra“ (Fenestra epioptica) und eine „lower or alisphenoidal fenestra“ (Fenestra metoptica).

Siebenrock (1894) giebt von dem knorpligen Seitenwandgerüst bei *Lacerta Simonyi* Steind. eine Beschreibung; er betrachtet dasselbe in seiner Gesamtheit als Orbitosphenoid.

5. Regio ethmoidalis.

Die Konfiguration des primordialen Nasen-Skelettes bei der Eidechse ist bereits vor 22 Jahren durch Born so vorzüglich dargestellt worden, dass ich der Schilderung des Genannten kaum etwas Neues hinzuzufügen und im wesentlichen bereits bekannte Dinge zu wiederholen habe.

Wie Born treffend vergleicht, stellen die beiden knorpiligen Nasenkapseln zusammen ungefähr die Hälfte eines Kegels dar, dessen Basis nach hinten und dessen Durchschnittsfläche nach unten gerichtet ist. Der Innenraum dieses Halbkegels ist aber nicht einheitlich, sondern wird durch das Septum nasi vollständig in zwei Räume geteilt. Nach vorn, also gegen die Kegelspitze hin, gewinnen die beiden Hälften des Halbkegels etwas grössere Selbständigkeit, indem sie sich über den dorsalen, nach vorn hin sehr stark abfallenden Rand des Septums hinaus in Form zweier etwas voneinander divergierender Kuppeln vorwölben (Fig. 1, Fig. 13).

Die Basis des Halbkegels, den das ganze Nasengerüst darstellt, bilden die Hinterwände beider Nasenhöhlen; die ventralwärts gekehrte Halbierungsebene entspricht jederseits dem Nasenhöhlenboden, *Solum nasi*. Von dem Mantel des Halbkegels kommt je eine Hälfte, also ein Viertel eines ganzen Kegelmantels einer jeden Nasenkapselhälfte als dorsale und laterale Begrenzung zu; der dorsale und der laterale Anteil lassen sich noch als Nasendach, *Tectum nasi*, und als Nasenseitenwand, *Paries nasi (lateralis)* unterscheiden.

Das Septum nasi ist in seinem grösseren hinteren Abschnitt sehr hoch und wird nach vorn hin ziemlich plötzlich sehr niedrig. Durch zwei bereits erwähnte Knorpelspangen steht es mit dem Septum interorbitale in Verbindung. Mit dem dorsalen Rande hängt kontinuierlich die Decke der Nasenhöhle zusammen. Da sich im hintersten Abschnitt derselben aber eine

grosse Lücke (*Fenestra olfactoria*) findet, so bleibt hier ein Teil des oberen Septum-Randes frei. Es ist das der hinterste Teil des Randes, in den die obere vom Septum interorbitale her kommende Spange übergeht; er besitzt eine nach vorn hin aufsteigende Verlaufsrichtung. Der ventrale Rand des Septum nasi ist fast in seiner ganzen Ausdehnung frei; nur in seinem vordersten Abschnitt ist mit ihm der Boden des vorderen Nasenhöhlen-Abschnittes verbunden (Fig. 2). Das Septum ist eine durchaus kontinuierliche, dünne, median stehende Knorpelplatte. Erwähnenswert ist noch eine leichte Verdickung, die sich, in kurzer Entfernung hinter den vorderen Kuppeln, am Septum, etwa auf der Grenze des mittleren und unteren Höhen-Drittels findet. Es entsteht so an jeder Seite des Septums ein niedriger Längswulst, dem der mediale Rand des Os septomaxillare aufrucht.

Decke und Seitenwand der Nasenkapsel gehen, wie gesagt, ineinander über und bilden den Kegelmantel. Dieser lässt zwei Hälften, eine vordere und eine hintere, unterscheiden, deren Grenze ziemlich genau der Längen-Mitte der Kapsel entspricht und durch eine Einfaltung der seitlichen Nasenwand, die Muschel, markiert ist. Der vordere Teil der Kapsel ist in transversaler Richtung schmal, der hintere nicht unerheblich breiter. Der vordere beherbergt die Vorhöhle und die vordere Hälfte der eigentlichen Haupthöhle; der hintere Teil enthält den grösseren Abschnitt der Haupthöhle, in ihn springt von der lateralen Wand her die Muschel vor.

Die Decke der Nasenhöhle, *Tectum nasi*, fällt, entsprechend der Verlaufsrichtung des oberen Randes des nach vorn hin niedriger werdenden Septums, nach vorn hin ab und geht in abgerundeter Spitze in den Boden der Nasenkapsel über. Wie schon bemerkt, springt diese vorderste Spitze der Nasenkapsel jeder Seite etwas nach vorn hin, über das Niveau des Septum hinaus, vor und bildet so eine vordere Kuppel, die von der anderen Seite ein wenig divergiert. Gerade an der

vordersten Spitze liegt, etwas nach innen gerichtet, das Foramen für den R. medialis nasi des ersten Trigeminusastes; ich will es als Foramen apicale bezeichnen (Fig. 13).

In der Decke des vorderen Abschnittes der Nasenkapsel liegt eine grosse Lücke, Fenestra superior nasi, die nach Bildung der Deckknochen vom Os nasale verschlossen wird. Zum grössten Teile liegt sie über dem vordersten Teile der Haupthöhle; zum kleineren über dem hinteren Abschnitt der Vorhöhle.

Die Decke der hinteren Nasenkapselhälfte ist vor allem ausgezeichnet durch die sehr grosse Fenestra olfactoria. Die Fenestra einer jeden Seite ist rechtwinklig-dreieckig gestaltet: der rechte Winkel liegt vorn und medial am Septum, die Hypothenuse, die etwas lateralwärts ausgebogen ist, liegt aussen hinten und wird hinten durch die Cartilago spheno-ethmoidalis gebildet, vorn durch den oberen Rand der Seitenwand des hintersten Nasenkapselabschnittes; die längere Kathete, die medial liegt, wird durch den freien Abschnitt des dorsalen Septum-Randes, die kürzere, quer verlaufende Kathete durch den hinteren Rand des Tectum nasi gebildet (Fig. 1). An dem freien Septum-Rande gehen somit die beiderseitigen Olfactoriusfenster ineinander über; wie schon Born richtig bemerkt, fallen ihre Ebenen aber nicht zusammen, sondern sind gegeneinander geneigt, sodass sie sich in der Medianebene am freien Rande des Septum schneiden. Dorsal von diesen Lücken liegen die Bulbi olfactorii, umgeben von embryonalem Bindegewebe, das im Bereich der Fenestrae olfactoriae kontinuierlich in das Umhüllungsgewebe des Nasensackes übergeht. Durchsetzt wird die Gewebsmasse von den zahlreichen Ästen der Nn. olfactorii. Zur Ausbildung einer besonderen festen Verschluss-Membran ist es aber noch nicht gekommen.

Hier ist es auch, wo der R. ophthalmicus des Trigeminus, zum R. ethmoidalis werdend, in engste Nachbarschaft

mit dem Olfactorius gelangt. Der R. ophthalmicus tritt, nachdem er die Orbita durchzogen hat, durch die Fissura orbitonasalis hindurch, dabei eng dem Ventralumfang der Cartilago spheno-ethmoidalis angeschmiegt. So gelangt er zunächst in den Bereich der Fenestra olfactoria, wo er ventral und lateral von dem Bulbus olfactorius und den Olfactorius-Ästen liegt, von diesen nur durch indifferentes Bindegewebe getrennt. Noch im Bereich der Fenestra olfactoria teilt er sich in zwei Äste, einen medialen und einen lateralen. Der R. medialis nasi läuft dorsal von den Olfactoriusästen medialwärts zum Septum, zieht hier entlang und dringt schliesslich durch das Foramen apicale zur Schnauze; der R. lateralis nasi läuft gegen das für ihn bestimmte, noch zu erwähnende Foramen in der lateralen Nasenwand hin und dringt hier hindurch zu der Gegend der lateralen Nasendrüse. —

Die laterale Ausdehnung des Tectum nasi ist, entsprechend der Konfiguration der ganzen Kapsel, in der hinteren Hälfte der Kapsel bedeutender als in der vorderen; in beiden Abschnitten biegt die Decke an ihrem lateralen Rande in die Seitenwand der Nasenkapsel um.

Diese Seitenwand, *Paries nasi*, ist recht unvollständig und nur in dem mittleren Abschnitt der Kapsel etwas ausgedehnter entwickelt. Hier ist sogar eine kurze Strecke weit die Nasenhöhle auf dem Querschnitt allseitig knorplig umwandet: die Decke geht kontinuierlich in die Seitenwand und diese in den Boden über, Boden und Decke aber hängen kontinuierlich mit dem ventralen und dorsalen Rande des Septum zusammen. Diese mittlere, gürtelförmige Partie der Nasenkapsel will ich als *Zona annularis* bezeichnen; ausser ihr ist dann noch eine vordere und eine hintere Skelettzone zu unterscheiden. Auf diese Einteilung komme ich im zweiten Teile noch zurück.

Vor der *Zona annularis* fehlt ein Boden der Nasenkapsel ganz und die Seitenwand ist sehr reduziert. Es besteht nur ein

etwas ausgedehnter Fortsatz, der von der Decke herabhängt und nach hinten vorspringt: der *Processus alaris superior*; er begrenzt die *Apertura nasalis externa* von oben her. Sein ventraler, die Apertur begrenzender Rand läuft etwa horizontal, der obere Rand steigt im Bogen nach vorn und oben, der niedrige hintere Rand ist frei (Fig. 3). Am ventralen Rande des *Processus alaris superior* liegt die *Apertura nasalis externa*, die auf diesem Stadium nur noch eine vordere Begrenzung durch die Knorpelkapsel erhält, während eine ventrale Begrenzung, wie sie später durch einen *Processus alaris inferior* gebildet wird, vorläufig erst angedeutet ist. Dicht vor der *Apertura nasalis externa* wird die Seitenwand der Nasenkapsel nur noch durch einen ganz schmalen Streifen repräsentiert, der vorn sofort in den vorderen kuppelförmigen Abschluss der Kapsel umbiegt.

Hinter dem *Processus alaris superior* bleibt eine breite Lücke in der Seitenwand der Nasenkapsel, durch die der Ausführungsgang der *Glandula nasalis externa*, aus der Muschelhöhle hervorkommend, zum Nasensacke tritt. Dorsalwärts wird diese Lücke nur durch eine schmale Spange von der grossen vorhin erwähnten *Fenestra superior nasi* getrennt (Fig. 13).

Hinter der Seitenwandlücke, durch die der *Ductus glandulae nasalis externae* hindurchtritt, folgt dann der ausgedehnteste Abschnitt der Seitenwand, entsprechend dem schon erwähnten Gebiet, in dem ein vollkommen geschlossener Knorpelgürtel den Nasensack umzieht. Dieser Seitenwand-Abschnitt geht somit in einen Boden-Abschnitt kontinuierlich über, und zwar vermittelt einer schmalen Knorpelbrücke, die von seiner vorderen Hälfte abgeht.

Der Seitenwand-Abschnitt der *Zona annularis* gehört zum grössten Teil noch der vorderen Hälfte der Nasenkapsel an, zum kleineren der hinteren breiteren Hälfte. Auf der Grenze beider Abschnitte liegt dorsal, nahe der Decke, das *Foramen pro*

N. laterali nasi und darunter der *Aditus conchae*, d. h. der Eingang zu der Muscheleinfaltung (Fig. 13).

Die Seitenwand der hinteren Hälfte der Nasenkapsel wird von einer sehr grossen runden Öffnung durchbrochen, *Fenestra lateralis nasi*, in deren Umgebung nur noch schmale Streifen der Seitenwand übrig bleiben. Der obere Begrenzungsstreifen geht vorn in die Decke der Nasenkapsel, hinten in die *Cartilago spheno-ethmoidalis* über und begrenzt zugleich mit seinem oberen Rande die *Fenestra olfactoria* von der Seite her. Der hintere Begrenzungsstreifen biegt medialwärts in die Hinterwand, *Planum antorbitale*, um; ventralwärts geht er in einen breiteren Abschnitt der Seitenwand über, der hinter dem ventral-kaudalen Umfang der *Fenestra lateralis* folgt und eine dreieckige Form besitzt. Ich möchte ihn daher als *Pars triangularis* der Seitenwand bezeichnen. Längs des ventralen und des vorderen Randes der *Fenestra lateralis* ist wieder nur ein sehr schmaler Begrenzungsstreifen vorhanden, erst am vorderen oberen Umfang des Fensters wird er breiter und geht in die Seitenwand der vorderen Kapselhälfte über.

Die *Pars triangularis* der Seitenwand setzt sich nun noch in zwei Fortsätze fort, die besonders zu betrachten sind: den *Processus maxillaris anterior* und den *Processus maxillaris posterior*. Der *Processus maxillaris anterior* ist auf dem vorliegenden Stadium nur erst angedeutet als ein kleiner Höcker, der von dem hinteren unteren Winkel der dreieckigen Platte, an der Wurzel des *Processus maxillaris posterior*, ventralwärts und nach vorn vorspringt. Er liegt dem *Maxillare superius* auf; auf späteren Stadien wächst er stärker aus.

Viel ausgedehnter ist der *Processus maxillaris posterior*, der von der hinteren unteren Ecke der *Pars triangularis* aus nach hinten weit vorspringt, ebenfalls der Gaumenplatte des *Os maxillare superius* folgend, aber von dieser zur Zeit noch durch einen grösseren Zwischenraum getrennt. Nahe seinem

hinteren Ende geht von ihm noch ein besonderes Querstück medialwärts und schiebt sich auf das Os palatinum herauf und in der Verlängerung dieses Querstückes finden sich noch einige variable kleine Knorpelinseln auf dem Os palatinum (Fig. 3).

Concha. Die wesentlichste Komplikation erfährt die Seitenwand der hinteren Nasenkapselhälfte durch die Ausbildung der Muschel. Auf dem vorliegenden Stadium repräsentiert sich diese nicht unwesentlich anders als später. Sie erscheint hier als eine tiefe Einstülpung der Seitenwand der Nasenkapsel, die an der Übergangsstelle des hinteren breiteren in den vorderen, schmaleren Abschnitt der Kapsel beginnt und sich von hier aus eine Strecke weit nach hinten fortsetzt. Der von der Einstülpung umschlossene Raum, Cavum conchale, öffnet sich in einer ausgedehnten Spalte, Aditus conchae, ventralwärts, nach vorn und nach hinten (Fig. 2); er beherbergt die zur Zeit noch gering entwickelte äussere Nasendrüse. Später kommt bekanntlich ein ventraler und hinterer Abschluss des Cavum zustande, sodass der Aditus dann nur noch nach vorn blickt. Hier vorn tritt der Ductus glandulae nasalis externae heraus, zieht aussen über die Seitenwand der Nasenkapsel nach vorn und durch die vorhin erwähnte Spalte der Seitenwand zum Nasensack.

An der Muscheleinstülpung sind zwei Lamellen, eine mediale und eine laterale, zu unterscheiden. Die mediale Lamelle der Concha liegt in der direkten Fortsetzung der Seitenwand der vorderen Nasenkapselhälfte, sie endet ventral mit freiem Rande (Fig. 2), der vorn durch die Brücke unterbrochen wird, die die Seitenwand der Nasenkapsel mit dem Boden verbindet. Die laterale Lamelle der Concha geht ventralwärts in den Boden des Recessus extraconchalis über.

Es wird nämlich durch den Muschelwulst, der von lateral und ventral in den Raum der hinteren Nasenkapselhälfte medial- und dorsalwärts vorspringt, ein Bezirk dieses Raumes abgetrennt, den ich als Recessus extraconchalis bezeichnen möchte.

Er öffnet sich nach aussen durch die grosse Fenestra lateralis nasi und hängt über und hinter dem Muschelwulst mit dem Hauptraum zusammen. Diesem Recessus extraconchalis kommt ein kurzer Bodenabschnitt zu, in den von innen her die laterale Lamelle der Muschel übergeht, während er selbst hinten mit der Pars triangularis der Seitenwand zusammenstösst. Von hier ausgeht dann der schon geschilderte Processus maxillaris posterior nach hinten ab.

Da der Muschelwulst in sagittaler Richtung viel weniger ausgedehnt ist, als der Raum der hinteren Nasenhälfte, so folgt hinter der Muschel noch ein grosser einheitlicher Abschnitt dieses Raumes.

Die Hinterwand der Nasenkapsel, die ich als Planum antorbitale bezeichne, stellt eine breite Platte dar, deren dorsaler, medialer und ventraler Rand frei sind. Am lateralen Rande biegt sie in die Seitenwand der Nasenkapsel um.

Zwischen ihrem dorsalen Rande und der Cartilago sphenothmoidalis bleibt eine längliche Spalte, die Fissura orbitonasalis, durch die der R. ethmoidalis des Trigeminus hindurchtritt.

Der mediale Rand des Planum antorbitale ist frei und läuft in kurzer Entfernung von dem Septum nasi vertikal herab.

Auch der ventrale Rand des Planum ist in der Hauptsache frei; von seiner medialen Ecke geht nach vorn hin die Cartilago paraseptalis, von der lateralen Ecke der Processus maxillaris posterior aus.

Was endlich den Boden der Nasenkapsel, Solum nasi, anlangt, so ist ein solcher nur in sehr beschränkter Andeutung vorhanden. Im vordersten Abschnitt der Kapsel schliesst sich jederseits an den ventralen Septumrand, und kontinuierlich in diesen übergehend, ein schmaler Streifen an, der in longitudinaler Richtung nicht sehr ausgedehnt ist. Auf das häutige Geruchsorgan bezogen, reicht er nach hinten bis zum vorderen Umfang

des Organon vomero-nasale. Alsdann geht er einerseits nach hinten in die *Cartilago paraseptalis*, und andererseits nach aussen hin in den etwas ausgedehnteren Bodenabschnitt der *Zona annularis* über. Auf letzterem ruht das Organon vomero-nasale (Jacobsonsches Organ). Der ventrale Teil der *Zona annularis* bildet somit eine flache Knorpelschale für das Jacobsonsche Organ (*Capsula organi vomero-nasalis*), die sich nach hinten hin in zwei bandähnliche Knorpelstreifen fortsetzt: die *Cartilago paraseptalis* und die *Cartilago ectochoanalis*. Zwischen den Abgangsstellen dieser beiden Knorpelstreifen (Fig. 2) schliesst der Boden der Knorpelkapsel mit einem nach hinten konkaven Rande ab, hinter dem der Ausmündungsgang des Jacobsonschen Organes zur Mundschleimhaut herabzieht. Vor dem erwähnten konkaven Rande erhebt sich der Boden der Schale in Form eines flachen Wulstes gegen den Hohlraum der Kapsel hin („Concha“ des Jacobsonschen Organes). Der Wulst ist auf dem vorliegenden Stadium noch nicht sehr beträchtlich. Eine zweite wulstige Verdickung findet sich weiter aussen an der Innenfläche der Knorpelkapsel, am Übergang des Bodens in die laterale Wand: auf diesem Wulste ruht der laterale Rand des *Os septo-maxillare*, das eine Decke über dem Jacobsonschen Organe bildet und mit seinem medialen Rande der oben erwähnten Verdickung des *Septum nasi* aufliegt.

Schliesslich sind noch die beiden Knorpelstreifen zu betrachten, in die sich der Boden der *Zona annularis* nach hinten hin fortsetzt, die *Cartilago paraseptalis* und die *Cartilago ectochoanalis*.

Die *Cartilago paraseptalis* verbindet den erwähnten Bodenabschnitt mit dem *Planum antorbitale*. Sie stellt einen schmalen und platten Knorpelstreifen dar, der neben dem ventralen Rande des *Septum*, aber ohne mit diesem verbunden zu sein, entlang zieht. Er kehrt eine Fläche nach oben und aussen,

die andere nach unten und innen, und bildet so neben dem Septum einen von diesem losgelösten schmalen Bodenabschnitt.

Die *Cartilago ectochoanalis* stellt ebenfalls einen schmalen bandartigen Knorpelstreifen dar, der von der *Capsula organi vomero-nasalis* aus am Boden nach hinten zieht. Er ist auf dem vorliegenden Stadium noch nicht sehr lang, wächst aber später mehr aus. Er liegt dem medialen Rande der Gaumenplatte des *Os maxillare superius* an und umgürtet den Ausführungsgang des *Jacobson'schen* Organes und den sich hieran anschliessenden Eingang der bekannten Rinne am Mundhöhlendache von aussen. Diese Rinne (sie ist von Born ausführlich behandelt worden) ist zur Zeit noch keine hohle Räumlichkeit, sondern wird durch eine Epithelleiste repräsentiert.

Vor und hinter der *Capsula organi vomero-nasalis* öffnet sich die Nasenkapsel ventralwärts weit. Die vordere Öffnung schneidet kontinuierlich in die Seitenwand ein (zwischen der *Zona annularis* und der vorderen Kuppel). Die hintere Öffnung wird wenigstens in ihrem vordersten Abschnitt durch die *Cartilago ectochoanalis* seitlich begrenzt und in ihrer Ausdehnung gehemmt; das Gebiet zwischen der *Cartilago ectochoanalis* und der *Cartilago paraseptalis* verdient allein den Namen *Choanenausschnitt*. Hinter der *Cartilago ectochoanalis* dehnt sich dagegen die weite Öffnung des Bodens auch in das Seitenwandgebiet aus; sie erhält seitliche Begrenzungen erst durch die Muscheleinfaltung und den Abschnitt der Seitenwand, der den *Recessus extraconchalis* umschliesst.

Frühere Litteratur.

Auf frühere Litteratur in Betreff der Nasenkapsel brauche ich nicht einzugehen, da, wie schon in den Anfangsworten dieses Abschnittes bemerkt wurde, Borns Schilderung bereits durchaus mustergültig ist. Seitdem ist das Kapitel „Geruchsorgan der

Wirbeltiere“ in ausgedehntem Masse bearbeitet worden; hinsichtlich der thatsächlichen Verhältnisse, soweit sie das Nasenskelett von *Lacerta* betreffen, konnte aber etwas Neues nicht mehr hinzukommen. Dass der *Processus maxillaris posterior* (diesen Namen gab ich seinerzeit der entsprechenden Bildung bei den Anuren) schon von Solger und M. Weber geschildert wurde, hat auch Born bereits betont. Einige Namen der von mir gegebenen Schilderung finden sich bei Born noch nicht: die Bezeichnung „*Cartilago paraseptalis*“ wurde von Spurgat für die Säuger gebildet; die Benennungen *Planum antorbitale*, *Cartilago spheno-ethmoidalis*, *Cartilago ectochoanalis*, *Zona annularis*, *Foramen apicale* führe ich selbst hiernit zum erstenmal ein. Auf die Bedeutung von einigen derselben komme ich im zweiten Teile noch zurück.

6. Kieferbogen.

Das *Quadratum* dieses Stadiums lässt die definitive Gestalt in der Hauptsache schon gut erkennen. Nur die beträchtliche Höhlung, die es im erwachsenen Zustande zeigt, und die mit der Ausbildung des vorderen Randes zu einer nach aussen umgebogenen Leiste, für die Befestigung der *Membrana tympani*, zusammenhängt, fehlt noch. Das ganze Skelettstück stellt somit eine dünne flache Platte dar, von breitschelfförmiger Gestalt, am unteren Ende mit einem quergestellten *Condylus articularis* versehen. Die Ebene der Platte steht etwa sagittal, sodass eine Fläche nach innen und zugleich etwas nach vorn, die andere nach aussen und zugleich etwas nach hinten blickt. Die Längsachse der Platte steht nicht vertikal, sondern von hinten oben nach vorn und unten (Fig. 3). Das hintere obere Ende der Platte krümmt sich lateral von dem *Processus paroticus* der Ohrkapsel, und diesem ganz eng anliegend, nach hinten und

selbst etwas nach abwärts. Der konkave Hinterrand des Quadratum steht in kurzer Entfernung vor der Columella auris.

Die Pars articularis ist senkrecht zu der Ebene der Platte angesetzt, sie ist also quer gelagert und springt beiderseits über die Ebene der Platte vor. Die spätere Sattelform der Gelenkfläche ist schon jetzt erkennbar: zwischen zwei Höckern, die medial und lateral liegen, findet sich eine Einsenkung, die aber in sagittaler Richtung konvex gekrümmt ist.

Zu dem Palatoquadratbogen gehören nun noch drei andere Gebilde, die aber nicht mit dem Quadratum selbst zusammenhängen. Durch Untersuchung jüngerer Stadien lässt sich jedoch ihre Zusammengehörigkeit zu jenem erweisen. Es sind das: die „Columella“ oder das Antipterygoid, der Processus pterygoideus und die Cartilago articularis ossis pterygoidei.

Die Columella oder das Antipterygoid (letzteren Namen bildete ich seinerzeit, um die Verwechslung mit der Columella auris unmöglich zu machen) erhebt sich als ein drehrunder Knorpelpfeiler auf dem Os pterygoideum, und ist mit ihrem Fussende in eine Grube dieses Knochens eingelassen (Fig. 19). Sie steigt vertikal vor der Ohrkapsel auf, mit ganz schwacher, nach hinten konvexer Krümmung. Ihr oberes Ende ist frei und steht in kurzer Entfernung vor der vorderen Ohrkapselkuppel, etwa in der Höhe des dorsalen Ohrkapselrandes, also in einigem Abstände von der Taenia marginalis.

An den Fusspunkt der Columella schliesst sich kontinuierlich ein dünner drehrunder Knorpelstab (Processus pterygoideus an, der eine Strecke weit auf der nach aussen hin abfallenden Fläche des dreikantigen Os pterygoideum nach vorn hin zu verfolgen ist. Sein vorderes Ende biegt sich nach aussen um und folgt so dem lateralen, zum Os transversum hin strebenden vorderen Arm des Os pterygoideum. Es endet frei.

Schliesslich liegt, in der Gegend des Fusspunktes der Columella, medial und etwas ventral von diesem, noch eine kleine oval gestaltete Knorpelplatte der nach innen blickenden Fläche des Os pterygoideum an. Diese Cartilago articularis ossis pterygoidei (Fig. 2 und 3) steht der Gelenkfläche am Processus basipterygoideus der Schädelbasis gegenüber.

Vom Meckelschen Knorpel, der auf den Abbildungen nicht mehr mit dargestellt wurde, wäre zu berichten, dass er hinter der Gelenkfläche, durch die er am Quadratum artikuliert, einen nach hinten weit vorspringenden Processus retroarticularis besitzt, dass sein vor dem Gelenk folgender Hauptabschnitt auf dem Querschnitt etwa drehrund ist und mit dem der anderen Seite spitzwinkelig konvergiert. Die vordersten Enden der beiderseitigen Knorpel legen sich eine Strecke weit in der Mittellinie an einander und sind hier durch eine ausgedehnte Symphyse verbunden. Diese vordersten Enden sind auf dem Querschnitt mehr von der Form stehender Ovale.

Zweiter Teil.

Vergleichende Betrachtung.

Nachdem im ersten Teil die thatsächlichen Verhältnisse, die das primordiale Eidechsen-Cranium darbietet, ihre Schilderung gefunden, sollen nunmehr die wichtigsten Eigentümlichkeiten der einzelnen Gegenden besprochen und mit dem, was andere Cranien bieten, verglichen werden. Bei dem bisher nur in spärlicher Menge vorliegenden brauchbaren Beobachtungsmaterial kann es sich natürlich nur um einen Vergleich in grossen Zügen handeln;

immerhin glaube ich durch denselben einige nicht unwichtige neue Gesichtspunkte für die Auffassung verschiedener Cranien beibringen zu können. Nicht zum mindesten ist es meine Absicht, dadurch den Säugerschädel unserem Verständnis näher zu führen und zu zeigen, dass dieser mit den übrigen Amniotenschädeln zusammen betrachtet werden muss.

1. Gesamtcranium.

Was zunächst die Konfiguration des Gesamt-Craniums anlangt, so ist eines der bemerkenswertesten charakteristischen Momente die Reduktion der Schädelhöhle im vorderen Abschnitt der Orbitalregion auf eine enge Rinne für die Lobi olfactorii. Sie hängt zusammen mit der Ausbildung des Septum interorbitale. Soweit mir bekannt, existieren bisher besondere Bezeichnungen für diese Bau-Eigentümlichkeit nicht, und so ist ein diesbezüglicher Vorschlag wohl berechtigt. Ich möchte die Cranien mit einem Septum interorbitale als tropidobasisch (*τροπίς* Kiel), also als Schädel mit gekielter Basis (kielbasisch) bezeichnen, und ihnen die anderen als homalobasisch (plattbasisch) gegenüberstellen. Als homalobasisch würden also z. B. die Selachier- und Amphibienschädel zu bezeichnen sein. Auf die Entstehung des Septum interorbitale komme ich später zurück.

Frühere Betrachtungen des Schädels haben das Wesen der beiden Kategorien von Cranien nicht immer deutlich zum Ausdruck gebracht. Es wurde der vordere reduzierte, die „Lobi olfactorii“ beherbergende Teil der Schädelhöhle gar nicht mehr dieser letzteren zugezählt, und somit die Grenze der Schädelhöhle schon an die Foramina optica verlegt. Dass das unrichtig ist, liegt auf der Hand; wie die Lobi olfactorii noch Teile des Gehirnes sind, so ist auch der sie bergende Kanal der tropidobasischen Cranien noch ein Teil der Schädelhöhle. Die vordere Grenze der Schädelhöhle ist erst an dem Foramen olfactorium

anzunehmen; bei den Säugern erstreckt sie sich sogar bis zur Lamina cribrosa, von der später auseinanderzusetzen sein wird, dass sie ihrer Lage nach nicht genau dem Foramen olfactorium entspricht, sondern weiter gegen den Nasensack vorgeschoben ist.

2. Regio occipitalis.

Die Occipitalregion bietet bei allen Wirbeltieren die grösste Übereinstimmung der Form unter allen Regionen des Chondrocraniums dar: sie erscheint überall ähnlich einem Wirbel mit basalem, zwei seitlichen und einem dorsalen Abschnitt. Dass das zu ihrem Aufbau verwendete Skelettmaterial nichtsdestoweniger verschiedenwertig ist, kann jetzt wohl nicht mehr fraglich sein. Darauf einzugehen ist hier nicht der Ort.

Wohl aber ist ein anderer Punkt von einigem Interesse: der kaudale Abschluss der Occipitalregion. In dem beschriebenen Stadium reichen die medianen, direkt subchordal gelagerten Partien der Basalplatte nicht so weit kaudalwärts als die weiter lateral gelegenen, die demnach höckerartig vorspringen. Das Interesse, das dieses Verhalten darbietet, liegt in seiner Ähnlichkeit mit dem bei den Säugern dauernd fixierten (Fig. 5).

Der von Fürbringer eingehend begründeten Auffassung, dass die kranio-vertebrale Grenze bei allen Amnioten an gleicher Stelle liegt, dass somit die kaudale Ausdehnung des Craniums bei allen Amnioten die gleiche sei, erwächst aus der verschiedenartigen Ausgestaltung der kranio-vertebralen Verbindung bei Sauropsiden und Säugern eine Schwierigkeit, während andererseits der dikondyle Abschluss des Schädels bei Amphibien und Säugern als ein Ausdruck näherer Verwandtschaft zwischen den beiden letztgenannten Klassen aufgefasst werden könnte. Näheres Zusehen ergibt freilich eine solche Übereinstimmung des Grundplanes in der Bildung der kranio-vertebralen Verbindung bei

allen Amnioten, dass dagegen die Differenz, die in dem einfachen oder doppelten Condylus liegt, zurücktritt. Streng genommen kann man nämlich die kranio-vertebrale Verbindung der Sauropsiden in vier Verbindungen zerlegen, zwei laterale und zwei dorso-ventral über einander befindliche, mediane. Von den beiden medianen wird die dorsale hergestellt durch den Dens des Epistropheus und das Ligamentum apicis dentis; es ist das kurzweg die chordale oder besser vielleicht noch „axiale“ Verbindung. Dazu kommt noch eine ventrale mediane Verbindung, zwischen dem ventralen Umfang der Basalplatte und dem hierher vorgeschobenen Teil des ventralen Atlasbogens. Von den beiden lateralen Verbindungsstellen ist diese mediane ventrale Verbindungsstelle nicht nur an dem seines Knorpelüberzugs beraubten verknöcherten Condylus abgesetzt, (an dem bekanntlich die Dreiteilung wegen der drei in Betracht kommenden Knochenterritorien sehr deutlich ist), sondern auch vor der Verknöcherung sind die dreifachen Verbindungsstellen von einander zu unterscheiden. An dem betrachteten Eidechsenocranium ist der Unterschied sehr deutlich: die beiden lateralen Verbindungsstellen springen noch etwas höckerartig kaudalwärts vor, während die mediane mit ihrer Oberfläche ventralwärts blickt. Auch im fertigen Zustande des Condylus ist oft dieser Unterschied noch deutlich. So finde ich ihn sehr klar bei einem Schädel von *Varanus bivittatus*, ferner bei *Chelone* und anderen Schildkröten. Andererseits reichen bei sehr vielen Säugern die beiden Condyli occipitales sehr nahe an die ventrale Mittellinie heran, so, beachtenswerter Weise, bei den Monotremen. Was bei den Säugern fehlt, ist die direkte Artikulation des ventralen Atlasbogens mit der Ventralfläche der Basalplatte. Welche Gesichtspunkte die ausschliessliche Ausbildung der beiden lateralen Artikulationen neben der axialen Verbindung bei den Säugern verständlich machen können, lässt sich noch nicht sagen, aber die Möglichkeit, die occipitale Verbindung bei Sauropsiden und Säugern von gemeinsamen Aus-

gangsformen abzuleiten, liegt zweifellos vor, und die Verschiedenheit der speziellen Ausbildung beider Verbindungsformen kann nicht hindern, den Begriff „Amniotenschädel“ in Bezug auf die kaudale Ausdehnung für eine identische Grösse zu erklären und damit dem Amphibienschädel gegenüber zu stellen.

Nur kurz möchte ich hier noch darauf hinweisen, dass auch in der Ausbildung des einfachen Condylus occipitalis bei Sauropsiden recht bemerkenswerte Verschiedenheiten vorkommen. Bei *Lacerta* tritt die Chorda dorsalis aus dem Processus odontoideus auf die Dorsalfläche der Basalplatte, und ebenso finde ich es bei *Tropidonotus natrix*; dagegen tritt sie bei *Gallus domesticus* nahe dem ventralen Umfang in die Basalplatte ein, und über ihr ist der Knorpel der Basalplatte kontinuierlich. Ähnlich liegen die Dinge bei *Chelone*. Hier finde ich (bei einem Embryo von *Chelone midas*) die Chorda ebenfalls ventral in die Basalplatte eintreten; ausgebildete Schädel zeigen noch am Condylus occipitalis eine nahe dem ventralen Umfang gelegene Grube, in der das Ligamentum apicis dentis inserierte. Die Art, wie der Processus odontoideus und das Ligamentum apicis dentis sich mit der Schädelbasis in Verbindung setzen, ist natürlich dementsprechend verschieden.

Ich führe diese Beispiele nur an, um zu zeigen, wie auch die doch zweifellos gleichwertige occipito-vertebrale Gelenkverbindung der Sauropsiden mannigfaltige spezielle Ausbildungsformen darbietet.

Über die Foramina N. hypoglossi ist nichts Besonderes zu bemerken.

3. Regio otica.

Eine vergleichende Betrachtung der Ohr-Region bei den verschiedenen Wirbeltier-Cranien wird zunächst als ein beachtenswertes Moment den Anteil ins Auge zu fassen haben, den die Ohrkapseln, d. h. die das Labyrinth bergenden Teile des Primordial-

craniums, an der Begrenzung der Schädelhöhle nehmen. Derselbe ist ein verschieden grosser, und zwar bedeutender bei den niederen Vertebraten als bei den höheren. Er tritt zurück in dem Masse, als das Grössenverhältnis der Ohrkapsel zum gesamten Neurocranium sich zu gunsten des letzteren verschiebt. Als Grund für diese Verschiebung lassen sich vorläufig zwei Momente angeben; einerseits die Volum-Zunahme des Gehirnes und andererseits die Volum-Abnahme des Labyrinthes. Dass letztere in der Wirbeltier-Reihe statthat, lehrt die Betrachtung. Das häutige Labyrinth eines Fisches oder Amphibium z. B. ist im Verhältnis zur Gesamtgrösse des Tieres beträchtlich grösser als das des Menschen¹⁾. Dass hierbei die verschiedenen Abschnitte des Labyrinthes sich verschieden verhalten, und dass die Grössenabnahme vor allem die Bogengänge trifft, kommt dabei, da es sich um das Volum der gesamten Ohrkapsel handelt, zunächst weniger in Frage; die im Anschluss an die Ausbildung des Ductus cochlearis erfolgende basale Raumvergrösserung der Kapsel wird weiter unten zur Sprache kommen.

Beide Momente, die Volumzunahme des Gehirnes und die Volumabnahme des Labyrinthes bedingen ein Zurücktreten der Ohrkapsel, die an Bedeutung für die Umwandlung der Schädelhöhle verliert. Bei den Amphibien noch reichen die Ohrkapseln durch die ganze Höhe der Schädelhöhle hindurch und übernehmen die seitliche Begrenzung der letzteren in der Regio otica allein; bei Vögeln und noch mehr bei Säugern sind sie ganz an die Schädelbasis gedrückt und das Gehirn breitet sich über ihnen nach den Seiten hin aus. Bei beiden, Vögeln wie Säugern, ist dann auch das Os squamosum zur Begrenzung des Schädelcavums herangezogen worden²⁾. Wie mächtig bei den Säugern

¹⁾ Es ist mir nicht bekannt, ob genaue Angaben über dieses Verhältnis existieren; sie wären gewiss von Interesse und wünschenswert.

²⁾ cf. Köstlin (1844, S. 206). Die Schläfenschuppe . . . „scheint bei allen Vögeln an diesem Punkt in der Schädelhöhle zum Vorschein zu kommen; bei

die Überwallung der Ohrkapsel durch das Gehirn wird, geht am menschlichen Schädel aus der Thatsache hervor, dass der *R. petrosus superficialis major* des *Facialis* (der *R. palatinus* oder vordere Hauptast des *Facialis* der niederen Vertebraten), noch „intrakraniell“ aus dem *Facialis*-Kanal austritt und nach vorn verläuft. Es ist also ein Teil des lateralen Ohrkapsel-Umfanges, der z. B. bei den Sauriern durchaus extrakraniell liegt, beim Menschen in intrakranielle Lagerung gekommen.

Die Reptilien schliessen sich in ihrem Verhalten noch näher an die Amphibien an. Das Gehirn reicht zwar bei der Eidechse in der vorderen Labyrinthregion ein wenig über das Niveau des dorsalen Ohrkapselrandes empor, wölbt sich aber nicht über diese Kante hinweg lateralwärts. Die *Taenia marginalis* bezeichnet dorsal von der Ohrkapsel im vorderen Abschnitt der Labyrinthregion die laterale Ausdehnung des Gehirnes; unmittelbar auf diese *Taenia* legt sich, zur Bildung der Decke, das *Parietale*. So bleibt die ganze laterale Ohrkapselwand ausserhalb der Schädelhöhle, und auch das *Os squamosum* gewinnt absolut keine Beziehungen zu letzterer.

Dieses ursprüngliche Verhalten, dass die Schädelhöhle in der Labyrinthregion ihre seitliche Begrenzung durch die Ohrkapseln erhält, womit dann weiter zusammenhängt, dass das *Tectum synoticum* quer zwischen beiden dorsalen Ohrkapselrändern ausgespannt, eine Decke über einem beträchtlichen Teil der Schädelhöhle bildet, findet sich bei allen Reptilien (im erwachsenen Zustand finden sich dann die bekannten typischen

der Gans ist ihre Ausdehnung auffallend geringer, als beim Huhn. Die wirkliche Grösse der Schläfenschuppe übertrifft aber die der inneren Fläche immer um ein Bedeutendes. Die Vögel sind daher den Cheiropteren, Insektivoren, auch einigen Beutlern analog; wo nur ein kleines Stück der Schläfenschuppe in die Schädelhöhle hineinragt; noch mehr gleichen sie hierdurch den Seehunden, wo jenes Stück ganz vom Scheitelbein und vom Schläfenflügel eingeschlossen und so vom Felsenbeine durchaus getrennt ist.“ Vgl. auch Klein (1868, S. 123 ff.).

Occipitalia, in der Anordnung, dass das Occipitale superius den hintersten Teil des Cavum cranii dorsal abschliesst).

Die Raumvergrößerung, die die Schädelhöhle der Vögel und Säuger in dieser Gegend erfahren hat, äussert sich auch in einer steileren Aufrichtung des Tectum synoticum (resp. nach der Verknöcherung: des Occipitale superius), das jetzt nicht eigentlich mehr eine Decke, sondern eine Hinterwand der Schädelhöhle bildet. Dass diese Aufrichtung des Tectum synoticum zunächst durch die Volumszunahme des Gehirnes, resp. der Schädelhöhle bedingt ist, zeigt sich darin, dass sie bei Vögeln und Säugern auch da besteht, wo das Foramen occipitale magnum noch seine ursprüngliche Stellung beibehalten hat, also mit seiner Ebene vertikal steht. Kommt gar noch die Umstellung dieser Ebene in die Horizontale hinzu, so findet erst recht eine Umlagerung der Teile statt, und das Tectum synoticum kann ebenfalls mehr oder minder vollständig in die Horizontale umgelagert werden.

Die Ähnlichkeiten, die sich in dieser Hinsicht zwischen Vögeln und Säugern ergeben, sind unverkennbar und um so interessanter, als sie auf selbständigem Wege erreicht sind. In beiden Fällen ist die Vergrößerung des Gehirns, speziell des Vorderhirnes, das Moment, das die Vergrößerung der Schädelhöhle erfordert, wobei freilich bei den Vögeln vielleicht auch der Vergrößerung der Augen ein gewisser Anteil zu vindizieren ist, da hierdurch die Ausdehnung des Schädelcavums in longitudinaler Richtung behindert wird und dem Gehirn eben nur die Möglichkeit einer Ausdehnung in lateraler und dorsaler Richtung bleibt. Der Unterschied, den Kalt- und Warmblüter in dieser Hinsicht in die Konfiguration der Occipital- und Labyrinthregion ihres Schädels darbieten, ist so bemerkenswert, dass es vielleicht angebracht ist, ihn durch spezielle Ausdrücke zu fixieren. Man könnte das Verhalten bei den Kaltblütern

als *Protocoelie*, das bei den Warmblütern als *Auxicoelie* bezeichnen¹⁾, also von dem *auxicoelen* Schädel der Warmblüter sprechen, weil hier das Schädelcavum sich auf Kosten früher extrakranial gelegener Gebiete erweitert, oder, noch deutlicher gesprochen, über die alten Grenzen des *protocoelen* Craniums hinaus sich ausgedehnt hat.

Gerade die Ähnlichkeit der vorgeschlagenen Ausdrücke mit den Sagemehlschen Bezeichnungen *proto-* und *auximetamer* erscheint mir zweckmässig, da es sich in beiden Fällen um analoge Erscheinungen handelt: wie das Cranium der Wirbeltiere in Bezug auf seine kaudale Ausdehnung keine konstante Grösse ist, sondern Teile, die früher der Wirbelsäule angehörten, sich einverleibt, so sind auch die Grenzen seiner Höhle nicht konstant; der Begriff *Cavum cranii* bezeichnet keine konstanten und identischen Grössen.

Tectum synoticum. In den soeben gegebenen Ausführungen wurde schon des *Tectum synoticum* und seiner Stelungsänderung gedacht, und so fügen sich einige weitere Betrachtungen über diesen Schädelteil wohl am besten hier an. Den Namen *Tectum synoticum* gab ich (1893) der entsprechenden Bildung bei den Amphibien, und er wird auch in neueren Arbeiten gebraucht (Peter, Sewertzoff). Ich lasse die Frage, ob dieser Deckenabschnitt, wie von einigen Seiten geglaubt wird, genetisch den Wirbelelementen der Occipitalregion zuzählen ist, ganz beiseite und möchte nur das Schicksal dieses Deckenabschnittes in der Wirbeltier-Reihe kurz berühren.

Zunächst muss er doch wohl aufgefasst werden als der letzte, und zugleich der einzige mit grosser Zähigkeit sich erhaltende Abschnitt der bei den Selachiern viel ausgedehnteren

¹⁾ Diese Ausdrücke sind den bekannten, von Sagemehl seinerzeit geschaffenen Bezeichnungen *Protometamerie* und *Auximetamerie* nachgebildet.

knorpeligen Decke des Chondrocraniums. Auch bei Fischen mit ausgedehnter Reduktion der knorpeligen Schädeldecke bleibt er erhalten; so finde ich ihn auf meinem Modell des embryonalen Lachs-Craniums. Bei Urodelen und Anuren scheint er ganz allgemein vorhanden zu sein; an dem stark reduzierten Chondrocranium von *Ichthyophis* fehlt er dagegen oder ist höchstens angedeutet (Peter). Bei den Amnioten ist mir kein Fall von Fehlen der Decke bekannt. Daraus wird man wohl auf eine besondere Wichtigkeit dieses Abschnittes in der Architektur des Chondrocraniums schliessen dürfen. Seine Bedeutung für den definitiven Schädel ist übrigens bei Amphibien und Amnioten eine verschiedene: bei den Amphibien, bei denen ein *Os occipitale superius* nicht existiert, bleibt er eine Synchronrose zwischen beiden *Occipitalia lateralia*, wohl zu dem Zwecke, das Wachstum derselben an den medial-dorsalen Rändern zu gestatten; bei den Amnioten tritt an seine Stelle ein besonderer Knochen, das *Os occipitale superius*, das mehr oder minder weit auch in das Gebiet der Ohrkapsel eindringt.

Besonderes Interesse verdient das *Tectum synoticum* noch darum, weil es sich bei den Säugern als ein progredienter Abschnitt des Chondrocraniums erweist. Von dem Verhalten bei den Reptilien abweichend ist hier zunächst, dass das *Tectum* nicht mehr in der Horizontalebene ausgespannt, sondern mehr oder minder steil aufgerichtet ist. Das hängt, wie schon oben auseinandergesetzt wurde, zunächst mit der starken Ausdehnung des Gehirnes, speziell des Grosshirnes, zusammen, das die übrigen Gehirnteile nach hinten hin überwächst; kommt dann dazu noch eine Umstellung der Ebene des *Foramen occipitale magnum*, wie bei den Primaten, so wird das „*Tectum*“ sogar nach hinten geneigt, überkippig.

Zugleich aber finden wir es bei Säugern in viel breiterer und überhaupt ausgedehnterer Entwicklung als bei den Reptilien. Die Umwandlungen, die die Teile des Chondrocraniums

in der Occipital- und Labyrinthregion hinsichtlich ihrer Verwendung zur Umschliessung des Schädelraums erfahren, sind hier sehr verständlich. Der Anstoss zu diesen Umlagerungen geht von den dorsalen Teilen des Gehirns aus; das Hemisphärenhirn wächst über den Dorsalumfang der übrigen Gehirnteile hinweg nach hinten und dehnt sich zugleich seitwärts aus. Dadurch werden die anfangs in der Seitenwand gelegenen Ohrkapseln basalwärts verlagert, das Tectum synoticum selbst rückwärts gedrängt und aufgerichtet. — schliesslich wieder niedergelegt.

Aber während an anderen Teilen des Schädels, z. B. an den vorderen Teilen der Decke, oder an der orbitalen Schädelseitenwand das Chondrocranium unter dem andrängenden Gehirn überhaupt schwindet, und durch andere Skelettstücke, Deckknochen, der Defekt geschlossen wird, erhält sich das Tectum synoticum und erfährt sogar durch die neue ihm erwachsende Aufgabe den Antrieb zu verstärkter Entwicklung. Denn da die Ohrkapseln nichts mehr zur lateralen Begrenzung des Schädelraumes leisten, muss das Tectum auch diese zum Teil noch übernehmen. So resultiert denn die ausgedehnte Knorpelplatte, die beim menschlichen Cranium mit seiner weiten hinteren Schädelgrube so besonders entwickelt ist. Spöndli nennt sie Pars squamosa der Pars occipitalis, ebenso Decker; es ist bekanntlich in der Hauptsache die Anlage des Occipitale superius oder der Unterschuppe des Hinterhauptbeines (wenigstens des Hauptteiles derselben, da nach Ranke die Unterschuppe noch eine Ergänzung durch den untersten Abschnitt der als Deckknochen entstehenden Oberschuppe oder des Os interparietale erhält). Auch ein Teil der späteren Pars mastoidea des Schläfenbeins geht aus dem Tectum synoticum hervor.

Dass der Processus ascendens Tectisynotici bei den Sauriern der Taenia tecti medialis bei den Anuren entspricht, geht aus dem Vergleich beider ohne weiteres hervor.

Hinterer Teil der Taeniae marginales.

Ähnlich wie das Tectum synoticum gehören auch die Taeniae marginales zu den Teilen, die bei den Säugern, unter Umständen wenigstens, stark entwickelt sind. Ausführlich komme ich auf die Bedeutung dieser Spangen bei Betrachtung der Orbitalregion zurück. Hier sei nur bemerkt, dass die bei manchen Säugern stark entwickelten Parietalplatten (Spöndli, Decker) auf den hinteren Teil der Taeniae marginales niederer Vertebraten zurückzuführen sind. Dass sie bei den Säugern mit den Ohrkapselrändern zusammenhängen, während die Taeniae marginales, z. B. bei *Lacerta*, von den Ohrkapselrändern getrennt bleiben, bedingt keinen wesentlichen Unterschied. Bei *Rana fusca* sind sie anfangs getrennt von den Ohrkapseln und verwachsen später mit ihnen. Übrigens bleibt auch bei manchen Säugern eine Spalte zwischen der Parietalplatte und der Ohrkapsel bestehen; Spöndli, und nach ihm Decker bezeichnet sie als Interstitium petroso-parietale.

Fissura metotica.

Die von mir als Fissura metotica in ihrer Gesamtheit bezeichnete Spalte stellt eine sehr wichtige Gegend des Knorpelschädels dar. Sie ist ein Gebiet, das von mehreren Gebilden zum Eintritt in das Schädelcavum oder zum Austritt aus demselben benutzt wird. Es sind das Gefässe, Nerven und lymphatische Gänge. Die spezielle Art aber, wie sich diese Gebilde anordnen, ist bei den einzelnen Wirbeltierklassen mannigfachen Schwankungen unterworfen, die kaum in ihrem thatsächlichen Verhalten, geschweige denn in ihrer Bedingtheit genügend bekannt sind. Ich muss auch darauf verzichten, jetzt schon allgemein gültige Gesichtspunkte für das Verständnis aufzustellen; gerade an dieser Stelle ist es mit der Berücksichtigung des Skelettes allein nicht gethan; genaue Untersuchungen werden

zunächst das Verhalten der Venen und der perilymphatischen Gänge festzustellen haben.

In der Litteratur herrscht in dieser Region eine recht ansehnliche Verwirrung, namentlich durch den Gebrauch der Bezeichnung „Foramen jugulare“. Gewiss liegt die grosse Öffnung, die beim Menschen den Namen Foramen jugulare führt, im Gebiete der Fissura metotica; aber wie soll dieser Begriff definiert werden und welches ist das Kriterium, welches berechtigt, ein im Gebiet der Fissura metotica befindliches Foramen mit jenem Namen zu belegen? Das ist darum so schwer zu sagen, weil das Foramen jugulare beim Menschen die ganze Glossopharyngeus-Vagus-Gruppe und die Wurzeln der Vena jugularis aus dem Schädel herausleitet. Bei den anderen Wirbeltier-Klassen sehen wir aber diese Gebilde in verschiedener Weise von einander getrennt oder miteinander vereinigt aus dem Schädelcavum treten. Am nächsten liegt es natürlich, zu sagen, dass das Foramen jugulare durch den Austritt der Vena jugularis bestimmt sei. Ob damit aber wirklich die richtige Definition der fraglichen Öffnung gegeben ist, steht dahin, und ist auch ohne ein grösseres Thatfachen-Material nicht zu entscheiden¹⁾.

¹⁾ Dass Austrittsöffnungen verschiedener Nerven oder Gefässe am Chondrocranium miteinander verschmelzen können, ist zweifellos. Veranlassung dazu kann eine Verschiebung der intra- oder eine solche der extrakraniell gelegenen Teile abgeben. Dabei könnte es natürlich vorkommen, dass zwei Foramina auf einander zuwandern, und das neu entstehende gemeinsame Foramen etwa halbwegs zwischen den Orten der beiden ursprünglichen Foramina liegt. Meist aber wird wohl das eine Foramen (z. B. a) in seiner Lage mehr oder minder unverändert bleiben, und nur das andere (b) auf jenes hinwandern. In letzterem Falle wird das neu entstehende gemeinsame Foramen doch wohl richtiger mit dem Namen des an Ort und Stelle liegen gebliebenen Foramen (a) bezeichnet, und gesagt, dass diesem sich das andere „angeschlossen“ habe. Durch diese Überlegung wird es verständlich, dass die Natur des austretenden Gebildes nicht immer die richtige (topographisch richtige) Definition einer Öffnung begründet. Wo die Vereinigung zweier ursprünglich getrennten Öffnungen nicht durch Wanderung, sondern durch starke Vergrösserung der einen zustande kommt, wird der Name der gemeinsamen Öffnung wohl am richtigsten dieser vergrösserten nachgebildet.

Forscht man danach, welche Momente wohl bisher ausschlaggebend waren, um ein Foramen mit dem Namen „jugulare“ zu belegen, so kann man auf die Vermutung kommen, dass häufig das jeweils grösste Foramen auf der Grenze zwischen Ohrkapsel und Basalplatte dieser Ehre teilhaftig wurde.

Bei der Eidechse stellen sich nun die Dinge so, dass im definitiven Zustand von der Fissura metotica nur zwei Foramina übrig bleiben, die aus der Schädelhöhle nach aussen führen, ein hinteres, durch das der *N. vagus* hindurchtritt, und ein vorderes, das in der Hauptsache durch den Saccus perilymphaticus eingenommen wird, ausserdem aber noch den *N. glossopharyngeus* herausleitet.

Das hintere der beiden Foramina nannte ich Foramen jugulare, das vordere Recessus scalae tympani, und an letzterem wurden wieder die Apertura lateralis und die Apertura medialis unterschieden.

Die Berechtigung, die hintere Öffnung als Foramen jugulare zu bezeichnen, entnehme ich dem Verhalten der Venen. Grosser und Brezina, die auf Veranlassung von Hochstetter die Kopfvenen der Reptilien eingehend bearbeitet haben, fanden auch zuerst bei Embryonen von *Tropidonotus* und *Lacerta* eine Vene, die, dem *Vagus* angeschlossen, Blut aus dem Schädelraum abführt, aber später wieder zu Grunde geht. Diese Vene kann ich für *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara* durchaus bestätigen; sie ist in dem von mir speziell behandelten Stadium vorhanden, und wurde auch im ersten Teil erwähnt¹⁾. Später tritt sie unter Ausbildung der Verbindungen mit der *V. cerebialis posterior*, die zwischen Hinterhaupt und Atlas den Schädelraum verlässt, dieser Vene ihr Gebiet ab und geht selbst zu

¹⁾ Auf jüngeren Stadien läuft sie durchaus lateral vom *Vagus*, auf älteren, wo die Fissura metotica enger wird, gelangt sie an seinen kaudalen Umfang.

Grunde. Es kann aber nicht fraglich sein, dass diese Venenbahn, die mit dem N. vagus austritt, der Jugularbahn der Säuger entspricht, die ja bekanntlich auch bei vielen Säugern sich wieder rückbildet. Somit würden die Verhältnisse bei den Saurier-Embryonen denen bei den Säuger-Embryonen völlig entsprechen, wenn nicht bei den Sauriern der N. glossopharyngeus getrennt von dem Vagus, in einiger Entfernung vor demselben austräte, durch die Lücke, die als Recessus scalae tympani bezeichnet wurde. Es ist das die wohl auf Hasse zurückzuführende, seitdem allgemein gebräuchliche Benennung der fraglichen Nische, die zwischen dem lateralen Rande der Basalplatte und der Ohrkapsel sich findet. Die in die Schädelhöhle führende Mündung dieser Nische wird in der Litteratur, so auch in der jüngsten, ausserordentlich gründlichen und schönen Arbeit von Versluys, als Foramen jugulare internum, die nach aussen führende Öffnung als Foramen jugulare externum bezeichnet; ich nannte sie meinerseits Apertura medialis und Apertura lateralis recessus scalae tympani.

Auch Versluys ist der Ansicht, dass die bei *Lacerta* embryonal auftretende, den Vagus begleitende Vene der Jugularbahn der Säuger entspricht, glaubt aber zugleich, dass diese Vena jugularis bei den Stammformen der Lacertilier durch den Recessus scalae tympani austrat, und dass somit der Recessus dem ganzen Jugularis-Kanal entspreche. Diese Meinung findet bei Versluys ihre Stütze in dem Umstand, dass bei *Amphisbaena fuliginosa* zeitlebens eine Vene erhalten bleibt, die in Begleitung des Vagus aus dem Schädel austritt, und zwar durch den Recessus scalae tympani. Daher denn auch, nach Versluys, die Bezeichnungen Foramen jugulare externum und Foramen jugulare internum für die beiden Öffnungen des Recessus scalae tympani ganz berechtigt seien.

Da nun aber bei *Lacerta* die embryonal auftretende Vene nicht durch den Recessus scalae tympani, sondern durch das weiter

hinten gelegene Foramen des N. vagus austritt, so würde, wenn die Vorstellung von Versluys richtig wäre, anzunehmen sein, dass bei *Lacerta* die Vene kaudalwärts verschoben und sekundär von ihrer ursprünglichen Austrittsstelle getrennt worden sei. Inwieweit das richtig ist, inwieweit also wirklich *Amphisbaena* den ursprünglicheren, und *Lacerta* den abgeänderten Zustand repräsentiert, bleibe dahingestellt. Darin, dass die Vene bei *Amphisbaena* überhaupt erhalten bleibt, ist allerdings ein ursprünglicheres Verhalten zu erkennen.

Ich glaube, es ist bei dem bisher vorliegenden Material nicht möglich, zu übersehen, in welcher Weise bei den Amnioten Verschiebungen der verschiedenen in Betracht kommenden Gebilde, Glossopharyngeus, Vagus, V. jugularis, Saccus perilymphaticus, stattgefunden haben, ob Vereinigung oder Trennung der einzelnen Öffnungen den primitiveren Zustand repräsentiert. Ich halte es sogar für möglich, dass innerhalb kleinerer Formen-Gruppen selbständige Verschiebungen stattgefunden haben. Eben darum sind diese Fragen nur an grösserem, nahe verwandtem Material unter genauer Berücksichtigung aller etwa in Betracht kommenden, eine Verschiebung begünstigender Momente zu prüfen¹⁾. Wenn wirklich, wie es doch den Anschein hat, die „in Begleitung des Vagus“ austretende Venenbahn bei den verschiedenen Amnioten die gleiche ist, so sind ja jedenfalls für dieselbe recht

1) Je enger hier die Frage begrenzt wird, um so leichter dürfte Aussicht sein, zu einem bestimmten Resultate zu kommen. Ein solches eng begrenztes Problem wäre z. B., wie das so verschiedene Verhalten beim Huhn und der Gans zu erklären ist, auf das Hasse schon aufmerksam machte. Ist das Verhalten bei der Gans, wo die Vena jugularis durch den Recessus scalae tympani zieht, das ursprüngliche, und hat sich davon das beim Huhn abgeleitet, indem die Vene kaudalwärts rückte und vom Saccus perilymphaticus getrennt wurde, — oder ist die Trennung der Vene und des Ductus beim Huhn das ursprünglichere, und muss man annehmen, dass bei der Gans, vielleicht durch Vorwärtswanderung der Vene, eine Vereinigung beider Öffnungen stattgefunden hat? Versluys nimmt den Zustand bei der Gans für den primären; ich wage nicht, darüber etwas Bestimmtes zu sagen.

bedeutende Verschiebungen anzunehmen, denn bei den Säugern findet der Austritt dieser Vene hinter der Nervengruppe statt, bei Vögeln (Huhn) vor ihr.

Bei den mir bekannten Amphibien existiert zwischen der Ohrkapsel und der Occipitalregion nur eine grosse Öffnung, die gewöhnlich als Foramen jugulare bezeichnet wird, und ausser der Glossopharyngeus-Vagus-Gruppe auch eine Vene herausleitet. Letztere ist allerdings beim Frosch, wenn überhaupt vorhanden, nur sehr unbedeutend, da das Hauptblut der Schädelhöhle die Trigeminiusbahn benutzt. —

Auf den Recessus scalae tympani und sein Verhalten zur Fenestra cochleae komme ich noch zurück.

Ohrkapsel.

Was dann die Konfiguration der Ohrkapsel anlangt, so bietet auch diese Stoff zu Betrachtungen, die für das allgemeine Verständnis von der Bedeutung des Chondrocraniums und seiner Abschnitte nicht ohne Wert sind.

Das Hauptinteresse nimmt der Umstand in Anspruch, dass bei den Sauriern sich ein Cavum cochleare, in Anpassung an die auswachsende Lagna, auszubilden beginnt. Die Art, wie dies geschieht, und die übrigen Veränderungen, die dadurch bedingt werden, sind ausserordentlich bemerkenswert.

Bei Betrachtung der Ohrkapsel von innen (Fig. 7) sieht man die Prominentia cochlearis sich vor der Fissura metotica nach vorn erstrecken, ventral von den beiden Foramina acustica, bis unterhalb des Foramen pro N. faciali. Diese drei Foramina, das Foramen pro N. faciali, Foramen acusticum anterius und Foramen acusticum posterius liegen ziemlich in einer Reihe hinter einander, also in der Anordnung, wie sie die Amphibien zeigen. (Wobei freilich einige Besonderheiten zu konstatieren sind, die aber für die gegenwärtige Betrachtung weniger Belang besitzen,

so, dass gelegentlich eine Verschmelzung beider Foramina acustica vorkommt, oder, wie bei den Anuren, das Facialisloch mit dem Trigemimusloch zusammenfliesst, oder aber, dass bei Urodelen ein Schwund der trennenden Wand zwischen Facialiskanal und Ohrkapsel vorkommt, und der Facialis dann durch den Raum der Ohrkapsel hindurchtritt.)

Vor dem vorderen Umfang der Prominentia cochlearis und vor dem Foramen pro N. faciali bleibt bei der Eidechse noch ein schmaler Abschnitt der Basalplatte bis zur Incisura prootica: die präfaciale Kommissur; sie trennt den Facialis- und Trigemimus-Austritt. Ihr Fehlen bei den Anuren bedingt den gemeinsamen Austritt beider Nerven.

Gegenüber dem Verhalten bei den Amphibien ist nun aber bemerkenswert, dass bei *Lacerta* das hintere Acusticusloch durch die Pars cochlearis der Ohrkapsel von der soliden Basalplatte getrennt wird, während bei den Amphibien beide Acusticuslöcher unmittelbar über der Basalplatte liegen.

Vielleicht wird das, worauf ich hier das Augenmerk richten will, noch deutlicher, wenn ich sage, dass eine Verbindungslinie zwischen dem vorderen Ende des Fissura metotica und dem Foramen pro N. faciali bei den Amphibien entlang der basikapsulären Grenze verläuft (d. h. der Grenze zwischen der soliden Basalplatte und der hohlen Ohrkapsel), bei der Eidechse dagegen den cochlearen Teil der Ohrkapsel schneidet.

Noch deutlicher schliesslich wird das Wesen der hier sich abspielenden Umwandlungsprozesse durch Herbeiziehung der Verhältnisse bei den Säugern, für die das menschliche Primordiacranium als Paradigma diene. Würde man hier die erwähnte Linie ziehen (als vorderster Teil der Fissura metotica ist die Pars anterior des Foramen jugulare zu betrachten), so würde diese Linie in vertikalem Verlaufe den ganzen vorderen Teil der Ohrkapsel abtrennen.

Ich sehe in diesen Umwandlungen einen Beleg für die ausserordentliche formale Anpassungsfähigkeit des Materiales, aus dem sich das primordiale Skelett aufbaut, eine Anpassungsfähigkeit, durch die die Grenzen der einzelnen „Abschnitte“ des Skelettes, in diesem Falle das Cranium, sich gegen einander verschieben, aber in der Art, dass gleiche Materialmassen zu verschieden gestalteten Formationen verwendet werden können.

Die Impressio Trigemini bei den Säugern entspricht nach ihrer Lage zur Ohrkapsel und zur Sella turcica der Incisura prootica bei dem Reptil. Aber die „Spitze der Ohrkapsel“ etwa beim Menschen ist nicht identisch mit der Cupula anterior capsulae auditivae, wie sie bei Amphibien und Reptilien die Incisura prootica überwölbt. Dass das nicht der Fall ist, geht hervor aus der verschiedenartigen Natur des Inhaltes und aus der gänzlich verschiedenen Anordnung der Nervenlöcher. Die Spitze der Ohrkapsel beim Säuger und Menschen beherbergt die Cochlea und sie liegt vor dem Facialisloch, das selbst ganz dorsalwärts verlagert erscheint.

Die Umwandlungen, die diese Verlagerung bedingt haben, werden bei näherem Eingehen verständlich. Der Ductus cochlearis der Säuger wächst viel weiter aus als der der Reptilien; der Apparat der Bogengänge tritt dagegen mehr zurück. Beim Saurier sehen wir die Spitze der Cochlea, resp. den vorderen Umfang des Cavum cochleare der Ohrkapsel etwa ventral vom Facialisloch gelagert, beim Säuger ist der Ductus cochlearis in der Richtung nach vorn weiter gewachsen und hat sich dann in die bekannten Windungen gelegt. Das Skelett zeigt eine entsprechende Umgestaltung. Sie lässt sich, glaube ich, nicht anders auffassen und ausdrücken als durch den Satz: das Skelettmaterial, das bei den Reptilien den vordersten lateralen Abschnitt der soliden „Basalplatte“ bildet, wird bei den Säugern zur Umwandlung der Pars cochlearis der Ohrkapsel verwendet. Damit würden also die Begriffe „Basalplatte“ und „Ohrkapsel“

nur noch eine formale Bedeutung besitzen¹⁾. Die mit diesen Namen belegten Bildungen bei verschiedenen Wirbeltieren würden nur insofern unter einander vergleichbar sein, als sie ähnlich geformte Abschnitte des Craniums darstellen, wären aber nicht in Bezug auf das Material, aus dem sie entstehen, als unter einander gleichwertig zu betrachten.

Auch die Betrachtung anderer Formen kann nur zu der gleichen Auffassung führen. So wächst beim Krokodil der Ductus cochlearis bedeutender medialwärts aus als bei den Sauriern und kommt dabei mit seiner Spitze ganz nahe an die Chorda dorsalis heran. Dementsprechend unterbricht hier gewissermassen eine röhrenförmige quer gegen die Chorda vordringende Fortsetzung der „Ohrkapsel“ die „Basalplatte“ (cf. Parker, 1883. Pl. 65, Fig. II). Auch dies wird wohl nicht anders auszudrücken sein, als dass in der Vorfahrenreihe der Krokodile der Ductus cochlearis Skelettmaterial zu seiner Umschliessung usurpiert hat, das früher zum Aufbau der Basalplatte diente. Ganz ähnlich liegen die Dinge bei den Vögeln, bei denen ebenfalls die Spitze der lang ausgewachsenen Cochlea bis nahe an die Chorda dorsalis herankommt.

Es ist von Interesse, hier noch zu verfolgen, in welcher Weise die Nervenlöcher dieser Gegend eben durch die veränderte Formung des Skelettmateriales, eine Verschiebung erleiden. Vor allem ist die verschiedene Lage des Facialisloches bemerkenswert. Bei den Amphibien liegt es, die mannigfachen oben zum Teil erwähnten Besonderheiten beiseite gelassen, auf der Grenze zwischen der „Ohrkapsel“ und der soliden „Basalplatte“; bei den Sauriern finden wir den vordersten Teil des Abschnittes der Ohrkapsel, der die Cochlea beherbergt, schon ventral von

¹⁾ Dabei kann natürlich früher einmal, beim ersten Auftreten einer Ohrkapsel, diese eine selbständigere Stellung gegenüber der Basalplatte besessen haben!

dem Facialisloch; bei den Säugern liegt das Facialisloch an der dorsalen Kante der Ohrkapsel; nicht nur ventral, sondern auch vor ihm findet sich ein Abschnitt der Ohrkapsel. Diese Veränderungen werden eben verständlich durch die Auffassung, dass bei den Säugern der Ductus cochlearis in die Skelettmasse hineingewachsen ist, die bei den Sauriern den lateralen Teil der vorderen Basalplattenhälfte formiert. Durch die Reduktion des Bogengang-Abschnittes ist zugleich der bei den Sauriern noch so stark entwickelte und nach vorn kuppelförmig vorspringende Ohrkapsel-Teil reduziert worden. In der Skelettbrücke, die bei den Säugern (man vergleiche z. B. das aus dem O. Hertwigschen Institut hervorgegangene Modell des menschlichen Primordialcraniums) den ersten, ältesten Abschnitt des Facialiskanals (bis zum Hiatus spurius) dorsal abschliesst und die den vorderen cochlearen Teil der Ohrkapsel mit dem hinteren verbindet, sehe ich somit die der präfacialen Kommissur der niederen Vertebraten entsprechende Skelettbrücke¹⁾. Dass man sie bei den Säugern nicht mehr basikapsulär, sondern interkapsulär nennen kann, hat eben seinen Grund darin, dass ein Teil des Craniums, der bei den Sauriern noch ungeteilt war, „Basalplatte“ bildete, bei den Säugern Cochlearteil der Ohrkapsel geworden ist. So gewinnt dieser denn auch, worauf schon hingewiesen wurde, Anteil an der Bildung der Impressio Trigemini.

Was die Acusticus-Austrittsstellen anlangt, so verhalten sich die Saurier insofern noch ganz primitiv, als der vordere und der hintere Acusticusast noch durch je ein Foramen

¹⁾ Die Entstehung des Facialis-Kanales bei den Säugern, wie sie von Vrolik festgestellt ist, darf wohl als bekannt vorausgesetzt werden. Das Spezialmodell der Ohrkapsel, das O. Hertwig hat vervielfältigen lassen, zeigt nur den ersten Abschnitt des Facialiskanals, von dem zweiten dagegen noch keine Spur. Doch ist schon eine Trennung der Austrittsöffnung des Facialis vorhanden: für den R. petrosus superficialis major (Hiatus spurius) und den Hauptstamm.

in die Ohrkapsel treten, und die beiden Foramina im wesentlichen hinter einander liegen, also als ein vorderes und ein hinteres zu bezeichnen sind. Das entspricht der ursprünglichen typischen Teilung des Acusticus, wie sie von Retzius schon vor 20 Jahren festgestellt wurde. Aus dem R. anterior des Acusticus gehen weiterhin der R. ampullae anterioris, der R. ampullae lateralis und der R. recessus utriculi hervor, aus dem R. posterior: der R. sacculi, R. ampullae posterioris, der auch den R. neglectus abgibt, und R. cochlearis (R. basilaris und R. lagenae). Eine leichte Andeutung der Verschiebung beider Öffnungen, wie sie sich später bei den Säugern findet, lässt sich übrigens auch schon bei der Eidechse erkennen. Das Foramen acusticum posterius liegt nicht mehr genau hinter dem Foramen anterius, sondern zugleich etwas ventralwärts verschoben. Bei den Säugern geht dann die Verschiebung des hinteren Foramen nach vorn und ventralwärts noch weiter, so dass das vordere Foramen zum oberen, das hintere zum unteren wird. Die bei den Säugern erfolgende Zerlegung des unteren (des primären hinteren) Foramen in drei Nerven-Austrittsgebiete, Foramen singulare (R. ampullae posterioris), Area vestibularis inferior (R. saccularis) und Tractus spiralis foraminulentus (R. cochlearis) ist ein sekundärer Vorgang, der mit der schärferen, räumlichen Trennung der bezüglichen Nerven-Endstellen zusammenhängt, und zudem eine Teilerscheinung der auch an der ganzen übrigen Ohrkapsel zu beobachtenden stärkeren Konsolidierung darstellt. Das frühere Foramen acusticum anterius bewahrt als Area vestibularis superior im allgemeinen mehr seine frühere Lage, rückt aber wohl auch etwas kaudalwärts.

Die Lageveränderungen der Foramina entsprechen den Veränderungen in der Anordnung der Teile des häutigen Labyrinthes, die aber wohl nicht nur durch das Eigenwachstum des letzteren, sondern auch durch den vom Gehirn aus auf die Dorsalfläche der Ohrkapsel ausgeübten Druck bedingt sind.

Auch in der Anordnung der Nervenlöcher bieten die Verhältnisse bei den Vögeln interessante Analogien mit denen bei den Säugern dar (cf. Hasse 1873, S. 206).

Der *N. facialis* „tritt in dem vorderen, oberen, flachen Teil des Meatus, über und vor dem Beginn der Schnecke, in den *Canalis Fallopieae*“ (Hasse). Im übrigen ist, nach Hasse, beim Huhn die Zerlegung der ursprünglichen zwei *Acusticus*-löcher in mehrere einzelne noch weiter gediehen als beim Menschen: nicht nur der *R. posterior* tritt durch drei gesonderte *Foramina* in die Ohrkapsel, sondern auch der *R. anterior* besitzt zwei getrennte Eintrittsstellen.

An dem von mir dargestellten Modell ist ein *Meatus auditorius internus* nicht vorhanden; das *Foramen pro N. faciali* wie die beiden *Acusticus*-löcher öffnen sich auf der freien Innenfläche der medialen Ohrkapselwand. Doch ist durch den starken Wulst der *Prominentia utricularis* das vordere *Acusticus*-loch schon so gestellt, dass es ventralwärts blickt und schon in die Tiefe verlagert erscheint. Später wird auch das *Foramen acusticum posterius* noch mehr überwölbt.

Noch sei auf die *Fossa subarcuata* aufmerksam gemacht, die zwar nicht sehr stark ausgebildet ist, aber dieselbe Bildung darstellt, wie die *Fossa subarcuata*, die bei Vögeln und Säugern häufig eine so beträchtliche Tiefe erlangt. Den Anstoss zu ihrer Bildung giebt ein besonders weit ausbiegender vorderer Bogen- gang, wie er schon bei Sauriern sich auszubilden beginnt und bei Vögeln wohl am stärksten entwickelt ist. Möglicherweise ist auch bei anderen Sauriern die *Fossa subarcuata* tiefer als bei der Eidechse.

Fenestra cochleae.

Erst kürzlich hat J. Versluys (1898) die Frage diskutiert, ob die Öffnung der Ohrkapsel bei den *Lacertiliern*, die ich mit

Hasse, Clason, Retzius, Siebenrock als *Fenestra cochleae* (Foramen cochleare, Foramen rotundum, *Fenestra rotunda*) bezeichne, wirklich diesen Namen mit Recht trägt. Er ist dabei zu der Schlussfolgerung gekommen, dass jene Öffnung der Lacertilier nicht dem entspricht, was Hasse beim Huhn als *Fenestra rotunda* bezeichnet. Allerdings kommt er später auch zu dem Schluss, es sei noch sehr fraglich, ob die *Fenestra cochlearis* der Säugetiere der des Huhnes homolog ist (in der Einleitung, S. 5, ist sogar direkt erklärt, dass diese Homologie nicht besteht).

Es kann wohl nicht fraglich sein, dass, wenn die Nomenklatur der menschlichen Anatomie auf Teile bei niederen Vertebraten angewendet wird, auch von dem Verhalten beim Menschen her die Definitionen zu nehmen sind. Nun ist aber die *Fenestra cochleae* beim Menschen und den Säugern eine Öffnung der Ohrkapsel; sie führt an dem der Weichteile beraubten Cranium aus dem Raum der Ohrkapsel heraus in die Paukenhöhle. *Intra vitam* wird sie gegen diese durch die *Membrana tympani secundaria* verschlossen. Für ihre Bestimmung ist noch von Wert, dass sie ventral von der *Fenestra vestibuli* liegt, in einem Abschnitt der Ohrkapsel, der den Anfang des *Ductus cochlearis* beherbergt und der somit nicht als eine Neuerwerbung der Säuger, sondern als schon bei den Reptilien, ja bei den Amphibien vorhanden angesehen werden darf.

Berücksichtigt man dies, so kann es meines Erachtens nicht wohl fraglich sein, dass die Öffnung, die ich im Anschluss an frühere Autoren als *Fenestra cochleae* bezeichne, in der That diesen Namen verdient.

Besonderheiten in dem Verhalten bei *Lacerta* und den Menschen liegen allerdings vor. Die Öffnung blickt beim Menschen mehr lateralwärts, bei der Eidechse mehr basalwärts. Beim Menschen dehnt sich bis zu ihr die Paukenhöhle aus, deren Schleimhaut auch die Öffnung überzieht, bei der Eidechse ist

das nicht der Fall. Hier führt die Öffnung aus der Ohrkapsel in den Bereich der grossen Spalte, die die Ohrkapsel von der Basalplatte trennt, der Fissura metotica. Diese Spalte ist hier sogar zu einem besonders grossen Foramen erweitert, das aus der Schädelhöhle nach aussen führt, dem Recessus scalae tympani mit seiner äusseren und inneren Apertur. Dies hängt mit dem Verhalten des perilymphatischen Raumes zusammen. Während dieser bei dem Menschen auf den Bereich der Ohrkapsel beschränkt bleibt, buchtet er sich bei der Eidechse aus dieser heraus und bildet in dem Recessus scalae tympani den Saccus perilymphaticus, der an der Apertura medialis Recessus scalae tympani mit Lymphräumen des Schädels zusammenhängt, an der Apertura lateralis des Recessus aber mit der Paukenhöhlenschleimhaut in Berührung kommt. Bei den Lacertiliern kommt es nun hier, an der Apertura lateralis des Recessus scalae tympani, zur Bildung einer Verschlussmembran, die physiologisch offenbar dieselbe Bedeutung besitzt, wie die Membrana tympani secundaria der Säuger, und auch mit diesem, rein funktionell zu nehmenden Namen belegt werden kann, der ebenso benannten Membran bei den Säugern aber nicht morphologisch identisch ist, weil sie sich an ganz anderer Stelle bildet, als die Membran der Säuger.

Diese Auffassung entspricht der von Hasse, Clason, Retzius vertretenen.

Was nun die Verhältnisse bei den Vögeln anlangt, die Versluys ins Auge fasste, so kann ich nach den mir zur Verfügung stehenden Serien vom Huhn noch nicht erkennen, an welcher Stelle sich die Membrana tympani secundaria bilden wird. Aus Hasses Darstellung und aus dem von Versluys selbst gegebenen Schema scheint mir aber hervorzugehen, dass die definitiven Verhältnisse beim Huhn ähnlich sind wie bei Lacerta, d. h. dass die Membrana tympani secundaria sich nicht in der eigentlichen Fenestra cochleae s. rotunda, sondern in der Apertura

lateralis des Recessus scalae tympani bildet. Im übrigen bestehen, wie oben schon (Fissura metotica) erwähnt wurde, bei den Vögeln beträchtliche Abweichungen von dem Verhalten bei den Sauriern in der Anordnung der Austrittstellen der Glossopharyngeus-Vagus-Gruppe und einer Vene, die als V. jugularis bezeichnet wird. Genauer auf diese einzugehen ist mir bei dem mir vorliegenden spärlichen Material unmöglich, und ich kann um so eher darauf verzichten, als, wie ich schon andeutete, demnächst eine spezielle Bearbeitung des Gegenstandes durch Herrn Dr. Tonkoff erscheinen wird.

In Bezug auf die Lacertilier kann aber wohl als sicher gelten, dass das in der Ohrkapsel befindliche, in den Recessus scalae tympani führende grosse Foramen, aus dem der Saccus perilymphaticus heraustritt, ganz oder doch in der Hauptsache der Fenestra cochleae s. rotunda der Säuger entspricht, und es ist nur eine Einschränkung, die möglicherweise notwendig sein wird, nämlich die, dass sich vielleicht von ihm auch die als Aquaeductus cochleae bezeichnete Öffnung ableitet. Ohne das bisher bestimmt aussprechen zu können, halte ich es doch für recht möglich; dass also die bei den Sauriern einheitliche Fenestra cochleae bei den Säugern in zwei Öffnungen, die eigentliche Fenestra cochleae und den Aquaeductus cochleae zerlegt wird. Die definitive Fenestra cochleae der Säuger wäre dann der Teil der ursprünglichen Fenestra cochleae der Saurier, der zum Verschluss durch die Membrana tympani secundaria kommt, während der Aquaeductus cochleae den offenbleibenden Abschnitt darstellte, den der stark reduzierte Ductus perilymphaticus zur Kommunikation mit den Subarachnoidalräumen (nach Retzius) benutzt. Die Ontogenie der Säuger wird hierüber leicht aufklären.

Inbezug auf die innere Einrichtung der Ohrkapsel möchte ich nur wenige Momente berühren.

Was die Abgrenzung der einzelnen Räume gegeneinander anlangt, so werden erst noch ausgedehntere Einzeluntersuchungen zur Gewinnung eines Überblickes über den phylogenetischen Gang dieser Umwandlungen nötig sein. Beim Frosch, dessen Chondrocranium ich in den verschiedensten Phasen verfolgt habe, findet eine Einteilung des Innenraumes der Ohrkapsel nur in vier Räume statt: ein grosses Cavum vestibulare commune und drei Canales semicirculares. Letztere werden nur durch dünne und auch in longitudinaler Richtung nicht sehr ausgedehnte Septa semicircularia von dem Hauptraume getrennt.

In meiner Arbeit über das Primordialcranium von *Rana fusca* habe ich die Septa mit den Namen: Lamina verticalis (= Septum semicirculare laterale), Lamina horizontalis anterior und Lamina horizontalis posterior (= Septum semicirculare anterius und S. s. posterius) bezeichnet.

In einem Modell vom Cranium von *Triton taeniatus* (Larve von 2 cm Gesamtlänge) finde ich nur ein Septum anterius und ein Septum laterale ausgebildet, dagegen kein Septum posterius; der Raum des hinteren Bogenganges kommuniziert also breit mit dem Hauptraum. Schliesslich in einer Ohrkapsel eines 23 mm langen *Siredon pisciformis* ist gut ausgebildet nur das Septum semicirculare laterale, schwach entwickelt das hintere und ganz fehlend das vordere Septum. Umgekehrt vermisse ich bei einem älteren *Siredon* (von 82 mm Länge) das hintere Septum, dagegen sind das vordere und laterale vorhanden. Dem letzteren Befunde entspricht auch die Schilderung von Hasse (1873, S. 639), dass bei *Siredon* die Trennung des Canalis semicircularis lateralis und des Canalis semicircularis anterior vom Hauptraum zwar durchgeführt ist, wenn auch durch sehr kurze Septa, sodass nur kleine Abschnitte der häutigen Bogengänge allseitig in Skeletttröhren eingeschlossen verlaufen, dass aber eine Trennung des Canalis semicircularis posterior vom Hauptraum nicht besteht. (Hasse erwähnt hier gegenteilige Angaben von Windischmann, die

noch der Kontrolle bedürfen.) Hasse betont besonders, dass die Trennung der Ohrkapsel-Räume bei *Siredon* weniger weit durchgeführt ist, als bei *Rana*.

Verglichen mit dem Zustande bei *Rana* stellt nun auch das Verhalten bei *Lacerta* wieder einen Fortschritt dar: es sind nicht nur die drei Cava semicircularia von dem Hauptraum gut abgetrennt, sondern es hat sich auch ein Septum intervestivulare gebildet, durch das ein Cavum vestibulare anterius und ein Cavum vestibulare posterius getrennt werden, und durch vorspringende Leisten haben sich der Raum für den Sinus superior, das Cavum ampullare posterius und das Cavum cochleare schärfer von dem grossen Raum des Cavum vestibulare posterius abgesetzt.

Besondere Beachtung verdient noch das Verhalten des Septum semicirculare posterius. Auch bei *Rana* gehen, trotz der schon recht guten Ausbildung der Septa semicircularia, der laterale und der hintere häutige Bogengang gemeinsam in den hinteren Teil des grossen Cavum vestibulare commune und liegen hier neben- resp. übereinander. Bei *Lacerta*, wo der hintere Bogengang eine etwas andere Verlaufsrichtung besitzt als bei *Rana*, ist das Septum semicirculare posterius weiter ventralwärts herabgewachsen und zudem ist noch eine selbständige Knorpelleiste aufgetreten, die die Einmündungsstellen des lateralen und des hinteren häutigen Bogenganges in das Cavum vestibulare posterius von einander trennt. Aber das Septum posterius reicht noch nicht bis zu dieser Leiste herunter und so bleibt eine Lücke, durch die das Cavum semicirculare laterale und das Cavum semicirculare posterius mit einander kommunizieren und die beiden häutigen Bogengänge, sich kreuzend, eng aneinander vorbeiziehen. Das ist also noch ein Überbleibsel des früheren Verhaltens, wo die Trennung beider Kanäle noch viel unvollständiger war. Diese Kommunikation des lateralen und des hinteren Bogenganges (d. h. des Skelettraumes) findet sich auch

noch bei Schildkröten und Vögeln. Bei den Säugern ist dagegen die Trennung eine vollständige.

Auffallend ist bei manchen Säugern, und auch beim Menschen, die ausserordentliche Verdickung der Skelettmassen, die die Ohrkapsel bilden und auch der als *Septa semicircularia* bezeichneten Skelettpartien, die die halbzirkelförmigen Kanäle von dem Cavum vestibulare trennen. In den dicken Skelettmassen tritt dann das Hohlraumsystem zurück, während umgekehrt bei den niederen Vertebraten das ausgedehntere Hohlraumsystem von dünnen Skelettwänden umgeben ist.

Als Vorbedingung für die Ausbildung dicker Skelettmassen an Stelle der dünnen *Septa semicircularia* muss natürlich zunächst eine relative Vergrösserung des Abstandes zwischen dem häutigen Vestibulum und dem konkaven Umfang der *Canales semicirculares* bei den Säugern angenommen werden. Eine solche besteht auch thatsächlich, wie die Abbildungen des Retziusschen Werkes zur Genüge zeigen.

Bedingt scheint sie einmal dadurch zu sein, dass die *Canales semicirculares* grössere Bogen beschreiben, aber auch durch Zurücktreten des Utriculus und Sacculus. Die schon bei Sauriern angedeutete (— möglicherweise bei manchen Formen schon stärker ausgebildete —), bei den Vögeln und manchen Säugern sehr tiefe *Fossa subarcuata* zeigt den Effekt, der zustande kommt, wenn der Raum zwischen dem Vestibulum und dem weit ausgreifenden vorderen Bogengang nicht voll durch Skelettmaterial ausgefüllt wird. Es mag späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, die speziellen Bedingungen für diese Bildung, sowie für die Ausbildung der kräftigen Skelettmassen genauer zu präzisieren.

Crista parotica und *Processus paroticus*.

Eine *Crista parotica*, d. h. eine Leiste, die dem Wulste des äusseren Bogenganges aussen ansitzt, findet sich auch schon bei

Amphibien, z. B. bei *Rana*. Hier geht im erwachsenen Zustande das Quadratum kontinuierlich in sie über. Häufig ist die Leiste als Tegmen tympani bezeichnet worden und in der That ist es sehr wahrscheinlich, dass auf sie das Tegmen tympani der Säuger zurückzuführen ist. Freilich dürfte das wohl nur für einen Teil und zwar den vorderen Teil der Leiste, wie sie etwa bei *Rana* besteht, Gültigkeit haben.

Der Processus paroticus soll hier ausführlicher nicht mehr besprochen werden. Wenn ich aber noch hervorhebe, dass er anfangs, und so auch noch auf dem vorliegenden Stadium, mit der Ohrkapsel nicht kontinuierlich knorplig zusammenhängt, dass seine Spitze in geweblichem Zusammenhang mit der Columella auris steht, diese aber wieder mit dem Zungenbeinbogen zusammenhängt, dass ferner die Anordnung des Fortsatzes am Saurierschädel die gleiche ist, wie die des Processus styloideus am Säugerschädel und dass schliesslich auch die Chorda tympani bei den Sauriern sich von hinten her um die Aussenfläche des Fortsatzes bei den Sauriern herumschlingt, ganz ebenso wie sie sich bei den Säugern um den Processus styloideus herumschlingt, so sind damit eine Anzahl Punkte genannt, aus denen eine Zugehörigkeit des Fortsatzes zum Zungenbeinbogen und eine Vergleichbarkeit mit einem der verschiedenen Abschnitte des Processus styloideus bei den Säugern wohl höchst wahrscheinlich, wenn nicht fast sicher wird. Ein solches Ergebnis wäre von äusserster Wichtigkeit und von grösster Tragweite, nicht nur für den Vergleich des Saurier- und Säugerschädels im allgemeinen, sondern speziell auch für die Auffassung der Teile des schallleitenden Apparates. Gerade darum aber gehe ich im Augenblick nicht näher darauf ein, um lieber später in spezieller Behandlung darauf zurückzukommen. Auch eine vergleichende Betrachtung der Columella auris selbst muss ich mir aus diesem Grunde im Augenblick versagen.

4. Regio orbitalis.

Die Orbitalregion bietet bei vergleichender Betrachtung die meisten Schwierigkeiten, deren Überwindung nur durch die fortgesetzte Beziehung auf die Weichteile des Kopfes zu erwarten ist. Bei Berücksichtigung der intra- wie extrakranial gelegenen Organe und der von ihnen aus auf den Schädel ausgeübten formgestaltenden Einflüsse gelingt es aber, dem Verständnis der komplizierten Verhältnisse näher zu kommen.

Hinterer Teil der Orbitalregion.

Fassen wir zunächst den hinteren Abschnitt der Orbitalregion mit seinem zierlichen Seitenwand-Gerüst ins Auge. Die Frage, ob diese durchbrochenen Seitenwände der hinteren Orbitalregion der Saurier den soliden Seitenwänden etwa der Amphibien, vor allen der Anuren, der Lage nach entsprechen, dürfte zu bejahen sein (natürlich abgesehen von der Reduktion); es liegt kein Grund vor, der dagegen spräche, auch kein Moment, welches überhaupt nur einen Zweifel daran bedingte. Die veränderte Konfiguration der Schädelhöhle kommt wohl auf Rechnung zweier Momente: der stärkeren Entwicklung des Hemisphären- und Mittelhirnes einerseits und der beträchtlicheren Grösse der Augen andererseits. Letzteres Moment wird uns noch genauer bei Betrachtung der vorderen Hälfte der Orbitalregion beschäftigen; für die Gestaltung des hinteren Abschnittes dieser Region kommt es insofern in Betracht, als dadurch die hinter den Lobi olfactorii folgenden Teile des Gehirns genötigt werden, sich mehr dorsal- und lateralwärts auszubreiten. Dazu kommen als intrakranial wirksame Momente die beträchtlichere Entwicklung der Lobi optici und der Hemisphären, die natürlich vor allem eine starke Verbreiterung der Schädelhöhle in ihren dorsalen Bezirken zur Folge haben muss.

Was die Momente anlangt, die es bedingen, dass an Stelle einer kontinuierlichen Schädelseitenwand in der Orbitalregion bei den Sauriern ein durchbrochenes Spangengerüst auftritt, so dürfen wir, wie ich schon früher erörterte (1893, 1898), darin wohl phylogenetisch einen Reduktionszustand sehen, der seinerseits aufzufassen ist als Ausdruck für eine Entwertung des Chondrocraniums. Diese aber wieder muss in Zusammenhang gebracht werden mit der starken Entwicklung und Bedeutung der Deckknochen. Dass das reduzierte Knorpelgerüst des ausgebildeten Eidechschädels für die Architektur des Schädels selbst recht wenig Wert besitzt, davon überzeugt man sich durch Maceration und Entfernung der Deckknochen leicht. Das Knorpelgerüst der Orbitalregion verliert alsdann völlig seinen Halt und scheint wesentlich die Bedeutung zu haben, die Dura mater zu stützen. Dagegen wird während früher Embryonalstadien, vor der Entwicklung der Knochen und ihrer Befestigung untereinander, jenes Gerüst allerdings eine Stütze für die weichen übrigen Gewebe abgeben können.

Von den grossen Fensterbildungen der Orbitalregion liefern einige eine weitere Bestätigung einer Erscheinung, auf die Sagemehl wohl zuerst aufmerksam gemacht hat, dass nämlich phylogenetische Fenestrationen des Chondrocraniums meist von Nervenöffnungen ausgehen (Sagemehl, 1884, S. 207). So entstanden erscheint die grosse Fenestra optica (N. opticus) und die Fenestra metoptica (N. oculomotorius und N. trochlearis). Für die Fenestra epioptica und den dorsalen Teil der Fenestra protica ist dagegen ein solches Ausgangsmoment der Fenestration nicht vorhanden. Dabei sei darauf aufmerksam gemacht, dass die Fenestra metoptica und die Fenestra epioptica, nach Parkers Darstellung, auch dem Krokodilcranium zukommen, während hier hinter der letztgenannten Fenestra sich eine ausgedehnte kontinuierliche Schädelseitenwand bis zur Ohrkapsel erstreckt und so nur ein nicht sehr grosses Foramen prooticum für das

Ganglion Trigemini besteht. Man kann daraus schliessen, dass die Ausbildung der grossen Fenestra prootica bei den Sauriern die jüngste Etappe in der Reihe der Fenestrationen, die das Lacerta-Cranium aufweist, darstellt.

Repräsentiert so das Chondrocranium der Lacertilier, phylogenetisch betrachtet, einen Reduktionszustand, so ist doch daneben hervorzuheben, dass dieser Zustand seinem Wesen nach gewisse Ähnlichkeiten mit dem embryonalen Zustand eines viel vollständigeren Chondrocraniums, wie es das der Anuren, speziell das des Frosches ist, aufweist. Diese Ähnlichkeit, die in dem Erhaltenbleiben einzelner Spangen sich äussert, wie solche bei der Ontogenese des Anuren-Craniums embryonal auftreten, veranlasste mich schon früher zu der Auffassung: „Es bleibt das Saurier-Cranium gewissermassen auf dem Zustande eines „vorläufigen Gerüstes“ stehen; zu einer ausgedehnten Verknorpelung kommt es nicht, da bei dem Wegfall des Larvenlebens jener Zustand ausreicht, bis der definitive knöcherne Schädel gebildet ist“ (1893, S. 410). Damit ist freilich nicht gesagt, dass alle Spangen, die die Orbitalregion der Saurier aufweist, sich in der Ontogenese eines vollständigeren Chondrocraniums finden müssten. Für einige der Spangen ist dieser Nachweis aber in der That zu führen.

So kann es wohl nicht fraglich sein, dass der von mir als Pila prootica bezeichnete Pfeiler, der sich von der vordersten lateralen Ecke der Basalplatte vor dem Ganglion Trigemini erhebt, dem hinteren Seitenwandpfeiler entspricht, der bei Rana als einer der ersten Anfänge zur Bildung einer orbitalen Seitenwand auftritt (Gaupp, 1893, S. 404 ff.). Er bildet bei Rana in der Folge den hinteren Rand der später kontinuierlich werdenden orbitalen Schädelseitenwand und begrenzt, indem er sich erst mit der Taenia tecti marginalis und dann auch mit der Ohrkapsel über dem Ganglion Trigemini verbindet, den vorderen Rand des Foramen prooticum. Bei der Eidechse kommt es zu

einer Vereinigung des genannten Pfeilers mit der Ohrkapsel nicht, und so entsteht eben die sehr grosse Fenestra prootica. Der ganzen Lage und Anordnung nach sind aber die Seitenwandpfeiler bei beiden Formen zweifellos mit einander zu vergleichen.

Unter den Spangen, die das orbitale Seitenwandgerüst zusammensetzen, bietet ferner ein besonderes Interesse die *Taenia marginalis*, auf deren Bedeutung ich in früheren Arbeiten schon hingewiesen habe.

Mit dem Namen *Taenia tecti marginalis* habe ich ursprünglich (1893) eine Spange bezeichnet, die bei dem larvalen Anuren-Cranium von der dorsalen Kante der Ohrkapsel aus frei nach vorn zieht und in den oberen Rand der orbitalen Schädelseitenwand übergeht (1893, S. 312 und 381; sowie Fig. 12). Sie hängt hinten mit dem Tectum synoticum zusammen. Anfangs ist sie in der ganzen Länge ihres Verlaufes von der vorderen Hälfte der dorsalen Ohrkapselkante durch einen Zwischenraum getrennt, später aber verschmilzt sie mit ihr (l. c. Fig. 25). Des weiteren fand ich, dass die Anlage der orbitalen Schädelseitenwand bei *Rana* in eigentümlicher Weise vor sich geht (l. c. S. 104 u. ff.). Es entstehen als erste Andeutungen einer über das Niveau der oberen Trabekelkante sich erhebenden Seitenwand ein vorderer und hinterer Pfeiler auf der Trabecula, von denen sich der hintere mit der *Taenia tecti marginalis* verbindet. „Die Bildung der kontinuierlichen, nur von den Nervenlöchern durchbrochenen knorpeligen Seitenwand findet nun nicht etwa durch weitere Apposition von Knorpel an die oberen Trabekelränder statt, sondern in eigentümlicher Weise. Es verknorpelt nämlich zunächst auch hier, in der Orbitalregion“, (wie auch in der Labyrinthregion) „eine dorsale Randspange“, d. h. ein den obersten Abschnitt der häutigen Seitenwand einnehmender Streifen, der die oberen Teile der vorderen und hinteren Seitenwandpartien mit einander verbindet, und dem der laterale Rand

des sehr frühzeitig auftretenden Fronto-parietale aufliegt. So wird während einer kurzen Dauer der Schädel-Entwicklung (Larven von ca. 30 mm) von dem Trabekel, der vorderen und hinteren Seitenwandpartie und der dorsalen Randspange ein knorpeliger Rahmen gebildet, in dem die häutige Wand befestigt ist. Die Verknorpelung dieser erfolgt alsdann teils im Anschluss an den Trabekel von unten her, teils im Anschluss an die obere Spange.“ Schon damals deutete ich an, dass (l. c. S. 410) der geschilderte Modus der Seitenwandentwicklung bei den Anuren uns das Verständnis für das Saurier-Cranium erleichtert, wo keine kontinuierliche knorpelige Seitenwand, sondern nur einzelne Spangen angelegt werden.

Diese damals gegebenen Andeutungen sind nun hier näher auszuführen. Zunächst habe ich die Bezeichnung *Taenia marginalis*¹⁾ in weiterer Ausdehnung gebraucht, als seinerzeit für das Anurencranium: ich verwende sie nun auf die ganze Spange, von der dorsalen Kante der Ohrkapsel aus bis zum Solum supra-septale, begreife darunter also auch die embryonal entstehende „dorsale Randspange“ in der Orbitalregion der Anuren. Dass diese in der That dem orbitalen Abschnitt der *Taenia marginalis* der Saurier entspricht, ist fraglos; sie setzt ja ebenfalls das von der dorsalen Ohrkapselkante kommende Knorpelband nach vorn fort.

So ist also die dorsale Randspange bei *Lacerta* als ein Knorpelstreifen aufzufassen, der der dorsalen Kantenpartie der kontinuierlichen orbitalen Seitenwand bei den ausgebildeten Anuren entspricht; wie der obere Rand der letzteren, so dient auch die Spange der Auflagerung des Frontale und Parietale. Nur nach vorn hin geht bei *Lacerta* die Spange nicht so weit als man erwarten sollte: sie hört frei auf, ohne das Nasendach

¹⁾ In meiner vorläufigen Mitteilung (1898 a) habe ich die Bezeichnung *Taenia tecti lateralis* gebraucht; doch greife ich lieber wieder zu der zuerst geschaffenen und prägnanteren Benennung „*marginalis*“ zurück.

zu erreichen, und das vorderste Stück des Frontale brückt sich somit frei, ohne knorpelige Stütze von dem vorderen Ende der Spange zum Nasendach herüber.

Die *Taenia marginalis* ist nun auch bei verschiedenen anderen Wirbeltier-Cranien als mehr oder minder selbständige Bildung nachweisbar. Von den Sauriern habe ich noch *Anguis* und *Platydictylus* untersucht; beide Formen besitzen die Spange. Bei einem Embryo von *Tropidonotus natrix* (8 mm Kopflänge) vermisste ich sie; auch nach Parkers Abbildungen vom Primordialcranium von *Tropidonotus* ist nichts von ihr zu entdecken, wie denn überhaupt die Reduktion des Chondrocraniums in der Orbitalregion bei den Schlangen noch weiter gediehen ist als bei den Sauriern. Bei *Gallus domesticus* ist eine der dorsalen Randspange entsprechende Bildung, doch nicht sehr weit nach vorn reichend, vorhanden.

Ähnlich wie bei *Lacerta* liegen nach Parkers Darstellung die Dinge bei den Krokodilen. Die *Taenia marginalis* erkennen wir hier wieder in Parkers „upper orbito-alisphenoidal band“, die *Taenia parietalis media* in dem „lower orbito-alisphenoidal band“. Die *Fenestra epioptica* führt bei Parker den Namen *orbito-alisphenoidal fenestra*, die *Fenestra metoptica* heisst *alisphenoidal fenestra*. Eine *Fenestra prootica* von der Ausdehnung wie bei den Sauriern besitzen die Krokodile nicht; bei ihnen ist die orbitale Seitenwand in der protischen Gegend viel vollständiger. Es besteht nur ein Foramen prooticum für die Einlagerung des Ganglion Trigemini (Foramen ovale Parker); über diesem ist die orbitale Schädelseitenwand kontinuierlich und mit der Ohrkapsel verbunden. So ist denn auch die dorsale Randspange nur zu einem Teil ihrer orbitalen Ausdehnung wirklich eine freie Spange, die die obere Begrenzung der *Fenestra epioptica* bildet; im hinteren Abschnitt der Orbitalregion, noch vor der Ohrkapsel, geht sie in den kontinuierlichen

Seitenwand-Abschnitt über, der sich kaudalwärts in eine mit der dorsalen Ohrkapselkante verbundene Leiste fortsetzt.

So erweist sich das Chondrocranium der Krokodile als vollständiger; die Fenestration der orbitalen Schädelseitenwand ist viel weniger weit vorgeschritten als bei den Lacertiliern. Die Konfiguration dieser Gegend am Krokodil-Cranium ist somit auch unmittelbarer mit der am Cranium der Amphibien, speziell der Anuren (deren Chondrocranium vollständiger erhalten ist als das der Urodelen) zu vergleichen. Auf das Verhalten des *N. triginus* zu der orbitalen Schädelseitenwand bei den Krokodilen komme ich nachher noch zu sprechen.

Auch tiefer in der Wirbeltier-Reihe finden sich Cranien, an denen statt einer kontinuierlichen Seitenwand nur mehr oder minder ausgedehnte Knorpelpartien vorhanden sind, und speziell die *Taenia marginalis* eine dorsale Verbindung zwischen der Labyrinth- und der vorderen Hälfte der Orbitalregion herstellt. So hat Peter das entsprechende Gebilde von *Ichthyophis glutinosus* als *Trabecula dorsalis* beschrieben.

Für *Necturus* giebt Miss Platt (1897, S. 428) an, dass der dorsale Teil der „*Crista trabeculae*“ selbständig verknorpelt, und der so entstandene Knorpel erst sekundär mit dem Trabekularknorpel zusammenflüsse (Bei den Urodelen ist die orbitale Seitenwand des Chondrocraniums sehr massiv, dorsalwärts sich etwas verdünnend. Es führt daher der ventrale dicke Abschnitt die Bezeichnung *Trabecula*, — er entspricht dem basalen Schädelbalken — und die dorsale verdünnte Partie heisst *Crista trabeculae*. Auf dieser „*Crista*“ lagern sich das Frontale und das Parietale auf.)

Was die Fische anlangt, so findet sich eine *Taenia marginalis* deutlich ausgebildet am Lachs-Cranium. Parker (1873; Pl. IV, Fig. 2) bildet sie ab, und ich selbst kenne sie hier seit Jahren. Ein Modell vom embryonalen Lachs-Schädel, das ich vor mehreren Jahren anfertigte, zeigt die Spange sehr deutlich.

Sewertzoff (1899) fand sie bei *Carassius*. Schliesslich sei noch erwähnt, dass auch bei *Petromyzon* von der dorsalen Kante der Ohrkapsel aus eine breite Knorpelplatte nach vorn zieht, und hinter der Nasenkapsel sich mit der Trabecula vereinigt. Dargestellt ist sie auf dem Modell von Neumayer (1898; Neumayer nennt sie *Alisphenoid*).

In neuerer Zeit hat nun Sewertzoff auf die Thatsache, dass in der Orbitalregion vieler Wirbeltiere der dorsale Abschnitt der Seitenwand eine gewisse Selbständigkeit aufweist, besonders aufmerksam gemacht. Bei der Untersuchung der Entwicklungsgeschichte des Selachierschädels konstatierte Sewertzoff, dass bei *Acanthias* und *Pristiurus* vor den Ohrkapseln, zwischen Gehirn und Augenblase jederseits, dorsal vom *N. opticus* eine selbständige Knorpelplatte sich anlegt, die erst sekundär mit den anderen Teilen des Chondrocraniums verschmilzt und den dorsalen Abschnitt der orbitalen Schädelseitenwand bildet. Neuerdings giebt Sewertzoff (1899) auch an, dass von ihr aus die Supraorbitalleiste (bei *Acanthias*) mit dem *Processus antorbitalis* und dem Dach des Schädels (vor dem *Tectum synoticum*) entstehen. Auf Grund seiner Befunde spricht Sewertzoff diesen „*Alisphenoidplatten*“ eine selbständige Bedeutung zu und stellt sie als dorsales Paar selbständig sich anlegender Skelettelemente des prächordalen Schädels dem ventralen Paar dieses Schädelabschnittes, den *Trabeculae baseos cranii* gegenüber.

Die von mir früher gegebene Darstellung von der Entwicklung des Anuren-Craniums, in der die selbständige embryonale Entstehung der dorsalen Partie der orbitalen Schädelseitenwand bei *Rana* beschrieben und besonders hervorgehoben worden ist, war Sewertzoff offenbar unbekannt, dagegen weist er darauf hin, dass Salensky bei *Acipenser ruthenus* entsprechende Platten selbständiger Anlage beschrieben habe.

In meinem zusammenfassenden Referate über die Metamerie des Schädels (1897) bin ich zum Schluss kurz auf die damals

erst vorläufig veröffentlichten Befunde von Sewertzoff zu sprechen gekommen und habe dabei meine Bedenken gegenüber der Beweiskraft selbständiger Chondrifikationscentra für die selbstständige morphologische Bedeutung der so entstehenden Abschnitte des Chondrocraniums geäußert. Meine eigenen Befunde von Anurencranium, sowie die übrigen oben angeführten That-sachen waren mir dabei sehr wohl in Erinnerung.

In seiner kürzlich erschienenen ausführlichen und vortrefflichen Darstellung kommt Sewertzoff auf diesen Punkt zurück. Sewertzoff glaubt die von mir erhobene Forderung, es sollten jene selbständigen Stücke erst bei einer grösseren Anzahl von Formen als konstante Bildungen nachgewiesen werden, erfüllen zu können; er weist auf die dorsale Randspange bei *Petromyzon*, *Teleostiern* und *Ichthyophis*, den dorsal vom *N. opticus* gelegenen Teil der Schädelseitenwand bei *Platydictylus*¹⁾, sowie auf die vollständig verknorpelnde Randleiste bei *Necturus* (nach J. Platt) hin, zur Stütze der Auffassung, dass der dorsale Teil der orbitalen Schädelseitenwand einem Elemente seine Entstehung verdanke, das als „Alisphenoidalplatte“ ein selbständiger, dem Parachordale und der *Trabecula cranii* jeder Seite gleichwertiger Teil des Primordialcraniums der Wirbeltiere sei.

Ich möchte mir die Bemerkung erlauben, dass, was auch Sewertzoff hervorhebt, die selbständige Verknorpelung eines dorsalen Abschnittes der orbitalen Schädelseitenwand nur bei *Selachiern*, *Acipenser*, *Rana* und *Necturus* beobachtet ist, aber allerdings halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass auch in jenen Fällen, wo eine dorsale Randspange zur Verknorpelung kommt, letztere mehr oder minder selbständig erfolgt. Nachdem einmal das chondroblastische Material in Form einzelner Züge angeordnet ist, ist seine Chondrifikation von mehreren Herden

¹⁾ Welche Partie des Knorpelgerüsts Sewertzoff meint, ist nicht ganz klar zu ersehen; vielleicht die Platte, in der sich die *Taenia parietalis media* mit dem vertikalen metoptischen Pfeiler kreuzt.

aus wohl wahrscheinlicher als ein gleichmässiges Vorschreiten der Verknorpelung von einer Stelle aus. Doch das wird sich ja leicht durch weitere Untersuchungen ergeben.

Bei der Stellung, die die Selachier und Acipenseriden einnehmen, und da wir gerade bei ihnen das Chondrocranium im Zustande seiner höchsten und vollkommensten Ausbildung finden, ist aber der von Sewertzoff erbrachte Nachweis, dass auch hier die orbitale Schädelseitenwand von einem selbständigen Chondrifikationsherde aus verknorpelt, zweifellos von ganz besonderer Wichtigkeit, und es wird somit an der Zeit sein, einmal näher die Frage zu diskutieren, eine wie grosse und welche Bedeutung einem solchen selbständig verknorpelnden Stücke beizulegen ist, resp. was darunter zu verstehen ist, wenn ein solches Skelettstück als ein Teil von selbständiger morphologischer Bedeutung erklärt wird.

Die Thatsache, dass das Primordialcranium von verschiedenen Herden aus verknorpelt und nicht wie aus einem Gusse entsteht, ist schon vielfach betont worden¹⁾; in genauester Weise ist der Vorgang zum erstenmal wohl durch mich selbst für das Anurenocranium verfolgt worden. Ich konnte an allen Regionen des Craniums selbständige Verknorpelungsherde feststellen. Die knorpelige Umschliessung des häutigen Labyrinthes geht von zwei räumlich getrennten Stellen aus, nämlich einerseits vom Parachordalknorpel und andererseits von einem besonderen Chondrifikationsherd am lateralen Umfang des lateralen Bogenganges; der Verknorpelungsprozess folgt auch weiterhin bestimmten Linien und die so entstehenden Knorpelbänder geben ihrerseits wieder Ausgangsstellen ab, von denen aus die Verknorpelung

¹⁾ Ich möchte noch darauf hinweisen, dass sogar schon Rathke für die Amnioten angibt: „Dagegen entstehen die Flügel der beiden Keilbeine niemals durch Ausstrahlung aus schon knorplich gewordenen Teilen der Schädelgrundfläche; — — —, sondern bilden sich getrennt von ihnen in den ursprünglich gallertigen Seitenwänden der Hirnschale“. (1839 a, S. 13.)

der Nachbarschaft weiter fortschreitet. Das Tectum synoticum verknorpelt zum grossen Teil selbständig und erst später erfolgt die Verbindung mit den Ohrkapselrändern. Auch bei der Bildung der von mir Taenia tecti transversalis genannten Deckenspange in der hinteren Orbitalregion wurde gelegentlich ein selbständiger medianer Knorpelherd beobachtet. Über die Bildung der orbitalen Seitenwand wurde schon gesprochen. Auch der Gang, den die Verknorpelung der Ethmoidalregion nimmt, sprach überall für eine lokale Verknorpelung des perirhinischen Gewebes, die von mehreren bestimmten Gebieten aus ihren Anfang nimmt.

Die Anschauung, die ich mir auf Grund dieser Beobachtungen damals gebildet hatte, war die (l. c. S. 377; S. 408 ff.), dass das „häutige Primordial-Cranium“ als solches die Möglichkeit zur Verknorpelung besitzt und dass ein gleichmässiges Vorschreiten der Verknorpelung von einem bestimmten Ausgangspunkte nicht nötig ist. Zugleich glaubte ich für das Cranium von Rana mir den Gang, den die Verknorpelung nimmt, als durch statische Rücksichten bedingt erklären zu können: der Gang, den die Entstehung des Knorpelschädels nimmt, lässt zuerst die Bildung eines vorläufigen Gerüstes erkennen, das in grossen Zügen die definitive Form vorzeichnet und sich aus einzelnen Spangen zusammensetzt, welche die Nerven- und sonstigen Öffnungen weit umkreisen. Ich wies auch darauf hin, dass diesem Gange eine andere, schon berührte Erscheinung entspricht, nämlich die, dass in der Phylogenese Fenestrationen des Chondrocranium meist von diesen Öffnungen ausgehen. Peter, der im Ichthyophis-Cranium ein sehr stark reduziertes Amphibien-Chondrocranium behandelt, macht mehrere Äusserungen, aus denen hervorgeht, dass er sich im ganzen dieser Auffassung anschliesst. Ganz wie ich es selbst seinerzeit schon (1893, S. 410) von dem Saurier-Cranium aussprach, dass dasselbe gewissermassen auf dem Zustande eines vorläufigen Gerüstes stehen bleibt, da bei dem Wegfall des Larvenlebens jener Zu-

stand ausreicht, bis der definitive knöcherne Schädel gebildet ist, bezeichnet auch Peter das Ichthyophis-Cranium geradezu als das „Embryonalstadium eines Knorpelschädels“, bei dem die Verknorpelung sich auf einzelne Zellstränge beschränkt und so die Reduktion des Knorpelschädels im Beibehalten eines embryonalen Zustandes zum Ausdruck kommt nach dem Gesetze, „dass bei einer Reduktion zuerst stets die später entstandenen Stadien eliminiert werden“ (Peter, l. c. S. 20).

Es ist nun die Frage, ob jene getrennt von einander verknorpelnden Streifen und Herde noch eine weitere besondere Bedeutung besitzen, und welche? Stehen die verschiedenen Massen chondroblastischen Gewebes, durch dessen Verknorpelung sie in die Erscheinung treten, in einem genetischen Gegensatz zu einander? Das wäre möglich, kann aber zur Zeit jedenfalls noch nicht gesagt werden. Im Gegenteil, in dem einen der oben angeführten Fälle, in denen eine selbständig verknorpelnde *Taenia marginalis* beobachtet worden ist, nämlich bei *Necturus*, giebt die Untersucherin, Miss Platt, geradezu an, dass jene selbständige Verknorpelung „arises in prochondral tissue that appears to be composed of cells which have migrated dorsalwards from the prochondral Anlage of the trabecular bar“ (1897, S. 428). Natürlich muss ich die Gewähr für die Richtigkeit der letzten Angabe der Verfasserin überlassen.

Oder ist es berechtigt, die Thatsache, dass im Anschluss an jene isoliert auftretenden Knorpelherde die Verknorpelung ausgedehnter Partien des Primordialcraniums vor sich geht, in der Weise auszudrücken, dass man sagt, diese Partien „entstehen“ von jenen Herden aus? Gegen eine solche Auffassung habe ich schon mehrfach geltend gemacht, dass man auf Grund der beobachteten Erscheinungen nur von einer in bestimmter Richtung vorschreitenden Differenzierung eines schon an Ort und Stelle befindlichen Gewebes sprechen darf und habe speziell für die Trabeculae baseos cranii, die

doch ganz besonders als Bildungsstätten anderer Schädelteile angesehen wurden (hat man doch sogar von einem trabekularen Schädel gesprochen!), gezeigt, dass sie zunächst nur als die zuerst verknorpelnden Partien des Chondrocraniums zu betrachten sind, und dass für eine genetische Ableitung anderer Teile von ihnen die im Anschluss an sie erfolgende Verknorpelung dieser Teile keinen Beweis abgibt. Eine sehr erwünschte Bestätigung dieser Anschauung finde ich in den Ergebnissen, zu denen Born mit seinen Zerschneidungsversuchen gelangt ist, und auf deren grosse Wichtigkeit für die Beurteilung der normalen Vorgänge bei der Entstehung primordialer Skeletteile ich vor kurzem schon bei anderer Gelegenheit hinwies. Born kommt auf Grund seiner sehr zahlreichen Versuche geradezu zu dem Ausspruch: „Auch die Anlage ganz kleiner und unbedeutender Abschnitte des Primordialcraniums erscheint bei weitgehendstem Verluste der anschliessenden Teile — und zwar nicht bloss derer, die nach vorn, sondern auch derer, die nach hinten gelegen sind — einer selbständigen Differenzierung fähig“ (Born, 1897, S. 204). Und er hat ferner, wenigstens für *Rana*, gezeigt, dass schon auf einem sehr frühen Stadium, wo das Mesoderm, aus welchem das Primordialcranium hervorgehen soll, sich noch auf einem ganz indifferenten und wenig ausgebildeten Zustande befindet, doch schon die Anlagen zu dem Chondrocranium lokal ausgeteilt sind, und, wie gesagt, zur Bethätigung ihrer chondroblastischen Tendenzen den normalen Zusammenhang mit den übrigen Anlagen nicht mehr nötig haben.

Übrigens beweisen auch manche Reduktionserscheinungen das Gleiche. So im Gebiete des Palatoquadratbogens bei Amphibien und Reptilien. Ich habe seinerzeit nachgewiesen, dass die „Columella“ der kionokränen Saurier dem Processus ascendens des Palatoquadratum entspricht; aber nur in Ausnahmefällen findet man noch auf gewissen Stadien einen kontinuierlich knorpeligen Zusammenhang zwischen dem Quadratum und

dem Fusspunkt der Columella, gewöhnlich verknorpeln das Quadratum und die Columella vollständig und stehen nur eine Zeit lang durch einen Strang von „Vorknorpel“ untereinander in Verbindung. Auch vor dem Fusspunkt der Columella findet man häufig auf dem Os pterygoideum versprengte Knorpelreste, die offenbar auf die Anlage eines früher länger ausgebildeten, nun aber in Reduktion begriffenen Processus pterygoideus zurückzuführen sind.

So lassen sich also aus dem Gange der Verknorpelung genetische Beziehungen, engere Zusammengehörigkeit oder Gegensätzlichkeit, nicht erkennen. Die Teile „entstehen“ nicht erst durch die Verknorpelung¹⁾, sondern ihre bereits an Ort und Stelle befindlichen Anlagen erfahren dadurch nur eine bestimmte Differenzierung und man kommt, wie mir scheint, dem Wesen dieses Vorganges am nächsten, wenn man ihn etwa mit einem Krystallisationsprozess vergleicht, der zwar auch gern von einem einmal gebildeten Centrum fortschreitet, aber auch gleichzeitig von mehreren Centren ausgehen kann. Es wird in jedem Falle eine besondere Aufgabe der Forschung sein, die Momente, die das Auftreten eines solchen selbständigen Centrums bedingen, zu ermitteln.

Doch noch von einem dritten Gesichtspunkte aus erfordert der Gang, den ontogenetisch die Verknorpelung des Chondrocraniums nimmt, unser besonderes Interesse. Es wird sich fragen, ob wir in ihm eine Wiederholung des Ganges sehen dürfen, den die Entstehung und allmähliche Ausbildung des Chondrocraniums in der Phylogenese nahm. Gerade für diese Frage werden die Beobachtungen an Selachiern und Acipenseriden besonders wertvoll, da hier das Chondrocranium die vollständigste Ausbildung,

¹⁾ Wie ich sehe, hat auch Mehnert vor kurzer Zeit ganz dasselbe hervorgehoben (Kainogenese, S. 87): „Die Hervorbildung von „Knorpel“ ist keineswegs ein Zeichen von „Anlage“ eines Organes, wie einzelne von den Autoren zu sagen pflegen“.

den Höhepunkt seiner Entwicklung, erreicht. Es ist wohl nicht zu weit gegangen, wenn man sagt, dass bis zu den Selachiern sich die phyletische Entwicklungskurve des Chondrocraniums in aufsteigender, von den Selachiern an aber der Hauptsache nach in absteigender Richtung bewegt. Dabei ist freilich sofort hinzuzufügen, dass es sich durchaus nicht um einen gleichmässigen Abfall handelt. Der absteigende Kurvenschenkel zeigt vielfache Schwankungen, ja manche Teile des Chondrocraniums kommen in ihrer Entwicklung selbst über das Niveau heraus, das sie bei den Selachiern erlangten: das Chondrocranium zeigt auch vielfach progrediente Teile. Jedenfalls aber stellt doch das Selachiercranium einen wohl charakterisierten Höhepunkt der phyletischen Entwicklung des Chondrocraniums dar und man wird sich keinen Täuschungen darüber hingeben können, dass wir über die Stadien des bis zu dieser Höhe aufsteigenden Kurvenschenkels bisher nichts Genaues wissen. Die Petromyzonten und Myxinoideen mögen vielleicht manches in ihrem Cranium fixiert zeigen, was thatsächlich primitiv ist, aber gerade bei ihnen sind auch sicherlich spezielle, einseitige Anpassungen anzunehmen. Aus den Stadien des absteigenden Kurvenschenkels aber die primitiven Etappen rekonstruieren zu wollen, wird immer von zweifelhaftem Werte sein, da es sich ja bei jenen regressiven Stadien nicht nur um einfache Reduktionen handelt, die man bis zu einem gewissen Grade als zur Fixation gekommene, nicht überschrittene, embryonale Zustände betrachten darf, sondern auch um vielfach neue Gestaltungen. Darum aber wird eben die Ontogenese des Selachiercraniums so beachtenswert. Und so halte ich die Sewertzoffsche Beobachtung allerdings für bedeutungsvoll, ganz besonders, weil Sewertzoff die Verknorpelung der „Alisphenoidplatten“ als in Zusammenhang mit der Entwicklung der Augenmuskulatur stehend nachgewiesen hat. Denn gerade aus derartigen Beobachtungen dürfte sich allmählich ein tieferes Verständnis für das Auftreten besonderer Skelett-

Centra und damit wenigstens eine wahrscheinliche Reihe von ascendenten Stadien gewinnen lassen.

Aber ob eine kontinuierliche Knorpelkapsel oder ein Spangengerüst oder ein Komplex mehrerer getrennter Knorpelstücke den Urzustand des Chondrocraniums repräsentierten, ob die Sinneskapseln (Nasen- und Ohrkapsel) selbständige Teile waren gegenüber dem axialen Schädel, oder ob sie spezielle Anpassungen des letzteren darstellen — darüber etwas Bestimmtes auszusagen und zu beweisen, dürfte zur Zeit wohl niemand imstande sein.

Lassen wir aber die Frage, in wie weit die orbitale Schädelseitenwand der niederen Vertebraten einen Skeletteil repräsentiert, der den übrigen Abschnitten des Craniums als etwas durchaus Besonderes gegenübergestellt zu werden verdiente, beiseite und suchen nun nur noch das Schicksal dieses Schädelabschnittes weiter aufwärts, zu dem Säuger-Cranium, zu verfolgen, wobei sich ja dann auch die Berechtigung oder Nichtberechtigung, es als Alisphenoidknorpel zu bezeichnen, ergeben muss.

Thatsächlich ist auch an dem Primordialcranium einer Anzahl von Säugern eine Bildung vorhanden, die durchaus der *Taenia marginalis* entspricht. Schon Spöndli (1846) kennt und zeichnet diese knorplige Spangenverbindung der „*Lamina frontalis*“ und „*Lamina parietalis*“, d. i. der knorpligen Anlage der *Ala orbitalis* und einer hohen Knorpellamelle, die mit dem Dorsalrand der Ohrkapsel verbunden ist und hinten in die knorplige Anlage des *Occipitale superius* übergeht. Ausgiebigeres Material zur Kenntnis der Knorpelbrücke liefert Decker (1883). Derselbe bezeichnet sie *Commissura orbito-parietalis* und giebt an, dass sie, die *Ala magna* in weitem Bogen überspannend (aber ohne mit ihr verbunden zu sein!) „eine Verbindungsbrücke zwischen der *Ala parva* und der zum nächsten Abschnitt gehörigen, über dem *Petrosum* gelegenen und noch näher zu beschreibenden Parietalplatte herstellt.“ Decker stellt sie dar

vom Rind, Schaf, Schwein, von der Katze, dem Gürtel- und Schuppentier. Schliesslich findet sie sich auf Parkers Darstellungen des Schädels von *Tatusia*, *Dasytus*, *Choloepus*, *Erinaceus*, *Talpa*, *Sorex*.

Die entsprechende Spange ist also bei einer ganzen Anzahl von Säugern vorhanden und hat, was ganz besonders hervorgehoben zu werden verdient, nichts mit der Anlage der *Ala temporalis* zu thun. Von dieser wird sie anfangs vielmehr durch einen weiten Zwischenraum getrennt. Charakteristisch ist auch für die Säuger, dass sich das Frontale und Parietale auf die Randspange stützen. Daraus folgt also, dass die dorsale Randspange, *Taenia marginalis*, die bei sehr vielen Wirbeltier-Cranien teils embryonal, teils dauernd in schmaler Spangenform oder als etwas breiteres Band vorhanden ist, nicht dem entspricht, was bei den Säugern als knorplige Anlage des Alisphenoidteiles des Schädels erscheint, und darum glaube ich, ist es zweckmässig, den Namen Alisphenoidknorpel für jenes Gebilde nicht anzuwenden. Ich möchte denn auch zunächst bei der zuerst von mir gegebenen Bezeichnung stehen bleiben und das Gebilde als *Taenia marginalis*, Randspange (dorsale Randspange) benennen. Der Zusatz „tecti“ wird vielleicht besser fallen gelassen und zwar darum, weil in der Wirbeltier-Reihe das Schädelcavum, das ja überhaupt keine konstante Grösse ist, über das Gebiet dieser Spange hinaus sich vergrössert, ganz ebenso, wie in der Labyrinthregion sich das Cavum cranii über das Niveau der dorsalen Ohrkapselkante hinaus dorsalwärts ausdehnt. Im Zusammenhang damit ändern das Frontale und Parietale ihre Gestalt und Lagerung, — Veränderungen, auf die ich an anderer Stelle später eingehen werde.

Was die übrigen Spangenbildungen in der hinteren Orbitalregion anlangt, so zeigt sich ein weiterer Parallelismus zwischen dem Ichthyophis- und Saurier-Cranium in dem Stehenbleiben eines vertikalen Verbindungspfegers zwischen der Trabecula und

der *Taenia marginalis*, hinter dem *N. opticus*. Nur ist derselbe bei *Ichthyophis* einheitlich, während er bei den Sauriern, von bedeutenderer Länge, in seiner Mitte unterbrochen wird durch das horizontale Band der *Taenia parietalis media*. Es sind also bisher schon mehrere Spangen in gesetzmässiger Lage und Anordnung bekannt, die bei ganz verschiedenen Formen, auf selbständigen Wegen der Reduktion, als Restbildungen erhalten bleiben.

Ein Gebilde, das noch eine ganz besondere Berücksichtigung erfordert, ist dann der *Processus basipterygoideus*, der zur Artikulation des *Pterygoideums* (vermittelt einer dem *Palatoquadratbogen* entstammenden Knorpelplatte) an dem neuralen Cranium dient.

Bei Amphibien scheint er nirgends ausgebildet zu sein.

Um seine Herkunft verständlich zu machen, ist das Verhalten des *Palatoquadratbogens* der *Anamnia* zum neuralen Cranium ins Auge zu fassen. Bei den Amphibien zeigt der *Palatoquadratknorpel* bekanntlich vier typische Fortsätze: *Processus oticus*, *Processus palatobasalis*, *Processus ascendens*, *Processus pterygoideus*. Von diesen ist der *Processus oticus* bei den Sauriern nicht mehr vorhanden, dagegen wurden der *Processus ascendens* und der *Processus pterygoideus* von mir nachgewiesen (1891a). Mit Rücksicht darauf, dass die *Cartilago articularis*, durch die das *Os pterygoideum* am *Processus basipterygoideus* der Schädelbasis artikuliert, genetisch dem *Palatoquadratbogen* angehört, kann wohl als ziemlich sicher angesehen werden, dass diese Artikulation eine besondere Form der Verbindung darstellt, die zwischen dem *Processus palatobasalis* und der Schädelbasis schon bei Anamniern besteht. Der *Processus basipterygoideus* selbst ist dann als eine besondere Anpassung der Schädelbasis an diese Verbindung aufzufassen. Von den Momenten, die für die vergleichende Morphologie dieses Forsatzes von Bedeutung sind, erwähne ich noch folgende: 1. Das *Parasphenoid*,

das bei den Sauriern ähnlich wie bei vielen Amphibien eine T-Form besitzt, lagert sich mit seinem Querarm an die Ventralfläche der beiderseitigen Fortsätze. 2. Über die Ventralfläche der Schädelbasis, medial von der Wurzel des Fortsatzes läuft der R. palatinus des N. facialis nach vorn. 3. Durch die spätere Verwachsung des Parasphenoids mit dem verknöcherten Processus basipterygoideus kommt ein knöchern umwandeter Kanal an der Schädelbasis zustande, der Canalis Vidianus der Autoren. 4. Das Ganglion Trigemini liegt in einiger Entfernung dorsal und kaudal von dem Fortsatz, und von den Trigeminiästen zieht der erste nach vorn dorsal über den Fortsatz hinweg, während die beiden anderen direkt nach aussen verlaufen, hinter dem Antipterygoid vorbei. 5. Die V. cardinalis anterior liegt dorsal von dem Fortsatz. Diese Punkte werden von Bedeutung sein bei dem Vergleich der Orbitalregion der Saurier mit der bei den Säugern, zu der wir uns nun wenden.

Bei dem Versuche, die orbitale Region des Craniums bei Sauriern und Säugern mit einander zu vergleichen, zeigen sich mehr und auffallendere Übereinstimmungen, als man zu erwarten geneigt sein dürfte, andererseits aber auch ein wichtiger Unterschied, auf den bisher wohl noch nicht genügend geachtet wurde. Die Betrachtung geht am zweckmässigsten von der Fossa Hypophyseos aus, die ein leicht bestimmbares Gebiet darstellt. Dass die sie hinten begrenzende Crista sellaris, wie sie bei dem Chondrocranium der Saurier (und auch bei dem der Vögel) vorkommt, der Sattelsehne des Säuger-Craniums entspricht, ist allgemein anerkannt; beide entsprechen dem mittleren Schädelbalken Rathkes.

Der Mangel eines dem Chondrocranium angehörigen Bodens der Hypophysengrube bei der Eidechse ist eine Besonderheit, die für den Vergleich nicht weiter in Frage kommt.

Direkt vergleichbar sind ferner die Foramina optica. Auch bei manchen Säugern kommt bekanntlich ein Zusammen-

fluss der beiderseitigen Öffnungen, ähnlich wie bei der Eidechse vor. Eine Besonderheit ist bei der Eidechse die beträchtliche Ausdehnung der Fenster auf Kosten der umgebenden Wandmassen des Craniums, eine Erscheinung, die dem allgemeinen leichten Spangengebäude des Craniums entspricht. Das „Subiculum infundibuli“ entspricht seiner Lage nach etwa dem Tuberculum sellae, die Pila metoptica der hinteren Begrenzungsspanne des Foramen opticum am Orbitosphenoid des Säugerschädels. Dass an ihrer Stelle bei Säugern manchmal eine sehr breite Lamelle vorhanden ist, kommt nicht in Betracht; bei anderen Säugern und beim Menschen z. B. ist die fragliche Brücke schmal, spangenartig. Sind diese Vergleiche richtig, so entspricht das Solum suprasettale der Saurier dem Orbitosphenoidanteil (der Ala orbitalis) des Chondrocraniums der Säuger. Durch die schon vorhin ausführlich behandelte Thatsache, dass bei vielen Säugern von dem Orbitosphenoidknorpel aus eine schmale oder breite Knorpelspanne, *Taenia marginalis* zur dorsalen Kante der Ohrkapsel zieht, wird dieser Vergleich gesichert. Es ward schon bemerkt, dass bei den Säugern, denen jene Spanne noch zukommt, sich das Frontale und das Parietale auf sie stützen. Wo die Spanne selbst verloren gegangen ist, wie z. B. beim menschlichen Cranium, ist die laterale Spitze, in die sich der kleine Keilbeinflügel auszieht, eine letzte Andeutung ihrer einstigen Existenz. (Jacoby beobachtete beim menschlichen Primordialcranium noch einen besonderen Fortsatz der Ala orbitalis, den er als Ausdruck der ehemaligen Verbindung mit der „Parietalplatte“ auffasst. Der Abbildung nach zu urteilen, scheint dieser Fortsatz der späteren hinteren Spitze der Ala orbitalis zu entsprechen.) In der Anlagerung des Frontale an den vorderen Rand des Orbitalflügels beim Menschen erkennen wir noch das alte Verhältnis des Frontale zum dorsalen Rande der Seitenwand des Chondrocraniums in der vorderen Orbitalregion. Nur hat die starke Entwicklung des Stirnhirns diese ursprüngliche Seitenwandpartie

ganz in die Horizontale umgelegt, und ihr freier Rand hat eine andere Verlaufsrichtung angenommen. Viele Säuger bieten in der steileren Aufrichtung der Ala orbitalis noch ein ursprünglicheres Verhalten dar.

Möglicherweise ist in dem Processus clinoides anterior der Säuger eine Andeutung der Taenia parietalis media zu sehen, doch kann ich darüber noch nichts Bestimmtes aussagen. Dagegen ist der sich ebenfalls aufdrängende Gedanke, dass der Processus clinoides posterior der Säuger der Pila prootica der Saurier entsprechen könnte, darum wohl von der Hand zu weisen, weil sowohl der Verlauf des N. oculomotorius und des N. trochlearis, wie auch die Lage des Foramen caroticum zu den fraglichen Fortsätzen bei Sauriern und Säugern verschiedenen sind.

Die wichtige Frage, die sich nun erhebt, und die bisher, wie es scheint, noch nie speziell diskutiert worden ist, ist dann die, ob ein Teil der Schädelseitenwand, wie sie bei Amphibien und Sauropsiden besteht, dem Alisphenoidteil des Säugerschädels, also der Ala temporalis des Chondrocraniums entspricht.

Von den Teilen der orbitalen Schädelseitenwand, die sich bei Sauriern finden, kommt hierfür wohl keine in Betracht. Am nächsten läge es noch, an die Pila prootica zu denken, aber der Nervenverlauf spricht dagegen. Das Trigeminalganglion liegt bei der Eidechse in der grossen Incissura prootica, hinter der Pila prootica, und von ihm gehen die drei Äste aus, ohne weiterhin zu einem Abschnitt der Schädelseitenwand in Beziehung zu treten. Sie sind vom Ganglion aus „extrakraniell“ gelagert.

Ganz anders bei den Säugern. Hier gehen von dem interdural gelagerten Ganglion Trigemini aus der erste und zweite Ast des Trigemini noch „intrakraniell“ über die Wurzel der Ala temporalis nach vorn, um entweder gemeinsam durch die Fissura orbitalis superior oder getrennt, durch die Fissur (R. I.)

und ein besonderes Foramen rotundum (R. II) auszutreten. Nur der R. III verlässt gleich nach seinem Abgang vom Ganglion den Schädelraum, entweder durch das Foramen ovale, oder durch die Spalte zwischen der Ala temporalis und der Ohrkapsel, also etwa entsprechend der Stelle, wo bei Sauriern (und auch bei Amphibien) der Austritt aller drei Äste erfolgt.

Dass hier eine Schwierigkeit vorliegt, haben frühere Autoren wohl schon empfunden. Beweis dafür ist der Umstand, dass schon mehrfach die „Columella“ der kionokranen Saurier oder das „Antipterygoid“, wie ich den fraglichen Knochen zu nennen vorgeschlagen habe, für das Alisphenoid angesprochen worden ist. Diese Vorstellung wurde teils in der Form geäußert, dass hier eine morphologische Homologie vorliege, teils in der, dass nur eine funktionelle Vertretung bestehe.

Rathke (1839 a) denkt an eine wirkliche morphologische Gleichwertigkeit: „Bei den Eidechsen zeigt sich der hintere Keilbeinflügel zuletzt nur als ein dünnes Knochenhäutchen (Columella nach Cuvier) und ein vorderer Flügel fehlt ganz . . .“ Leydig — um nur einige der hauptsächlichsten Autoren anzuführen — spricht nur von einem physiologischen Ersatz (1872, S. 25): „Erwägt man dies, so können wir uns geneigt finden, anzunehmen, dass anstatt wohl entwickelter, knöcherner Alae magnae und parvae ein physiologischer Ersatz gegeben sei, einmal in dem Vorhandensein der Columella, dem bekannten senkrechten Stützknochen zwischen Flügelbein und Scheitelbein, und dann noch in später zu gedenkenden Verknöcherungen der allgemeinen Körperbedeckung“¹⁾.

Eine Homologisierung des Antipterygoid mit dem Alisphenoid ist aber unmöglich, da ersteres Skelettstück, wie ich nachge-

1) Auch Baur hat einmal erklärt, dass die „Columella“ nichts anderes ist wie das Alisphenoid der Crocodilia, und später diese Ansicht dahin geändert, dass bei den Krokodilen die Columella mit dem Alisphenoid verschmolzen sei. Hier handelte es sich aber immer nur um einen Vergleich mit dem Alisphenoid der Krokodile. Darauf komme ich später zurück.

wiesen, genetisch dem Palatoquadratum zugehört und dem Processus ascendens des Palatoquadratum bei den Amphibien entspricht. Auch verläuft der erste Trigeminusast medial von dem Antipterygoid, während der zweite und dritte Ast hinter dem Knochen hinweg ziehen; es würde also nur für den ersten Ast sich ein ähnliches Verhalten ergeben, wie es der erste Ast in Bezug auf das Alisphenoid bei den Säugern zeigt.

Wir finden in der in Betracht kommenden Gegend des Saurier-Schädels nur noch einen, bisher nicht genauer behandelten Skeletteil, den sogenannten Processus basipterygoideus. Berücksichtigt man nur das Saurier-Cranium als Vertreter des Sauropsiden-Craniums, so spricht in der That sehr viel dafür, dass in dem Processus basipterygoideus der Saurier die Ala temporalis der Säuger zu sehen ist.

Fassen wir die einzelnen Vergleichspunkte genauer ins Auge.

1. Die Abgangsstelle des Processus basipterygoideus von der Schädelbasis bei den Sauriern besitzt dieselbe Lage zur Hypophysengrube, wie die der Ala temporalis bei den Säugern. Beide Fortsätze finden sich in basaler Lagerung.

2. Der R. palatinus des N. facialis bei den Sauriern zieht ventral vom Keilbein, medial von der Wurzel des Processus basipterygoideus — der R. petrosus superficialis major, sein Homologon bei den Säugern, zieht ventral vom Keilbein, medial von der Wurzel der Ala temporalis nach vorn.

3. Ein Einwurf, den man gegen den Vergleich des Processus basipterygoideus der Saurier mit der Ala temporalis des Säuger-Craniums erheben könnte, wäre der, dass jene Bildung bei den Sauriern als ein verhältnismässig unbedeutender Fortsatz, von geringer Ausdehnung, erscheint, während die Bezeichnung Ala magna dem zum Vergleich herangezogenen Abschnitt des Säuger-Craniums eine bedeutende Grössen-Entwicklung zuerkennt. Indessen ist es ja ganz bekannt, dass gerade diese letzte Bezeichnung der Ala temporalis für sehr viele Säuger-Schädel gar nicht

zutrifft, dass vielmehr bei zahlreichen Formen das Alisphenoid an Grösse weit hinter dem Orbitosphenoid zurückbleibt. Und zwar sind es ganz besonders die niederen Formen unter den Säugern, bei denen dieses der Fall ist. Wie ausserordentlich gering entwickelt die Ala temporalis bei manchen Säugern ist, lehren die Abbildungen, die Spöndli, Decker, Parker von den Schädeln verschiedener Säuger geben. Aber auch in der Ontogenese des menschlichen Chondrocraniums sind anfangs die Alae temporales kleiner als die Alae orbitales, wie schon Spöndli gefunden und Jacoby bestätigt hat. Gegenbaur bemerkt die gleiche Thatsache bereits in der ersten Auflage seines Lehrbuches der menschlichen Anatomie (1883): „Die ungleiche Volumenfaltung der Alae orbitales und Alae temporales, die sie als kleine und grosse Keilbeinflügel unterscheiden liess, ist eine Eigentümlichkeit des Menschen und steht mit dem Anteile der Alae temporales an der Begrenzung der Schädelhöhle im Konnex. Bei den meisten Säugetieren sind die Alae temporales kaum Alae magnae zu nennen, bei vielen sind sie bedeutend kleiner als die Alae orbitales. Auch beim Menschen drückt sich die Anpassung ihres Umfangs an die Volumenfaltung des Gehirns in dem erst nach der Geburt erreichten, proportionalen Verhalten zu der Alae orbitales aus.“ Somit sind wir berechtigt, in der Ala temporalis des Säuger-Craniums einen Abschnitt des Craniums zu sehen, der sich bei den Säugern in progredienter Entwicklung findet, offenbar im Anschluss an die Entfaltung des Gehirnes, vor allem des Temporalhirns. Und so werden wir denn auch in der geringen Grössen-Entwicklung des Processus basipterygoideus der Saurier einen Grund nicht gegen, sondern für den Vergleich mit der Ala temporalis der Säuger sehen dürfen.

4. Der Processus basipterygoideus der Saurier nimmt keinen Anteil an der Begrenzung des Schädelcraniums, während die Ala temporalis dies, wenn auch oft in sehr geringem Masse,

thut. Aber auch dieser Umstand ist kein Gegengrund gegen den Vergleich. In der Ohrgegend der Säuger sehen wir deutlich genug, dass der Begriff „Schädelcavum“ keine identischen Grössen in der Wirbeltier-Reihe bezeichnet, dass das sich vergrössernde Gehirn seine alten Schranken (die Ohrkapseln) überschreitet, und Skeletteile, die früher nicht zur Begrenzung des Schädelcavums beitrugen, zu dieser Aufgabe herangezogen wurden (Squamosum). Dass auch der Processus basipterygoideus, der bei den Sauriern der Artikulation des Palatoquadratbogens dient, eine entsprechende Funktionsänderung durchgemacht hat, ist a priori durchaus nicht absurd; es wird vielmehr aus seiner Form und Anordnung am embryonalen Säuger-Schädel sehr plausibel. Denn, abgesehen von seiner geringen Grösse, liegt er auch von vornherein gar nicht in der gleichen Flucht mit den übrigen Teilen der Schädelseitenwand. Er ist von vornherein basal und horizontal gelagert, steht nur mit der knorpeligen Masse des späteren Sphenoidkörpers in Verbindung, ist aber im übrigen allseitig frei, durch weite Spalten von der Anlage des Orbitosphenoids und der Ohrkapsel getrennt. Auch von der Taenia marginalis, wo eine solche vorhanden ist, ist er durch einen Zwischenraum getrennt (Foramen sphenoparietale Spöndli, Decker). Von dieser wurde aber bereits gezeigt, dass sie einen Rest der alten, ursprünglichen Seitenwand der orbitalen Region repräsentiert. Wie ist nun diese Trennung der Alisphenoidanlage zu verstehen? Zweierlei wäre denkbar: entweder dieser Abschnitt hing früher einmal mit jenen anderen zusammen und wurde im Laufe der Phylogenese von ihnen gelöst und mehr selbständig, oder aber er gehörte anfänglich gar nicht zu den Teilen der Schädelseitenwand und fügte sich erst sekundär in deren Gebiet ein. Letzteres ist offenbar das Wahrscheinlichere, sehen wir doch, dass gerade die primitiveren Säugerformen den Fortsatz in sehr geringer Grössenentwicklung, d. h. ganz besonders weit von den anderen Teilen getrennt, besitzen.

Sehr bedeutungsvoll fällt hier auch der Umstand ins Gewicht, dass die Wurzel der Ala temporalis bei den Säugern von der eigentlichen Begrenzung des Schädelraumes, nämlich der Dura mater, durch eine Anzahl Gebilde getrennt ist, sodass man da, wo der fragliche Skeletteil auf eine geringe Grösse (gewissermassen auf diesen Wurzelabschnitt) beschränkt bleibt, von einer Beteiligung an der Begrenzung des Cavum cranii gar nicht sprechen kann.

So finde ich an einer Serie durch einen embryonalen Maulwurfschädel die Ala temporalis nur als wenig umfängliche Knorpelschale, der das bereits extradural gelagerte Ganglion Trigemini aufruht. Durch dieses wird der Forsatz selbst von der Dura und damit von dem Schädelcavum getrennt. Ähnliches zeigt ein Mäuse-Embryo. Hier beteiligt sich also die Ala temporalis ebensowenig an der Begrenzung des Cavum cranii, als es der Processus basipterygoideus der Saurier thut. Dass er beim Säuger später das Schädelcavum, wie es an dem der Dura beraubten Schädel erscheint, begrenzen hilft, ist die Folge seiner sekundären Verbindung mit den Nachbarteilen.

5. Zu Gunsten der Annahme, dass die Ala temporalis der Säuger auf einen Schädelteil zurückzuführen ist, der bei den Vorfahren der Säuger noch nicht an der Begrenzung des Schädelcavums beteiligt war, spricht nun auch der Umstand, dass eben durch jene Voraussetzung eine Anzahl sonst unverständlicher Momente ihre Erklärung findet. Dies gilt zunächst von dem Verlaufe der Trigeminusäste bei den Säugern. Freilich verhalten sich die Trigeminusäste der Saurier zum Processus basipterygoideus etwas abweichend von jenen. Der erste Ast des Trigeminus läuft über den Fortsatz hinweg nach vorn, der zweite und dritte kommen aber in keine nähere Beziehung zu ihm, sondern verlaufen, nachdem sie das Ganglion verlassen haben, hinter dem Antipterygoid nach aussen. Das Verhalten des ersten Trigeminusastes zum Processus basipterygoideus würde somit

ohne weiteres dem des R. ophthalmicus zur Wurzel der Ala temporalis bei den Säugern entsprechen, dagegen würde das Verhalten des zweiten und dritten Trigeminusastes bei den Säugern eine Erklärung verlangen. Aber diese wäre wohl nicht schwer zu geben. Da bei den Säugern das Antipterygoid fehlt, so wird der zweite Trigeminus-Ast unabhängig von dem dritten und dass er sich dann in seinem Verlaufe mehr dem ersten Aste anschliessen muss, ist als die ganz einfache Folge des Vorrückens der Orbitae und der damit verbundenen Umgestaltung des Gesichtes aufzufassen. Bekanntlich geht aber bei nicht wenigen Säugern der zweite Trigeminusast in Begleitung des ersten durch die Fissura orbitalis superior aus dem Schädelcavum, sodass auf die Bildung eines besonderen Foramen rotundum kein grosses Gewicht zu legen wäre. Die Trennung des Foramen rotundum von der Fissura orbitalis superior ist auch in der Ontogenese eine späte Erscheinung. Auch der Einschluss des dritten Trigeminusastes in ein besonderes Foramen ovale bei den Säugern kann als Hindernis für den angedeuteten Vergleich nicht in Frage kommen, da bei vielen Säugern eine Trennung des Foramen ovale von dem Foramen lacerum anterius gar nicht besteht, und das Foramen ovale nur einen Ausschnitt am hinteren Rande der Ala temporalis darstellt. Erst ganz kürzlich hat v. Bemmelen (1899) wieder hervorgehoben, dass bei Ornithorhynchus das Petrosium durch eine sehr grosse Lücke, ein sehr grosses Foramen ovale, vom Alisphenoid getrennt wird. Auch ontogenetisch läuft bei den Säugern anfangs der dritte Ast des Trigeminus zwischen der Ohrkapsel und dem Hinterrande der Ala temporalis, und wird erst später in ein Foramen der letzteren eingeschlossen. In diesen Erscheinungen äussert sich also ebenfalls die Ala temporalis der Säuger als eine progrediente Bildung.

Die Möglichkeit aber, den Verlauf der drei Trigeminusäste bei den Säugern zu verstehen, unter der Annahme, dass die Ala temporalis der Säuger aus dem als Processus basipterygoi-

deus bei den Sauriern fungierenden Skeletteil hervorgegangen ist, muss wohl zu Gunsten dieser Annahme sprechen.

Für dieselbe muss aber auch sprechen, dass dadurch die Fissura orbitalis superior der Säuger verständlich wird. Dass diese eine besondere Einrichtung des Säugerschädels ist, ist bekannt und ihre eigentümliche weit vorgeschobene Lage, lateral vom Foramen opticum, spricht durchaus gegen die Vermutung, dass sie etwa lediglich aufzufassen sei als entstanden aus einer Verschmelzung der bei niederen Vertebraten mehr oder minder selbständigen Austrittsöffnungen der Augenmuskelnerven und des ersten, resp. des ersten und zweiten Trigeminiastes, wie das Cuvier annahm. Die Stellen, an denen die genannten Nerven bei den Säugern in die Dura eintreten, entsprechen ihrer ganzen Topographie nach viel mehr den Austrittsstellen der Nerven aus dem Chondrocranium der niederen Vertebraten. Es erfährt so auch der lange interdurale Verlauf der durch die Fissura orbitalis superior austretenden Nerven seine Erklärung: diese interduralen Verlaufsstrecken entsprechen extrakranialen Strecken bei den niederen Vertebraten.

Auch der Verlauf der wichtigeren Gefässe zu den fraglichen Skeletteilen sei noch kurz berührt. Bei dem Eidechsenembryo tritt von vorn nach hinten dorsal über den Processus basipterygoideus hinweg die V. cardinalis (anterior), in der Hauptsache die Fortsetzung der starken V. orbitalis inferior. Diese Dinge sind von Grosser und Brezina eingehend und exakt behandelt worden. Der wichtigste Punkt ist der, dass die V. cardinalis anterior bei der Eidechse ausserhalb des Schädelraumes bleibt, soweit derselbe durch das Spangengerüst des Chondrocraniums begrenzt wird. Hinter dem Processus basipterygoideus liegt die Vene der ventral-lateralwärts gekehrten Unterfläche der Basalplatte an. Das homologe Gefäss der Säuger läuft aber, wie Salzer vom Meerschweinchen darstellt, intrakranial und anfangs medial von den Anlagen der Gehirnnerven.

Auf die genaueren Einzelheiten der Umbildung kann hier nicht eingegangen werden, namentlich ist für unsere Frage der Umstand, dass die *V. cardinalis anterior* der Saurier nicht genau dem *Sinus cavernosus* entspricht, wie er sich beim Meerschweinchen bildet, von minderer Bedeutung. Die Hauptsache ist eben, dass die *V. cardinalis anterior* der Säuger, nach Bildung des Schädelskelettes (der *Ala temporalis*) als intrakranial gelagertes Gefäss erscheint, während sie bei den Sauriern zeitlebens „extrakranial“ bleibt. Der Grund wird durch die von mir vertretene Anschauung sofort klar: die Ausdehnung der Schädelhöhle bei Sauriern und Säugern ist eben unter jener Voraussetzung nicht gleich; die orbitale Seitenwand des *Chondrocraniums* der Saurier entspricht nicht dem *Alisphenoidteil* des Säugerschädels. Das Gebiet zwischen jener orbitalen Schädel-Seitenwand und dem *Processus basipterygoideus*, das bei Sauriern extrakranial liegt, ist bei den Säugern als mittlere Schädelgrube dem *Cavum cranii* zugeteilt¹⁾.

1) Die prinzipiell gleiche Erklärungsweise macht das Verhalten des „*Sinus cavernosus*“ bei den Schildkröten verständlich, dessen Lage, „intrakraniell“, neben der *Sella turcica*, von Bojanus beschrieben ist. Grosser und Brezina weisen darauf hin, dass dieser *Sinus* wohl dem *V. cardinalis anterior* der Saurier entspricht und fügen hinzu: „Dass das Gefäss bei *Lacerta* extrakraniell liegt, mag seinen Grund darin haben, dass bei dieser Form die Hirnschale gegen die Orbita zu nur von der *Dura* gebildet wird und Knochen fehlt; bei anderen Formen mag dieser sich immerhin lateral von dem Gefässe gebildet haben, das ja auch hier vom Gehirne durch eine Lamelle der *Dura* geschieden ist“. Auf Grund einer Serie durch einen embryonalen Kopf von *Chelone midas* kann ich berichten, dass das fragliche Gefäss, resp. der *Sinus*, ausserhalb des *Chondrocraniums* verläuft, aber dorsal von dem *Pterygoid* und medial vom *Processus descendens* des *Parietale*. Es liegen hier also Verhältnisse vor, die sehr interessant sind: es ist ausserhalb des eigentlichen *Chondrocraniums* noch eine Art Vorraum vorhanden, der nicht der Schädelhöhle angehört, wofern man deren Gebiet als durch das *Chondrocranium* begrenzt ansieht. Aber dieser Raum wird sofort dem Schädelraum zugezählt werden, wenn man das *Chondrocranium* nicht mit berücksichtigt und nur den knöchernen Schädel betrachtet. Hier freilich beteiligt sich das *Parietale* und das *Pterygoid* an der Begrenzung des „Schädelraumes“. Es ist mir nicht bekannt, und vermutlich bestehen auch keine speziellen Angaben darüber, in wie grossem Um-

Etwas anders stellt sich das Ergebnis bei einem Vergleiche des Verlaufes der *A. carotis cerebialis*. Die Umwandlung, die hier anzunehmen ist, entspricht mehr der, die der *N. oculomotorius* und *N. trochlearis* erfahren haben. Die Eintrittsstelle der *A. carotis* in den Schädelraum ist bei Sauriern und Säugern ziemlich identisch. Bei den Sauriern läuft dann die *A. carotis* nach ihrem Durchtritt durch das Foramen caroticum neben dem Gehirn nach vorn und giebt weiter vorn eine *A. ophthalmica* ab, die mit dem *N. opticus* aus der Schädelhöhle austritt. Das ist also schon prinzipiell der gleiche Verlauf wie bei den Säugern, und die Lage des Gefässes neben dem Keilbeinkörper bei den letzteren wird als im Zusammenhang mit der starken Entfaltung des Gehirnes stehend aufzufassen sein.

Erweist sich der hier diskutierte Vergleich bei weiterer Prüfung als zutreffend, so werden wir in der Orbitalregion bei den Säugern etwas Ähnliches zu konstatieren haben, wie in der Auditivregion: eine Vergrösserung des Schädelcavums durch Einbeziehung von früher extrakranial gelagerten Gebieten. Wir werden zu dem Schlusse gelangen, dass bei den Säugern die alte ursprüngliche Seitenwand des Chondrocraniums, wie sie bei niederen Vertebraten vorhanden war, in der Hauptsache verschwunden und nur noch in Resten vorhanden ist. Als solche Reste sind zu nennen: der *Processus clinoides anterior* und, wo sie vorhanden, die *Taenia marginalis*. Nach der Reduktion dieser alten Seitenwand (man könnte sie *Clinoidwand* nennen) ist ein Fortsatz des Neurocraniums, der ursprünglich zu anderem

fange die Knorpelmassen der orbitalen Schädelseitenwand bei den einzelnen Schildkrötenformen zeitlebens erhalten bleiben, aber es wäre ja vielleicht denkbar, dass diese Knorpelpartieen bei einigen Formen ganz reduziert wären, und dann würde ein Untersucher die Ausdehnung der Schädelhöhle in dieser Gegend naturgemäss bis an den *Processus descendens* des Parietale angeben, wie das ja von den Untersuchern des trockenen Schildkrötenschädels thatsächlich geschieht. Hier zeigt sich eben, dass der Begriff „Schädelhöhle“ kein konstanter in der Wirbeltierreihe ist und einer näheren Spezifizierung bedarf.

Zwecke entstand, unter Wechsel seiner speziellen Bestimmung, zum Schutz des sich ausdehnenden Gehirnes herangezogen worden. Diese neue Aufgabe wird für ihn zugleich der Anstoss zu neuer progredienter Entwicklung, die er in der Reihe der Säuger, im Anschluss an die Volums-Entfaltung des Gehirnes, durchmacht. An Stelle der Clinoidwand entsteht die Alisphenoidwand. Beachtung verdient noch, dass auch in der Orbitalregion, wie in der Labyrinthregion, das Squamosum zum seitlichen Abschluss der Schädelhöhle herangezogen wird.

Der ganze hier vorausgesetzte Vorgang wird durch die Vergrösserung des Gehirnes bei den Säugern ohne weiteres verständlich; er ist prinzipiell der gleiche, wie der, der zum Schwund der Decke des Chondrocraniums schon bei niederen Vertebraten führt.

Ich verkenne gar nicht, dass eine Anzahl Punkte an der obigen Betrachtungsweise Zweifel erwecken können. Zunächst wird man Einspruch erheben gegen die Zurückführung eines Skelettstückes der Säuger auf ein solches der Saurier. Mit Recht; aber dieser Einwand wird abgeschwächt durch den Hinweis darauf, dass auch Hatteria den fraglichen Fortsatz besitzt.

Ferner werden die Verhältnisse der orbitalen Schädelseitenwand bei Krokodilen und Vögeln ganz besonders zu berücksichtigen sein. Bei beiden besteht eine ausgedehntere Schädelseitenwand vor der Ohrkapsel; sie verknöchert als „Alisphenoid“. Was hier am meisten in Betracht kommt, ist, dass bei Krokodilen und Vögeln der zweite und dritte Ast des Trigeminus durch ein Foramen austreten, das der Lage nach dem Foramen prooticum der Saurier entspricht, während der erste Ast des Trigeminus sein besonderes Foramen in der Schädelseitenwand besitzt. Das ist jedenfalls sehr bemerkenswert, denn wie hier sich zwischen dem ersten Trigeminusaste und den beiden anderen Ästen eine trennende Spange gebildet hat, so könnte ja schliess-

lich auch die Vereinigung des ersten und zweiten Astes, d. h. die Loslösung des zweiten vom dritten Aste bei den Säugern irgendwie durch neue Spangenbildung erklärt werden. Und dann könnte die Ala temporalis der Säuger doch noch auf die alte Seitenwand der prootischen Gegend zurückgeführt werden. Ich gebe das zu; doch würde alsdann auch der intrakranielle Verlauf der Vena cardinalis anterior bei den Säugern noch durch besondere Spangenbildung erklärt werden müssen.

Ein dritter Einwurf wäre der, dass auch den Säugern ein Processus pterygoideus des Chondrocraniums zukommt (die äussere Lamelle des Flügelfortsatzes des Keilbeins) und dass dieser wohl zunächst als homolog dem Processus basipterygoideus der Saurier in Frage kommt. Auch dieser Einwand ist gewiss wohl begründet und ich bin vorläufig nicht imstande, ihn als hinfällig zu erklären. Wenn die Ala temporalis des Säugercraniums dem Processus basipterygoideus der Saurier zu vergleichen ist, so muss man notgedrungen den Processus pterygoideus bei den Säugern für eine Neubildung erklären, und dazu wird man sich um so schwerer entschliessen, als ja der Processus basipterygoideus der Saurier schon dieselbe Bedeutung besitzt, wie der Processus pterygoideus der Säuger: eine Anlagerungsstätte für das Pterygoid zu bieten. Dass diese Anlagerung bei den Sauriern lateral, bei den Säugern medial von dem Fortsatz erfolgt, wäre dabei von untergeordneter Bedeutung. Dieser Punkt erfordert also ganz besondere Untersuchung. So ist also erst von der Herbeischaffung weiteren Beobachtungsmateriales eine definitive Klarstellung der nicht ganz einfachen Verhältnisse der orbitalen Schädelseitenwand zu erwarten. Immerhin werden, so hoffe ich, die obigen Überlegungen zeigen, dass hier ein Problem vorliegt, und sie enthalten wohl auch schon die hauptsächlichsten Punkte, die bei seiner Inangriffnahme zu berücksichtigen sein werden.

Vorderer Teil der Orbitalregion.

Das Verständnis des Skelettes der vorderen Orbitalregion hat nicht minder Schwierigkeiten gemacht, als das der hinteren Hälfte, und besonders ist es das Interorbitalseptum, das eine Erklärung erfordert. Über seine Bedeutung sind in der älteren Litteratur mehrere Vermutungen geäußert worden, allerdings meist ohne schärfere Präzisierung der Frage. Einige derselben werden später noch zur Sprache kommen; nur die treffenden Bemerkungen Rathkes von 1839 seien hier schon angeführt. Rathke (1839a, S. 8), beobachtete, dass bei den über den Amphibien stehenden Tieren die paarigen Schädelbalken in einer grösseren oder geringeren Strecke eng aneinander rücken und untereinander verschmelzen. Weiterhin stellte er auch schon fest, dass bei den Tieren, bei denen sich die Augen sehr stark vergrössern, wie namentlich bei den Vögeln und Eidechsen, diese, nämlich die Augen, sich gleichzeitig sehr nahe kommen und so den vorderen Teil des Gehirnes dadurch, dass sie ihn in die Höhe heben, immer mehr von einem Teile der paarigen und bereits in einer kürzeren oder längeren Strecke verschmolzenen Balken des Schädels entfernen. „Infolge davon aber wächst von diesem Teile, nachdem er die Verschmelzung erfahren hat, als eine unmittelbare Fortsetzung von ihm eine mit ihren Flächen senkrecht stehende Platte in die Höhe, die eine Scheidewand zwischen den Augen darstellt und die entweder ganz aus Knorpelsubstanz besteht oder zum Teil auch hautartig wird.“

Damit ist zweifellos der richtige Gesichtspunkt angegeben, von dem aus die Bildung des Septum interorbitale verständlich wird; nur möchte ich die Frage nach der Herkunft des Septum-Materiales noch etwas schärfer präzisieren.

Zunächst mag daran erinnert werden, was auch schon Rathke bekannt war, dass ein Septum interorbitale nicht nur

bei Sauropsiden, sondern auch bei Teleostiern besteht, natürlich nicht als ein Ausdruck einer näheren Verwandtschaft beider, sondern nur als Zeichen dafür, dass die gleichen formgestaltenden Einflüsse auf das Kopfskelett beider Gruppen ausgeübt wurden. Wie ist aber dann die Bildung des Septum rein formal zu verstehen, wie sind die tropidobasischen Cranien von den homalobasischen herzuleiten? (Über diese Bezeichnungen vgl. oben S. 491.)

Ich habe mich über diesen Punkt schon früher einmal (1898) kurz geäußert und betont, dass man zwei Auffassungen hegen könne: entweder ist das Septum als eine durchaus neue Bildung zu betrachten, die unter dem vordersten Abschnitt der eigentlichen Schädelhöhle neu entstanden ist — und dann würde ihre Herkunft eine besondere Untersuchung nötig machen, oder aber das Septum ist aufzufassen als eine neue Form, in der das alte Skelettmaterial der vorderen Orbitalregion des homalobasischen Vorfahren-Schädels uns entgegentritt — in diesem Falle wären die mechanischen Momente zu ermitteln, die eine solche Umformung zu Wege gebracht haben.

Es ist wohl nicht zweifelhaft, dass die letztere der beiden Auffassungen die natürlichere und richtigere ist, dass also das Septum interorbitale zu betrachten ist als eine Bildung aus dem Material, das bei den homalobasischen Schädeln die unteren Partien beider Seitenwände nebst dem entsprechenden Boden-Abschnitt bildete.

Als das mechanische Moment, das die Umformung bedingte, müssen wohl die Augen angesehen werden, die auch Rathke in Beziehung zu der Bildung des Septums brachte. Doch möchte es ratsam sein, die beiden Momente, die Grösse und die Lagerung der Augen, auseinander zu halten. Für den Einfluss der Grösse der Augen spricht der Umstand, dass bei den Formen mit umfänglicheren Augen das Septum interorbitale höher ist, als bei denen mit kleineren Augen. Leydig (1872, S. 76) giebt an, dass der Augapfel bei *Anguis* eine etwas geringere Grösse

besitzt als bei *Lacerta* und dass schon bei gleichaltrigen Embryonen diese Verschiedenheit der beiden Gattungen sich sehr bemerkbar mache: „Es quellen alsdann die Augen bei der Eidechse äusserst stark hervor, was nicht der Fall ist bei der Blindschleiche.“ Damit stimmt dann vollkommen überein, dass das Septum interorbitale bei *Anguis* erheblich niedriger ist als bei *Lacerta*. Die grösste Höhe erreicht das Septum wohl bei den Vögeln und hier sind bekanntlich auch die Augen durch ganz besondere Grösse ausgezeichnet. Bei Amphibianen mit ihren reduzierten Augen fehlt das Septum fast ganz.

Daneben muss aber, wie angedeutet, die Lage der Augen noch als ein besonderes Moment für sich betrachtet werden. Es könnten ja auch sehr grosse Augen neben einem homalobasischen Cranium gelagert sein. Aber alsdann würden sie eine sehr starke Verbreiterung des Kopfes im transversalen Durchmesser bedingen, etwa wie bei den Amphibien. Man wird somit noch nach einem Moment zu fragen haben, das die Annäherung beider Augen aneinander in der Mittellinie als zweckmässig erscheinen lässt. Hier werden verschiedene Punkte zu berücksichtigen sein: die Gesamtform des Kopfes, die im Zusammenhang mit dem Aufenthalt und der Fortbewegung, sowie die Form und Länge der Kiefer, die in Zusammenhang mit den Bedingungen der Nahrungsaufnahme zu betrachten sind. Eine wie grosse Bedeutung aber auch immer den genannten Momenten zukommen mag, so bleibt doch wohl so viel gewiss, dass die Augen und ihre umgebenden Teile die unmittelbare Ursache für die Ausbildung des Septum interorbitale abgeben, die somit als eines der prägnantesten Beispiele für die Bildsamkeit des chondroblastischen Materiales angesehen werden muss.

Eine wichtige Frage wäre dann die, ob auch bei den Säugern irgend ein Abschnitt des Craniums auf ein Septum interorbitale zurückgeführt werden muss. Die Frage könnte, mit Rücksicht auf die Kausalmomente, die das Septum geschaffen,

zunächst absurd erscheinen. Denn bei den Säugern stellen sich ja die Augen anders ein, als bei den Sauropsiden; sie rücken immer mehr nach vorn an die Seiten der Nasenhöhle, also an die Seite der Ethmoidalgegend des Chondrocraniums, sodass die „Orbitalregion“ des Chondrocraniums die Berechtigung, diesen Namen zu führen, streng genommen, verliert¹⁾. Es könnte somit widersinnig erscheinen, nach einem Septum interorbitale zu suchen. Indessen, in dem Verhältnis, das zwischen den Weichteilen und dem von ihnen formal beeinflussten Skelett besteht, ist das „cessante causa cessat effectus“ durchaus nicht absolute Regel. Die Ausbildung irgend einer besonderen Gestaltung an irgend einem Teile des Skelettes wird ihrerseits wieder andere Veränderungen, in der Anordnung und Lagerung anderer Skelett- und Weichteile, Wechsel in den architektonischen Verhältnissen u. s. w. zur Folge haben, die nicht immer ohne weiteres wieder aufgegeben werden können. Durch Anpassungen an neue Bedingungen, durch Wechsel der ursprünglichen Bedeutung kann dann irgend eine Bildung fixiert bleiben, auch wenn die primären Bedingungen, die sie in die Erscheinung riefen, längst zu wirken aufgehört haben. Und so ist allerdings die Frage berechtigt, ob auch am Säugerschädel noch ein als Septum interorbitale aufzufassender Teil besteht, ob also der Säugerschädel sich von

1) Deshalb darf natürlich der Begriff „Orbitalregion“ am Säugerschondrocranium nicht etwa anders gefasst werden, als an den übrigen Cranien; er muss nach wie vor die Gegend zwischen der Labyrinth- und der Nasalregion bezeichnen. Es würde eine bedenkliche Verwirrung der Begriffe geben, wollte man am Chondrocranium der Säuger etwas Anderes damit bezeichnen; der obere Teil der Nasenhöhle bei den Säugern entspricht nicht etwa einem Interorbitalseptum. Die Seitenwand der Nasenhöhle bei Sauropsiden liegt an der Stelle der Lamina papyracea der Säuger. Gegen die Bezeichnung der Orbitalregion des Säugercraniums als Sphenoidalregion ist natürlich nichts einzuwenden. — Diese ganze Betrachtung zeigt wieder deutlich, dass die Beziehungen zwischen Skelett und Weichteilen nicht starr und unveränderlich sind, sondern dem Wechsel unterworfen. Daher die Schwierigkeit, Ausdrücke zu schaffen, die allen, den primären wie den sekundären Beziehungen der Skeletteile gerecht werden.

einem tropidobasischen oder direkt von einem homalobasischen Cranium herleitet.

Das Septum der Nasenkapsel bei den Säugern kann als Interorbitalseptum natürlich nicht ohne weiteres in Frage kommen, da ja auch die Reptilien und die Amphibien ein knorpliges Nasenseptum besitzen, und so würde höchstens die Frage zu untersuchen sein, ob bei den Säugern das sich höher entfaltende Geruchsorgan die alten Grenzen der Nasenkapsel nach hinten hin überschritten hat. Darüber vermag ich zur Zeit nichts auszusagen. Aber es besteht allerdings an der Basis des Säuger-Craniums ein Abschnitt, der bei der Frage nach der Existenz eines Interorbitalseptums Berücksichtigung verdient: die Knorpelmasse, die später durch den vorderen Keilbeinkörper ersetzt wird. Die Lage dieser Masse, die Bildung einer „Crista sphenoidalis“ und eines „Rostrum sphenoidale“, die starke Annäherung beider Foramina optica¹⁾ aneinander, der Umstand, dass die Basis der vorderen Schädelgrube in einer höheren Etage liegt als die der mittleren Grube — alles das weist wohl darauf hin, dass in der That das Säuger-Cranium den tropidobasischen Cranien zuzuzählen ist.

In der Litteratur sind hin und wieder Versuche angestellt worden, die Orbitalregion der Saurier mit der der Säuger zu vergleichen. Freilich ist dabei nicht immer genügend die topographische Bedeutung der einzelnen Abschnitte von der Natur der sich ihrer bemächtigenden Ossifikations-Centra unterschieden worden. Cuvier erwähnt, dass bei den Sauriern die Seitenwand der Schädelhöhle zwischen dem Felsenbein und dem Septum interorbitale häutig sei und nur eine verschieden ausgebildete Verknöcherung enthalte, die den Temporal- und Orbitalflügel

1) Es ist gar nicht unwahrscheinlich, sondern im Gegenteil, eher das Wahrscheinlichere, dass die einander stark genäherten Foramina optica bei den Säugern den primären Zustand repräsentieren, und dass dann wieder eine Entfernung von einander stattgefunden hat.

repräsentiere (Oss. foss. 4e éd. Tome X, p. 3 sq.). Diese Verknöcherung ist die verknöcherte *Pila metoptica*, wie aus der einige Seiten später (S. 19) folgenden Angabe hervorgeht, dass sie das Opticusloch von hinten begrenze. Ferner erwähnt Cuvier, dass innerhalb des Septum interorbitale verschiedene Verknöcherungspunkte vorkommen und zählt diese dem Ethmoid zu.

Stannius (1856, Amphibien, S. 49 ff.) betrachtet das Os prooticum als Ala temporalis und schreibt es dem hinteren Keilbeinsegmente zu. Das Skelett der ganzen Orbitalregion fasst er dann als eine „das vordere Keilbeinsegment und das Ethmoidsegment repräsentierende“ Strecke, die Verknöcherung hinter dem Foramen opticum als Os sphenoidum anterius auf. Das Septum interorbitale betrachtet er als dem Ethmoidalsegment angehörig. Leydig (1872) unterscheidet am erwachsenen Schädel ein hinteres Keilbein und ein vorderes Keilbein, als vorderen Keilbeinkörper (Präsphenoid) den vorderen Schenkel des Os parasphenoidum auffassend. Dies ist die alte, auf Rathke (1839) zurückdatierende Anschauung. Vom hinteren Keilbein heisst es bei Leydig: „Das hintere Keilbein zeigt einen breiten Körper, Basisphenoid; in einem beiderseits nach oben gerichteten schmalen Fortsatz möchte ich den Anfang des hinteren oder grossen Flügels, Alisphenoid, und in einem im Knorpel der Augenscheidewand befindlichen, nach hinten vom Sehnerven liegenden kleinen Knochen eine etwelche Vertretung des vorderen oder kleinen Flügels, Orbitosphenoid, erblicken.“ Der erwähnte, nach oben gerichtete Fortsatz, den Leydig dem Alisphenoid vergleicht, ist wohl die *Pila prootica*. Dass sie, meiner Ansicht nach, als Repräsentant des Alisphenoids nicht in Frage kommt wurde oben auseinandergesetzt. Dagegen kann ich mich mit Leydigs Auffassung vom Orbitosphenoid für eher einverstanden erklären.

Leuckart (1876) sieht in dem Septum interorbitale die miteinander verwachsenen vorderen Keilbeinflügel.

Eine sehr treffliche Darstellung der Augengegend der Saurier hat M. Weber 1877 gegeben. Über die uns hier interessierende Frage resümiert sich Weber folgendermassen: „Die vordere häutige Begrenzung der Hirnhöhle, die sich nach oben in den Kanal für die N. olfactorii fortsetzt, ist einem Orbitosphenoid gleich zu setzen und enthält Überreste dieses Knochens in Form von Verknöcherungen hinter dem Foramen opticum. Nach unten steht dasselbe in Verbindung mit einem Präsphénoid, welches eine Fortsetzung des Basisphénoid darstellt und ohne Grenze in das eigentliche Septum interorbitale übergeht. In letzterem ist im übrigen ein Ethmoid zu suchen.“ In Bezug auf das Orbitosphenoid stimme ich mit M. Weber vollkommen überein; bei dem Versuche, das Septum interorbitale der Saurier im Säugerschädel wieder zu erkennen, wird zu berücksichtigen sein, dass das Septum in seiner hohen Ausbildungsform durchaus nicht allen Sauriern zukommt, dass bei den Säugern der vordere Teil des Keilbeinkörpers das Gebiet ist, das zunächst dem Septum interorbitale der Saurier topographisch entspricht und dass vorläufig wohl nicht gesagt werden kann, ob auch ein Teil der Lamina perpendicularis (resp. des embryonalen Septum narium cartilagineum) bei den Säugern auf das Septum interorbitale der Reptilien zurückzuführen ist.

Parker hat anfangs (in der *Morphology of the Skull* 1877) den von mir Solum suprasedale genannten Abschnitt nebst der Pila metoptica für den Orbitosphenoidteil (im Sinne des Säuger-Craniums) erklärt, und die Verknöcherung, die bei erwachsenen Lacertilien in der Pila metoptica auftritt, für eine Orbitosphenoid-Ossifikation. Die „membranöse“ Wand zwischen Ohrkapsel und Opticus-Fenestra hielt er gewissermassen für einen Ersatz des fehlenden Alisphenoid. Später (1879) ändert er diese Anschauung insofern, als er nun die mittlerweile gefundenen knorpeligen Bänder der Seitenwand in der hinteren Orbitalregion inklusive der Spange hinter dem Opticus für den Alisphenoidteil des

Schädels hält und die letztgenannte Spange bei der erwachsenen Eidechse geradezu als „the bony part of the main alisphenoidal bar“ nennt. Als Orbitosphenoidanteil betrachtet er nun nur noch das Solum suprasedale.

Siebenrock (1894), der in seiner schönen Darstellung des Lacertier-Craniums auch die knorpeligen Teile der Orbitalregion mit berücksichtigt, fasst die knorpeligen und knöchernen Teile in der häutigen Schädelwand als Repräsentanten des „Orbitosphenoids“ auf, an dem verschiedene „Äste“ unterschieden werden. Dagegen betrachtet er das Solum suprasedale, da es zur Stütze des Canalis olfactorius dient, als Cartilago ethmoidalis und negiert die Vergleichbarkeit mit dem Orbitosphenoidteil. Das knorpelige Septum interorbitale nennt er Präsphänoideum und gibt damit wohl die topographisch richtige Deutung.

Auf Anführung weiterer Anschauungen in der Litteratur glaube ich verzichten zu können.

V. Regio ethmoidalis.

Die Nasenhöhle der Reptilien ist schon vielfach Gegenstand der vergleichenden Betrachtung gewesen, und dabei sind auch die Skelettbildungen mit berücksichtigt worden. Indessen muss man wohl sagen, dass die Mannigfaltigkeit in der Konfiguration der knorpeligen Kapsel bisher noch sehr viel weniger bekannt und in ihrer Bedingtheit erkannt ist, als die Verschiedenheiten in der Ausbildung des Geruchsorganes selbst. Der Grund dafür ist einmal in der Schwierigkeit der Untersuchung zu sehen, da die Form der Kapsel doch nur durch Rekonstruktionen deutlich erkannt werden kann, andererseits darin, dass das Nasenskelett meist von dem übrigen Schädel getrennt behandelt wurde, lediglich in seinen Beziehungen zu dem eingeschlossenen Organ. Das Nasenskelett ist aber eben so gut ein Teil des Schädels, wie es die Ohrkapseln oder die Umwandlung der Schädelhöhle selbst

sind, und zudem noch ein ganz besonders wichtiger, weil an ihn sich die Knochen des Kieferapparates unmittelbar anlagern. Sicherlich sind eine ganze Anzahl von Veränderungen, zunächst am Nasenskelett, weiterhin aber auch in der allgemeinen Konfiguration des ganzen Geruchsorganes, auf extrakapsulär wirkende Momente zurückzuführen.

Eine Anzahl sehr wichtiger Erwägungen in diesem Sinne sind neuerdings von Seydel sowie von E. Fischer angestellt worden.

Der erwähnte Gesichtspunkt muss meines Erachtens schon in Frage kommen, wenn die Lageveränderung des Geruchsorganes, die Unterschiebung unter den vordersten Teil des Gehirnschädels, erklärt werden soll. Die Überlagerung und Überwachsung der Nasenregion durch das Stirnhirn kommt ja erst bei den Säugern in Betracht, aber schon bei den Reptilien liegt das Geruchsorgan nicht mehr rein vor dem Cavum cranii, sondern schiebt sich unter dasselbe herunter. Die Ebene der Fenestra olfactoria bei der Eidechse liegt etwa horizontal, bei den Amphibien steht sie vertikal. Das kann doch wohl nicht durch ein selbständiges Wachstum der Lobi olfactorii erklärt werden, sondern muss auf anderen Ursachen beruhen¹⁾.

Wir werden auch hier wieder auf das Septum interorbitale geleitet, dessen Ausbildung allerdings geeignet ist, die veränderte Situation des Nasenskelettes verständlich zu machen. Vergewärtigt man sich, von dem Zustande bei den Amphibien ausgehend, die allmähliche Entstehung des Septum interorbitale unter der fortschreitenden Vergrößerung der Augen, so leuchtet ein, dass ein Modus, um den maxillaren Zahnbogen, der sich

¹⁾ Dass ich die Verhältnisse bei den Reptilien von denen bei den Amphibien, und nicht etwa von denen bei Selachiern, wo das Geruchsorgan auch schon ventral vom vordersten Teil der Schädelhöhle liegt und auch die Ebene der Fenestra olfactoria nicht steil vertikal steht, ableite, bedarf wohl keiner Begründung.

an die Nasenkapsel anlegt, am Mundhöhlendache und im Niveau des Quadrato-Mandibulargelenkes festzuhalten, in einer Abknickung der Nasenhöhlenachse gegeben ist. Was darunter zu verstehen ist, wird aus der Betrachtung der Fig. 3, die das Chondrocranium im Profil darstellt, klar werden. Man sieht dabei auch, dass schon die Achse des vordersten Teiles der Schädelhöhle diese Abknickung zeigt: während sie bis zu dem Solum suprasentale also der höchsten Erhebung des Septum interorbitale

nach vorn hin aufsteigt, steigt sie von hier aus wieder ziemlich steil nach vorn abwärts. Die Nasenkapselachse setzt diese Richtung fort. (Als Achse der Nasenkapsel kann man dabei etwa die Verbindungslinie zwischen der Fenestra olfactoria und der Apertura nasalis externa betrachten; doch möchte ich damit nicht etwa einen bestimmten Begriff einführen.) Die in der angegebenen Richtung gezogene cerebro-nasale Achse zeigt also eine scharfe Knickung auf der Höhe des Septum interorbitale, im Gegensatz zu den Amphibien, wo sie geradlinig verläuft.

Die Umstellung der Ebene der Fenestra olfactoria aus der steilen vertikalen Stellung in die horizontale ist nur eine Teilerscheinung dieser Veränderung.

Die erörterte Umänderung kann weder durch eine primäre Veränderung des Geruchsorganes, noch durch eine solche des Gehirnes erklärt werden; sie ist mittelbar eine Folge der Vergrößerung der Augen und unmittelbar eine Folge der Art, wie sich der Kieferapparat an die Bildung des Septum interorbitale anpasst¹⁾. Nebenbei sei noch hingewiesen darauf, dass durch das Septum interorbitale eine dünne nachgiebige Stelle in der Mitte des Schädels gebildet und ein schärferer Gegensatz zwischen den beiden voluminöseren Abschnitten vorn und hinten geschaffen

1) Ich hatte absichtlich gesagt, jene starke Knickung der cerebro-nasalen Achse sei ein Modus der Anpassung an das Septum interorbitale; es sind auch andere denkbar und wohl auch realisiert. Das ist ja eben der Begriff der Dimensionen.

wird. Die Annullierung der sich daraus ergebenden nachteiligen Folgen für den Kieferapparat, durch besondere Ausbildung der Knochen des Pterygopalatin-, des Postorbital- und Jugalbogens, wird um so leichter erfolgen, wenn das Nasenskelett so weit als möglich zurückgeschoben wird, wie das eben durch jene Abknickung der Achse erreicht wird. Dieser Gesichtspunkt dürfte besonders für das Verständnis des Säugerschädels Beachtung verdienen.

Ähnliche Erwägungen machen es verständlich, dass die Vergrößerung des Geruchsorganes bei den Reptilien, auf der seine höhere funktionelle Ausbildung gegenüber den Amphibien beruht, vor allen Dingen im vertikalen Durchmesser erfolgt. Darauf, dass dies im Zusammenhang mit der Konfiguration des Gesamtschädels steht, hat schon Seydel (1896) hingewiesen.

Von Einzelheiten in der Konfiguration des Nasenskeletts möchte ich nur einige Punkte erörtern, da es vorläufig noch sehr schwer ist, einen allgemeinen Überblick darüber zu erlangen.

Am Septum nasi bietet ein gewisses Interesse die leichte Verdickung im Gebiete der Zona annularis der Kapsel. Sie wurde im ersten Teile erwähnt. Ihre Bedeutung liegt darin, dass auf ihr der mediale Rand des Os septomaxillare aufrucht. Bei der erwachsenen Eidechse ist die Verdickung weiter, zu einer niedrigen Leiste, ausgebildet. Auf den ersten Blick könnte man in dieser Leiste des Septum dieselbe Bildung erkennen, die neuerdings wieder von Seydel bei Emyden genauer beschrieben worden ist. Sie ist hier stärker ausgebildet und springt in die „mediale Grenzfalte“, die vom Septum aus in das Lumen der Nasenhöhle einragt, vor. Als näher begründet aber möchte ich diesen Vergleich durchaus nicht aussprechen; manche Besonderheiten legen mir noch eine andere Deutung nahe, über die ich indessen vorläufig noch nichts Näheres äussern möchte. Dagegen ist auf die Beziehung jener Leiste der Saurier zu dem Septo-

maxillare die Aufmerksamkeit zu lenken. Ich habe früher die Vermutung geäußert, dass das Septomaxillare der Saurier, dessen Herkunft bisher rätselhaft ist, wohl dem Skelettstück zu vergleichen sei, das bei Anuren in der Nasenhöhle sich findet und von Dugès als „le cornet“, von Born als Lacrimale bezeichnet wurde. Ich nannte es „Intranasale“. Dies Intranasale nun liegt bei *Rana* mit seinem medialen Rande der knorpiligen Lamelle an, die ich als *Lamina superior* der *Crista intermedia* bezeichnet habe, und die vom Septum ausgeht. Es darf somit wohl daran gedacht werden, dass jene septale Leiste bei den Sauriern auf eine schon ältere Bildung zurückzuführen ist¹⁾.

1) Im übrigen möchte ich diese Gelegenheit zu einer kurzen Bemerkung über das Septum nasi der Amphibien benutzen. Ich habe seiner Zeit (1893) mit Rücksicht auf die selbständige ontogenetische Entstehung des Septums bei *Rana* das Septum für eine besondere Bildung erklärt, die mit den seitlichen Anlagen der Nasenkapseln nichts zu thun hat, hatte also gemeint, dass den Nasenkapseln der Anuren eine eigene Innenwand fehle. Damit schloss ich mich auch an die von Born vertretene Vorstellung an, dass der Zustand der Nasenkapseln, wie ihn etwa Triton zeigt (selbständige Innenwand der Nasenkapsel jeder Seite, und Trennung der beiderseitigen Kapseln durch einen Internasalraum), ein primärer sei, von dem aus sich der bei den Anuren erst abgeleitet habe. Es sollten also, nach jener Vorstellung, bei den Anuren die eigenen Innenwände der Nasenkapseln verloren gegangen, und statt ihrer als Neubildung das von vornherein unpaare mediane Septum aufgetreten sein. Das bei vielen Urodelen vorhandene Septum glaubte ich dann anders deuten zu können, — dieser Punkt wurde indessen nicht weiter ausgeführt. Von jener Anschauung bin ich schon sehr lange zurückgekommen. Sie suchte den Bildern gerecht zu werden, die sich bei dem ersten Sichtbarwerden der knorpiligen Skelettteile zeigen. Je mehr ich an anderen Teilen des Schädels die grosse formale Anpassungsfähigkeit des chondroblastischen Materiales kennen lernte, um so mehr befestigte sich mir die Anschauung, dass das Septum der Anuren substantiell dasselbe ist, wie die Innenwände beider Nasenkapseln bei den Salamandriden. Die differente Art, wie in der Ontogenese beide Bildungen auftreten, kann dagegen nicht in Frage kommen. Ich stimme jetzt durchaus der Anschauung von Peter bei (1898), d. h. ich betrachte auch das solide Septum als primitives Verhalten und die Ausbildung des Internasalraumes als das sekundäre, bedingt durch die Entwicklung der Intermaxillardrüse. Mit Bezug auf die seinerzeit von Born angeführten Argumente und die Vorstellung einer allmählichen Medialwärtswanderung der Nasenhöhlen aus ihrer ursprünglich seitlichen Lage, sei nur darauf hingewiesen, dass schon bei Selachiern (ich stütze mich auf Befunde bei *Mustelus vulgaris*) ein unpaares, dünnes Septum nasi vorhanden ist.

Sehr mangelhaft ist bisher unsere Einsicht in das Wesen der Veränderungen, die das Skelett der Decke, der Seitenwand und des Bodens der Nasenkapsel durchmacht. Inwieweit Kontinuität und Lückenhaftigkeit der Kapsel als das ursprüngliche oder das sekundäre aufzufassen ist, wird sich nur im jedesmaligen speziellen Falle, unter Vergleichung eines ausgedehnteren Materiales, entscheiden lassen. Darauf ist aber jedenfalls im allgemeinen zu achten, dass das Knorpelcranium durchaus nicht an allen Teilen gleichmässig sich verändert, auch durchaus nicht überall im Rückgang sich befindet, sondern in seinen einzelnen Regionen sich selbständig anpasst und auch progredienter Entwicklung fähig ist. Gerade die Nasenkapsel ist ein solches Gebiet, in dem progressive Bildungen vorkommen — ich brauche hier nur an die Ethmoturbinalia oder an die komplizierten Ausbildungen der äusseren Nase bei Säugern zu erinnern. Es braucht somit durchaus nicht die kontinuierlichere Kapsel die phylogenetisch ursprünglichere zu sein.

An der Nasenkapsel von *Lacerta* kommt eine Anordnung zum Ausdruck, die nicht ohne tiefere Bedeutung zu sein scheint und auf die ich daher kurz hinweisen möchte: man kann nämlich drei Zonen von knorpeligen Skeletteilen unterscheiden, eine vordere, mittlere und hintere, die demnach durch zwei ausgedehntere Spaltbildungen von einander getrennt werden.

Die vordere Skelettzone umschliesst die vordere Nasenkuppel und umgibt mit besonderen Fortsätzen die *Apertura nasalis externa*; sie ist ferner durch das *Foramen apicale* ausgezeichnet, durch das der *R. medialis nasi* des *Trigeminus* die Nasenkapsel verlässt. Diese vordere Zone verbindet sich mit dem Prämaxillare.

Die mittlere Zone wurde als *Zona annularis* bezeichnet, weil hier in einem gürtelförmigen Gebiet eine dorsal, lateral und ventral geschlossene Kapsel vorhanden ist. Sie liegt auf der Grenze des vorderen schmäleren und des hinteren breiteren

Teiles der Nasenkapsel. Ihr Bodenabschnitt ist zu einer flachen Schale für das Jacobsonsche Organ gestaltet; er ruht mit seinem lateralen Teil auf dem Os maxillare superius, mit der medialen Hälfte auch noch auf dem Vomer. Der seitliche Abschnitt der Zona annularis ist das Gebiet, von dem die Muschelbildung ausgeht und dem somit aussen die Glandula nasalis externa anliegt. Schliesslich liegt hier noch, dorsal von dem Eingang zur Muschelhöhle, das Foramen für den R. lateralis nasi (Trigemini). Nach hinten gehen vom Bodenabschnitt der Zona annularis die Cartilago paraseptalis, sowie die Cartilago ectochoanalis ab.

Die hintere Zone endlich umschliesst den hintersten Teil der Nasenhöhle, bildet hauptsächlich den kaudalen Abschluss (Planum antorbitale), umgrenzt die Fenestra olfactoria und entwickelt den langen rückwärts gerichteten Processus maxillaris posterior, der das primordiale Nasenskelett auf das Maxillare superius und das Palatinum stützt. Mit dem Boden der Zona annularis steht das Planum antorbitale in Verbindung durch die Cartilago paraseptalis, die ebenso wie das Planum antorbitale selbst nicht kontinuierlich mit dem Septum zusammenhängt, sondern von diesem durch eine Spalte getrennt wird.

Die soeben in ihren hauptsächlichsten Besonderheiten noch einmal kurz charakterisierten Skelettzonen sind auch schon mehr oder minder deutlich an Nasenkapseln von Amphibien erkennbar. Die Nasenkapsel von Salamandra oder Triton zeigt in ihrer Seitenwand zwei grössere Lücken, eine vordere, in deren Gebiet sich die Apertura nasalis externa (und die Einmündung des Thränennasenganges) findet und eine hintere, durch die der hintere Abschnitt der seitlichen Nasenrinne (Seydel; Kieferhöhle Borns) lateralwärts hervorragt und sich dem Oberkiefer direkt anlegt. Zwischen beiden Durchbrechungen findet sich ein schmaler Seitenwandabschnitt, der mit seinem oberen

Ende von dem Teil der Seitenwand ausgeht, der die Muschel-Einbiegung zeigt und mit seinem unteren Ende in den nur gering entfalteten Boden der Nasenkapsel übergeht. Bis zu dieser Seitenwandspange reicht, worauf Seydel besonders aufmerksam macht, der Teil der seitlichen Nasenrinne, der das Jacobsonsche Organ enthält (Seydel). Infolge des sehr weit nach vorn reichenden Ausschnittes am Boden der Nasenkapsel bei Salamandra oder Triton kommt es nicht zur Bildung einer eigentlichen Zona annularis. Die erwähnte Seitenwandspange von Triton entspricht aber ihrer ganzen Lage nach dem lateralen und basalen Teil der Zona annularis von Lacerta, dem das Jacobsonsche Organ anliegt. Übereinstimmend bei Triton und Lacerta ist auch wieder die Beziehung des oberen Endes jener Spange zu der Muscheleinbiegung der lateralen Wand.

Die vordere und hintere Kuppel der Nasenkapsel von Triton und Lacerta bieten noch viel unmittelbarere Vergleichspunkte. An der vorderen Kuppel zeigen beide das typische Foramen apicale; an der hinteren Kapselpartie die Fenestra olfactoria und das Foramen orbito-nasale (bei Triton; bei Lacerta statt dessen eine Fenestra orbito-nasalis). Hierauf komme ich nachher noch zurück. Die hintere Durchbrechung der Seitenwand der Nasenkapsel von Triton entspricht nicht etwa der Fenestra lateralis nasi von Lacerta — die Fenestra lateralis von Lacerta liegt dorsal von der Muscheleinbuchtung, die Fenestra bei Triton ventral von dieser. Die hintere seitliche Durchbrechung der Kapsel von Triton entspricht vielmehr dem lateralen Teile des grossen Ausschnittes am Boden der Kapsel von Lacerta; spezieller dem Teil dieses grossen Ausschnittes, der lateral von der Cartilago ectochoanalis liegt und hier in die Seitenwand der Nasenkapsel einschneidet. Der Unterschied zwischen Triton und Lacerta liegt nur darin, dass bei Triton jene seitliche Öffnung (sie könnte mit Rücksicht auf die Lage zu der Muschel-Einsenkung als Fenestra infraconchalis bezeichnet werden)

hinten abgeschlossen wird durch eine Knorpelbrücke, die sich von dem Ectochoanalknorpel zu dem hintersten Teil der Seitenwand herüber erstreckt. Auf die Cartilago ectochoanalis komme ich noch zurück.

Was den langen Processus maxillaris posterior von *Lacerta* anlangt, so ist ein solcher auch bei einigen Urodelen ausgebildet (Spelerpes; Wiedersheim); meist fehlt er indessen.

Auch bei *Rana* lassen sich trotz so vieler spezieller Einzelheiten doch wieder jene drei Zonen von Skelettbildungen unterscheiden. Die vordere mit der Apertura nasalis externa und dem Foramen apicale, bietet in der Ausbildung einer Cartilago alaris (inferior) sogar noch grössere Ähnlichkeit mit dem Verhalten bei *Lacerta*. Auch die hintere Zone von *Rana* bietet in der Ausbildung eines langen nach rückwärts gerichteten Processus maxillaris posterior, der sich auf das Maxillare stützt, eine sehr auffallende Übereinstimmung mit *Lacerta*. Auch ein kurzer Processus maxillaris anterior, von dem hinteren dreieckigen Abschnitt der Seitenwand ausgehend, kann bei *Rana* wie bei *Lacerta* konstatiert werden. Der Zusammenfluss des hinteren Fortsatzes bei *Rana* mit dem Processus pterygoideus des Palatoquadratum ist eine Besonderheit, die sich nur bei den Anuren und ausnahmsweise bei Urodelen findet (Ranodon, Wiedersheim). Eine mittlere Skelettzone, Zona annularis, ist bei *Rana* ausgebildet und sogar sehr hoch spezialisiert. Sie wird in ihrem lateralen Abschnitt durch die Cartilago obliqua und das Planum terminale, in ihrem basalen Abschnitt durch den Boden des vorderen Nasenkapsel-Abschnittes, der durch Einfaltungen viele Komplikationen zeigt, gebildet. Er liegt dem Maxillare superius auf.

So ist also eine allgemeine Übereinstimmung in der Anordnung der knorpeligen Skeletteile bei *Lacerta* und den Amphibien nicht zu verkennen.

Einige Einzelheiten seien noch spezieller betrachtet.

Über die Frage nach der Bedeutung der Muschel kann ich kurz hinweggehen. Beachtenswert ist, dass auf dem von mir dargestellten Stadium noch keine geschlossene Muschelröhre besteht, sondern eine richtige Muscheleinfaltung, deren Aditus ventralwärts und nach vorn blickt. Erst später schliesst sich die Spalte ventral und so bleibt nur die nach vorn blickende Mündung der Röhre bestehen. Durch jenen embryonalen Zustand wird die Anschauung von der Bedeutung der Sauriermuschel, wie sie im Anschluss an Borns Auffassung von Seydel (1895, 1896) entwickelt worden ist, noch plausibler: die Muschel erscheint als Einbuchtung der lateralen Nasenkapselwand, die in erster Linie durch ein von aussen her wirkendes Moment, die *Glandula nasalis externa*, bewirkt ist. Allerdings muss ich gestehen, dass mich die Vorstellung von einer aktiven Wirksamkeit der Drüse bei der Erzeugung der Muscheleinfaltung nicht ganz befriedigt. Gerade die Betrachtung des Modelles vom embryonalen Eidechsenencranium legt noch eine etwas andere Auffassung nahe: nämlich die, dass doch die Vergrösserung der Riechschleimhaut als das Primäre aufzufassen ist, und dass das Wachstum des Nasensackes über das Gebiet der Drüsenanlagerung hinweg erfolgte, weil hier eben durch die Drüse ein gewisser Widerstand gegeben ist. Es wäre also der *Recessus extraconchalis* der Nasenhöhle nicht durch die Entstehung der Muschelbildung vom Hauptraum abgetrennt, sondern umgekehrt: durch die Entfaltung des *Recessus extraconchalis* wurde die Partie der Knorpelwand, der die Drüse anliegt, zur Muschel gestaltet.

Die Beziehungen der Reptilienmuschel zum Maxilloturbinale der Säuger erachte ich für so sicher gestellt, dass auf sie nicht eingegangen zu werden braucht. Auf die grosse *Fenestra nasi lateralis* sei aber besonders hingewiesen, mit Rücksicht auf die Kieferhöhle der Säuger, deren Entstehungsort in dieser Gegend zu suchen ist.

Was dann die *Cartilago paraseptalis* (Spurgat) anlangt, so stimme ich auch hierin durchaus mit der von Koeliker, Röse, Spurgat und neuerdings besonders ausführlich von Seydel erörterten Anschauung überein, dass der genannte Knorpel als ein Teil des Bodens der Nasenkapsel aufzufassen ist, der seine Verbindung mit dem Septum nasi verloren hat. Spezieller auf die Amphibien bezogen, entspricht er dem bei *Rana* ganz ansehnlich ausgebildeten Knorpelstreifen, der mit dem unteren Septumrand in kontinuierlichem Zusammenhang stehend die ausgedehnten Bodenabschnitte in der *Zona annularis* und der *Zona posterior* mit einander verbindet. Bei den Urodelen wird er in verschiedener Ausbildung angetroffen; er fehlt auf dem mir zur Verfügung stehenden Modell der Nasenkapsel von Triton. Als charakteristisch für seine Lage ist noch, dass er den Choanenausschnitt am Boden der Nasenkapsel medial begrenzt; er liegt also endochoanal. Mein Modell zeigt ihn in so geneigter Lage, dass eine Fläche des Bandes nach oben und aussen, die andere nach unten und innen blickt. Sein medialer Rand liegt in gleicher Höhe mit dem unteren Rande des Septums. Diese Lage entspricht also sehr gut der Auffassung des Knorpels als eines ursprünglichen Bodenabschnittes der Kapsel. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung tritt insofern eine Änderung ein, als der Knorpel immer steiler aufgerichtet wird, sich, breiter werdend, mit seinem medialen Rande am Septum in die Höhe schiebt und schliesslich mit seiner Ebene durchaus vertikal steht, ganz eng an den unteren Teil des Septums angedrückt. Dies gilt indessen nur von dem hinteren Abschnitt des Knorpels. Der frühere mediale, nunmehr obere Rand der hinteren Hälfte des Paraseptalknorpels berührt dann die vorhin erwähnte *Crista septi*, ja er tritt sogar, wie ich es an einer Serie von einer erwachsenen *Lacerta agilis* finde, in kontinuierliche Knorpelverbindung mit der *Crista*.

Seydel hat wohl zuerst darauf hingewiesen (1896), dass die Loslösung der *Cartilago paraseptalis* vom *Septum* nur eine Teilerscheinung eines Vorganges ist, der zur Loslösung der ganzen hinteren Partie der Nasenkapsel vom *Septum* führt. Die Verhältnisse bei *Lacerta* bestätigen dies vollkommen; auch hier wird das *Planum antorbitale* durch eine Spalte vom *Septum* getrennt. Seydel lässt es unentschieden, auf welche Ursachen dieser Prozess zurückzuführen ist, und ich muss meinerseits gestehen, dass ich ebenfalls die eigentliche Bedeutung der so allgemein bei Amnioten verbreiteten Erscheinung nicht anzugeben vermag. An ein Moment könnte man wenigstens bei den Sauriern denken: nämlich, dass diese Loslösung in einer Beziehung steht zu den Bewegungen des *Maxillare superius* und des *Pterygo-palatinbogens*. Dadurch würde aber die Loslösung bei allen anderen Formen, denen jene Bewegungsmöglichkeit fehlt, unerklärt bleiben.

Dass nicht das *Jacobson'sche Organ* Veranlassung für die Lösung der *Cartilago paraseptalis* vom *Septum* sein kann, liegt auf der Hand, da ja die erwähnte Knorpelspange dem *Jacobson'schen Organ* nur eine kurze Strecke weit anliegt. Im Gegenteil, die Lage des *Jacobson'schen Organes* auf dem Bodenteil der *Zona annularis* kann viel eher als ein Grund dafür angesehen werden, dass dieser Bodenteil in kontinuierlicher Verbindung mit dem *Septum* steht. Seydel hat also sicherlich Recht, wenn er auf die Unabhängigkeit der Entstehung und Entfaltung der *Cartilago paraseptalis* gegenüber dem *Jacobson'schen Organ* besonderen Nachdruck legt. Die Beziehungen, die das *Jacobson'sche Organ* der Säuger zu der *Cartilago paraseptalis* gewinnt, sind sekundär, was natürlich nicht ausschliesst, dass nach Erlangung dieser Beziehungen das Organ selbst wieder formgestaltend auf den Knorpel wirkte. Ich schliesse mich in dieser Auffassung durchaus an Seydel an.

Spezieller vergleichbar ist ferner die *Cartilago ectochoanalis*. Sie gehört zusammen mit jener Bildung, die Seydel bei Urodelen als „Gaumenfortsatz der Nasenkapsel“ beschrieben hat. Dass ich diesen Namen nicht gern annehme, beruht darauf, dass in älteren Darstellungen sehr häufig der *Processus antorbitalis* der Urodelen die Bezeichnung Gaumenknorpel, *Cartilago palatina*, erhalten hat. Über die Bedeutung des Knorpels selbst ist folgendes zu bemerken. Die Bezeichnung „Gaumenfortsatz der Nasenkapsel“ wurde von Seydel (1895) einem Knorpelfortsatz gegeben, der bei den Urodelen sich vom Boden der knorpeligen Nasenkapsel löst, bei *Salamandra maculata* dem Vomer und zum Teil dem *Maxillare superius* aufgelagert ist und dem freien Rande des Gaumenfortsatzes im weiteren Sinne eine Strecke weit zur Stütze dient. Als Gaumenfortsatz (im weiteren Sinne) aber bezeichnet Seydel den plattenartigen Fortsatz, der bei Salamandriden und Anuren von den seitlichen Teilen des Gaumens ausgeht und von der Choane an nach rückwärts den Boden der seitlichen Nasenrinne bildet, also auch die Choane selbst von der Seite her umgreift. Seydel hat scharfsinnig gezeigt, dass das Auftreten des Gaumenfortsatzes bei den Caduibranchiaten die ersten Schritte zur Ausbildung eines sekundären Gaumens bedeutet und daraufhin wurde ja eben die Bezeichnung Gaumenfortsatz von ihm eingeführt.

Dass dieser Gaumenfortsatz der Salamandriden sich in dem von mir als *Cartilago ectochoanalis* bezeichneten Gebilde wiederfindet, wird bewiesen durch die gleichen Beziehungen beider mit einander verglichenen Gebilde zu den umliegenden Teilen. Bei den Salamandriden (*Triton*) liegt sein vorderster Teil ventral von dem medialen Abschnitt der seitlichen Nasenrinne, auf dem *Os maxillare superius*. Weiter rückwärts legt sich der Fortsatz mit seinem medialen Rande auch dem Vomer auf; bei *Triton taeniatus* ruht sein hinterstes Ende, lateral von der Choane, wieder aus-

schliesslich an dem medialen Rande der Gaumenplatte des Maxillare¹⁾.

Den mir bekannten Anuren fehlt der Fortsatz.

Bei *Lacerta* liegt der Fortsatz in ganzer Länge dem Maxillare superius an; das vorderste Stück ruht auf der Gaumenplatte des Maxillare, das hinterste Ende liegt dem medialen Rande dieser Platte an (wie bei *Triton*). Der Fortsatz geht von der Knorpelschüssel des Jacobson'schen Organes aus und zieht am lateralen Umfang des Spaltes nach hinten, der den Eingang zu der am Dache der Mundhöhle befindlichen Rinne, zwischen der eigentlichen Choane und der Öffnung des Jacobson'schen Organes, bildet. Der Eingang zu dieser Rinne wird also aussen durch den Fortsatz begrenzt. Dabei ist er ebenso wie bei Salamandriden dem medialen Rande des „Gaumenfortsatzes“ im weiteren Sinne, d. h. des von der Seite des Mundhöhlendaches her medialwärts vorspringenden Wulstes eingelagert. Bis in das Gebiet der eigentlichen Choane (der „inneren Choane“, Born) reicht er bei *Lacerta agilis* nicht nach hinten; wohl ist dies aber nach Born bei anderen Sauriern der Fall. Bei den Beziehungen der erwähnten Rinne zu der seitlichen Nasenrinne der Amphibien einerseits und zu der ursprünglichen Choane andererseits — es prägt sich in ihr ja noch der ursprüngliche Zusammenhang der Mündung des Jacobson'schen Organes und der eigentlichen Choane aus — kann wohl nicht zweifelhaft sein, dass beide Fortsätze im wesentlichen gleiche Bildungen sind. Die Beziehungen zur Choane veranlassen mich auch zu der Bildung des Namens „*Cartilago ectochoanalis*“.

Nur ein Unterschied könnte noch angeführt werden: bei *Lacerta* löst sich der Fortsatz von der Knorpelschale des Jacob-

¹⁾ Natürlich war auch Born dieser Fortsatz schon bekannt. Born bezeichnet ihn als innere Spange des von hinten her tief gespaltenen knorpeligen Bodens der Nasenkapsel. (1877, S. 51 der Sonderausgabe als Habilitationsschrift.)

sonschen Organes los, bei Triton und Salamandra dagegen sehr viel weiter hinten (vgl. Seydel, 1895, Fig. 13). Sieht man aber genauer zu, so zeigt sich, dass auch bei Triton und Salamandra jener Fortsatz nach vorn hin fortgesetzt ist bis zu dem Abschnitt, der oben als *Zona annularis* charakterisiert wurde und der der Knorpelschale des Jacobsonschen Organes bei der Eidechse entspricht. Ja, diese Fortsetzung besitzt sogar auch die Form einer schmalen Spange, die auf der Gaumenplatte des *Os maxillare superius* und auf dem *Vomer*, ventral von der seitlichen Nasenrinne liegt. Dass diese Spange von Seydel noch nicht dem Ectochoanal- oder Gaumenfortsatz zugerechnet wird, liegt daran, dass weiter hinten noch einmal eine kurze Strecke weit ein knorpeliger Zusammenhang der Spange mit der Seitenwand der Nasenkapsel besteht (hinter der Lücke, durch die sich die seitliche Nasenrinne lateralwärts ausbuchtet). Infolgedessen springt erst von hier aus kaudalwärts der Gaumenfortsatz als wirklich freier Fortsatz vor; seine Abgangsstelle erscheint somit sehr weit nach hinten verlagert und er selbst sehr kurz. Denkt man sich aber bei Triton oder Salamandra die erwähnte hintere Verbindung zwischen der Spange und der Nasenkapsel-Seitenwand fort, so wird das Verhalten ganz gleich dem bei *Lacerta*: die Spange wurzelt vorn an der *Zona annularis* und besitzt dann eine viel beträchtlichere Länge. Mit dieser Auffassung scheint mir ein weiterer Schritt zum Verständnis der verschiedenen Nasenkapsel-Bildungen gethan und ich möchte nur noch darauf hinweisen, dass die starke Verbreiterung des hinteren Abschnittes der *Lacerta*-Nasenhöhle recht wohl ausreichen würde, um die Durchbrechung eines früher hier bestandenen Zusammenhanges zwischen der Seitenwand und jenem bandartigen Bodenabschnitt zu erklären.

Mit diesen Betrachtungen sind wir denn in das Gebiet der hinteren Skelettzone der Nasenkapsel gelangt. Hier nimmt zunächst der *Processus maxillaris posterior* das Haupt-

interesse in Anspruch. Etwas Neues über seine vergleichende Morphologie vermag ich nicht anzugeben; was darüber feststeht, ist schon wiederholt geäußert. Jedenfalls ist er ein Erbstück von den amphibischen Vorfahren der Saurier her, unter denen ihn besonders die Anuren, aber auch einige Urodelen besitzen. Dass seine Verbindung mit dem Processus pterygoideus des Quadratum (Anuren und unter den Urodelen: Ranodon; Wiedersheim) eine alte Bestimmung des Fortsatzes war, dafür spricht manches: so die Knorpelreste bei Urodelen, die darauf hinweisen, dass der Processus pterygoideus des Palatoquadratum weiter nach vorn reichte und auch ähnliche Knorpelreste, die sich bei Lacertiliern (*Lacerta*, *Anguis*) gelegentlich auf dem Os transversum finden. Bei Reptilien ist ein geschlossener Subokularbogen bisher nirgends mehr gefunden worden; der Processus maxillaris posterior stützt nur den hinteren Teil des Nasenskeletts auf das Maxillare superius.

Auch der kurze Processus maxillaris anterior der Pars triangularis der Nasenseitenwand ist bei Anuren schon vorhanden. Vielleicht ist er auf eine frühere Verbindung des hintersten Abschnittes der Nasenkapel-Seitenwand mit der Cartilago ectochoanalis zurückzuführen (s. oben).

Sehr beachtenswert sind dann noch die vereinzelt Knorpelreste, die man bei Eidechsen auf dem Os palatinum liegen findet, und die auch auf den Abbildungen Fig. 1—3 dargestellt sind. Ihr Vorkommen an dieser Stelle wird durch die Umbildungen verständlich, die die Entwicklung des Septum interorbitale im Gefolge hat. Bei den Anuren legt sich an der ventralen Fläche des Antorbitalfortsatzes das Os palatinum an. Bei den Sauriern sehen wir durch das Interorbitalseptum die Schädelhöhle und im Anschluss an sie auch den hinteren Teil der Nasenhöhle in die Höhe gehoben, sodass der freie ventrale Rand des Planum antorbitale sich von der Ebene des Os palatinum entfernt. Jene Knorpelreste sind somit wahrscheinlich als an Ort

und Stelle liegen gebliebene Teile aufzufassen — wobei allerdings noch genauer zu verfolgen sein wird, ob sich innerhalb der Saurier Zustände feststellen lassen, die diesen Prozess noch deutlicher zu illustrieren imstande sind.

Bei den eben angestellten Vergleichen sind lediglich die Zustände bei *Lacerta* mit denen bei Amphibien verglichen, Ausblicke auf die Säuger dagegen vermieden worden, vor allem darum, weil ich dem, was durch eine Reihe ausgezeichneter Forscher auf diesem Gebiete (Zuckermandl, Mihalkovics, Seydel, Killian) besonders in den letzten Jahren geleistet worden ist, nichts neues hinzuzufügen wüsste.

Ein Punkt soll aber doch noch mit ganz besonderer Rücksicht auf die Säuger ausführlicher erörtert werden: Die Art, wie der Übergang des Skelettes der Orbitalregion in das der Ethmoidalregion erfolgt.

Gehen wir von einem Zustande aus, wie ihn die Anuren repräsentieren, so finden wir hier als vorderen Abschluss des Cavum cranii eine vertikale quer stehende Knorpelplatte, die Ethmoidalplatte, die jederseits von der Mittellinie von einem grossen Foramen olfactorium durchbohrt wird. Die Scheidung der Orbita von dem lateralen Teile der Nasenhöhle jeder Seite wird bewirkt durch eine ebenfalls vertikal und querstehende Platte, die Antorbitalplatte, oder, wie Parker sie nennt, die Pars plana¹⁾. Nahe ihrem oberen Rande findet sich dicht neben der Stelle, wo die orbitale Schädelseitenwand an sie an-

1) Ich habe ebenfalls früher, im Anschluss an Parker, die Bezeichnung Pars plana für die Hinterwand der Nasenkapsel gebraucht, glaube aber, dass es richtig ist, diesen Namen aufzugeben. Nachgebildet ist er offenbar dem „Os planum“ der Säuger. In der Osteologie der Säuger wird aber „Os planum“ synonym gebraucht mit Lamina papyracea ossis ethmoidalis (cf. Köstlin, S. 92; Flower-Gadow, S. 120). Offenbar war Parker der Ansicht, dass die Hinterwand der Nasenhöhle der niederen Vertebraten der Lamina papyracea der Säuger entspreche, da beide die Orbita von der Nasenhöhle trennen. Das ist aber nicht richtig; es ist dabei übersehen, dass die Augenhöhlen der Säuger die Nasenhöhle zwischen sich fassen und so durch die

stösst, das Foramen durch das der *R. ophthalmicus* des Trigemini aus der Orbita in die Nasenhöhle tritt, und das ich als Foramen orbito-nasale bezeichnen möchte. Der *R. ophthalmicus* wird durch den Durchtritt durch das Foramen orbito-nasale zum *N. ethmoidalis*, läuft über den *Olfactorius* hinweg und teilt sich in seine zwei typischen Zweige, *R. medialis* und *R. lateralis nasi*.

Die Antorbitalplatte bei *Rana* wird lateralwärts niedriger und geht dann in eine sagittal gestellte, dreieckige Platte über, die nach vorn in einen *Processus maxillaris anterior*, nach hinten in einen *Processus maxillaris posterior* ausläuft. Letzterer geht beim erwachsenen Frosch kontinuierlich in den *Processus pterygoideus* des *Palatoquadratum* über (cf. Gaupp, 1893, Taf. XV, Fig. 25 und 26; und Taf. XVI, Fig. 41).

Bei Urodelen liegen die Verhältnisse, häufig wenigstens, etwas anders. An einem mir vorliegenden Wachsmo-
 dell der Nasenkapsel eines umgewandelten *Triton taeniatus* ist die Antorbitalplatte nicht sehr hoch, das Foramen orbito-nasale liegt nahe ihrem unteren Rande, sodass ventral von dem Foramen nur eine schmale Leiste bleibt, der „*Processus*“ antorbitalis der Autoren. Aussen wird die Antorbitalplatte wieder niedriger,

lateral Wand der Nasenkapsel von der Nasenhöhle getrennt werden. Will man also die „*Pars plana*“ beibehalten, so würde die „*Paries nasi*“ mit diesem Namen zu belegen sein. Besser aber ist es wohl, sie ganz fallen zu lassen. Für die Hinterwand der Nasenkapsel bleibt im „Antorbitalknorpel“ eine sehr gute und alte Bezeichnung. Hauptsächlich wird als Antorbitalfortsatz ein spangenartiger Fortsatz des Urodelencraniums bezeichnet, der das Foramen orbito-nasale d. h. die Eintrittsstelle des *R. ophthalmicus* aus der Orbita in die Nasenkapsel von unten her begrenzt. Über dem Foramen orbito-nasale folgt nur noch eine schmale Partie der Hinterwand. Aufsteigend in der Tierreihe sehen wir nun, wie gerade der ventral von dem Foramen orbito-nasale gelegene Teil der Hinterwand immer höher wird, während der darüber befindliche Teil auf eine schmale Spange reduziert wird. Man kann also nun von einer Antorbitalplatte reden, die sich nach aussen in einen niedrigeren Abschnitt fortsetzt.

zur Aussendung besonderer maxillarer Fortsätze kommt es hier nicht. Die Abbildungen von Wiedersheim und Seydel bieten weiteres Material in Bezug auf die Verhältnisse bei den Urodelen. Das Foramen orbito-nasale erscheint gelegentlich als längliche Fissura orbito-nasalis, deren untere Begrenzung durch eine schmale Knorpelspange gebildet wird (z. B. *Menopoma*, Fig. 24 und 25 bei Wiedersheim). Bei *Siredon* existiert eine eigentliche Hinterwand der Nasenkapsel überhaupt nicht; es ist nur eine schmale Leiste stehen geblieben, die aussen, nach vorn gekrümmt, frei endet, der *Processus antorbitalis* der Autoren. Der *N. trigeminus* tritt über ihr aus der Orbita in die Nasenhöhle. Zur Entwicklung eines *Processus maxillaris posterior* kommt es bei Urodelen nur ausnahmsweise, doch bietet *Ranodon* ein den Anuren ähnliches Verhalten in der Verschmelzung eines solchen Fortsatzes mit dem *Processus pterygoideus* des *Palatoquadratus* (Wiedersheim).

Der Abschluss des *Cavum cranii* gegen die Nasenhöhlen vollzieht sich auch anders als bei den Anuren. Den Tritonen fehlt bekanntlich ein *Septum nasi*; beide Nasenkapseln werden durch einen Internasalraum getrennt und besitzen somit eigene knorpelige Innenwände. Im hinteren Teil der Innenwand jeder Kapsel finde ich bei *Triton taeniatus* eine grosse *Fenestra olfactoria*, mit ihrer Ebene vertikal und sagittal gestellt. So scheint ihre Stellung auch dann zu sein, wenn es auf eine Strecke weit zur Bildung eines knorpeligen *Septum nasi* kommt.

Bei der Eidechse finden wir nun die *Fenestra olfactoria* einerseits sehr gross und ferner fast horizontal gelagert. Die Antorbitalplatte besitzt eine ansehnliche Höhe, erinnert aber im übrigen dadurch sehr an das Verhalten beim Frosch, dass sie in einen *Processus maxillaris posterior* und einen *Processus maxillaris anterior* ausläuft.

Das höchste Interesse nimmt aber das Foramen orbito-nasale in Anspruch. Dasselbe ist zu einer länglichen Fissura

orbito-nasalis umgestaltet; die Spange, die sie dorsal begrenzt und von der Fenestra olfactoria scheidet, ist lang und schmal geworden (*Cartilago spheno-ethmoidalis*). Berücksichtigt man aber die Ausbildung des Septum interorbitale und die Umstellung der Ebene der Fenestra olfactoria, so ist es nicht schwer, sich die Verhältnisse bei der Eidechse von einem Zustande, wie ihn *Rana* zeigt, herzuleiten.

Die starke Vergrößerung der Fenestra olfactoria hat nun auf den Nervenverlauf einen wichtigen Einfluss. Der *R. ethmoidalis* kommt, bei *Lacerta*, nachdem er durch die Fissura orbito-nasalis hindurchgetreten ist, im Bereiche der Fenestra olfactoria in nahe Lagebeziehungen zu den Ästen des *N. olfactorius*, sowie zu dem *Bulbus olfactorius*. Er zieht am lateralen Umfang der Fenestra olfactoria entlang, liegt dabei lateral und ventral vom *Bulbus* und tritt dann mit zwei Ästen dorsal über die *Olfactorius*-zweige hinweg. Auf dem mir vorliegenden Stadium ist er dabei weder von dem dorsalen Umfang des Nasensackes noch von dem vordersten Teil des Schädelcavums irgendwie schärfer abgetrennt; das indifferente Gewebe, in dem er sowie der *Bulbus olfactorius* nebst seinen Ästen liegt, geht unmittelbar aus der Schädelhöhle in den Raum der Nasenkapsel über.

Von diesem Verhalten lässt sich nun das bei den Säugern herleiten. Man kann wohl die veränderte Stellung der Augen bei den Säugern, sowie die Kürze des Abschnittes zwischen dem Foramen opticum und dem Eintritt des *Olfactorius* in die Nasenhöhle als erklärendes Moment dafür ansehen, dass eine besondere *Cartilago spheno-ethmoidalis*, wie sie bei den Sauriern besteht, bei den Säugern (soweit ich die Verhältnisse aus eigener Anschauung und nach den Arbeiten von Spöndli, Decker und Parker kenne) nicht zur Ausbildung gelangt. Wohl aber besteht auch hier eine Verbindung der „Frontalplatte“ Spöndlis, d. h. der knorpiligen Anlage der *Ala orbitalis*, mit dem *Ethmoidal*-skelett, die Decker noch besonders *Commissura orbito-*

ethmoidea nennt. Der vordere Rand der Frontalplatte bis zum Ethmoidalknorpel ist wohl topographisch als der Cartilago speno-ethmoidalis entsprechend aufzufassen. Somit entspricht das Foramen speno-ethmoideum Deckers (Foramen speno-frontale Spöndlis) bei den Säugern der Fissura orbito-nasalis bei den Sauriern¹⁾. Damit stimmt überein, dass diese Fissur auch bei den Säugern (— ich habe diesen Punkt an *Mus musculus* festgestellt —) den R. ethmoidalis aus der Orbitalhöhle in die Nasenhöhle leitet.

Der Lamina cribrosa der Säuger entspricht dann nur der Teil der Fenestra olfactoria der Saurier, der von dem Nasenseptum, dem Nasendach und dem dorsalen freien Rande der Antorbitalplatte umgrenzt wird. Die bei den Säugern hier auftretenden knorpeligen Brücken zwischen den Olfactoriusästen, die eben die Lamina cribrosa schaffen, müssen als neue Bildungen angesehen werden. Der zwischen den beiden Fenestrae olfactoriae der Saurier frei anstehende Septumrand hat wohl den Ausgang für die Bildung der Crista galli bei den Säugern abgegeben.

Mit dem Resultat, dass die Knorpelbrücken der Lamina cribrosa zwischen den Olfactoriusästen als sekundär anzusehen sind, ist aber das Rätsel, das die Lamina cribrosa umgiebt, noch nicht gelöst. Das viel Auffallendere liegt in dem Ort, wo dieser Knorpel auftritt. Denn er bildet sich so, dass dadurch der N. ethmoidalis eine Strecke weit aus der Nasenkapsel ausgeschlossen und dem Schädelcavum zugeteilt wird. Die Fissura orbito-nasalis stellt ja, wie wir gesehen, die primäre Verbindungsöffnung zwischen

¹⁾ Ich gebrauche hier im Interesse allgemeiner Gültigkeit der Bezeichnungen eine etwas andere Nomenklatur, als Spöndli und Decker. Spöndlis „Foramen spenofrontale“, das schon von Decker in ein „Foramen speno-ethmoidales“, umgewandelt wurde, nenne ich Fissura orbito-nasalis, weil die Spalte aus dem Foramen pro N. ophthalmico, das bei Amphibien aus der Orbita direkt in die Nasenhöhle führt (und das auch am besten als Foramen orbito-nasale bezeichnet wird), hervorging. Die darüber befindliche Knorpelspanne heisst dann wohl besser Cartilago speno-ethmoidalis, wegen der Natur der verbundenen Skelettabschnitte.

Orbita und Nasenkapselraum her, und der Abschnitt des Nerven im Gebiet der weiten Fenestra olfactoria bei den Sauriern oder über der Lamina cribrosa bei den Säugern entspricht somit einem bereits intra-nasokapsulär gelagerten Abschnitt bei den Amphibien. Würde es sich bei der Bildung der Lamina cribrosa der Säuger einfach um eine Zerlegung des alten, primären Foramen olfactorium handeln, so müssten die Knorpelbalken zwischen dem R. ethmoidalis und der Dura auftreten, also, auf die Verhältnisse bei *Lacerta* bezogen, in der Ebene, die begrenzt wird durch den scharfen Rand des Septum, die Decke der Nasenkapsel und den Rand der Cartilago sphenio-ethmoidalis. Sie treten aber in einer tieferen Ebene auf, in einer Ebene, deren Niveau bestimmt ist durch den dorsalen Rand der Antorbitalplatte nach Abzug der Cartilago sphenio-ethmoidalis. Die Bildung der Crista galli kann als eine unmittelbare Folge dieser Niveau-Verschiebung angesehen werden: die Ebene der Lamina cribrosa schneidet nun von dem Septum nasi den obersten Teil ab und weist auch ihn dem Schädelcavum zu.

So komme ich also zu einem Resultate, das, soweit mir bekannt, bisher noch nicht ausgesprochen worden ist. Die Ebene der Lamina cribrosa bei den Säugern entspricht nicht der Ebene des Foramen olfactorium der niederen Vertebraten; es darf also auch bei niederen Vertebraten, ganz abgesehen von der vielfachen Durchbohrung, nicht von einer Lamina cribrosa die Rede sein. Die Lamina cribrosa ist eine Neubildung bei den Säugern, die näher dem Nasensacke liegt, als die Ebene des ursprünglichen Foramen olfactorium. Diese letztere Ebene ist auch am Säuger-Chondrocranium noch zu bestimmen: sie ist (vgl. die Spöndlischen Abbildungen) zu legen durch den frei anstehenden dorsalen Rand des Septum nasi, durch den vorderen Rand der Anlage der „Ala parva“ bis zu deren Übergang in das Nasenskelett (immer nach der Spöndlischen Nomenklatur) und durch den hinteren Rand der Decke der Nasenkapsel. Durch die ge-

nannten Grenzen wird eine grosse Fenestra olfactoria umgeben. Wohl zu unterscheiden davon ist die Fenestra cribrosa, deren Niveau durch den dorsalen Rand der Hinterwand der Nasenkapsel bestimmt ist. Auch hier besteht ontogenetisch bei den Säugern eine Fenestra, die erst sekundär in einzelne Foramina zerlegt wird. Aus den Abbildungen bei Decker ist auch zu ersehen, dass die Bildung der Lamina cribrosa, also der Knorpelbälkchen zwischen den Olfactoriuszweigen, vom dorsalen Rande der Nasenkapsel-Hinterwand ausgeht.

So wird es verständlich, dass der R. ethmoidalis bei den Säugern aus der Nasenkapsel ausgeschlossen wird, entsprechend einem Abschnitte seines Verlaufes, der bei niederen Vertebraten bereits intrakapsulär liegt.

Die Fissura orbito-nasalis der Säuger entspricht der Fissura orbito-nasalis der Saurier und dem Foramen orbito-nasale der Amphibien.

Auch hier bieten sich also bei näherem Zusehen ganz auffallende Übereinstimmungen zwischen Sauriern und Säugern. Das eigentümliche Verhalten des R. ethmoidalis bei den Säugern, sein Übertritt von der Orbita auf die Lamina cribrosa und sein intrakranieller Verlauf finden durch die Zustände bei den Sauriern ihre Erklärung. Diese Punkte müssten unverständlich bleiben, wenn man sie von den Zuständen bei Amphibien direkt ableiten wollte¹⁾.

¹⁾ Soweit mir bekannt, hat nur Gegenbaur (1871) das eigentümliche Verhalten des R. ethmoidalis der Säuger zu erklären versucht. Gegenbaur nimmt an, dass jene auf der Lamina cribrosa verlaufende Strecke des Nerven die ist, die bei den Selachiern in einem Kanale des Craniums verläuft, und der Eintritt in die Nasenkapsel (bei den Säugern) entspricht dem Verlaufe auf der Oberfläche der Nasenkapsel der Selachier. — Inwieweit diese Zurückführung des N. ethmoidalis (nasociliaris) der Säuger auf den oberflächlich verlaufenden Endabschnitt des N. ophthalmicus der Selachier richtig ist, vermag ich im Augenblick nicht zu entscheiden; vor allem würde das Verhalten der Nasenäste des Ophthalmicus bei den Selachiern (Gegenbaur schildert¹⁾ auch einen Orbitonasalkanal, durch den ein solcher Ast in die Nasenhöhle tritt) noch speziell zu verfolgen sein.

Dritter Teil.

Ergebnisse.

Die vergleichende Betrachtung des Eidechsen-Chondrocraniums hat eine Anzahl neuer Thatsachen ergeben, die für das Verständnis des Amnioten-Craniums von Bedeutung sind und andererseits eine Reihe von allgemeinen, das Chondrocranium der Wirbeltiere überhaupt betreffenden Gesichtspunkten schärfer hervortreten lassen. Die wichtigsten Ergebnisse und Folgerungen, soweit sie das Amniotencranium betreffen, möchte ich hier noch einmal zusammenstellen. Ich verzichte dabei auf eine Wiederholung der speziellen Bau-Eigentümlichkeiten des Chondrocraniums der Eidechse, da dieselben schon anderwärts zusammengestellt wurden. Eine Erörterung der allgemeinen, das Chondrocranium der Wirbeltiere betreffenden Gesichtspunkte gedenke ich an anderer Stelle zu geben.

1. Die kranio-vertebrale Verbindung bei *Lacerta* kann in vier Teile zerlegt werden, eine axiale (unter Vermittlung der Chorda zustande kommende), eine median-ventrale und zwei laterale. Schon am unverknöcherten Chondrocranium setzen sich die beiden lateralen Partien des Condylus occipitalis von der median-ventralen Partie ab. Bei den Säugern kommt es nur zur Ausbildung dreier Verbindungen, der axialen und der beiden lateralen. Bei der prinzipiellen Übereinstimmung im Bau der axialen Verbindung bei allen Amnioten verliert das Vorhandensein (Sauropsiden) oder Fehlen (Säuger) einer median-ventralen Verbindung an Bedeutung und die monocondyle wie die dicondyle kranio-vertebrale Verbindung bei den Amnioten

können wohl von einer gemeinsamen Ausgangsform abgeleitet werden.

2. Der Begriff „Cavum cranii“ ist keine konstante Grösse in der Wirbeltier-Reihe. Den schlagendsten Beweis hierfür bieten die Säuger, in deren Ohrregion das Gehirn die dorsale Wand und selbst noch einen Teil der lateralen Wand überwachsen hat, während früher die Ohrkapseln die Seitenwände des Schädelcavums bildeten. Jene Vergrösserung des Schädelcavums hat den intrakranialen Verlauf des N. petrosus superficialis major zur Folge, der als R. palatinus des N. facialis bei den niederen Wirbeltieren durchaus extrakranial verläuft. Die Verwendung des Os squamosum zur Begrenzung des Schädelcavum ist erst durch jene Raumvergrösserung des Cavum bedingt.

Ähnlich wie bei den Säugern liegen auch schon bei den Vögeln die Verhältnisse: auch hier gelangt schon das Squamosum zur Umwandung der Schädelhöhle. Das Cavum cranii vermag sich also auf Kosten früher extrakranial gelegener Teile zu vergrössern und man kann, zunächst in der Labyrinthregion, von einem protocölen und einem auxicölen Cranium sprechen.

3. Die Pars cochlearis der Ohrkapsel bei den Amnioten ist zurückzuführen auf Abschnitte der Basalplatte bei den Amphibien. Grob mechanisch ausgedrückt kann man sagen, dass bei den Amnioten der Ductus cochlearis in die Basalplatte hineingewachsen sei und einen Teil derselben zur Pars cochlearis umgestaltet habe. Dieser Prozess ist am weitesten gediehen bei den Säugern. Die vordere Kuppel der Ohrkapsel bei den Säugern entspricht somit nicht der vorderen Kuppel bei den Amphibien oder den Sauriern, sondern entspricht dem vorderen lateralen Abschnitt der Basalplatte der genannten Formen. So erklärt sich die veränderte Lage des Facialisloches bei den Säugern, die mehr eine scheinbar als eine wirklich veränderte ist. Die Skelettbrücke über dem ersten Abschnitt des Facialiskanals bei den Säugern ist als ungeteilter Basalplatten-Rest, als Rest der prä-

facialen basikapsulären Kommissur der Saurier aufzufassen. Die Umbildung von Teilen der Basalplatte zu Teilen der Ohrkapsel liefert ein klares Beispiel von der formalen Anpassungsfähigkeit des chondroblastischen Materiales.

4. Das Tectum synoticum, das als Rest der ausgedehnten knorpeligen Schädeldecke der Selachier aufzufassen ist, erhält sich bis zu den Säugern und erlangt bei diesen sogar eine ganz besondere Entfaltung. Es gehört hier zu den progredienten Teilen des Craniums. Seine Stellungsänderung bei Vögel und Säugern ist zunächst auf die Raumvergrößerung der Schädelhöhle zurückzuführen, wird aber bei Umstellung der Ebene des Foramen occipitale magnum noch beträchtlicher, sodass das frühere Tectum schliesslich in basale Lage gelangen kann.

Das Tectum synoticum bei den Säugern liefert den auch durch andere Erscheinungen vielfach zu erbringenden Beweis, dass das Chondrocranium in der Wirbeltierreihe auch in einzelnen Teilen einer progredienten Entwicklung fähig ist.

5. Als Fenestra cochleae ist eine Öffnung der Ohrkapsel selbst zu bezeichnen. Der Verschluss einer Öffnung durch eine Membrana tympani secundaria berechtigt noch nicht dazu, die betreffende Öffnung als Fenestra cochleae aufzufassen. Bei Lacerta bildet sich die Membrana tympani secundaria in der Apertura lateralis recessus scalae tympani.

6. Die Ansicht von Versluys, dass bei den Stammformen der Lacertilier die V. jugularis interna durch den Recessus scalae tympani verlief, kann noch nicht als sicher angesehen werden. Bei den Sauriern besteht jedenfalls in der Anordnung des N. vagus und der ihn begleitenden Vene ganz das gleiche Verhalten wie bei den Säugern: die Vene tritt, wenigstens auf späteren Stadien, kurz vor ihrem Verschwinden, kaudal vom Vagus aus. Somit ist es berechtigt, die Austrittsstelle des N. vagus bei Lacerta als Foramen jugulare zu bezeichnen. In der Anordnung der Nerven und der Vene, die aus dem Gebiete der

Fissura metotica (hintere Grenzspalte zwischen der Ohrkapsel einerseits und der Basalplatte und dem Occipitalbogen andererseits) austreten, sind jedenfalls vielfach Verschiebungen in der Wirbeltierreihe eingetreten, die im Speziellen noch festzustellen sein werden.

7. Der *Processus paroticus* von *Lacerta* ist auf jungen Stadien nicht knorpelig mit der *Crista parotica* der Ohrkapsel verbunden. Wahrscheinlich ist er auf den Zungenbeinbogen zurückzuführen und einem Teil des *Processus styloideus* der Säuger zu vergleichen.

8. Die *Taenia marginalis*, die bei Anuren embryonal einen selbständig verknorpelnden oberen Randabschnitt der orbitalen Schädelseitenwand bildet, bei *Lacerta* dauernd in Spangenform erhalten bleibt, ist bei Säugern in der *Commissura orbitoparietalis* (Decker), ihr hinterster Teil in der „Parietalplatte“ (Spöndli) erhalten. Sie hat keine Beziehungen zu der *Ala temporalis* der Säuger.

9. Es sprechen viele Momente dafür, dass die *Ala temporalis* des Knorpelschädels der Säuger zurückzuführen ist auf den sogen. *Processus basipterygoideus* der Saurier. Unter der Voraussetzung der Identität beider Bildungen wird der Verlauf der Augenmuskelnerven sowie des ersten und zweiten Trigeminas bei den Säugern verständlich. Die *Fissura orbitalis superior* der Säuger ist dann nicht etwa aufzufassen als entstanden durch Verschmelzung der früher getrennten Austrittsöffnungen der genannten Nerven, sondern ist eine ganz neue Bildung, entstanden durch die allmähliche Verengerung des ursprünglich sehr weiten Zwischenraumes zwischen der *Ala temporalis* (dem *Processus basipterygoideus*) und der *Ala orbitalis*. Die weiten Lücken, die bei *Ornithorhynchus* zwischen der *Ala temporalis* und der *Ala orbitalis*, sowie zwischen der *Ala temporalis* und der Ohrkapsel bestehen, sind somit als ein primäres Verhalten zu betrachten. Die Eintrittsstellen der Nerven in die

Dura bei den Säugern entsprechen unter jener Voraussetzung den ursprünglichen kranialen Austrittsöffnungen. Die frühere Schädelseitenwand in der hinteren Hälfte der Orbitalregion, wie sie sich noch bei den Sauropsiden erhält, ist dann als zu Grunde gegangen zu betrachten. Als ein Rest der ursprünglichen Schädelseitenwand dieser Gegend erhält sich bei Säugern die *Taenia marginalis*, in Form der *Commissura parieto-orbitalis* (Decker). Auch der *Processus clinoides anterior* ist vielleicht ein Rest dieser alten Schädelseitenwand.

Unter der Voraussetzung der oben erwähnten Identität wird auch die verschiedenartige Lagerung der *V. cardinalis anterior* bei Sauropsiden und Säugern verständlich.

Die im zweiten Teil ausführlicher begründete Auffassung nimmt also an, dass die Seitenteile der mittleren Schädelgrube bei den Säugern früher extrakraniales Gebiet waren, und dem Gebiete des *Cavum cranii* dadurch einverleibt wurden, dass die Seitenwände, die sie vom ursprünglichen Schädelcavum trennten, zu Grunde gingen, wofür dann ein früher ganz extrakranial gelegener Fortsatz, der *Processus basiptyergoideus*, zum Aufbau der (neuen) Schädelseitenwand Verwendung fand. Ausser dem Umstand, dass durch diese Annahme der lange intrakraniale Verlauf von Nerven und Gefässen bei den Säugern seine Erklärung findet, kommt auch in Betracht, dass die *Ala temporalis* ein progredienter Teil des Säugerschädels ist und erst bei den Primaten sich zu bedeutenderer Grösse entfaltet. Bei niederen Säugern und ontogenetisch selbst noch beim Menschen, ist es ein wenig umfänglicher Skeletteil.

Der Grund für die supponierte Umgestaltung wäre in der Vergrösserung des Gehirnes zu sehen.

10. Das *Septum interorbitale* ist seinem Material nach zurückzuführen auf die unteren Partien der Seitenwände und den zugehörigen Boden-Abschnitt in der Orbitalregion bei Amphibien. Die bedingende Ursache für die Zusammenschiebung

der fraglichen Skeletteile ist in der Vergrößerung der Augen zu sehen, wobei allerdings auch anderen Momenten eine Bedeutung zugekommen sein mag. Man kann die Schädel mit Septum interorbitale als tropidobasisch (kiel-basisch) den homalobasischen (platt-basischen) gegenüberstellen. Das Säugercranium bietet noch Momente, die seine Herleitung von einem tropidobasischen Cranium sehr wahrscheinlich machen. Regionär entspricht die präsphenoideale Knorpelmasse der Säuger dem Septum interorbitale der Sauropsiden.

11. Die Nasenkapsel von *Lacerta* gestattet eine Einteilung der Skeletteile in drei Skelettzonen: eine vordere, mittlere und hintere. Diese drei Zonen sind mit den wesentlichsten Charakteren auch schon an Amphibien-Cranien zu erkennen. Eine wichtige Bedeutung besitzt die mittlere Zone, die als *Zona annularis* bezeichnet werden kann und zu dem Jacobson'schen Organ primäre Beziehungen besitzt.

12. Die *Cartilago ectochoanalis* von *Lacerta* entspricht dem „Gaumenfortsatz der Nasenkapsel“ (Seydel) bei Urodelen, nebst dem sich nach vorn hin bis zur *Zona annularis* fortsetzenden Knorpelstreifen.

13. Die ausschliesslichen Beziehungen der *Cartilago parasseptalis* zum Jacobson'schen Organ bei Säugern sind sekundär (schon von früheren Autoren, besonders Seydel, eingehend begründet).

14. Den Anstoss zu der Verlagerung der Nasenkapseln unter den vorderen Teil des Gehirnschädels giebt nicht erst bei den Säugern das Vorwachsen des Stirnhirns, sondern diese Verlagerung ist schon bei Sauropsiden ausgesprochen, und ist hier wohl auf das Septum interorbitale zurückzuführen.

15. Die *Lamina cribrosa* der Säuger entspricht ihrer Lage nach nicht der *Fenestra olfactoria* resp. dem Foramen olfactorium der übrigen Vertebraten, sondern liegt dem Nasensacke näher als die *Fenestra olfactoria*. Die *Lamina cribrosa*

ist eine Neubildung der Säuger, die in Zusammenhang steht einmal mit der Vergrößerung der Fenestra olfactoria und ferner mit der Umbildung des Foramen orbito-nasale, wie es bei Amphibien den R. ethmoidalis aus der Orbita in die Nasenhöhle leitet, zu einer Fissura orbito-nasalis, durch die der N. ethmoidalis zunächst in den Bereich der grossen Fenestra olfactoria gelangt. Die trennenden Knorpelbalken der Lamina cribrosa entstehen näher dem Naseusacke, als der Ebene der Fenestra olfactoria entspricht und dadurch wird der N. ethmoidalis auf einer Strecke seines Verlaufes, die bei niederen Wirbeltieren bereits innerhalb der Nasenkapsel liegt, von der Nasenkapsel ausgeschlossen und dem Cavum cranii zugeteilt. Von einer Lamina cribrosa bei niederen Wirbeltieren kann somit überhaupt nicht gesprochen werden.

16. Als ein Gesamt-Ergebnis der speziellen Vergleiche glaube ich aussprechen zu dürfen, dass das Säugercranium seinem ganzen Aufbau nach mit den übrigen Amnioten-Cranien zusammengehört, aber nicht von einem Amphibien-Cranium direkt abgeleitet werden kann.

Freiburg i. B., 2. Juni 1900.

Litteraturverzeichnis.

(Wo im Text auf eine der hier aufgeführten Arbeiten verwiesen ist, geschah dies unter Nennung des Autornamens und der Jahreszahl des Erscheinens der Arbeit. Wo zwei Arbeiten aus demselben Jahre von dem gleichen Autor vorlagen, wurden durch a), b) u. s. w. unterschieden.)

1. Baur, G., Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung I, 2. Die „Columella“ (Epipterygoid) von Sphenodon. Zool. Anz. 9. Jahrgang. 1886.
2. — Osteologische Notizen über Reptilien. (Fortsetzung VI). Epipterygoid (Columella) und Alisphenoid. Zool. Anz. Jahrg. 12. 1889.
3. — Das Epipterygoid von Chamaeleo. Zool. Anz. Jahrg. 12. 1889.
4. van Bemmelen, J. F., The results of a comparative investigation concerning the palatine-, orbital- and temporal regions of the Monotremes skull. Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Proceedings of the Meeting of Saturday September 30. 1899.
5. Born, G., Über die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 2. 1877. Habilitationsschrift Breslau 1877.
6. — Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. 5. 1879.
7. — Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Leipzig 1897. Auch in: Archiv für Entwicklungsmechanik. 4. Bd.
8. Clason, E., Die Morphologie des Gehörorgans der Eidechsen. In: Hasse, Anat. Studien, H. 2. 1871.
9. Cuvier, G., Recherches sur les ossements fossiles. Quatrième édition. Paris 1834—1836.
10. Decker, Fr., Über den Primordialschädel einiger Säugetiere. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 38. 1883.
11. Fischer, E., Beiträge zur Kenntnis der Nasenhöhle und des Thränennasenganges der Amphisbaeniden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55. 1900.
12. Flower, W. H., Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Nach der dritten, unter Mitwirkung von Dr. Hans Gadow durchgesehenen Original-Ausgabe. Leipzig 1888.
13. Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen. Festschrift für C. Gegenbaur. Bd. 3. 1897.
14. Gaupp, E. a) Die „Columella“ der kionokranen Saurier. Anat. Anzeiger. Bd. 6. 1891.

15. Gaupp, E., b) Zur Kenntniss des Primordial-Craniums der Amphibien und Reptilien. Verhandl. d. anatom. Gesellschaft a. d. 5. Versammlung zu München. 1891.
16. — Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordial-Cranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. Morphologische Arbeiten, herausgegeb. von G. Schwalbe. Bd. 2. 1893.
17. — a) Die Metamerie des Schädels. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. Bd. 7. 1897. Wiesbaden 1898.
18. — b) Entwicklungsgeschichte des EidechsenSchädels. Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br. Bd. 10. 1898.
19. — Über das Primordialcranium von *Lacerta agilis* (Mit Demonstration von Plattenmodellen). Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 12. Versammlung in Kiel. 1898.
20. Gegenbaur, C., Über die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältnis zur „Wirbeltheorie“ des Schädels. Jenaische Zeitschrift Bd. 6. 1871.
21. — Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbeltiere. Leipzig 1872.
22. — Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1883.
23. Grosser, O. und Brezina, E., Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 23. 1895.
24. Hasse, C., Zur Morphologie des Labyrinthes der Vögel. Anatomische Studien, herausgegeben von C. Hasse. Bd. 1, Nr. 6. 1873.
25. — Die Lymphbahnen des inneren Ohres der Wirbeltiere. Anatomische Studien, herausgegeben von C. Hasse. Bd. 1, Nr. 19. 1873.
26. Jacoby, M., Ein Beitrag zur Kenntniss des menschlichen Primordialcraniums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.
27. Klein, v., Vergleichende Beschreibung des Schädels der Wirbeltiere. Versuch einer auf anatomische Gründe sich stützenden, gleichartig durchgeführten Benennung der Schädelknochen. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. 1868.
28. Köstlin, O., Der Bau des knöchernen Kopfes in den vier Klassen der Wirbeltiere. Stuttgart 1844.
29. Leydig, Fr., Die in Deutschland lebenden Arten d. Saurier. Tübingen 1872.
30. Leuckart, R., Organologie des Auges. In: Graefe und Saemisch, Handbuch der gesamten Augenheilkunde. Bd. 2, Teil 2. Leipzig 1876.
31. Mehnert, E., Kainogenese, eine gesetzmässige Abänderung der embryonalen Entfaltung infolge von erblicher Übertragung in der Phylogenese erworbener Eigentümlichkeiten. Morphologische Arbeiten, herausgeg. v. G. Schwalbe. Bd. 7. 1897.
32. Neumayer, L., Zur vergleichenden Anatomie des Kopfskelettes von *Petromyzon Planeri* und *Myxine glutinosa*. Münchener medizinische Abhandlungen. Reihe VII, Heft 7. 1898.
33. Parker, W. K., On the Structure and Development of the Skull in the Salmon (*Salmo salar*, L.). Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 163. For the year 1873.

34. Parker, W. K., and Bettany, G. T., The morphology of the skull. London 1877.
35. Parker, W. K., On the Structure and Development of the Skull in the Lacertilia. Part I. On the Skull of the common lizards (*Lacerta agilis*, *L. viridis*, and *Zootoca vivipara*). Philosophical Transactions of the Royal Society. Vol. 170. Part II. For the year 1879. London 1880.
36. — On the Structure and Development of the Skull in the Crocodilia. Transactions of the zoological Society of London. Vol. XI, Pt. IX. 1883.
37. — On the Structure and Development of the Skull in the Mammalia. Part II. Edentata. Part III. Insectivora. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 176. For the year 1885.
38. Peter, K., Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*. Morphologisches Jahrbuch Bd. 25. 1898.
39. Platt, Julia, B., The Development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in *Necturus*. Morphologisches Jahrbuch Bd. 25. 1897.
40. Rathke, H., a) Bemerkungen über die Entwicklung des Schädels der Wirbeltiere. Vierter Bericht über das naturwissenschaftliche Seminar bei der Universität zu Königsberg. Königsberg 1839.
41. Rathke, H., b) Entwicklungsgeschichte der Natter (*Coluber natrix*). Königsberg 1839.
42. Retzius, G., Zur Kenntniss des inneren Gehörorgans der Wirbeltiere. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abteilung. Jahrg. 1880.
43. — Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Morphologisch-histologische Studien. II. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugetiere. Stockholm 1884.
44. Sagemehl, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von *Amia calva*. Morphologisches Jahrbuch Bd. 9. 1884.
45. Salensky, W., Entwicklungsgeschichte des Sterlets. Arbeiten der naturforschenden Gesellschaft Kasan (Russisch). 1878.
46. Salzer, H., Über die Entwicklung der Kopfvenen des Meerschweinchens. Morpholog. Jahrbuch Bd. 23. 1895.
47. Sewertzoff, A., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz. Bd. 13. 1897.
48. — Die Entwicklung des Selachierschädel. Ein Beitrag zur Theorie der korrelativen Entwicklung. Festschrift zum 70. Geburtstag von Karl v. Kupffer. 1899.
49. Seydel, O., Über die Nasenhöhle und das Jacobsonsche Organ der Amphibien. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 23. 1895.
50. — Über die Nasenhöhle und das Jacobsonsche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Eine vergleichend-anatomische Studie. Festschrift zum 70. Geburtstage von Karl Gegenbaur. Bd. 2. 1896.
51. Siebenrock, Fr., Das Skelett der *Lacerta Simonyi* Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. Sitzungsab. d. kais. Akad. d. Wiss in Wien. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. 103. I. Abt. 1894.

52. Solger, B., Beiträge zur Kenntniss der Nasenwandung und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 1. 1875.
 53. Spöndli, H., Über den Primordialschädel der Säugetiere und des Menschen. Inaug.-Diss. Zürich 1846.
 54. Spurgat, Fr., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Tiere. Morpholog. Arbeiten, herausg. von G. Schwalbe. Bd. 5. 1896.
 55. Versluys, J., Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Inaug.-Diss. d. philosoph. Fak. d. Universität Giessen. (Zool. Jahrbücher. Abteil. f. Anatomie und Ontogenie. Bd. 12, H. 2. Jena 1898.)
 56. Weber, M., Über die Nebenorgane des Auges der Reptilien. Archiv für Naturgeschichte. Jahrgang 43. 1877.
 57. Wiedersheim, R., Das Kopfskelett der Urodelen. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 3. 1877.
-

Figurenerklärung.

Tafel XLII/LXIII, XLIV/XLV, XLVI/XLVII.

Die Figuren beziehen sich alle auf dieselbe Serie: Embryo von *Lacerta agilis* von 31 mm Gesamtlänge (nach der Fixation in Chromsäure und Härtung gemessen). Figg. 1—13 sind Wiedergaben des Plattenmodelles, das von dem betreffenden Cranium bei 60facher Vergrößerung angefertigt war; die Zeichnungen sind auf die Hälfte der natürlichen Grösse des Modelles verkleinert.

Fig. 14—23 sind Schnittzeichnungen, bei 25facher Vergrößerung. Der Knorpel ist blau gehalten.

Fig. 1. Chondrocranium von *Lacerta agilis*, Dorsal-Ansicht.

Fig. 2. Dasselbe, Ventral-Ansicht.

Fig. 3. Dasselbe, Lateral-Ansicht, links.

Fig. 4. Dasselbe, schräg von hinten und links. Ansicht des Foramen occipitale magnum.

Fig. 5. Dasselbe, schräg von hinten, unten und links.

Fig. 6. Dasselbe, linke Lateral-Ansicht, etwas von unten her. Das Quadratum, die Columella (Antipterygoid), nebst dem Proc. pterygoideus und der Cartilago articularis ossis pterygoidei sind entfernt.

Fig. 7. Dasselbe. Medial-Ansicht der rechten Ohrkapsel.

Fig. 8. Inneres der linken Ohrkapsel; vordere Hälfte, von hinten gesehen.

Fig. 9. Inneres der linken Ohrkapsel; vordere Hälfte; von hinten und etwas mehr von aussen gesehen, als in Fig. 8. Man erblickt durch das Foramen intervestivulare mediale das For. acousticum anterius, das in den vorderen Ohrkapselraum führt.

Fig. 10. Inneres der linken Ohrkapsel; hintere Hälfte, von vorn gesehen.

Fig. 11. Inneres der vorderen Hälfte der linken Ohrkapsel. Die laterale Wand der Ohrkapsel ist eröffnet; man blickt von aussen in den Raum hinein. Durch die Fenestra vestibuli hindurch ist die Fenestra cochleae sichtbar.

Fig. 12. Inneres der hinteren Hälfte der linken Ohrkapsel. Die Ohrkapsel ist von hinten und aussen eröffnet.

Fig. 13. Ethmoidalgegend des Chondrocraniums, von links und vorn.

Fig. 14. Querschnitt durch die Occipitalgegend. Es ist nur der hinterste Teil des Tectum synoticum nebst dem Proc. ascendens getroffen.

Fig. 15. Querschnitt durch den hintersten Teil der Ohrkapsel, vor dem Foramen jugulare.

Fig. 16. Querschnitt durch die Ohrkapsel, entsprechend dem Foramen endolymphaticum. (NB. Die Lücke im Knorpel des Can. semic. ant. ist ohne Bedeutung).

Fig. 17. Querschnitt durch die Ohrkapsel, entsprechend dem Foramen acousticum posterius.

Fig. 18. Querschnitt durch die Ohrkapsel, entsprechend dem Foramen acousticum anterius.

Fig. 19. Querschnitt durch den hintersten Teil der Orbitalregion, entsprechend der Fenestra hypophyseos (Eintritt der A. carotis cerebialis).

Fig. 20. Querschnitt durch die Mitte der Orbitalregion, entsprechend dem Subiculum infundibuli.

Fig. 21. Querschnitt durch die Gegend des Septum interorbitale.

Fig. 22. Querschnitt, entsprechend der Hinterwand der Nasenkapsel.

Fig. 23. Querschnitt durch den hinteren Teil der Nasenkapsel, noch im Gebiet der Fenestra olfactoria.