AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT ZU KYOTO.

BEITRÄGE
ZUR
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE UND MORPHO-
LOGIE DES GEHÖRKNÖCHELCHENS BEI DEN
SCHLANGEN.¹⁾

VON

K. OKAJIMA,
KYOTO.

Mit 5 Textfiguren und 6 Figuren auf den Tafeln 16/17.

¹⁾ Bei der Redaktion schon im Frühling 1914 eingegangen. Die Drucklegung hat sich durch äussere Umstände verzögert.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	329
II. Material und Methode	330
III. Stadienbeschreibung	330
Stadium 1	330
Stadium 2	332
Stadium 3	334
Stadium 4	335
Stadium 5	337
Ausgewachsene Tiere	338
IV. Vergleichung und Zusammenfassung	341
1. Herkunft der Columella	341
2. Stylohyalen- und Extracolumellafrage	343
V. Hauptresultate	346
Literaturverzeichnis	348
Figurenerklärung	349

I. Einleitung.

Über die interessante Tatsache, dass ein Gebilde des schallleitenden Apparates, das der Extracolumella von manchen Sauropsiden entspricht, bei den Ophidiern völlig fehlt, ist bisher eine Fülle von Arbeiten veröffentlicht, während wenige Autoren dagegen dessen Vorhandensein behaupten. Auch bezüglich der Bedeutung eines kleinen Knorpelstückes, das während der Entwicklung medial vom Quadratum vorkommt und nach Parker „Stylohyale“ genannt wird, herrschen heutzutage noch Meinungsdivergenzen; nach der einen Ansicht soll es später verknöchern, im Gegensatz zur anderen, die es lebenslang für knorpelig hält und der Extracolumella homologisiert. Ferner kommt man über die Herkunft der Columella und des Stylohyale auch zu keinem übereinstimmenden Schluss; jene kann aus der Ohrkapsel oder dem Visceralbogen, dieses aus dem Quadratum oder der Columella abstammen.

Es ist leicht begreiflich, dass solche Meinungsverschiedenheiten hauptsächlich dadurch entstanden sind, dass die Autoren meist erwachsene Tiere und Embryonen nebeneinander haltend auf den Übergang zwischen beiden ihre Aufmerksamkeit weniger lenkten. Zur Lösung der strittigen interessanten Fragen möchte ich im folgenden durch eine Untersuchung beitragen, welche ich bei einer japanischen Giftschlange, *Trigonocephalus japonicus*, morphologisch und und embryologisch gewinnen konnte.

II. Material und Methode.

Von den Embryonen des *Trigonocephalus* habe ich über zwanzig Stadien in Serien geschnitten, wovon jedoch nur fünf zu dieser Arbeit benützt wurden. Die Embryonen waren mit Formolalkohol, Kalibichromateisessig oder Sublimateisessig fixiert und dann in Alkohol aufbewahrt. Nach Paraffineinbettung wurden senkrechte Schnittserien des Kopfes und ganzen Körpers angefertigt. Stückfärbung durch alkoholische Boraxkarminlösung und Weigertsche Hämatoxylinlösung, welche letztere mit Nachfärbung von Orange kombiniert wurde, gab ausreichende Präparate. Die Schnittdicke beträgt 10—15 μ . Die Schnitte wurden mit 1%iger Gelatinelösung aufgeklebt. Was ferner die erwachsenen Exemplare angeht, so waren sie alle mit Kalibichromateisessig fixiert. Senkrechte 30 μ dicke Celloidinschnitte des Kopfes wurden mit Hämatoxylin(Hansen)-Eosin und -Orange G gefärbt. Ausserdem leistete die Untersuchung unter der Lupe vortrefflichen Dienst. Das wertvolle embryonale Material wurde mir von Herrn Prof. B. Suzuki freundlich zur Verfügung gestellt. Ich benütze die Gelegenheit, ihm meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

III. Stadienbeschreibung.

Stadium 1.

Der Embryo ist viermal zusammengerollt. Scheitelhöcker stark hervorragend. Die Augenlinse erscheint als weisser Punkt von einem schwarzen Ring umgeben. Fixation mit Formolalkohol. Färbung durch alkoholische Boraxkarminlösung. Die

Dicke der senkrechten Serienschritte des Kopfes und ganzen Körpers beträgt 15 μ .

In diesem Stadium (Fig. 1) umfasst das häutige Labyrinth 70 Schritte; also beträgt sein antero-posteriorer Durchmesser etwa 1,05 mm. Im ganzen ist das Wachstum des Labyrinths weit gediehen; der Utriculus, Sacculus, die Lagna und der Ductus endolymphaticus mit grossem Saccus endolymphaticus sind gut ausgebildet. Die drei Bogengänge sind schon abgeschnürt, nur hängt der laterale (l. B.) auf eine kurze Strecke durch einen dünnen Zellenstrang mit der Abschnürungsstelle des Labyrinthes zusammen. Auch bildet das Ganglion acustico-faciale eine wohl ausgebildete ansehnliche Masse.

Textfigur 1.
Stadium 1. (Natürliche Grösse).

Was die Ohrkapsel anbetrifft, so umschliesst sie das häutige Labyrinth noch nicht von allen Seiten, sondern nur an seiner medialen unteren Wand des letzteren. An dem untersten Teil der medialen Wand und dem unteren medialen Teil des Labyrinthes kann man eine ausgedehnte Zellenanhäufung (O. k. B.) erkennen, welche eine fast kontinuierliche Schichte, Bildungsmasse, darstellt. Es tritt somit das Blastem am frühesten zwischen dem häutigen Labyrinth und der an der lateralen unteren Wand des letzteren schon gross gewordenen Vena jugularis (V. j.) auf. An der medialen Labyrinthwand erreicht das Blastem das Ganglion acustico-faciale (G. a. f.). Die mediale und untere Blastemplatte vereinigen sich endlich und gehen ohne Unterbrechung in die Parachordalplatte (Par.) über, welche sich in diesem Stadium beiderseits neben der Chorda dorsalis noch als knorpelig erweist.

Als die Anlage der Columella ist die Blastemmasse (Col. B.) anzusehen, welche, die Ohrkapsel fortsetzend, lateral von der noch sehr kurzen Pars basilaris (P. b.) liegt und gegen die mediale Wand der Vena jugularis (V. j.) hervorwächst. Sie scheint die mediale Venenwand etwas lateral vorzutreiben. Zwischen dem Ohrkapsel- und Columellablastem konnte eine Unterbrechung nicht festgestellt werden. Das Columellablastem besteht aus einer konzentrisch ringförmig angeordneten Zellen-Gruppe, und es stehen die Zellen sehr viel dichter als bei den anderen Kapselblastemen. Somit ist es ohne weiteres zu schliessen, dass die Bildungsmasse für die Columella am frühesten zum Vorschein kommt. — Unterhalb der Vena jugularis, etwas lateral davon, befindet sich noch eine starke Bildungsmasse (Q. B.), welche nichts anderes ist, als die erste Anlage des Quadratum. Weiter nach unten trifft man wieder auf eine Blastemmasse (M. B.), die für den Unterkiefer. Diese berührt sich mit der des Quadratum, während die Columella und das Quadratum in vorliegendem Stadium noch keinen innigen Zusammenhang haben.

Stadium 2.

Der Embryo ist dreimal zusammengerollt. Die Beschaffenheit des Scheitelhöckers und der Linse sind ebenso wie beim vorigen Stadium. Die Mundspalte ist stark eingeschnitten, wodurch der Unterkiefer besonders gut ausgeprägt erscheint. Auf der ganzen Körperoberfläche kann man eine Streifung kaum erkennen. Formolalkoholfixation, Färbung mit Weigerts Eisenhämatoxylin. Senkrechte Serienschritte des Kopfes und ganzen Körpers in der Dicke von 15 μ (Fig. 2).

Der antero-posteriore Durchmesser des häutigen Labyrinthes beläuft sich auf 1,125 mm, indem das letztere 75 Schnitte umfasst. Alle Bestandteile des Labyrinthes (L.) sind viel besser

entwickelt als vorher. Der obere Bogengang ist durch ein langes und der hintere durch ein kurzes vorknorpeliges Septum semicirculare vom Vestibulum geschieden, während der laterale (l. B.) von ihm nur durch eine dünne Blastenschicht getrennt ist.

Sehr gut ausgebildet ist die Ohrkapsel (O.k.), die jetzt aus Blastem und Vorknorpel zusammengesetzt das häutige Labyrinth ringsum allseitig umschliesst. An ihrem Vorderteil geht sie medial-unten an zwei Stellen in die jetzt deutlich knorpelig gewordene Parachordalplatte (Par.) über. Die Ohrkapsel zeigt nur an folgenden Stellen Unterbrechungen: am kleinen Oberteil der medialen Wand, wo der Ductus endolymphaticus passiert; am hinteren grösseren Teil der Oberwand, wo sich der äusserst

Textfigur 2.

Stadium 2. (Natürliche Grösse.)

gross gewordene Saccus endolymphaticus ausbreitet; am medialen Wandteil für das Ganglion acustico-faciale. Der Nervus acusticus ist hier in seine zwei Hauptäste gesondert und diese treten durch zwei besondere Löcher der medialen Wand in die Ohrkapsel ein. Endlich besteht eine Lücke noch am Mittelteil der lateral-unteren Wand für die Columella.

Die letztere (Col.) ist in ihrer Ausbildung erheblich fortgeschritten und ruht in der Fenestra ovalis (F.o.), die jetzt von dem deutlichen Vorknorpel der Ohrkapsel begrenzt wird. Die Columella hat die Form eines Zapfens, dessen ziemlich verdickte Basis in der Fenestra steckt, während der cylindrische Körper einen mit der Konkavität medialwärts gerichteten Bogen beschreibt. Mehr oder minder abgerundet, berührt ihre Spitze den unteren Rand des Quadratum (Q.), welches in diesem Stadium eine ansehnliche Säule aufweisend auf Querschnitten

eine querliegende Ellipse darstellt und durch eine kernreiche Masse damit in Verbindung steht. Auch die Lücke zwischen dem Basisteil und der Fenestra wird durch die kernreiche Substanz ausgefüllt. Die Basis verwandelt sich zweifellos zur späteren Fussplatte. Zurzeit stellen diese Basis und der Körper (Stiel) miteinander vereinigt ein kontinuierliches, einheitliches Gebilde dar und es lassen sich keine weiteren Differenzierungen erkennen.

Stadium 3.

Der Embryo ist etwa 2,5 mal zusammengerollt. Deutlich kann man auf seiner Bauchhaut quere, auf der anderen Körperoberfläche gekreuzte Streifungen wahrnehmen. Fixation mit Sublimateisessig, Färbung durch alkoholische Boraxkarmin-

Textfigur 3.

Stadium 3. Natürliche Grösse.)

lösung. Senkrechte Serie des Kopfes und ganzen Körpers. Schnittdicke beläuft sich auf 15 μ (Fig. 3).

Das häutige Labyrinth umfasst 102 Schnitte, es beträgt also sein antero-posteriorer Durchmesser 1,53 mm. Die Ohrkapsel (O. k.) ist viel grösser geworden als im vorhergehenden Stadium. Abgesehen vom kleinen hinteren Teil der Oberwand, dem Foramen endolymphaticum, den zwei Foramina acustica, der Fenestra ovalis und dem Foramen perilymphaticum erweist sich die Ohrkapsel als vorknorpelig oder knorpelig. Auch hat der äussere Bogengang hier erst ein kurzes vorknorpeliges Septum semicirculare erhalten. Die obere Kapselwand geht, eine eben angedeutete kleine Lücke aufweisend, medialwärts

direkt in die vorknorpelige Decke der Schädelhöhle über, welche erst beim vorliegenden Stadium zustande gekommen ist. Wie vorher, steht die vordere-untere Kapselwand an zwei Stellen mit der Parachordalplatte (Par.) im Zusammenhang. Man sieht jetzt noch lateral-oben vom lateralen Bogengang Deckknochenbildung des Squamosum.

Bezüglich der Columella (Col.) kann man leicht sehen, dass sie in allen Dimensionen stark vergrössert ist, obgleich die Form und die Biegung im ganzen ebenso sind, wie bisher. Sie wird von einem straffen kernreichen Perichondrium umhüllt.

In diesem Stadium tritt eine bemerkbare Erscheinung am Quadratbein (Q.) auf. Dasselbe erscheint auf der Schnittfläche als ein Zapfen und verbindet sich ventral mit dem Unterkiefer (M.). Zwischen der Medialfläche des hinteren oberen Quadratumteils und der Columellaspitze erkennt man ein rundliches Blastem (P.o.), aus dichtgedrängten Zellen bestehend. Verfolgt man dasselbe weiter lateral, dann setzt es sich endlich zum stumpfen, medial hervorragenden Fortsatz des Quadratum fort, während es von der Columella mehr oder minder abgetrennt ist und mit ihr keinen Zusammenhang aufweist. Ohne Zweifel ist dieses Blastem die erste Anlage des Parkerschen Stylohyale, welches in folgenden Stadien allmählich an Grösse und Deutlichkeit zunimmt.

Stadium 4.

Der dreimal zusammengerollte Embryo zeigt fast dieselbe äussere Form wie im vorigen Stadium, obschon der Rumpf hier sehr dick geworden ist. Hautleisten auf der ganzen Körperoberfläche sind sehr deutlich und ziemlich ausgeprägt; die Grenzfurche zwischen dem Bauch und Rücken ist ebenfalls äusserst klar geworden. Fixation mit Kalibichromateisessig, Färbung durch alkoholische Boraxkarminlösung. Senkrechte Serienschnitte 15 μ dick (Fig. 4).

Das Labyrinth umfasst 126 Schnitte, also misst sein antero-posteriorer Durchmesser 1,89 mm. Der grösste Teil der Ohrkapsel (O.k.) ist knorpelig geworden. Vier Stellen entbehren noch der Kapsel, wenssichon minimal. Das Squamosum ist mehr und mehr herangewachsen und stellt eine dünne, ziemlich lange Knochenplatte dar.

Die Columella (Col.) zeigt die gleiche Gestalt wie vorher. Ihre Dimensionen, und zwar besonders die Länge, haben sich sehr vergrössert; demzufolge sieht sie etwas schlanker aus. Das Quadratum (Q.) bildet eine sehr starke Knorpelsäule und steht mit dem Unterkiefer (M.) in Verbindung, der jetzt von einem

Textfigur 4.

Stadium 4. (Natürliche Grösse.)

dünnen Knochenring umgeben wird. Der Fortsatz (P. c.), der sich an der oberen medialen Quadratumfläche anheftet, ist viel deutlicher als vorher, und ist von der Columellaspitze durch eine kernreiche Substanz geschieden. Zwischen beiden erkennt man eine minimale Spalte. Es steht also dieser Fortsatz in innigerem Zusammenhang mit dem Quadratum als im vorigen Stadium und berührt nur die Columellaspitze, ohne einen näheren Zusammenhang mit ihr zu zeigen. Daraus erhellt, dass Möllers (6) Ansicht, nach der das fragliche Knorpelstück aus einer zur Columella gehörenden Substanz herzuleiten ist, nicht mit meinem Befund übereinstimmt, den ich von den geeignetsten Stadien 3 und 4 gewonnen habe. Ich möchte behaupten, dass der fragliche Fortsatz von Anfang an mit dem Quadratum innig zusammenhängt, mit anderen Worten, sich tatsächlich aus dem Quadratum differenziert hat.

Stadium 5.

Dreimal zusammengerollt zeigt der Embryo keine grössere Veränderung der äusseren Form. Formolalkoholfixation, Boraxkarminfärbung. Senkrechte Schnitte haben eine Dicke von 15 μ (Fig. 5).

126 Schnitte umfassend besitzt das häutige Labyrinth einen antero-posterioren Durchmesser von 1,89 mm. Alle seine Bestandteile sind sehr gewachsen. Die erwähnten Lücken der Ohrkapsel (O.k.) sind bedeutend kleiner geworden; an der dem Saccus endolymphaticus gegenüberstehenden Stelle fehlt sie

Textfigur 5.

Stadium 5. (Natürliche Grösse.)

noch. Der Ductus perilymphaticus geht durch den jetzt gut begrenzten Canalis perilymphaticus in der unteren Medialwand der Ohrkapsel; dieser Kanal ist bis zur medialen Seite der Columellabasis verlängert.

Die Columella (Col.) behält ihre Zapfenform und ihre Spitze verbindet sich durch die kernreiche Masse, welche sehr viel dicker geworden ist, mit dem fraglichen Quadratumsfortsatz (P. c.). Die zwischen beiden Gebilden befindliche Spalte hat sich etwas vergrössert, was diesen Fortsatz angeht, so unterscheidet sich sein Verhalten etwas von dem des vorigen Stadiums, indem er mit dem Quadrat (Q.) durch einen sehr schmal gewordenen Stiel verschmolzen ist. Auf senkrechten Schnitten des Kopfes zeigt der Fortsatz eine mit der Längsachse ventrodorsal stehende, das breite Ende nach oben gerichtete Eiform, während die

Columella eine horizontal liegende Ellipse bildet. Auf den einen Schnitten kann man wahrnehmen, dass der Spitzenteil der Columella in einer Bucht, welche zwischen dem Quadratkörper und dem Fortsatz zustande kommt, liegt; die Columella nimmt ihre Lage stets ventral vom letzteren ein.

An den Schnittserien von einigen weiter herangewachsenen Exemplaren, die ich bei der Hand habe, bleiben die Befunde die gleichen wie im vorhergehenden Stadium. Ich gehe deshalb nicht näher darauf ein und wende mich zur Schilderung der ausgewachsenen Tiere

Ausgewachsene Tiere.

Ich habe ein reichliches Material ausgewachsener Exemplare mit blossem Auge und unter der Lupe untersucht; alle Tiere waren mit Kalibichromateisessig fixiert und in Alkohol aufbewahrt. Ausserdem untersuchte ich noch senkrechte Celloidinserien (Fig. 6) des Kopfes, die ebenfalls mit Kalibichromateisessig fixiert waren. Als Färbemittel fand Hämatoxylin(Hansen)-Eosin und -Orange G. Anwendung.

Entfernt man Haut und Muskeln auf der Ohrgegend von oben, dann sieht man unter dem Quadratum, welches zur Körperlängsachse hinten lateral steht, einen dünnen Knochenstachel, die Columella, welche, auch hinten lateral hervorragend, einen viel schärferen Winkel mit der Körperlängsachse begrenzt, als das Quadratum. Die Fussplatte liegt in der querovalen Fenestra ovalis auf der lateralen unteren Ohrkapsel und ist durch straffes Bindegewebe mit dieser fest verbunden, so dass es schwer ist, sie aus ihr zu entfernen. Der Columellaschaft besitzt eine Dicke von 0,2 mm, welche jedoch je nach den gemessenen Stellen bedeutenden Schwankungen unterworfen ist, eine Länge von 5 mm hat und am lateralen Drittel aus Knorpel besteht. Sie artikuliert an der Grenze des knöchernen und knorpeligen

Teiles, aber mehr auf den Knochenteil verschoben, mit dem knöchernen Fortsatz des Quadratum; das Gelenk ist von einer bindegewebigen Kapsel umschlossen. Bewegt man das Quadratum, also auch den Kieferapparat, so gleiten die beiden sehr leicht hin und her; die Verbindung ist hier äusserst lose.

Im folgenden möchte ich die mikroskopischen Betunde besprechen (Fig. 6). Der in der Fenestra steckende grösste Teil der Fussplatte ist solid und auf Vertikalschnitten sind ihre beiden, oberen und unteren, Enden mehr oder minder nach medial, d. h. labyrinthwärts hakenförmig gebogen. Wie eben angegeben, ist das Herausziehen der Fussplatte aus der Fenestra schwierig; dies beruht darauf, dass nicht nur die Platte viel grösser ist als die Fenestra selbst, sondern dass auch beide durch straffe Bindegewebsmasse verbunden sind. Die Fussplatte enthält stellenweise etwas Knorpelsubstanz, wie dies auch bei der Ohrkapsel der Fall ist. In der Mitte der Fussplatte, wo lateral der Stiel ausgeht, enthält sie grosse Markräume, welche sich direkt in die des Stieles fortsetzen. Der Stiel trägt eine dicke Periostschicht; er ist erst solid, und die Markhöhle ist sehr klein; sie beläuft sich nur auf ein Fünftel der Stieldicke, peripher wird es nach und nach locker, d. h. die Markräume nehmen an Mächtigkeit sehr zu (Col.); an dem Gelenkteil der Columella mit dem Quadratum umschliesst die kompakte Substanz als ein dünner Ring den enorm gross gewordenen Markraum. Der letztere hört an der Übergangsstelle des Knorpels in den Knochen plötzlich auf. Der knorpelige Teil ist hyalin, führt grosse Knorpelzellen und ist von einem starken Perichondrium umhüllt; er endigt mehr oder minder abgestumpft.

Auf das Gelenk zwischen der Columella (Col.) und den fraglichen Quadratumfortsatz (P. c.) ist besonders aufmerksam zu machen. Der fragliche Fortsatz entspringt mit einem schmalen Stiel von der unteren medialen Quadratumfläche und trägt eine flache, wie abgeschnittene Gelenkfläche, welche mit dickem

Gelenkknorpel (G. kn.) bekleidet ist. Die der Columella ist jedoch gewölbt und nicht so gut ausgebildet wie die erstere; man kann auf ihr nur die Andeutung eines Gelenkknorpels wahrnehmen. Die beiden Flächen sind einander also nicht vollständig angepasst, sondern es sind zwischen beiden unregelmässige Räume vorhanden, welche auf der Schnittfläche dreieckig aussehen. Sie sind von Fortsätzen erfüllt, welche von der beide Knochen umgebenden starken Gelenkkapsel ausgehen (Mm.); sie sind aus homogener Grundsubstanz und rundlichen oder ellipsoiden Kernen zusammengesetzt. Die Fortsätze sind offenbar den Menisci anderer Gelenke homolog, woraus man den Schluss ziehen kann, dass dieses Gelenk ein echtes ist.

An verschiedenen Schnittpräparaten kann man leicht sehen, dass die Gelenkflächen vielfach verschoben liegen, woraus hervorgeht, dass man dem Gelenk und damit der Columella verhältnismässig freie Bewegungen zuzuschreiben hat, wenngleich die Fussplatte sehr fest an der Fenestra festgehalten ist. Ich erinnere hierbei an die alte Beschreibung von H a s s e (4): „Die äussere kürzere knorpelige Abteilung ist durch sehr lockere Bandmasse mit einem Höcker an der Hinterseite des Quadratum verbunden, die ziemlich ausgiebige Verschiebungen des Suspensorium an der Columella gestattet. Der knorpelige äussere Teil, der nur ein Drittel des gesamten Gehörknöchelchens einnimmt, ist ein zarter Cylinder, der bei den Bewegungen des Quadratum sehr leicht gebogen wird, ohne dass in gleicher Weise die knöcherne Abteilung der Columella daran teilnimmt.“

IV. Vergleichung und Zusammenfassung.

Ich behandle die Vergleichung der bisherigen Resultate mit meinen Befunden in zwei Abteilungen.

1. Herkunft der Columella.

Nach Rathke (10) entwickelt sich das gesamte Gehörknöchelchen von *Coluber natrix*, Stapes oder Operculum und Columella als ein einheitliches Gebilde aus dem obersten Teil der zweiten Schlundschiene oder des Hyoidbogens und es hängt dieser Bogen in früheren Stadien mit der Belegmasse des Kopfstückes der Chorda zusammen. Die von Parker (9) bei *Tropidonotus natrix* gewonnenen Befunde lauten etwa folgendermassen. Die stapediale Platte oder das Operculum anderer Autoren entwickelt sich aus dem Häutchen, das quer über das ovale Fenster gespannt ist, während der übrige Teil, der Stiel oder Columella im engeren Sinne, von dem obersten Teil des Zungenbeinbogens seinen Ursprung nimmt. Diese Teile verknorpeln jedoch kontinuierlich. Also erachtet dieser Autor eine dualistische Herkunft der Columella für richtig. Auch Hoffmann (5) betont den doppelten Ursprung bei den Reptilien, besonders bei den Sauriern. Nach ihm gibt in der Gegend der Cochlea das knorpelige und knöcherne Labyrinth, noch bevor es irgend eine Spur von Knorpelbildung zeigt, distalwärts einen Fortsatz ab, welcher die Anlage desjenigen Teiles des Stapes bildet, den er als Otostapes bezeichnet hat. Gleichzeitig sendet der Zungenbeinbogen proximalwärts ebenfalls einen Fortsatz ab, der dem soeben genannten entgegen und mit ihm verwächst, aber so, dass die Grenzen beider Stücke auch in den späteren Entwicklungsstadien noch deutlich zu sehen sind. Letzt-

genanntes Stück bildet nun den anderen, aber viel kleineren Teil des Gehörknöchelchens, den der Autor Hyostapes genannt hat. Aber neuerdings stellte Möller (6) an der Kreuzotter und der Ringelnatter eine ausführliche Untersuchung an und veröffentlichte die neue, bisher nicht geäußerte Ansicht, dass das ganze Gehörknöchelchen in allen von ihm untersuchten Stadien ein einheitliches Gebilde bildet. — Er betrachtete die Columella nur als einen bei der geweblichen Differenzierung abgelösten Teil der Labyrinthkapsel.

Wenn man die zitierten Befunde der verschiedenen Autoren überblickt, dann lässt sich folgendes sagen. Bezüglich der Herkunft der Ophidiercolumella herrschen heute noch verschiedene Meinungen, wie dies auch bei anderen Tierklassen und Reptilienordnungen der Fall ist. Die eine leitet alle, Stapes und Columella, nach Rathke aus dem zweiten Visceralbogen her, während Parker die doppelte Herkunft, und zwar Stapes aus Ohrkapsel, Stiel aus Hyoidbogen, behauptet; nach Möller jedoch stammen die beiden ganz aus der Ohrkapsel ab.

Am *Trigonocephalus japonicus* kommt das Blastem der Columella schon bei Stadium 1 als eine rundliche Zellengruppe zum Vorschein (Fig. 1, Col.B.), während die Anlage der Ohrkapsel (O.k.B.) hier noch sehr jung ist. Beide hängen jedoch stets miteinander kontinuierlich zusammen und es ist keine Unterbrechung wahrzunehmen. Im nächstfolgenden Stadium (Fig. 2) ist die Columella (Col.) gut entwickelt, zapfenförmig, und trägt eine verdickte Basis. Diese bildet sich später zur Fussplatte aus und ist auch von dem schmalen Stielteil nicht geschieden. Diese Tatsache wird auch bei vielen folgenden Stadien beobachtet. Ich kann deshalb mit voller Sicherheit aussprechen, dass die Columella, Stapes und Stiel von Anfang an ein einheitliches Gebilde darstellen und aus der Ohrkapsel herzuleiten sind, wie dies Möller für die Kreuzotter und Ringelnatter mit Recht ausgesprochen hat.

Eine derartige Herkunft des schalleitenden Apparates wurde auch bei den Urodelen vielfach festgestellt, wie z. B. ich (8) bei *Hynobius* sehen konnte. Auch neuerdings hat Noack (7) dem bisher verschieden angesehenen Gehörknöchelchen der Schildkröte (*Emys europaea*), welches verhältnismässig einfach aus einem medialen knöchernen Teil und einer lateralen knorpeligen Endscheibe besteht, die labyrinthäre Herkunft der beiden Teile zugeschrieben. Es scheint mir also richtig zu sein, wenn man die Stapedialplatte + der Stiel (der knöcherne und knorpelige Teil) von Urodelen, Ophidiern und *Emys europaea* (Noack) miteinander homologisiert.

2. Stylohyalen- und Extracolumellafrage.

Hasse (4) beschreibt, dass die äussere, kürzere, knorpelige Abteilung der Columella durch eine sehr lockere Bandmasse mit einem Höcker an der Hinterseite des Quadratum verbunden ist, die ziemlich ausgiebige Verschiebung des Suspensorium an der Columella gestattet. Nach Parker (9) soll der kleine Abschnitt, das nierenförmige Knorpelstück, des Zungenbeinbogens sich als Stylohyale an die Innenseite des Quadratum anlegen und dort verknöchern. Gadow (2) bezeichnet bei *Pelophilus madagascariensis* und *Crotalus durissus* als Columella nur den knöchernen Abschnitt, während er den knorpeligen, der am Quadratum artikuliert, als Extracolumella auffasst. Er ist der Ansicht, dass das, was Parker im knorpeligen Zustand als Stylohyale bezeichnet, tatsächlich die zeitlebens knorpelig bleibende Extracolumella sei. Möller (6) sieht aber, dass das eiförmige Stylohyale seinen Ursprung vom hinteren Ende und lateralen Rande der Columella ableitet, sich hart an die mediale Seite des Quadratum anlegt und im knorpeligen Zustand mit diesem verschmilzt, während es dagegen von dem Columellastiel durch eine feine Spalte getrennt ist.

Er fügt dabei noch zu: „Es ist bemerkenswert, dass Hasse das Vorkommen eines sogenannten Stylohyale nicht erwähnt. Er spricht von einem Höcker an der Hinterseite des Quadratum, welcher mit der äusseren, knorpeligen Abteilung der Columella durch sehr lockere Bandmasse verbunden ist. Dieser Höcker entspricht wahrscheinlich dem mit dem Quadratum verschmolzenen Stylohyale. Nach meinen Beobachtungen ist das Stylohyale durch ein Gelenk mit dem Columellastiel verbunden.“

Aus dem eben Referierten geht hervor, dass in der Extracolumellafrage der Schlangen noch manches zu beantworten bleibt. Hasse hat einen Höcker des Quadratum erörtert, der sich mit der Columella verbindet. Parker sieht einen kleinen Teil des Zungenbeinbogens, der medial vom Quadratum liegt und später verknöchert; er hält es für homolog mit dem Stylohyale (Ceratohyale) der anderen Tiere und nennt es so. Den knorpeligen Teil des Gehörknöchelchens einer Schlange, der mit dem Quadratum artikuliert, hält Gadow für die Extracolumella; nach diesem Autor ist das Stylohyale Parkers die lebenslang knorpelig bleibende Extracolumella. Möller erkannte auch das Stylohyale an, das sich jedoch von der Columella differenziert, später mit dem Quadratum verwächst und dem Höcker des Quadratum von Hasse entspricht.

Erst beim dritten Stadium (Fig. 3) des *Trigonocephalus*-embryo tritt ein kleines Blastem (P. c.) zwischen der oberen Medialfläche des Quadratum (Q.) und der Spitze der Columella (Col.) auf. Im vierten und fünften Stadium (Fig. 4 u. 5) nimmt es an Grösse sehr zu und steht als ein Knorpelfortsatz mit der Columellaspitze in Verbindung, was beim ausgewachsenen Tiere mittels eines vollständigen Gelenkes geschieht. Wenn ich schon zwischen meinem fünften Stadium und dem ausgewachsenen Zustande kein Übergangsstadium bei der Hand habe, so bin ich doch davon überzeugt, dass die Spalte zwischen dem Quadratumfortsatz und der Columellaspitze des fünften Stadiums

direkt in die Gelenkbildung des erwachsenen übergeht. Ich konnte bei keinem der von mir untersuchten Stadien zwischen jenen beiden Gebilden ein eingeschaltetes Stück, das der Extracolumella der anderen Reptilienordnungen homolog ist, konstatieren, abgesehen von jenem Fortsatz am Quadratum; und es ist somit kein Zweifel, dass die laterale Abteilung des knorpeligen Columellastiels der Embryonalstadien das ganze Leben hindurch stets knorpelig bleibt. Daraus möchte ich schliessen, dass bei *Trigonocephalus* ontogenetisch und morphologisch das einer eigentlichen Extracolumella entsprechende Gebilde völlig fehlt.

Ein Fortsatz (Fig. 3—5, P.c.) der medialen Quadratumfläche, der bei *Trigonocephalus* erst vom dritten Stadium an vorkommt, kann ich ohne Zögern dem Stylohyale von Parker homologisieren. Gadow ist der Meinung, wie schon hervor- gehoben, dass dieses Stylohyale lebenslang knorpelig bleibend die Extracolumella darstellt. Jedoch kann man leicht verstehen, wenn man Stadien 3, 4, 5 und den ausgewachsenen Zustand meines Tieres miteinander vergleicht, dass es nichts anderes ist, als ein später verknöchernder Quadratumfortsatz, wie Parker mit Recht sagt. Ein wichtiger Unterschied zwischen Parkers und meiner Auffassung aber besteht darin, dass Parker es aus dem Zungenbeinbogen herleitet, während ich es für zum Quadratum gehörig halte. Nach Möller, der auch das Stylohyale anerkennt und es dem Quadratumhöcker von Hasse entsprechen lässt, stammt es zuerst aus der Columella ab und verwächst später mit dem Quadratum. Dieser Ansicht von Möller kann ich nicht beipflichten, indem das fragliche Blastem bei *Trigonocephalus* erst im dritten Stadium auftretend bald mit dem Quadratum verbunden ist, während es von der Columella stets viel deutlicher geschieden wird, was beim nächstfolgenden Stadium noch klarer zu sehen ist. Damit sage ich, dass das fragliche Gebilde (Stylohyale)

aus dem Quadratum abstammend stets mit ihm in innigem Zusammenhang steht, und genetisch nichts anderes ist, als ein Fortsatz des Quadratum.

Bezüglich der Verbindung dieses fraglichen Fortsatzes (P. c.) mit der Columella (Col.) erkennen Gadow und Möller eine Gelenkbildung an. Ich sehe auch beim ausgewachsenen Zustand (Figur 6) ein vollständig ausgebildetes Gelenk mit straffer Gelenkkapsel (G. k.), dem Gelenkknorpel (G. kn.) und den gut ausgeprägten Menisci (Men.). Eine solche Gelenkbildung des Quadratum und der Columella ist nach F. und P. Sarasin (11), Cope (1) u. a. auch bei Apoden (Ichthyophis, Dermophis) zu konstatieren. Hier bei Trigonocephalus scheint sie viel vollkommener zu sein als bei Apoden. Letztere Autoren nannten den Fortsatz des Quadratum „Processus oticus“. Ich wähle auch bei Trigonocephalus diesen Namen oder noch besser „Processus columellaris quadrati“.

V. Hauptresultate.

1. Der Stapes (Columella), die Fussplatte und der Stiel stellt ab ovo usque ad mala ein einheitliches Gebilde dar.
2. Die beiden lassen sich aus der Ohrkapsel ableiten.
3. Bei Trigonocephalus fehlt ontogenetisch und morphologisch die eigentliche Extracolumella völlig.

4. Das Stylohyale von Parker ist wesentlich ein Fortsatz des Quadratum, es stammt sehr früh aus dem Quadratum her und verknöchert später.

5. Dieser Fortsatz steht mit der Columella stets durch ein wirkliches Gelenk in Verbindung.

6. Ich belege diesen Fortsatz mit dem Namen: Processus columellaris quadrati, oder wie bei Apoden mit dem Namen Processus oticus quadrati.

Kyoto, Januar 1914.

Literaturverzeichnis.

1. Cope, E. D., On the relation of the hyoid and otic elements of the skeleton in the Batrachia. Journ. of Morph. Vol. 2. 1888.
 2. Gadow, H., On the modifications of the first and second visceral arches etc. Philos. Trans. of the Roy. Soc. London. Vol. 179. 1888—1889.
 3. Gaupp, E., Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ergeb. d. Anat. u. Entw. Bd. 8. 1898.
 4. Hasse, C., Die Morphologie des Gehörorgans von Coluber natrix. Anat. Stud. Bd. 1. 1873.
 5. Hoffmann, C. K., Brønns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 6. Abt. 3 C. Leipzig 1890.
 6. Möller, W., Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schlangen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 65. 1905.
 7. Noack, Über die Entwicklung des Mittelohres von Emys europaea nebst Bemerkungen zur Neurologie der Schildkröte. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. 1907.
 8. Okajima, K., Die Entwicklung des Gehörorgans von Hynobius. Anat. Hefte. Bd. 45. 1911.
 9. Parker, W. K., On the structure and development of the skull in the common snake (Tropidonotus natrix). Philos. Trans. of the Roy. Soc. London. Vol. 169. 1878.
 10. Rathke, H., Entwicklungsgeschichte der Natter (Coluber natrix). Königsberg 1839.
 11. Sarasin, P. u. F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. Bd. 2. Wiesbaden 1890.
-

Figurenerklärung.

Tafel 16/17.

Leitz Achromat 3, Ocular I, Balglänge 27 cm.

- Fig. 1. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, Stadium 1.
Fig. 2. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, Stadium 2.
Fig. 3. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, Stadium 3.
Fig. 4. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, Stadium 4.
Fig. 5. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, Stadium 5.
Fig. 6. Frontaler Schnitt durch die Ohrgegend, ausgewachsenes Tier.

- Col. Columella.
Col. B. Blastem für die Columella.
F. o. Fenestra ovalis.
G. Gehirn.
C. a. f. Ganglion acusticofaciale.
G. k. Gelenkkapsel.
G. kn. Gelenkknorpel.
L. häutiges Labyrinth.
l. B. lateraler Bogengang.
M. Unterkiefer.
M. B. Blastem für den Unterkiefer.
Men. . Meniscus.
O. k. Ohrkapsel.
O. k. B. Blastem für die Ohrkapsel.
Par. Parachordalplatte.
P. b. Pars basilaris.
P. c. Processus columellaris des Quadratum.
Q. Quadratum.
Q. B. Blastem für das Quadratum.
V. j. Vena jugularis.
-

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.