Abhandlungen
der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften
Mathematisch-physikalische Klasse
XXV. Band, 10. Abhandlung

# Ueber die Entwicklung des Visceralskelettes bei Testudo graeca.

## I. Die Entwicklung des Kiefer- und des Zungenbeinbogens (Columella auris) und der Paukenhöhle

von

**Otto Bender**

Mit 7 Tafeln und 15 Abbildungen im Text

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität München; Direktor: Prof. Dr. Rückert)

München 1912
Verlag der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in Kommission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth)

Den Vorgängen am Kiefer- und Zungenbeinbogen, welche mit der Herkunft und Entwicklung des schalleitenden Apparates und der Paukenhöhle der Quadrupeden zusammenhängen, ist man bereits in einer großen Anzahl von Arbeiten nachgegangen. Gerade die Klasse der Schildkröten aber stand bis vor kurzem fast ganz außer dem Bereich analoger morphologischer Betrachtungen. Erst in letzter Zeit beginnt man den Cheloniern mehr Beachtung zu schenken, jedoch liegt den bis jetzt vorhandenen Untersuchungen nur ein beschränktes Material zu Grunde, in welchem nicht alle Stadien von weitergehender morphologischer Bedeutung zur Beobachtung gelangt sind. In engstem Zusammenhang mit der Ableitung des schalleitenden Apparates der Reptilien und seinen Beziehungen zu den analogen Bildungen der Säuger steht die Frage nach dem Verhalten des Kieferbogens. Gaupp[1]) hat erst kürzlich wieder darauf hingewiesen, welche Beachtung die Gestaltung des Kieferbogens der Reptilien und seiner Beziehungen zum Schädel zum Vergleich mit Säugerzuständen verdienen. Somit stellte ich mir zur Aufgabe, die Entwicklung des gesamten Visceralskelettes von Testudo graeca zu berücksichtigen; der erste Teil dieser Untersuchungen liegt hier vor.

Im Anschluß an vergleichend morphologische Untersuchungen[2]) über die fragliche Kopfgegend bei erwachsenen Schildkröten beabsichtigte ich, bei Gelegenheit embryonales Schildkrötenmaterial für ontogenetische Untersuchungen, welche auf das gleiche Ziel hinausliefen, zu sammeln. Die Entwicklung des Visceralskelettes im allgemeinen, des Kieferbogens, des Zungenbeinbogens und seiner Beziehungen zur Bildung des Gehörknöchelchens, und endlich der Paukenhöhle im besonderen, sind in vorliegender Arbeit beabsichtigt. Daran sollen sich später Untersuchungen über die Entwicklung des Kehlkopfes anschließen.

Vorerst durch andere Untersuchungen abgelenkt, bot sich mir im Sommer 1909 eine sehr günstige Gelegenheit, das gewünschte Material zu sammeln. Mit einer namhaften Unterstützung durch die K. B. Akademie der Wissenschaften wurde es Herrn Privatdozenten Dr. Hasselwander und mir ermöglicht, während der Sommermonate 1909 einen längeren Aufenthalt in Ragusa zu nehmen, und möchte ich an dieser Stelle der K. B. Akademie der Wissenschaften für ihre freigebige Unterstützung wärmsten Dank sagen. Ganz besonders fühle ich mich auch Herrn Prof. Rückert, welcher die Reise befürwortete und mir ferner seit Aufgabe meiner Heidelberger Dozentur in liberalster Weise einen Arbeitsraum in seinem Institut zur Verfügung stellte, zu größtem Dank verpflichtet.

---

[1]) E. Gaupp, Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger vom Standpunkte der Schädelmorphologie aus erörtert. Verhandlungen des VIII. Internationalen Zoologischen Kongresses zu Graz 1910.

[2]) O. Bender, Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Studien zur Morphologie des Mittelohres und der benachbarten Kopfregion der Wirbeltiere. In Semon, Zoologische Forschungsreisen etc. 1906/07.

Wir bezogen aus Süddalmatien und der benachbarten Herzegowina etwa 600 Exemplare von Testudo graeca und gewannen von diesen etwa 300 Embryonen aus allen Stadien der Entwicklung. Von diesen zerlegte ich 25 Exemplare zwecks Untersuchung der Skelettentwicklung in Serien. Diese bilden das Material der vorliegenden Abhandlung.

Die jüngsten Embryonen lassen die ersten Anfänge einer Konsolidierung des Visceralskelettes erkennen; die ältesten stehen dicht vor dem Ausschlüpfen und zeigen einen bereits weit vorgeschrittenen Ersatz des Knorpelskelettes durch Knochen. Da es sich hier um Erörterungen über primordiale Skeletteile handelt und die hier interessierenden Entwicklungsvorgänge schon beim Auftreten des reifen Knorpels im wesentlichen abgeschlossen sind, so sind natürlich die Stadien der Blastembildung und der Knorpelgenese besonders berücksichtigt worden, während diejenigen aus der beginnenden und der fortgeschrittenen Verknöcherung weniger eingehend behandelt worden sind. Speziell die Deckknochenbildung wird nur gestreift, soweit sie zur Bestimmung der Entwicklungsstufe, auf welcher sich die Skelettbildung im allgemeinen befindet, nötig ist, und soweit sie im einzelnen Falle topographischen Wert besitzt.

Alle von mir untersuchten Embryonen sind in Formolalkohol fixiert und mit Richtungslinie in Paraffin geschnitten; die Schnittrichtung ist meist horizontal, seltener quer. Ältere Stadien wurden vor der Einbettung in einer alkoholischen Kochsalz-Salpetersäurelösung nach Haug entkalkt. Die Schnittdicke beträgt durchweg 15 $\mu$. Zur Färbung diente Hämatoxylin-Eosin. Es wurden ferner von der Kiefer- und Ohrgegend von 10 Embryonen Wachsplattenmodelle in 50 resp. 100 facher Vergrößerung angefertigt, in welchen zunächst das Verhältnis der Visceralspalten untereinander, dann das der Bögen und Spalten zueinander zur plastischen Darstellung gelangte. Andere Modelle bezwecken eine vergrößerte Wiedergabe der sich formierenden Paukenhöhle und der Columella auris, wieder andere dienten vornehmlich dazu, einen Einblick in die Topographie der Nerven und Gefäße zu gewinnen.

Da es nicht möglich war, die Genese eines einzelnen Bogens oder einer Spalte ohne Berücksichtigung ihrer Beziehungen zur Nachbarschaft zu beschreiben, so mußte der gewöhnliche Weg beschritten und die Entwicklungsvorgänge an der Hand einzelner Stadien durchgegangen werden. Am Schluß finden sich dann Zusammenstellungen über einzelne Punkte, so über die Entwicklung des Kieferbogens, der Columella auris, des Mittelohrraumes u. a. m. Die Literatur wird nach Bedarf herangezogen werden, jedoch ist keine erschöpfende Besprechung derselben beabsichtigt, da sich eine solche bereits bei neueren Bearbeitern verwandter Temata findet (E. Cords,[1]) 1909, pp. 225—231).

Die Abbildungen im Text geben mikroskopische Schnitte wieder; die Tafelfiguren zeigen einesteils Bilder ganzer Embryonen bei Lupenbetrachtung, andererseits Wachsplattenmodelle.

Als Richtschnur zur annähernden Bestimmung des Alters der Embryonen diente, übereinstimmend mit Mehnert[2]), die Länge des Rückenschildes. Daß dieses Merkmal, wie auch andere, unter Umständen täuschen kann, und Embryonen mit kleinerem Rückenschild weiter entwickelt sein können, wie solche mit größerem, lehrte mehrfach die mikroskopische Betrachtung. Überhaupt ist die Variationsbreite innerhalb der Skelettentwicklung

---

[1]) E. Cords, Die Entwicklung der Paukenhöhle von Lacerta agilis. Anat. Hefte, Bd. 38, 1909.

[2]) E. Mehnert, Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Erster Teil einer Entwicklungsgeschichte der Emys lutaria taurica. Morphol. Arbeit I, 1892.

der Schildkröten offenbar beträchtlich. Da aber auch andere Merkmale in der Bestimmung des Alters oft irre führten, so wurde doch die Länge des Rückenschildes als eines der zuverlässigsten Daten zur Altersbestimmung beibehalten und durch andere Angaben, wie den Zustand der Extremitäten u. a., ergänzt.

Embryonen, bei welchen der Rückenschild noch nicht deutlich zu erkennen ist, zeigen noch die Visceralspalten auf der Höhe ihrer Entfaltung. Bei diesen beginnen sich die Skelettblasteme erst zu differenzieren, sie stellen also die jüngsten der hier herangezogenen Stadien dar und mit ihnen beginnt die Beschreibung.

## Beschreibender Teil.

### I. Visceralspaltenstadium.

3 Embryonen (Taff. I u. III).

Das Äußere zweier Embryonen wird durch die Figg. 1 u. 2 auf Tafel I veranschaulicht. Beide befinden sich in dem Stadium, in welchem die Visceralspalten noch vollkommen entwickelt sind. Dieses Stadium muß einer Untersuchung über die Ontogenese des Visceralbogensystems, im besonderen über die eventuelle Herleitung der Columella auris vom Zungenbeinbogen und der Paukenhöhle von Visceralspalten zum Ausgang dienen.

Zwei der Embryonen zeigen vier nach außen offene Visceralspalten. Der Rückenschild ist bei dem einen um weniges jüngeren Embryo noch nicht deutlich differenziert, bei dem anderen beträgt seine Länge etwa 4,6 mm. Die Extremitäten sind als kurze Stummel angelegt, bei letztgenanntem Embryo schon deutlicher gegliedert; es findet sich noch keine Spur von Phalangenentwicklung. Der Unterkiefer endigt beiderseits median mit zwei knopfförmigen Wülsten, dem äußeren Ausdruck dafür, daß die beiderseitigen Blasteme der Meckelschen Knorpel noch nicht in der Mittellinie vereinigt sind. In der dorsalen Verlängerung des Hyoidbogenwulstes sieht man bei dem etwas älteren Embryo eine kleine knopfförmige Erhebung, den im Entstehen begriffenen und bereits von mir beschriebenen Ohrknopf. Die Hyomandibularspalte ist hier schon bis auf eine nur mikroskopisch sichtbare Öffnung geschlossen; vom Kaudalrand des Hyoidbogenwulstes beginnt eine Gewebsfalte nach hinten über die Öffnungen der folgenden Visceralspalten nach Art eines Kiemendeckels hinwegzuwachsen. Diese Falte hat bei dem ältesten der drei Embryonen bereits die Öffnung der ersten Branchialspalte überlagert.

Die mikroskopische Untersuchung des jüngsten Embryos ergibt, daß die Blasteme der Visceralbögen erst in Form verschwommener Zellmassen in die Erscheinung zu treten beginnen, also erst am Anfang ihrer Differenzierung stehen. Eine Abgrenzung oder auch nur annähernde Bestimmung der Blasteme ist noch nicht möglich. In dem von diesem Embryo angefertigten Modell (Taf. III, Figg. 12 u. 13) sind deshalb auch nur die Spalten dargestellt, um über ihre Zahl, ihre Lage zueinander und zur Mundhöhle eine klare Vorstellung zu gewinnen. Zu dieser Zeit finden sich jederseits noch fünf Visceralspalten von verschiedenem Ausbildungsgrade vor, also die für Reptilien gewöhnliche Zahl. Über das erste Auftreten der Spalten in der zeitlichen Reihenfolge von oral nach kaudal ist in Anbetracht

des durch von Bemmelen,[1]) Maurer,[2]) Mitsukuri[3]) u. a. für Chelonier bereits Gesagten nichts Neues anzuführen. In dem hier vorliegenden Stadium zu Beginn der Blastemdifferenzierung sind die drei oralen Spalten (Hyomandibular-, erste und zweite Branchialspalte) noch nahezu vollständig ausgebildet. Die vierte Visceralspalte (dritte Branchialspalte) steht auf der linken Seite noch durch einen Epithelstreifen mit dem Ektoderm in Verbindung; auf der rechten mündet sie noch als haarfeiner Kanal nach außen. Diese Mündung liegt im Grunde einer Einziehung des Ektoderms; die innere Mündung ist weiter. Auch diese Visceralspalte kommt also bei Testudo graeca zuweilen noch zum Durchbruch. Die fünfte Spalte (vierte Branchialspalte) wird nur mehr als einfaches oder auch mehrbuchtiges blindes Anhängsel am Kaudalrand der vorigen angelegt; sie kommt wohl nie mehr zum Durchbruch, sondern existiert nur kurze Zeit als ein mit der vorigen Spalte kommunizierender Blindsack (Taf. III, Fig. 13).

Schon auf dieser frühen Entwicklungsstufe sehen wir in der Größe und der Stellung der Spalten zueinander und zur Mundhöhle kommende Veränderungen eingeleitet. Die Mundhöhle bildet jetzt einen breiten, in dorso-ventraler Richtung stark abgeplatteten Spalt, dessen Längsachse in gleichem Sinne gebogen verläuft, wie die hintere Kopf- und Halsgegend des Tieres. Die Visceralspalten hängen der Lateralkante der Mundhöhle in ziemlich gleichmäßigen Abständen an, ihre Längsachsen stehen im wesentlichen senkrecht zu derjenigen der Mundhöhle, sind aber mit Ausnahme der ersten Spalte leicht oralwärts konvex gekrümmt.

Die ersten Visceralspalten und -bögen erfordern eine besondere Besprechung für das vorliegende Thema.

An der Hyomandibularspalte fällt auf, daß sie in dorso-ventraler Richtung nur halb so lang ist, wie die folgenden Spalten; sie entspricht gemäß ihrer Ausdehnung und ihrer Orientierung zum Mundhöhlenlumen nur der Dorsalhälfte einer Visceralspalte. Die Ventralhälfte der Spalte ist also entweder zu dieser Zeit schon obliteriert oder wird gar nicht mehr angelegt (Taf. III Fig. 12). Auch die Verlaufsrichtung dieser Visceralspalte weicht insofern von den folgenden Spalten ab, als sie oralwärts konkav gekrümmt, und nicht rein medio-lateral, sondern von medial und oral nach lateral und kaudal gerichtet ist. Die äußere Mündung ist in dieser Zeit noch spaltförmig. Die innere Mündung ist weiter, wie die der folgenden Spalte und hat die Form eines im Sinne der ganzen Spalte gekrümmten Schlitzes, welcher auf dem Querschnitt sichelförmig erscheint; medial von ihrer Dorsalspitze verläuft die Vena capitis lateralis, medial und ventral von dieser die Arteria carotis. Der Schlitz führt von dorsal her in die Lateralkante der Mundhöhle hinein. Die ganze Spalte steht also dorsal vom Querdurchmesser der Mundhöhle; eine ventrale Aussackung fehlt ihr. Die drei folgenden Visceralspalten dagegen dehnen sich zur Hälfte noch ventral von der Mundhöhle aus. Durch die Rekonstruktion ist also nachgewiesen, daß die Hyomandibularspalte von Testudo graeca auch auf der Höhe ihrer

---

[1]) van Bemmelen, Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz. 1886.

[2]) F. Maurer, Die Entwicklung des Darmsystems. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeben von O. Hertwig, Bd. II, 1. Teil, 1906.

[3]) Mitsukuri, Arbeiten über die Keimblattbildung der Chelonier. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan, Vol. I. Tokyo 1886, V 1891, VI 1893, X 1896.

Ausbildung nur der Dorsalhälfte einer Visceralspalte entspricht; das ist von Wichtigkeit für die Ableitung der Paukenhöhle.

Der Zwischenraum zwischen der Hyomandibular- und der ersten Branchialspalte ist größer, wie die folgenden Spaltensepten; dieser Unterschied ist durch die jetzt schon voluminösere Entfaltung des Hyoidbogenbezirkes bedingt. Skelettblasteme sind jedoch weder hier, noch in den anderen Septen schon abgrenzbar.

Die erste und zweite Branchialspalte gleichen einander noch sehr und sind am vollständigsten entwickelt; da sie sich ebensoweit dorsal, wie ventral vom Mundhöhlenspalt erstrecken, ist ihre Länge also doppelt so groß, wie die der Hyomandibularspalte. Die Spalten passen sich dabei mit ihrer Längsrichtung der walzenförmigen Krümmung der hinteren Kopfgegend an; jedoch nicht in paralleler Richtung. Beide Spalten konvergieren vielmehr gegen den Ventralbereich hin, so daß ihre untersten Winkel an der Ventralfläche des Koptes zu einem einfachen, nur noch flachen Spalt (Recesus ventralis von His) zusammenfließen; sonst aber sind die beiden Spalten ganz selbständig entwickelt. Ihre Einmündungen in die Mundhöhle sind schmäler und liegen entsprechend dem gekrümmten Verlauf des Schlundlumens etwas höher, wie die der ersten Visceralspalte. Ein Vergleich der äußeren Öffnungen bei den verschiedenen Embryonen zeigt, daß diejenige der ersten Branchialspalte bereits durch das beginnende Vorwachsen des Hyoidbogenwulstes nach hinten etwas kaudalwärts gedrängt ist, ein Vorgang, dessen weitere Phasen wir im folgenden beobachten werden. Das Gewebe des Hyoidbogens tritt also von Anfang an massiger auf, wie das des ersten Branchialbogens und beginnt alsbald durch seinen kaudalen Rand die äußere Mündung der ersten Branchialspalte in ihrer Richtung zu beeinflussen.

Von Gefäßen sind die Vena capitis lateralis und die Arteria carotis zu nennen. Erstere zieht, genau wie bei Lacerta-Embryonen dieses Alters, in oral-kaudaler Richtung über die Dorsalspitzen der Visceralspalten hinweg. Sie berührt dabei die mediale Kante der Dorsalspitze der Hyomandibularspalte; weiter hinten verläuft das Gefäß direkt über die Thymusknospen der Branchialspalten hinweg. Medial und etwas ventral zieht parallel mit der Vene die Arteria carotis.

Von Nerven ist der Facialis zu erwähnen, dessen Ganglion geniculi, kaudal und medial von der Hyomandibularspalte gelegen, von vorn den Ramus palatinus empfängt, welcher weiter oral mit der Arteria carotis verläuft. Nach kaudal und lateral entsendet das Ganglion den Ramus hyomandibularis. Dieser zieht unter der Vene hindurch in den Bereich des in der Differenzierung begriffenen Hyoidbogenblastems.

## II. Auftreten von Skelettblastemen.

8 Embryonen (Taff. I—IV, Textfigg. 1—7).

Das nun folgende Entwicklungsstadium ist durch das Auftreten deutlich abgegrenzter Skelettblasteme charakterisiert. Embryonen dieser Kategorie liegen hauptsächlich einer vorläufigen Mitteilung[1]) über die Herkunft und Entwicklung der Columella auris zu Grunde.

Bei zunächst äußerlicher Betrachtung (Taf. I, Figg. 4—6, Taf. II, Fig. 7) erkennt man an diesen Embryonen einen deutlich abgegrenzten und meßbaren Rückenschild, dessen Länge

[1]) O. Bender, Über Herkunft und Entwicklung der Columella auris bei Testudo graeca. Anat. Anz., Bd. 40, 1911.

zwischen 5,5 und 6,2 mm schwankt. Die Extremitäten befinden sich durchschnittlich auf gleicher Stufe; sie sind in einen proximalen und einen distalen Abschnitt gegliedert, das Ende des letzteren ist ruderblattförmig verbreitet. Phalangenentwicklung fehlt noch bei allen. Die hintere Kopfgegend, die wir näher ins Auge fassen müssen, hat sich stark verändert. Offene Visceralspalten sind nicht mehr sichtbar. Statt dieser sieht man eine dicke Gewebsfalte, welche vom Hinterrand des Hyoidbogens kaudalwärts gewachsen ist und nacheinander alle folgenden Visceralspalten zugedeckt hat. Der aborale freie Rand dieser Falte steht etwa in der Höhe der sich früher hier öffnenden dritten Branchialspalte. Unter dem Rand der Falte gelangt man in einen gemeinsamen Vorraum der beiden ersten Branchialspalten, deren Verlauf und Form erheblich verändert sind, wie Schnittbilder (Textfigg. 6, 8 u. 9) und die Tafelfigg. 15 u. 18 zeigen. Bei allen oben angeführten Embryonen gewahrt man in der hinteren Verlängerung der Mundspalte dorsal von der Hyoidbogengegend die schon erwähnte knopfartige Erhebung. Dieser Ohrknopf (Taf. I, Figg. 4—6) erscheint bei Lupenbetrachtung nicht immer gleichförmig. Bei einigen Embryonen ist er von unten und hinten leicht eingekerbt und erscheint dadurch zweibuckelig, bei anderen ist keine Einkerbung vorhanden, aber auf der Wölbung des Knopfes findet sich eine haarfeine, längliche oder runde Öffnung, der Rest der äußeren Mündung der Hyomandibularspalte. Damit ist nicht gesagt, daß letztere Embryonen gerade die jüngeren seien. Es herrscht vielmehr in der Ontogenese der Visceralbögen und -spalten eine gewisse Unregelmäßigkeit. Es scheint keine allgemein gültigen Merkmale der äußeren Konfiguration der Embryonen zu geben, welche sich für die Beurteilung des Standes der Skelettentwicklung als stets zuverlässig erweisen ließen.

Das Skelett befindet sich ganz allgemein noch im Stadium der Blastembildung, an einzelnen Stellen setzt Vorknorpelbildung ein. Deckknochen fehlen noch ganz.

Über die Form des Kieferbogens ist ohne Herstellung von Modellen noch keine genaue Vorstellung zu gewinnen. Modelle aber können wegen der unscharfen Grenzen des Blastemes noch nicht angefertigt werden. Zunächst ist aus Schnitten nur zu ersehen, daß der ganze Bogen als einheitliches Blastem angelegt wird. Der orale, zum Meckelschen Knorpel werdende Abschnitt der Blastemspange ist schon früher abgrenzbar und beginnt sich auch zeitiger in Vorknorpel umzubilden, wie der dem Quadrat entsprechende Teil. Dieser tritt erst als ganz verschwommene Zellmasse von ungefähr ovaler Gestalt auf, deren Abgrenzung noch Schwierigkeiten macht. Zwischen den beiden Komponenten des Kieferbogens existiert zu dieser Zeit also noch keine Grenze, der Bogen ist noch nicht gegliedert, wie das von Kingsley[1]) für Saurier, von Noak[2]) auch für Emys angegeben worden ist. Am oralen Rand des Quadratblastems tritt eine in Form und Ausdehnung noch unklare Zellanhäufung auf, der Vorläufer des Processus pterygoideus quadrati.

Verfolgt man die Serien von dorsal nach ventral, so erscheint medial von der Dorsalkuppe des Quadratblastems die Vena capitis lateralis (Textfigg. 1—3, 6, 7). Etwas weiter ventral taucht zwischen der Vene und dem medial-kaudalen Rand des Blastems die Dorsalspitze der Hyomandibularspalte (Textfigg. 3 u. 6) auf; die Spalte hat sich in den meisten

---

[1]) J. S. Kingsley, The ossicula auditus. Tufts Coll. Stud. VI, Vol. I, 1894—1904.

[2]) Noak, Über die Entwicklung des Mittelohres von Emys europea nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schildkröte. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 69, 1907.

Fällen schon in eine Tasche umgewandelt, d. h. sie hat sich nach außen abgeschlossen und vom Ektoderm zurückgezogen, in dessen Nähe sie blind endigt (Textfigg. 3—6). Durch das Zurückweichen der Spalte vom Ektoderm wird die Trennung der im Bezirk des ersten und zweiten Visceralbogens sich bildenden Blasteme unvollständig, und so sieht man das Quadratblastem, welches lateral bis ans Ektoderm reicht, stellenweise mit den Zellmassen des Hyoidbogens (Extracolumellaanlage) konfluieren. Beide Blasteme zusammen beginnen jetzt das Ektoderm knopfförmig vorzuwölben.

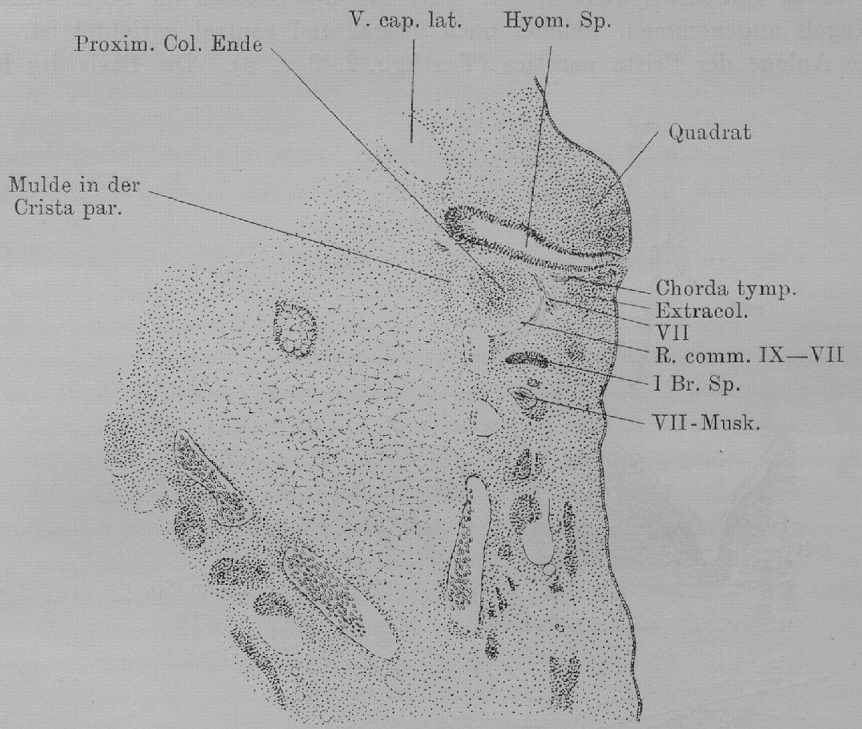



Fig. 1.

Embryo Z 1, Horizontalschnitt. L. 3, Oc. 1, M. T. Vergr. $^2/_3$.

Die Hyomandibulartasche steht mit ihrer Längsachse jetzt noch schräger, d. h. sie hat sich noch mehr von oral und medial nach kaudal und lateral gedreht und trennt, wie erwähnt, die Blasteme des Quadrates und des dorsalen Hyoidbogenabschnittes, der späteren Columella auris, meist nicht mehr in ganzer Ausdehnung voneinander. Der laterale Teil der Spalte ist im Vergleich zum vorigen Stadium meist schon bis auf einen Epithelstreifen reduziert. Dieser äußere Teil der Spalte wird zwischen den massig sich entwickelnden Blastemen des Quadrats und der späteren Extracolumella gleichsam zusammengepreßt, und obliteriert. Der mediale Abschnitt der Tasche zeigt auf dem Querschnitt noch die beschriebene Sichelform (Textfigg. 3 u. 7) und hat an Ausdehnung eher zugenommen. Vornehmlich die Mündung am Dach der Mundhöhle ist weit und erfolgt noch in der ganzen Längenausdehnung der Tasche.

Parallel mit der Vena cap. lat. und unter ihr zieht der Nervus facialis längs der oralen Fläche der gleich zu beschreibenden Crista paotica, um sich dann unter der Vene hindurch über das Columellablastem hinweg nach hinten und außen zu wenden.

Wir kommen jetzt in den Bereich des Hyoidbogens und der Ohrkapsel. Die Ohrkapselanlage ist um diese Zeit noch sehr zellarm und verschwommen; sie steht auf einer erheblich früheren Entwicklungsstufe, wie die Columella auris. Das Blastem der Ohrkapsel ist erst an einer Stelle am ventralen und lateralen Rand, welche der übrigen Ohrkapsel in der Anlage etwas vorauseilt, konsolidiert. Hier hat das Blastem die Form eines niedrigen, stumpfen Kegels angenommen, welcher nach lateral und ventral gerichtet ist. Es handelt sich um die Anlage der Crista parotica (Textfigg. 2, 3 u. 6). Die Basis des Kegels geht

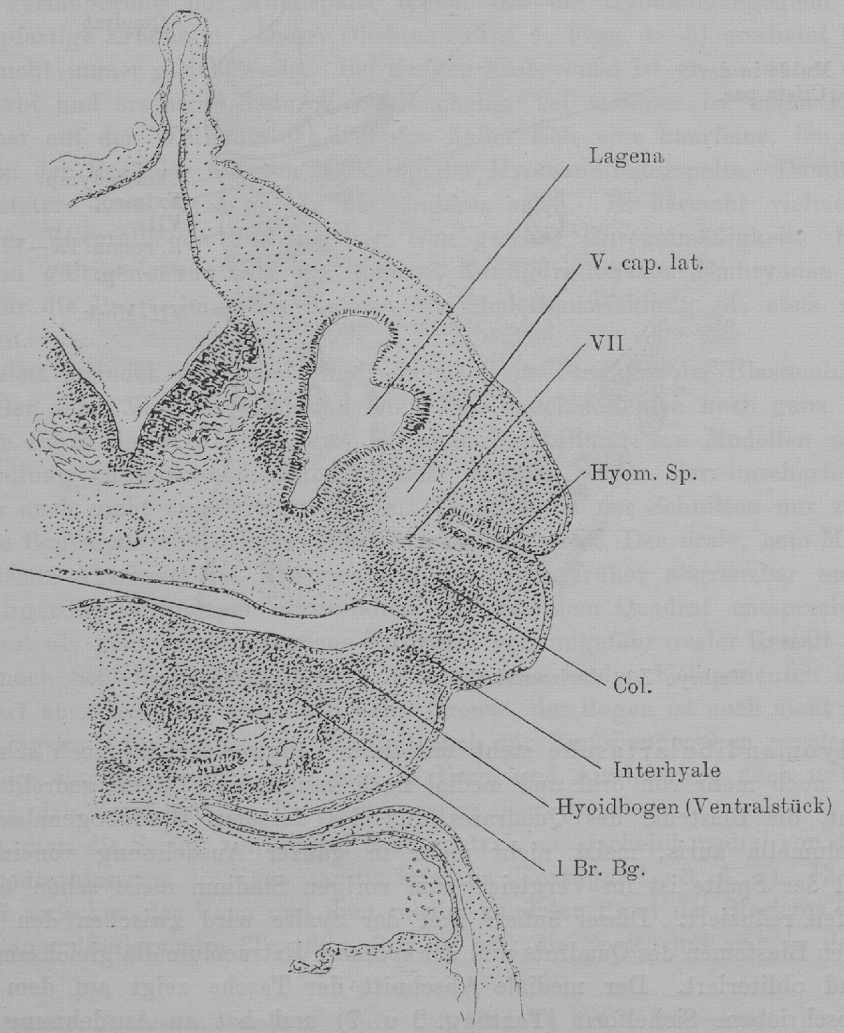



Fig. 2.

Embryo 79 d, Querschnitt. L. 3, Oc. 1, M. T.

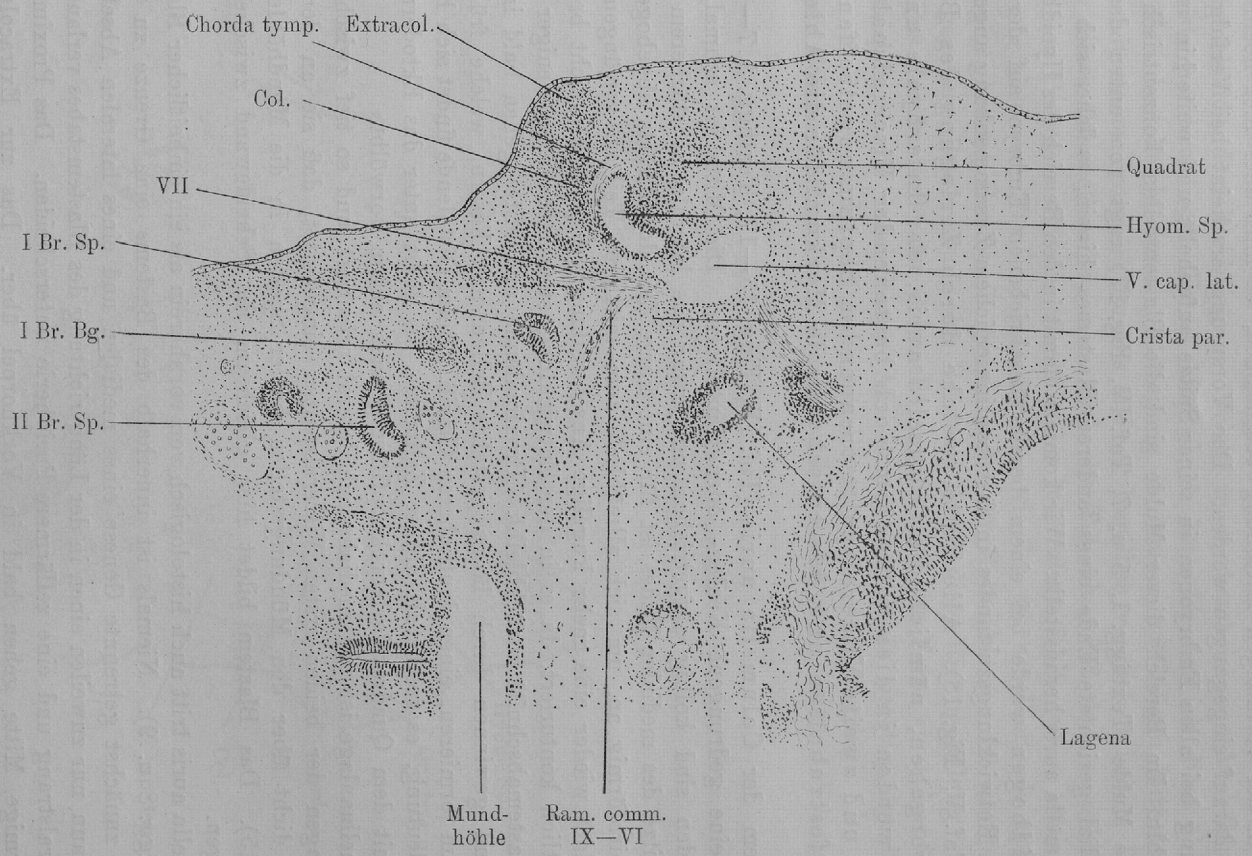



**Fig. 3.**

Embryo 90a, Querschnitt. L. 3, Oc. 1, M. T.

in medialer Richtung ohne Grenze in das diffuse, lichte Gewebe zur Seite der Chorda dorsalis über. Dieser kegelförmige Vorsprung und seine Beziehungen zur Columellaanlage wurden bereits in der vorläufigen Mitteilung beschrieben, es muß aber hier nochmals im Zusammenhang darauf eingegangen werden. Der Vorsprung erscheint bei Verfolgung in ventraler Richtung bei allen Embryonen in seiner Spitze aufgehellt und weiterhin muldenförmig ausgehöhlt. Im Bereich dieser Mulde sind die Blastemzellen konzentrisch angeordnet. In diese Mulde (Textfigg. 1, 5 u. 7, Taf. IV, Fig. 17) ragt von unten das nach dorsal und medial gerichtete Ende eines anderen Blastemes hinein, welches sich als die Anlage der Columella auris herausstellt. Wir kommen damit in den Bereich des Hyoidbogens.

Der Hyoidbogen wurde bei einem bereits beschriebenen Embryo auf der Höhe eines primitiven Entwicklungszustandes in fast kontinuierlichem Zusammenhang angetroffen (Textfig. 2 u. Taf. V, Fig. 18). Alle Teile, welche durch Zerlegung des Bogens aus ihm hervorgehen, nämlich die Columella auris, das Interhyale und das Ventralstück werden in diesem Stadium noch bestehender Visceralspalten in dem die erste und zweite Visceralspalte trennenden Septum angetroffen. Das ist vor allem festzuhalten und das entscheidende Merkmal für die Ableitung dieser Teile.

Das Blastem der Columella auris (Taf. IV, Figg. 15—17, Textfigg. 3, 7—9) hat zu dieser Zeit eine gedrungene Keulen- oder Hantelform. Die Mitte ist schmal, stabförmig; die Enden sind kolbig aufgetrieben und zwar das laterale in stärkerem Maße. Die äußerste Spitze des medialen Endes ist für eine kurze Zeit dorsalwärts abgebogen und schwillt dann birnförmig an, um sich allmählich zum mittleren Teil zu verjüngen. Das äußere Ende bildet wieder eine mehr kugelige Anschwellung; es ist noch nicht bei allen Embryonen deutlich konturiert, da es in der Entwicklung stets mehr oder weniger hinter dem übrigen Blastemabschnitt zurückbleibt. Proximalende und Mitte gehen bald in Vorknorpel über und gewinnen durch längs gestellte Zellen und Fasern, welche frühzeitig ein Perichondrium formieren, einen deutlicheren Umriß. Beim Distalende findet sich hiervon noch keine Andeutung, es reicht als diffuse Zellmasse bis dicht unter das Ektoderm, das es gemeinsam mit dem Quadratblastem knopfförmig nach außen vorwölbt.

Die Columellaanlage ist von medial nach lateral orientiert und so tief zwischen die Dorsalausstülpungen der beiden ersten Visceralspalten eingebettet, daß sie an der Basis derselben resp. dicht über den Mündungsstellen beider Spalten in die Mundhöhle liegt (Taf. IV, Fig. 15). Das Blastem bildet hier gleichsam die Scheidewand zwischen den beiden Mündungen.

Die Columella auris tritt auch histologisch von vornherein als ein einheitlicher Blastemstab auf (Textfigg. 8 u. 9). Niemals ist innerhalb des Bastems eine Grenze zu sehen, welche auf eine zunächst getrennte Genese eines medialen und eines lateralen Abschnittes deutete. Man kann nur zuweilen einen in der Längsrichtung des Blastemstabes verlaufenden zellreichen Zentralstrang und eine zellärmere Peripherie unterscheiden. Das Proximalende und die stabförmige Mitte gehen bald in Vorknorpel über. Das zur Extracolumella werdende Distalende bleibt, wie erwähnt, länger blastematös. Das Proximalende läßt sich fast immer und überall gut von den regelmäßig auf einer jüngeren Entwicklungsstufe stehenden Ohrkapselwandung unterscheiden. Die Blasteme der Crista parotica und der Columella sind also bei ihrem ersten Auftreten völlig voneinander getrennt und bleiben

es, wie sich zeigen wird, auch weiterhin. Unter 8 Embryonen konnte ich nur bei einem die Grenze zwischen beiden Blastemen infolge ungünstiger Schnittrichtung nicht überall mit Sicherheit feststellen. Bei den jüngsten Embryonen zeigt das Proximalende eine nur kurz bestehende, dorsale Abbiegung, welche in der beschriebenen Aushöhlung in der Spitze der Crista parotica liegt. Es sei hier gleich bemerkt, daß ich diese übrigens nur ganz kurze Zeit bestehende dorsale Abbiegung in meiner vorläufigen Mitteilung irrtümlicher Weise mit einem Processus dorsalis anderer Reptilien verglichen habe. Das weitere Verhalten dieses Columellaendes, u. a. auch die Tatsache, daß dem ausgebildeten Tiere ein von einem Processus dorsalis abzuleitendes Intercalare fehlt, lassen mich von dieser Bezeichnung absehen. Ein Processus dorsalis, wie ihn der schallleitende Apparat der Lacertilier zeigt, kommt also bei T. graeca nicht zur Entwicklung. Im übrigen wird die dort schon gegebene Beschreibung des Befundes durch diese Richtigstellung nicht berührt.

Das Proximalende der Columella nimmt bald die Form eines birnförmigen Kolbens an, welcher in die beschriebene Aushöhlung der Crista parotica hineinragt. Es wird weder ein Processus dorsalis noch ein Processus internus angelegt. Im weiteren Gegensatz zur Columellaentwicklung der Lacertilier findet auch keine Gabelung des proximalen

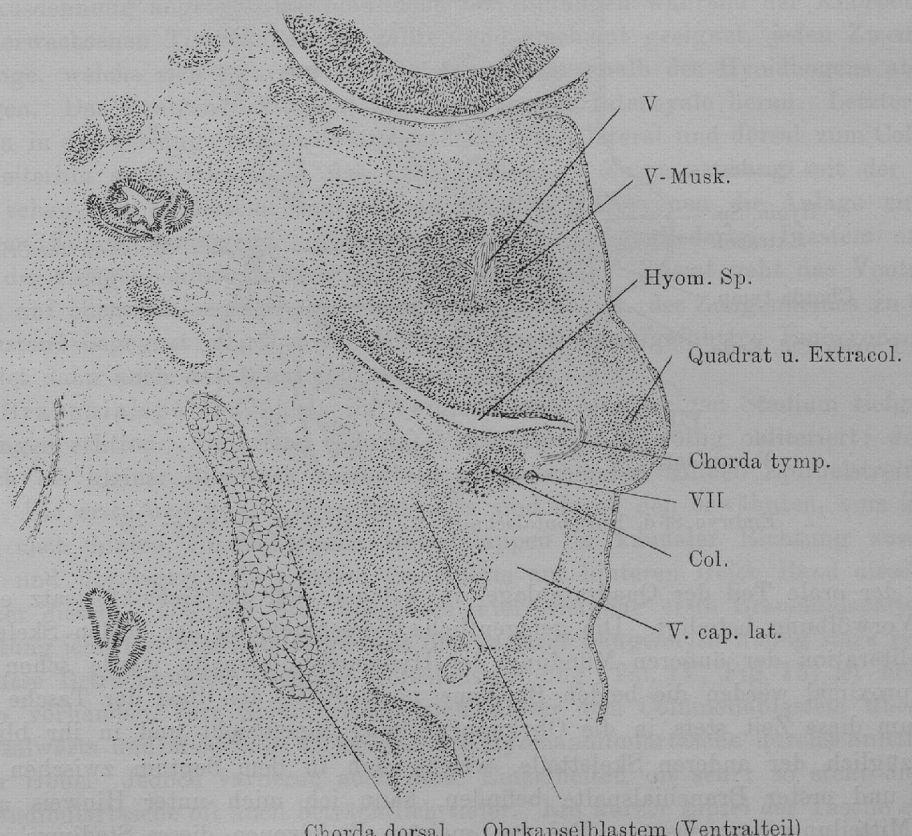



Fig. 4.

Embryo 8a, Schrägschnitt. L. 3, Oc. 1, M. T. Vergr. $^2/_3$.

Columellaendes statt. Es fehlen weiter jedwede Beziehungen der Gehörknöchelanlage zu in Bildung begriffener Muskulatur oder zu Sehnen. Das Proximalende geht kontinuierlich in die stabförmige Mitte der Columella über, diese in das kugelig aufgetriebene Distalende. Die ganze Columellaanlage ist also auch histologisch von Anfang an ein Continuum.

Der Umriß der Extracolumella (Textfigg. 2—7) ist, wie gesagt, noch unklar; sie ist verhältnismäßig sehr viel dicker, wie in späteren Stadien und zeigt im wesentlichen Kugelform. Auch an diesem Abschnitt des Blastemes fehlt jede Andeutung eines Fortsatzes; das Blastem ragt über die es umwachsende Quadratanlage lateralwärts meist etwas heraus und verursacht so die knopfartige Vorstülpung des Ektoderms. Bei manchen Embryonen

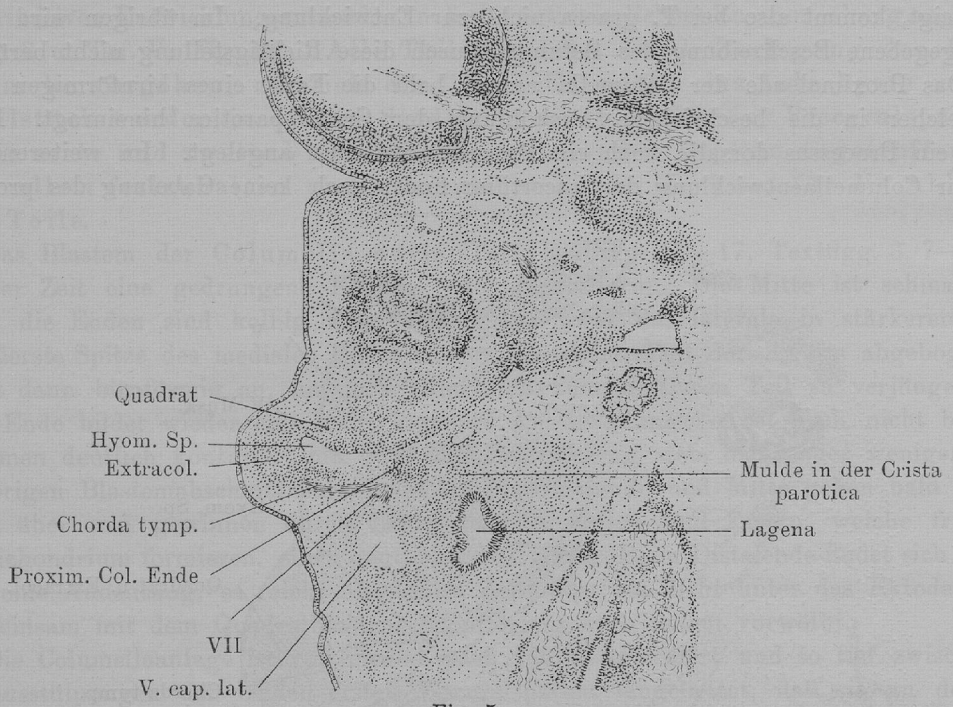



Fig. 5.

Embryo 86 d, Horizontalschnitt. L. 3, Oc. 1, M. T. Vergr. 2/3.

ist auch der orale Teil der Quadratanlage, in welcher sich der Gelenkfortsatz entwickelt, an der Vorwölbung beteiligt. Die gelegentliche Verschmelzung der beiden Skelettanlagen nach Obliteration der äußeren Mündung der Hyomandibularspalte wurde schon erwähnt. Weiter proximal werden die beiden Blasteme noch durch den Rest der Tasche getrennt, welche um diese Zeit stets in die Ohrknopfwölbung hineinzieht und in ihr blind endet.

Bezüglich der anderen Skeletteile, welche sich in dem Septum zwischen Hyomandibular- und erster Branchialspalte befinden, kann ich mich unter Hinweis auf meine frühere Mitteilung kurz fassen. Bei den meisten Embryonen dieses Stadiums sind diese Skelettelemente entweder zum Teil schon stärker rückgebildet, oder — und zu dieser Annahme berechtigt das mir vorliegende reichhaltige Material gerade aus dieser Ent-

wicklungsperiode — sie gelangen durchaus nicht immer in derselben deutlichen Form zum Ausdruck. Zweifellos kann die Ontogenese in Einzelheiten individuell verschiedenartig verlaufen. Dafür werden sich im Verlauf dieser Untersuchung noch mehr Belege ergeben.

Bei der weiteren Verfolgung des Hyoidbogens nach unten findet sich zunächst dicht unter dem Beginn der distalen Anschwellung des Columellablastems eine kleine ovale Zellanhäufung, das Interhyale (Taf. IV, Figg. 15 u. 17 und Taf. V, Fig. 18), fast in Berührung mit demjenigen der Columella. Die Anlage des Interhyale ist bei allen Embryonen aus dieser Entwicklungsperiode zu finden. Es besitzt seine größte Ausdehnung in dorsoventraler Richtung; kaudal schließt sich ihm das Bildungsgewebe für die Facialismuskulatur an, welche sich nunmehr in der Gewebsfalte entwickelt, die vom Hyoidbogen aus über die Öffnungen der Branchialspalten nach hinten vorwächst.

Zur Beschreibung des ventralen Hyoidbogenstückes kann ich mich an den Wortlaut meiner ersten Mitteilung halten; es heißt dort: „Noch eindeutiger wird aber die Herkunft und Zusammengehörigkeit aller dieser Abkömmlinge eines primitiven Hyoidbogens, wenn man den Befund am ventralen Hyoidbogenstück (Taf. V, Fig. 18, Textfig. 2) mit in Rechnung zieht. Dieses wird nämlich im Bastem- resp. im Vorknorpelstadium in viel größerer Ausdehnung angelegt, als man nach den Befunden während der Knorpelbildung und beim erwachsenen Tiere annehmen sollte, und erscheint geeignet, jeden Zweifel über die Vorgänge, welche sich während der Ontogenese innerhalb des Hyoidbogens abspielen, zu beseitigen. Das Ventralstück reicht bis dicht an das Interhyale heran. Letzteres liegt dabei genau in der Verlängerung des Ventralstückes nach lateral und dorsal zum Columellaende.“ Weiterhin sieht man dann das Ventralstück im Zusammenhang mit der Copula.

Wir sehen also in diesem Stadium bei manchen Embryonen die Anlage eines fast vollständigen Zungenbeinbogens. Aber kaum als schon gegliedertes Blastem angelegt, unterliegt der Zungenbeinbogen einer schnellen Reduktion. Zuerst geht das Ventralstück schnell bis auf einen kleinen Fortsatz, den Processus ant. lat. des Zungenbeines zu Grunde. Diesem Zustand begegnet man bei der Mehrzahl der hier aufgeführten Embryonen. Bald verschwindet dann auch das Interhyale restlos.

Die Branchialspalten haben im Vergleich mit dem vorigen Stadium tiefgreifende Veränderungen erlitten. Die vierte (fünfte) Visceralspalte ist völlig obliteriert; die dritte haftet noch als kleiner Blindsack vermittelst eines schmalen soliden Epithelstreifens am Ektoderm. Die erste und zweite Branchialspalte sind durch den erwähnten, vom Zungenbeinbogen nach hinten vorwachsenden Gewebslappen in kaudaler Richtung zusammengeschoben und überlagert; sie münden gemeinsam am hinteren freien Rand dieser Falte, später unter diesem. Die uns hier besonders interessierende erste Branchialspalte ist in ihrer Richtung jetzt fast oral-kaudal gestellt und in ihrer Längenausdehnung stark reduziert. Die für diese Betrachtungen wichtige Dorsalausstülpung (Taf. IV, Fig. 15) ist noch ausgesprochen vorhanden, ihre Spitze erhebt sich hinter dem Columellablastem über dieses hinaus dorsalwärts und steht mit derjenigen der Hyomandibulartasche durchschnittlich fast in gleicher Höhe. Jedoch variieren auch diese Einzelheiten oft sehr; so steht die Spitze der Hyomandibulartasche oft auch beträchtlich tiefer. Ein kurzer Zipfel der Tasche erstreckt sich längs der Kaudalseite der Columella eine Strecke weit lateralwärts und dieser Zipfel ist es, welcher in der Entwicklung der Paukenhöhle eine Rolle spielt. Ventral öffnet sich dieser Zipfel weit in die Mundhöhle. Die weite innere Mündung der ersten Branchialspalte

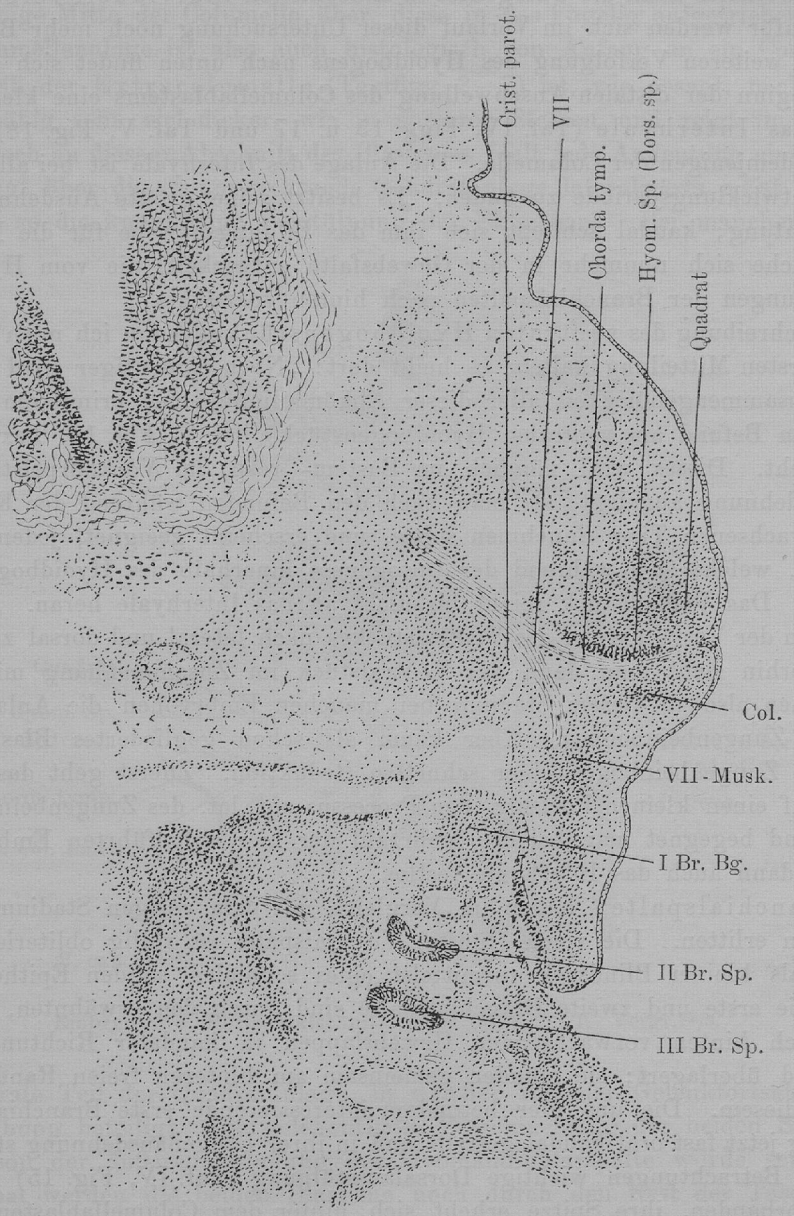



**Fig. 6.**

Embryo 90 a, Horizontalschnitt. L. 3, Oc. 1, M. T.

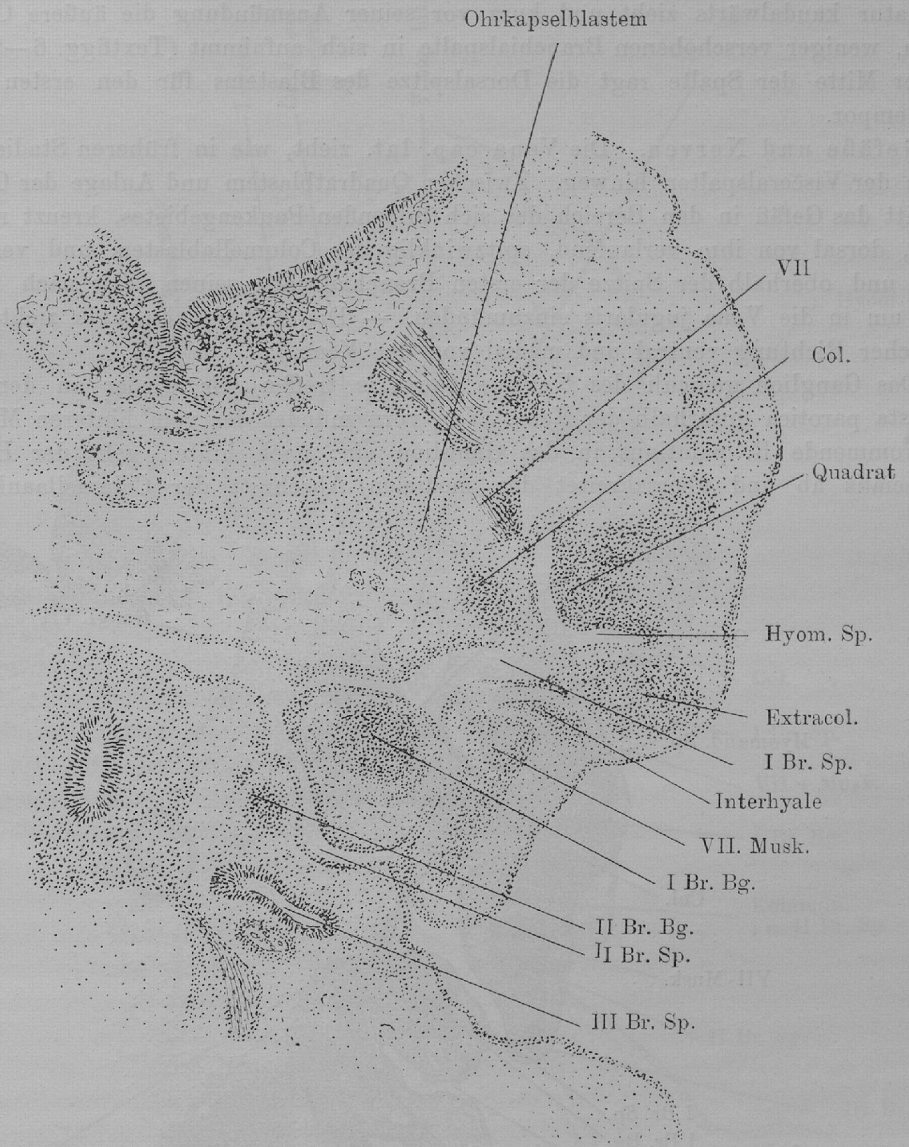



**Fig. 7.**

Embryo 80 d, Schrägschnitt. L. 3, Oc. 1, M. T.

liegt also dicht unter und hinter der Columella. Die äußere Mündung ist zu einem langen Gang mit feinem Lumen ausgezogen, welcher an der Innenseite des Blastems der Facialismuskulatur kaudalwärts zieht und kurz vor seiner Ausmündung die äußere Öffnung der zweiten, weniger verschobenen Branchialspalte in sich aufnimmt (Textfigg. 6—9). Kaudal von der Mitte der Spalte ragt die Dorsalspitze des Blastems für den ersten Branchialbogen empor.

Gefäße und Nerven. Die Vena cap. lat. zieht, wie in früheren Stadien über die Spitzen der Visceralspalten hinweg. Zwischen Quadratblastem und Anlage der Crista parotica tritt das Gefäß in den Bereich des sich bildenden Paukengebietes, kreuzt mit dem N. facialis, dorsal von ihm verlaufend, spitzwinklig das Columellablastem und verfolgt dann außer- und oberhalb der Spitze der ersten Branchialspalte seinen Weg nach hinten und unten, um in die Vena jugularis einzumünden. — Die Arteria carotis zieht annähernd in gleicher Richtung ventral und medial von der Vene.

Das Ganglion geniculi des Nervus facialis treffen wir wieder an der Oralfläche der Crista parotica unterhalb der Vene. Von vorn mündet der vom hinteren Mundhöhlendach kommende R. palatinus in das Ganglion ein; nach hinten geht der Hauptstamm des Facialis ab und überschreitet den medialen Abschnitt der Columellaanlage. Kurz

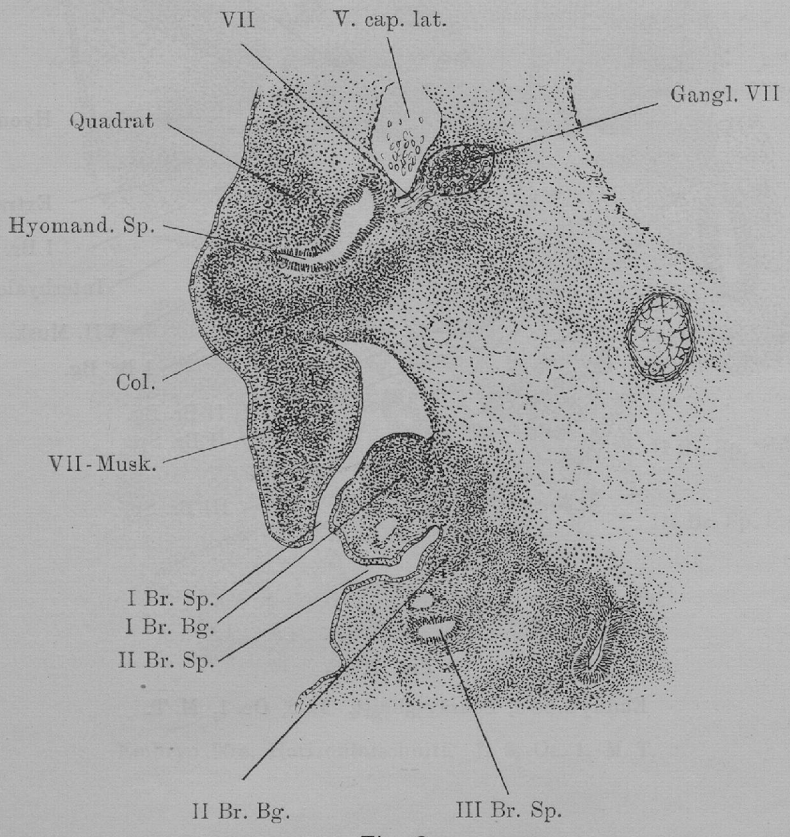



**Fig. 8.**

Embryo 25 d, Horizontalschnitt. L. 3, Oc. 3, M. T. Vergr. $^2/_3$.

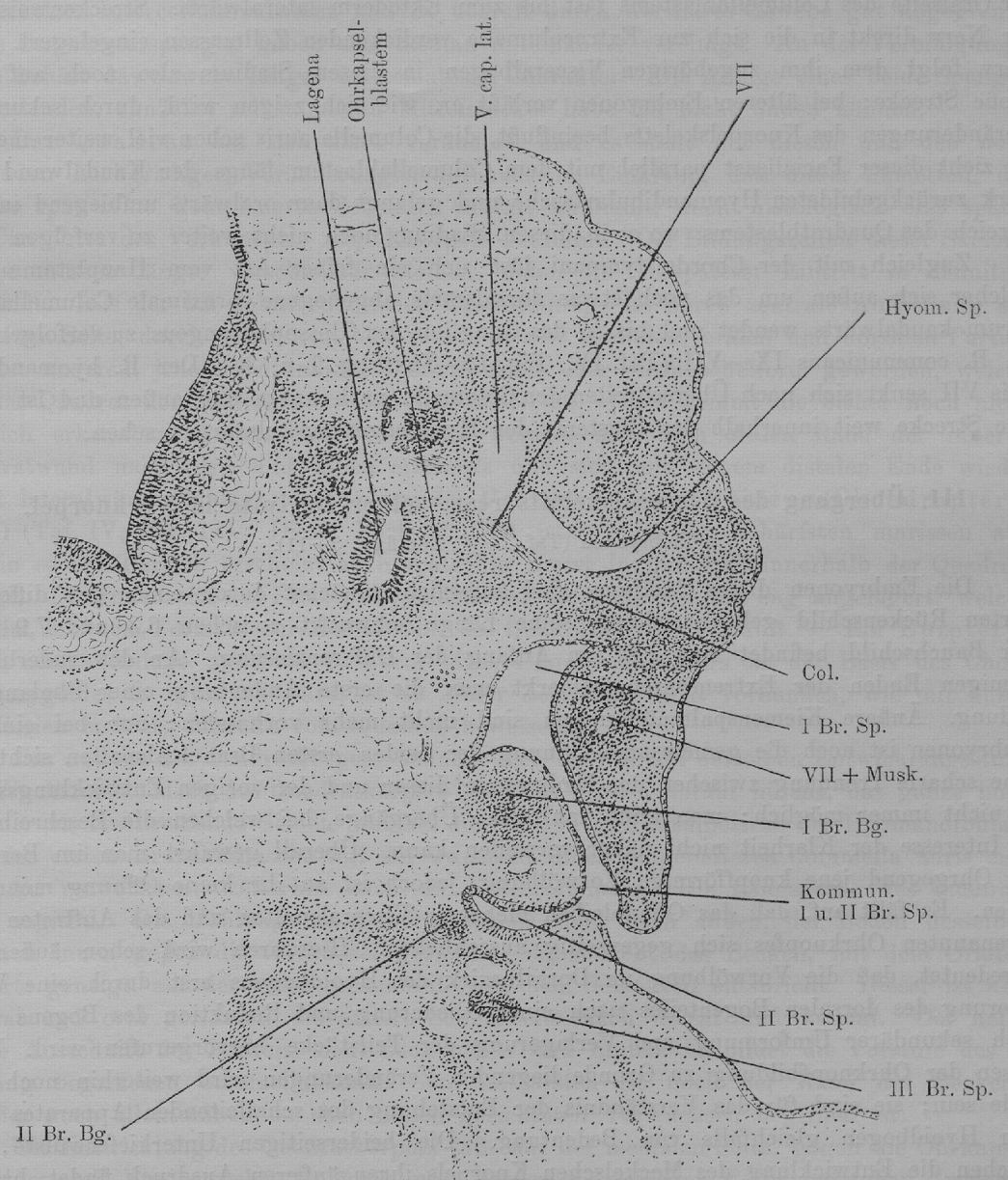



**Fig. 9.**

Embryo 19 b, Horizontalschnitt. L. 3, Oc. 1, M. T.

vorher löst sich die Chorda tympani ab (Taf. IV, Fig. 15, Textfigg. 1, 3—6) und folgt der Oralseite des Columellablastems fast bis zum Ektoderm lateralwärts. Streckenweise ist der Nerv direkt in die sich zur Extracolumella verdickenden Zellmassen eingelagert. Der Nerv folgt dem ihm zugehörigen Visceralbogen in diesem Stadium also noch auf eine große Strecke; bei älteren Embryonen verläßt er, wie sich zeigen wird, durch sekundäre Veränderungen des Knorpelskeletts beeinflußt, die Columella auris schon viel weiter medial. So zieht dieser Facialisast parallel mit dem Columellablastem längs der Kaudalwand der stark zurückgebildeten Hyomandibulartasche und gelangt dann oralwärts umbiegend in den Bereich des Quadratblastems, wo er in diesem Stadium noch nicht weiter zu verfolgen war.

Zugleich mit der Chorda tympani löst sich ein feiner Ast vom Hauptstamm ab, welcher sich außen um das noch etwas dorsalwärts abgebogene proximale Columellaende herum kaudalwärts wendet und bis in das Ganglion des Glossopharyngeus zu verfolgen ist, ein R. communicans IX—VII (Taf. IV, Fig. 15, Textfigg. 1 u. 3). Der R. hyomandibularis VII senkt sich nach Überschreiten der Columella nach unten und außen und ist noch eine Strecke weit innerhalb des Blastems der Hyoidbogenmuskulatur zu sehen.

### III. Übergang des Visceralskeletts resp. seiner Derivate in Vorknorpel.

8 Embryonen (Taf. I—V, Textfigg. 8—11).

Die Embryonen dieses Stadiums sind äußerlich zunächst durch einen gut differenzierten Rückenschild gekennzeichnet; seine Länge schwankt zwischen 6,3 und 7,9 mm. Der Bauchschild befindet sich erst im Anfang der Differenzierung. An den ruderblattförmigen Enden der Extremitäten bemerkt man die erste Andeutung einer Phalangenbildung. Äußere Kiemenspaltenöffnungen sind nicht mehr vorhanden; nur bei einigen Embryonen ist noch die gemeinsame Öffnung der beiden ersten Branchialspalten sichtbar. Eine scharfe Trennung zwischen den Embryonen dieser und der vorigen Entwicklungsstufe ist nicht immer möglich; man trifft zahlreiche Übergänge, bei welchen die Beschreibung im Interesse der Klarheit nicht näher verweilen kann. Überall gewahrt man im Bereich der Ohrgegend jene knopfförmige Vorwölbung, jedoch ist an ihr keine Öffnung mehr zu sehen. Es fällt auf, daß das Offenbleiben mehrerer Visceralspalten und das Auftreten des sogenannten Ohrknopfes sich gegenseitig ausschließen. Hierdurch wird schon äußerlich angedeutet, daß die Vorwölbung im Dorsalbezirk des Hyoidbogens erst durch eine Verlagerung des dorsalen Bogenteiles nach einer Gliederung und Reduktion des Bogens und nach sekundärer Umformung und Verlagerung der Teilstücke hervorgerufen wird. Von diesen der Ohrknopfbildung zu Grunde liegenden Veränderungen wird weiterhin noch die Rede sein; sie sind für das Verständnis der Entstehung des schalleitenden Apparates aus dem Hyoidbogen gleichfalls von Bedeutung. Die beiderseitigen Unterkieferwülste, in welchen die Entwicklung des Meckelschen Knorpels ihren äußeren Ausdruck findet, haben sich median sehr genähert oder schon vereinigt.

Das Visceralskelett findet sich ganz allgemein auf der Stufe des Vorknorpels. Deckknochen fehlen noch völlig. Der Kieferbogen läßt nunmehr seine beiden Komponenten erkennen. Die Vorknorpelspange, welche zum Meckelschen Knorpel wird, hat sich vom Quadrat abgesetzt. Zwischen den beiden Teilen des Bogens findet sich ein Spalt, aber noch kein Gelenk. Der Unterkiefer ist auch jetzt in seiner Entwicklung weiter fort-

geschritten, wie das Quadrat; er besteht gleichmäßig aus Vorknorpel mit schon reichlich entwickelter Intercellularsubstanz und ist überall durch fibrilläres Gewebe gut abgegrenzt. Beide Unterkieferspangen haben sich median miteinander vereinigt. An der Vereinigungsstelle behält das Gewebe länger blastematösen Charakter. Die Anlage eines beide Spangen verbindenden, zunächst selbständigen Mittelstückes habe ich nicht finden können.

Das Quadrat hat sich stark verändert, und es steht mit diesen und den noch folgenden hochgradigen Veränderungen durchaus im Einklang, daß dieser Skeletteil, der erst so spät seine komplizierte definitive Gestalt annimmt, auch histologisch erst später den Charakter des Vorknorpels resp. Knorpels annimmt. Die Bildungszellen dieser Skelettanlage müssen länger verschiebbar bleiben, daher ihr verspäteter Eintritt in definitive Zustände. Aus der bis dahin rundlichen Quadratanlage ist durch zentrale Aufhellung auf der einen Seite, durch vermehrtes Wachstum in den medialen, oralen und dorsalen Partien auf der anderen, jene eigentümliche Nierenbecken- oder Ohrmuschelform geworden, welche für das Quadrat der Schildkröten charakteristisch ist. Dazu kommt die bisher noch nicht deutlich erkennbare Anlage des Fortsatzes, welcher sich vom oralen Rand der inneren Quadratwand nach vorn und innen erstreckt und sich mit seinem distalen Ende wieder leicht lateralwärts umbiegt, die Anlage des Processus pterygoideus (Chondropterygoid) (Taf. IV, Fig. 14). Dieser Fortsatz tritt jetzt sogar am schärfsten umrissen auf, und in seinem Bereich erscheint auch späterhin zuerst Jungknorpel innerhalb der Quadratanlage. Der Innenseite des Proc. pterygoideus ist die Vena cap. lat. eng angelagert, welche parallel mit dem Fortsatz zur Medialwand des Quadratkörpers verläuft. — Ein Epipterygoid, dessen Anlage zunächst in Form eines Proc. ascendens an der Basis des Chondropterygoides zu erwarten wäre, ist zu dieser Zeit noch nicht vorhanden, wie mir außer den Serien mehrere Modelle vom Quadrat beweisen.

Das Gewebe des Quadratkörpers befindet sich überall auf derselben Entwicklungsstufe. Die Wachstumstendenz des Quadratkörpers geht im großen darauf hinaus, das ganze noch genauer zu beschreibende Gebiet, welches die reduzierten Dorsalbezirke des Hyomandibular- und der ersten Branchialtasche mit der zwischen ihnen eingebetteten Columella auris enthält, zu umwachsen; weiterhin auch die Extracolumella. Die Längsachse des Quadrats steht sagittal. Die Höhlung des Quadratbeckens sieht nach außen, der Boden desselben ist nach innen gegen die Ohrkapsel gerichtet; dabei steht das Becken, mit dem Oralteil abwärts geneigt, auf der einen Schmalseite, die dem Gelenkteil entspricht. Dieser ist also ventral und oral gerichtet, die andere Schmalseite nach dorsal und kaudal. Der halbrunde Ausschnitt des Beckens sieht nach unten und hinten, er bildet die Vorstufe des in Bildung begriffenen Columellakanals. Am unklarsten ist noch der Rand des Beckens, welcher noch allenthalben im nach außen gerichteten Vorwachsen begriffen ist.

Die Entwicklung des Quadratkörpers läßt auf der medialen Seite, gegen die Ohrkapsel zu, einen mit Bindegewebe, Gefässen und Nerven ausgefüllten Raum entstehen, welcher bisher unzutreffend als medialer Paukenraum bezeichnet worden ist. Dieser Raum vergrößert sich mit dem Wachstum des Quadrats und stellt nach der Verschmelzung des Quadrats mit dem Cranium einen schmalen, fast vollständig abgeschlossenen Spalt dar. Ein zweiter Raum, welcher zunächst ebenfalls größtenteils mit Bindegeweben ausgefüllt ist, entsteht in der Höhlung des Quadrats selbst. In diesem allein aber entwickelt sich die zukünftige Paukenhöhle.

Alle weiteren Entwicklungsvorgänge an der Hyomandibulartasche, der Columella auris und der ersten Branchialtasche stehen fortan in erster Linie unter dem Einfluß der Quadratentfaltung, welche alle diese Gebilde umwächst und dabei teils verlagert, teils ganz verdrängt. Diese Vorgänge können deshalb nur noch unter gemeinsamer Betrachtung aller dieser Gebilde besprochen werden.

### Die Columella auris und die ihr benachbarten Visceraltaschenderivate; der Beginn der Paukenbildung.

Die mehrfach erwähnten Dorsalausstülpungen der beiden ersten Visceraltaschen sind nun ganz abgeflacht; bei der ersten Branchialtasche ist nun auch keine Ventralausstülpung mehr vorhanden. Die Rudimente der beiden Taschen persistieren bald nur noch als zwei langgezogene ganz dünne Schläuche (Taf. V, Fig. 19), welche nur am Abgang von der Mundhöhle breiter werden. Speziell der von der I. Branchialtasche stammende Schlauch ist nach seiner Lage und Form genau auf jenen kaudal von der Columella liegenden Zipfel des vorigen Stadiums zurückzuführen. Die beiden Schläuche gehen von einer nach dorsal gerichteten, sagittal stehenden und medio-lateral abgeplatteten Ausstülpung der lateralen Mundhöhlenkante ab und sind zunächst nach oben und etwas nach außen gerichtet. Die obere Kante dieser Ausstülpung ragt zu dieser Zeit ein wenig von unten in den Spalt zwischen Quadrat und Ohrkapsel hinein und reicht nach vorn bis zur Basis des Processus pterygoideus. Vom hinteren Rand dieser Taschenkante geht der oraler und dorsaler gelegene dünne Epithelschlauch ab. Er wendet sich nach lateral und etwas ventral, passiert dann den Beckenausschnitt und biegt, in der Beckenhöhle angelangt, wieder nach oben ab, um nun dicht über dem äußeren Columellateil in eine sackartige Erweiterung überzugehen. Der andere Schlauch verläßt die taschenartige Ausstülpung an deren kaudal-ventralen Rand, also an einer tiefer gelegenen Stelle, wie der erste, und zieht in gradem Verlauf nach oben und außen in das Quadratbecken hinein. Hier mündet er, von unten her, gleichfalls in die sackartige Erweiterung ein, welche innerhalb der sich bildenden Quadrathöhlung vor dem distalen Abschnitt der Columella liegt (Taf. VI, Fig. 20). In diesem Sack kommunizieren also jetzt die beiden Schläuche miteinander. Der Sack steht mit seiner Längsachse dorso-ventral und liegt vor dem äußeren Teil der Columella und dicht an deren kolbenförmiger Endanschwellung, der späteren Extracolumella. Der Weg, den die beiden von den ersten Visceralspalten stammenden Schläuche machen, ist also ein etwas verschiedener und schwer zu beschreiben. Auf die Figuren 19 und 20 auf den Tafeln V und VI sei nochmals besonders aufmerksam gemacht; sie werden diese verwickelten Vorgänge besser wie Worte demonstrieren. Der eine Schlauch zieht also dorsal und etwas oral, der andere ventral und, unter Berücksichtignng der Krümmung des Halses, etwas kaudal von der Columella auris.

Die Columella auris (Textfig. 10) selbst hat sich gestreckt und ist graziler geworden, ihr Proximalende hat jetzt ungefähr die Form eines Pistills angenommen. Das Distalende ist noch immer viel massiger und in seiner endgültigen Gestalt noch viel unklarer; es ist vom Quadrat größtenteils kreisförmig umwachsen, doch besteht jetzt ein breiter ringförmiger Spalt zwischen dem Lateralrand des Quadratbeckens und der Extracolumella, welcher mit embryonalem Bindegewebe ausgefüllt ist. Dieser Unterschied

findet auch histologisch seinen Ausdruck, denn letzterer Endabschnitt ist in seinen peripheren Teilen noch blastematös, während der erstere und die stabförmige Mitte des Gehörknöchelchens schon gleichförmig aus Vorknorpel bestehen.

Auf den ersten Blick erscheint die zuletzt beschriebene Situation im Bereich der sich bildenden Paukenhöhle so anders, wie die vorhergehende, daß der Vergleich beider miteinander und die Ableitung des Späteren aus dem Früheren Schwierigkeiten zu machen scheint. Und doch kann es bei der großen Anzahl von Embryonen, welche mir gerade aus diesem Stadium vorliegen, als ausgeschlossen gelten, daß hier eine größere Lücke in der Beobachtungsreihe vorliegt. Zweifellos geht die Entwicklung des Mittelohres um diese Zeit in mancher Beziehung sprungweise vor sich. Aber bei genauer Berücksichtigung der Entwicklung des Quadrates, welche sekundär alle diese Vorgänge intensiv beeinflußt, ergibt sich der jetzige Zustand zwanglos aus dem Vorigen.

Zwei Hauptmerkmale charakterisieren die beschriebene Weiterentwicklung des Mittelohres: 1. die Reduktion der beiden in Frage kommenden Visceraltaschen zu schmalen Schläuchen und das Zustandekommen einer sekundären peripheren Kommunikation zwischen den beiden Schläuchen innerhalb der Quadrathöhlung;

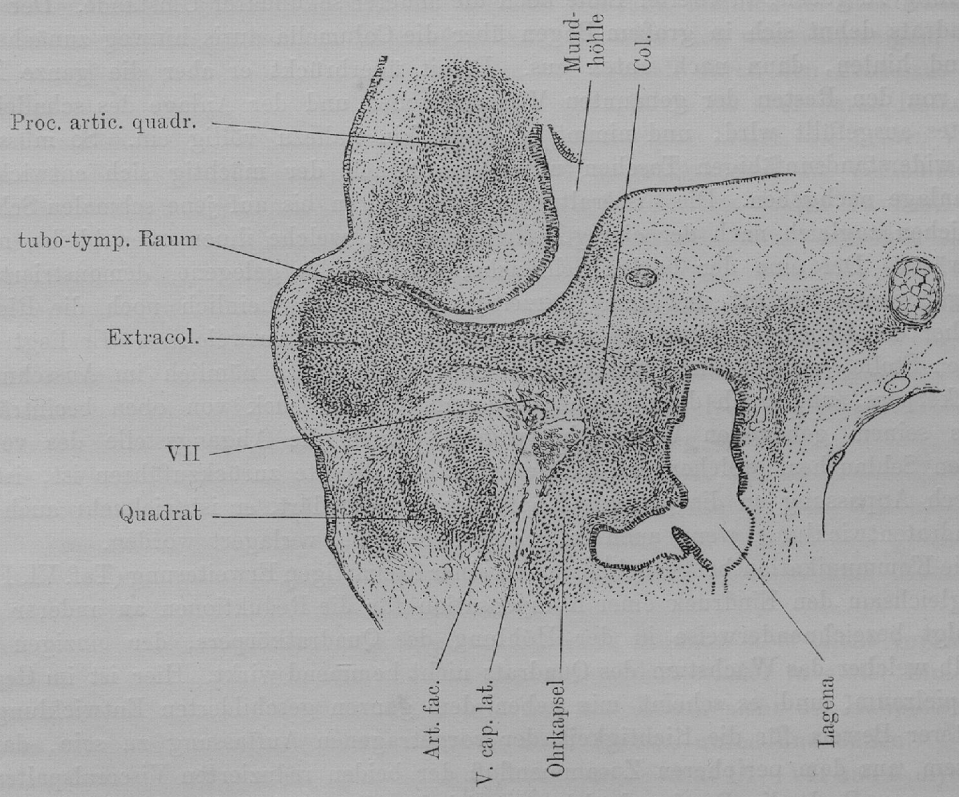



**Fig. 10.**

Embryo 76 c, Horizontalschnitt, Vorknorpelstudium mit Übergang in Jungknorpel. L. 3, Oc. 3, M. T. Vergr. $^2/_3$.

2. die mächtige eigenartige Entfaltung des Quadratkörpers.

Betreff des ersten Punktes ist vor allem zu betonen, daß die Rudimente der beiden Visceraltaschen in keinem Stadium der bisherigen Entwicklung schwinden. Aus den Dorsalbezirken der beiden Spalten sehen wir Taschen hervorgehen, aus diesen durch weitere Rückbildung die beiden beschriebenen Epithelschläuche. Stets aber bleiben beider Lumina zwar in veränderter Form, aber im Bereich der ursprünglichen Anlage aufrecht erhalten. Das wesentlich Neue, was wir jetzt beobachten, ist eine sekundär hinzugekommene Kommunikation an der Peripherie der beiden Schläuche, welche wir nach Abschluß der äußeren Öffnungen zunächst blind endigen sahen. Jetzt haben wir einen fortlaufenden Schlauch vor uns (vgl. Taf. IV, 15 und V, 19), welcher von der Mundhöhle durch den Beckenausschnitt in die Quadrathöhlung zieht, diese unter sackartiger Auftreibung gewunden durchläuft und dann in ventraler Richtung wieder verläßt, um sich weiter ventral und kaudal wieder in das Mundhöhlenlumen zu öffnen. Dieser Schlauch kann also mangels jeder anderen Unterlage nur auf den peripheren Zusammenfluß der beiden Visceralspaltenreste zurückgeführt werden.

Wie ist nun die jetzige Lage dieser beiden Spaltenreste zur Columella auris zu erklären? Die Antwort hierauf vermag schon allein die Berücksichtigung der Quadratentwicklung zu geben; in zweiter Linie noch die anderer sekundärer Umstände. Der Körper des Quadrats dehnt sich in großem Bogen über die Columella auris hinweg zunächst nach oben und hinten, dann nach unten aus. Damit überbrückt er aber die ganze Region, welche von den Resten der genannten Visceraltaschen und der Anlage des schalleitenden Apparates ausgefüllt wlrd, und nimmt sie weiterhin nahezu völlig ein. So müssen die beiden widerstandsunfähigen Taschen unter dem Druck der mächtig sich entwickelnden Skelettanlage nachgeben. Die Visceraltaschen obliterieren bis auf jene schmalen Schläuche und weichen zugleich nach der einzigen Richtung aus, welche ihnen offen bleibt, nämlich ventralwärts. Der eine der beiden Schläuche, der dorsaler gelegene, demonstriert durch seinen gebogenen Verlauf und seine derzeitige Lage augenscheinlich noch die Richtung, in welcher der Druck des Quadrats wirkt, und die Art des Ausweichens. Er liegt an der dorsalsten Stelle, welche ihm das Quadrat noch übrig läßt, nämlieh im Ausschnitt des Quadratkörpers, und auch diese Lage ist bereits durch Druck von oben beeinträchtigt, wie aus seinem gebogenen Verlauf hervorgeht. Auch die Abgangsstelle des ventraler gelegenen Schlauches, welcher auf die erste Branchialspalte zurückzuführen ist, ist nicht nur durch Anpassung an die gesamte Kopfkrümmung erklärt, er ist vielmehr auch durch die Quadratentwicklung, wenn auch in geringerem Maße, verlagert worden.

Die Kommunikation beider Schläuche zu einer sackartigen Erweiterung (Taf. VI, Fig. 20) macht gleichsam den Eindruck einer Kompensation für die Reduktionen an anderer Stelle; sie erfolgt bezeichnenderweise in der Höhlung des Quadratkörpers, der einzigen Stelle, innerhalb welcher das Wachstum des Quadrats nicht hemmend wirkt. Hier ist im Gegenteil freier Spielraum, und es scheint mir neben dem ganzen geschilderten Entwicklungsgang ein weiterer Beweis für die Richtigkeit der vorgetragenen Auffassung zu sein, daß sich aus diesem, aus dem peripheren Zusammenfluß der beiden reduzierten Visceralspalten hervorgegangenen Sack die Paukenhöhle entwickelt. Damit ist aber jetzt schon einmal klargestellt, daß die Entstehung der Paukenhöhle an den Dorsalbezirk der beiden ersten Visceralspalten geknüpft ist, ferner auch, daß ihr Lumen, wenn auch in Form und Lage

sehr verändert, nur aus dem dauernd offen bleibenden Lumen der später peripher konfluierenden beiden Spalten hervorgehen kann; denn es gibt nach meinem immerhin umfangreichen Material bis zu diesem Stadium keinen Moment, bei welchem diese Spalten resp. Taschen oder schließlich Schläuche vollständig obliteriert wären; sie bleiben beide, wenn auch in einer sehr veränderten, aber durch die Quadratentwicklung völlig erklärten Form bis zur Anlage des Paukensackes bestehen. Das vorliegende Stadium ist also für die Ableitung der Paukenhöhle das entscheidende. Die Paukenhöhle von T. graeca geht demnach aus den Rudimenten der beiden ersten Visceralspalten hervor, nicht etwa aus einer sekundären Ausstülpung der Mundhöhle.

Die Columella auris unterliegt, weil selbst ein Skeletteil, dem vom Quadrat ausgehenden Druck nicht in dem Maße, wie die nachgiebigen Epithelverbände der beiden Taschen. So kommt es, daß die Columella auris an ihrem Platz bleibt und gleich einem festen Pol von der Quadratanlage umflossen wird. Je mehr letztere die ganze Mittelohranlage ventralwärts drückt, desto mehr erscheint die Columella im Verhältnis zu ihrer Umgebung dorsalwärts gelagert. Bei dieser auf die ganze bisherige Ontogenese gestützten Auffassung ist leicht zu verstehen, daß sich der schalleitende Apparat nunmehr auch an der dorsalsten Stelle findet, welche ihm das Quadrat frei läßt, nämlich im Beckenausschnitt, dem noch unvollständigen späteren Columellakanal. Es wird sich weiterhin zeigen, daß die Columella schließlich doch etwas durch das Quadrat, speziell durch den Processus tympanicus quadrati, in ihrer Form beeinflußt wird. In erster Linie ist aber daran festzuhalten, daß die Columella auris verhältnismäßig an der gleichen Stelle bleibt, die beiden Visceraltaschenreste aber ventralwärts gedrängt werden und so erklärt sich die Verschiebung in den Lagebeziehungen zwischen der Gehörknöchelanlage und den beiden Taschen. Bisher faßten die Dorsalausstülpungen der beiden Taschen die Columella derart zwischen sich, daß die eine Tasche oral, die andere kaudal von der Columella lag. Nunmehr sind von den Taschen nur die zwei dünnen Epithelschläuche übrig geblieben und durch das Quadrat so verlagert worden, daß jetzt das eine Taschenderivat mehr dorsal, das andere mehr ventral von der Columella liegt. Diese Verschiebung war erst nach Reduktion der Taschen möglich und ist erstens durch die vermehrte Krümmung der ganzen Kopfgegend, zweitens aber vor allem durch den Einfluß der enormen Quadratentwicklung erklärt.

Das nächste Stadium wird, wie hier schon vorausgeschickt sei, die letzten Zweifel an der Berechtigung dieser Anschauung beseitigen; es wird nämlich den Abschluß dieses ganzen Vorganges bringen, in welchem dasjenige Spaltenderivat, welches dem geschilderten Druck ausweichen kann, sich erhält, das andere dagegen, welchem kein Raum mehr bleibt, völlig abgeklemmt wird und verschwindet.

Als weiteres Beweismoment aus dem vorliegenden Stadium aber dient vorerst noch der Verlauf der Nerven. Der Nervus facialis interessiert wieder in erster Linie. Sein Ganglion geniculi liegt der Ohrkapselwand oral an; aus diesem zieht der Hauptstamm des Nerven in bekannter Weise über die Columella nach hinten, unten und außen. Über der Columella gabelt sich der Nerv in Chorda tympani, R. communicans IX—VII und R. hyomandibularis. Die Chorda tympani (Textfigg. 9 u. 10) folgt der Oralseite der Columella jetzt nur noch eine kurze Strecke, dann senkt sie sich vor dieser im Ausschnitt des Quadratbeckens ventralwärts. Der Nerv liegt hier erst an der Hinterfläche des zum Processus tympanicus werdenden Quadratabschnittes, dann an der Hinterfläche des Gelenkfortsatzes,

nahe dessen Medialrand. Der ventraler gelegene der beiden geschilderten Paukenschläuche, die zukünftige Tube, zieht kaudal vom Nerven ebenfalls in dorso-ventraler Richtung. Aus diesem Verlauf der Chorda tympani oral von dem Taschenderivat geht also nochmals deutlich hervor, daß dieses kein Abkömmling der Hyomandibulartasche sein kann, denn sonst müßte der Nerv, wie in dieser Abhandlung bei allen jüngeren Embryonen gezeigt worden ist, und wie ferner die vergleichende Untersuchung[1]) auch dieses Astes durch die Wirbeltierreihe gezeigt hat, kaudal von dem Schlundtaschenderivat verlaufen. Das Gegenteil aber ist der Fall und zeigt in Übereinstimmung mit den beschriebenen Entwicklungsvorgängen auch jetzt noch durch den kaudaler gelegenen Abgang dieses Schlauches von der Mundhöhle, daß der zur Tube sich umwandelnde Schlauch von der ersten Branchialspalte abgeleitet werden muß. Auch der Verlauf der Chorda tympani demonstriert also, daß die Verschiebung der beiden Visceraltaschenderivate in der Weise erfolgt ist, daß die ehemals orale erste Spalte mehr dorsal verlagert wurde und dann obliterierte, die ehemals kaudal folgende, zweite Tasche jetzt mehr ventral gelegen ist und als Tube erhalten bleibt.

Kehren wir zum Verlauf der Chorda tympani zurück. Der Nerv zieht ganz nahe bei dem in Bildung begriffenen Kiefergelenk vorbei, kaudal und etwas medial von ihm gelegen, und wendet sich dann am hintersten Winkel des Meckelschen Knorpels zu dessen Medialseite, wo er nach kurzem Verlauf bereits seine Verbindung mit dem dritten Trigeminusaste eingeht.

Der R. communicans IX—VII, neben welchem ältere Stadien noch eine zweite sympathische Schlinge zwischen N. facialis und N. glossopharyngeus erkennen lassen, wendet sich oberhalb der Columella nach hinten und unten und senkt sich alsbald in das am hinteren unteren Ausgange des Spaltes zwischen Ohrkapsel und Quadrat gelegene Ganglion des Glossopharyngeus hinein. — Über den R. hyomandibularis ist nichts Neues hinzuzufügen.

Von Gefäßen sind wiederum die Vena cap. lat., und ein kleiner Ast der Carotis, die Arteria facialis anzuführen. Beide durchziehen in verschiedener Richtung den Spalt zwischen Ohrkapsel und Quadrat; zum Ausschnitt des Quadratbeckens, dem in Bildung begriffenen Columellakanal treten sie nicht in Beziehung und werden demgemäß auch durch die Quadratentfaltung nicht wesentlich beeinflußt. Die weite Vene, welche durch Zusammenfluß eines facialen und eines cerebralen Gefäßes gebildet wird, tritt an der Basis des Processus pterygoideus in den Spalt ein, läuft dann, der lateralen Ohrkapselwand eng angeschmiegt, dorsal vom Facialis über die Columella auris hinweg und senkt sich rechtwinklig ventralwärts zu der Lücke am hinteren unteren Winkel des Spaltes; sie mündet dann alsbald in die Vena jugularis ein. Durch die gleiche Lücke tritt die kleine Arteria facialis, vor der Vene und zunächst parallel mit ihr ziehend, in den Spalt ein. Das kleine Gefäß steigt hinter der Columella empor und wendet sich weiterhin an die Außenfläche der Ohrkapsel, wo es nicht weiter verfolgt wurde. Die Carotis interna selbst bleibt unterhalb der Mittelohranlage und zieht in Begleitung eines zweiten feinen, vorhin erwähnten sympathischen Nerven, von welchem im nächsten Stadium näher die Rede sein wird, zum Dach der Mundhöhle.

---

[1]) O. Bender, l. c. 1906/07.

Die Branchialbögen werden in einer zweiten Abhandlung genau berücksichtigt werden. Hier sei nur der Vollständigkeit halber bemerkt, daß beide Bögen zu dieser Zeit gleichfalls in Jungknorpel überzugehen beginnen. Der erste hat ungefähr die doppelte Länge wie der zweite, welcher medial und kaudal von ersterem liegt. Vom Oralrande des Hyoidbogenkörpers erstreckt sich ein langer, anfänglich plumper, später am Vorderende zugespitzter Processus lingualis im Boden der Mundhöhle nach vorn. Von der Anlage eines Entoglossums ist auch jetzt noch keine Spur zu bemerken; es tritt erst sehr spät auf.

## IV. Jungknorpelstadium des Visceralskeletts und seiner Derivate.

5 Embryonen (Taf. II, VI und VII, Textfigg. 11—14).

Diese Embryonen haben schon ganz das Aussehen ausgebildeter Tiere. Bei der Öffnung der Eier zeigen alle Exemplare Bewegungen des Kopfes und der Extremitäten; man sieht die Herztätigkeit. Die Länge des Rückenschildes schwankt zwischen 7,9 und 10,6 mm. Auch der Bauchschild ist jetzt bis auf eine mediane Fissur entwickelt, durch welche die Dottergefäße treten. Die Extremitäten tragen ausgebildete Phalangen. Am Kopf speziell sind natürlich alle Kiemenspaltenöffnungen verschwunden; auch die vom Hyoidbogen kaudalwärts gewachsene Falte hat sich in den Kontur der Halsgegend eingefügt, und der unter ihr bislang befindliche Zugang zu den Branchialspalten ist verschlossen. Der Ohrknopf hat sich verflacht, und an seiner Stelle dehnt sich jetzt ein innerhalb der Lateralöffnung des Quadratbeckens ausgespanntes Trommelfell aus (Taf. II, Fig. 9—11), in welches das Distalende der Columella, der Insertionsteil der Extracolumella eingewebt ist. Der ganze Bezirk wird vom Quadrat nach Art eines Bügels umfaßt, wie schon am äußern Relief dieser Kopfgegend erkennbar ist. Zur besseren Einsicht in die Skelettverhältnisse in situ wurden die Köpfe mehrerer Embryonen nach der Lundvallschen[1]) Methode mit Methylgrün gefärbt und aufgehellt. Die Fig. 10 auf Taf. II gibt eine Vorstellung von dem Bild, welches man dann von den uns hier interessierenden Teilen des Visceralskeletts erhält. Außerdem sei auf die Modelle von der Ohrgegend auf Taf. VII verwiesen.

Ausgedehnte Teile des Craniums, wie die Basis, die Nasenkapsel und die Ohrkapsel werden in verschiedenen Stadien der Jungknorpelbildung angetroffen. Der Kieferbogen, die Columella auris und die Branchialbögen sind jetzt fast völlig in Jungknorpel übergeführt. Die Verknorpelung setzt durchschnittlich ganz diffus ein, d. h. die einzelnen Skeletteile verknorpeln meist in einem Guß. Das Auftreten deutlicher Knorpelkerne ist offenbar seltener und anscheinend nicht an bestimmte Stellen geknüpft. Die ausgedehnte Quadratanlage eignet sich am meisten für das Studium der Verknorpelung. Hier sieht man den Proc. pterygoideus zuerst in Jungknorpel übergehen; innerhalb des Quadratkörpers aber erscheint der Knorpel bald zuerst im Proc. articularis, bald im Dorsalteil, und zwar in diffuser Weise, nicht in Form von Kernen. Die vollständige Verknorpelung schreitet dann schnell fort; man kann fernerhin nur feststellen, daß die medialen Bezirke des Quadratkörpers ganz allgemein früher in Knorpel übergeführt werden, wie die lateralen; der Rand des Quadratbeckens bleibt bis zuletzt am weitesten zurück. Diese Erscheinung

[1]) H. Lundvall, Über Demonstration embryonaler Knorpelskelette. Anat. Anz., Bd. 25, 1904, und Bd. 27, 1905.

kräftigt den schon von anderen geführten Nachweis, daß eben nicht alles Vorknorpelgewebe in Knorpel übergeht. So trägt der erwähnte ringförmige Rand des Quadrats zweifellos ebenso zur Bildung des Trommelfells bei, wie die zentral darin gelegene, noch immer vorknorpelige Extracolumella. Auch ich kann also in Übereinstimmung mit anderen Autoren (Jaekel,[1]) Lubosch[2]) u. a.) dem ersten Auftreten von Knorpelgewebe nicht jene morphologische Bedeutung beimessen, welche ihm von mancher Seite beigelegt worden ist.

Betrachten wir nun wieder die beiden hier zunächst interessierenden Visceralbögen und die in ihrer Nachbarschaft sich abspielenden weiteren Vorgänge, die Bildung der Paukenhöhle.

Der Kieferbogen ist bei einigen Embryonen zum größten Teil, bei anderen vollständig in Knorpel übergeführt. Der Meckelsche Knorpel ist dem Quadrat noch immer etwas voraus; er ist stets schon ganz in Jungknorpel umgewandelt, durch ein Perichondrium abgegrenzt und bildet mit dem Knorpelbogen der anderen Seite eine Einheit. Bei einigen Embryonen beginnt schon die Deckknochenbildung gleichzeitig an der lateralen und medialen Seite. Am frühesten erscheinen Dentale und Goniale, während die anderen Deckknochen des Unterkiefers erst angedeutet sind.

Das Quadrat hat den Höhepunkt seiner Gesamtausdehnung erreicht und umschließt jetzt größtenteils knorpelig die Höhlung, in welcher das Distalende der Columella und der sich bildende Paukenraum liegen. Das Kaudalende des Quadratkörpers hat sich im Sinne einer Kreisbewegung weiter ventralwärts ausgedehnt und so dem Proc. articularis wieder mehr genähert. Hierdurch ist der nach hinten unten sich öffnende Ausschnitt des Quadratbeckens noch mehr verengert worden und fast in einen Kanal umgewandelt. Dementsprechend hat der Raum, durch welchen der mittlere Teil des Gehörknöchelchens zieht, eine weitere Beschränkung erfahren. Ferner hat sich der orale Rand des Beckenausschnittes verdickt und bildet jetzt einen Vorsprung, welcher lateralwärts in die Höhlung hineinragt und sich nach unten in den Proc. articularis fortsetzt, den Proc. tympanicus quadrati. Letzterer beginnt jetzt die Gestalt der Columella zu beeinflussen, indem er den mittleren Abschnitt derselben nach hinten und unten konvex ausbiegt. Auch der bisher noch weniger klare äußere Rand des Quadratbeckens hat sich weiter vorgeschoben und zeigt Neigung, sich gegen die Höhlung etwas einzurollen. Auf diese Weise entsteht der etwa kreisförmige Falz, in welchem sich das Trommelfell ausspannt. Zugleich ist die ganze Wand des beckenförmigen Quadratkörpers alternierend mit der zunehmenden Ausdehnung des Paukenlumens dünner geworden.

Der Processus pterygoideus, welche am frühesten in Knorpelgewebe übergeführt wird, besteht in unveränderter Form und Größe. Von der Anlage eines Processus ascendens ist nach wie vor nichts zu bemerken. Die Bildung des Epipterygoides kann also nicht auf die Weise vor sich gehen, wie sie Kunkel bei Emys beschrieben hat, sondern wahrscheinlich erst viel später durch eventuelle Abgliederung des vorderen Teiles des Pterygoidfortsatzes, wie es Gaupp[3]) angegeben hat.

---

[1]) O. Jaekel, Über die primäre Gliederung des Unterkiefers. Sitzungsber. d. Naturforsch. Freunde, Berlin 1905.

[2]) W. Lubosch, Die embryonale Entwicklung des Knorpelgewebes und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. Biol. Zentralbl., XXIX, 1909.

[3]) E. Gaupp, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte, herausgegeben von O. Hertwig, Bd. III, Teil 2, 1905, p. 789.

Von Deckknochen sind das Pterygoid und das Sqamosum zu nennen. Letzteres ist erst als kleine flache Gewebsplatte über dem hinteren äußeren Quadratteil zu bemerken. Das Pterygoid aber hat sich schon in großer Ausdehnung längs der Ventralseite des knorpeligen Proc. pterygoideus quadrati (Chondropterygoid) gebildet. Es stellt eine längliche Knochenplatte dar, welche von oral und medial nach kaudal und lateral orientiert ist. Das hintere Ende dieses Deckknochens reicht unter der Basis des Chondropterygoids bis an die Innenseite des Quadratkörpers und hilft hier den Spalt zwischen Ohrkapsel und Quadrat von vorn verschließen. Das Vorderende des Pterygoides überlagert von ventral her das Kaudalende des Palatinums, welches sich ihm oral und etwas medial anschließt. Das Pterygoid tritt uns also in jener ursprünglichen Form und Lage als ein Deckknochen der Pars palatina des Palatoquadrates entgegen, welche Gaupp[1]) letzthin näher erörtert hat.

Das Kiefergelenk (Textfig. 11) ist jetzt, nachdem seine beiden Komponenten in Knorpel umgewandelt sind, deutlich zu erkennen. Das Gelenk besteht vorerst nur aus einer flachen Pfanne am Hinterende des Meckelschen Knorpels und einer entsprechenden Condylusanlage am Quadrat. Der Gelenkkopf tritt regelmäßig früher in die Erscheinung, wie die Pfanne. Mit der weiteren Entwicklung des Quadrates nach außen, an welcher auch der Gelenkfortsatz teilnimmt, und mit der Verknöcherung des Quadrates wird sich daraus ein bicondyles Gelenk entwickeln. Gelenkspalt und -kapsel treten erst später hervor.

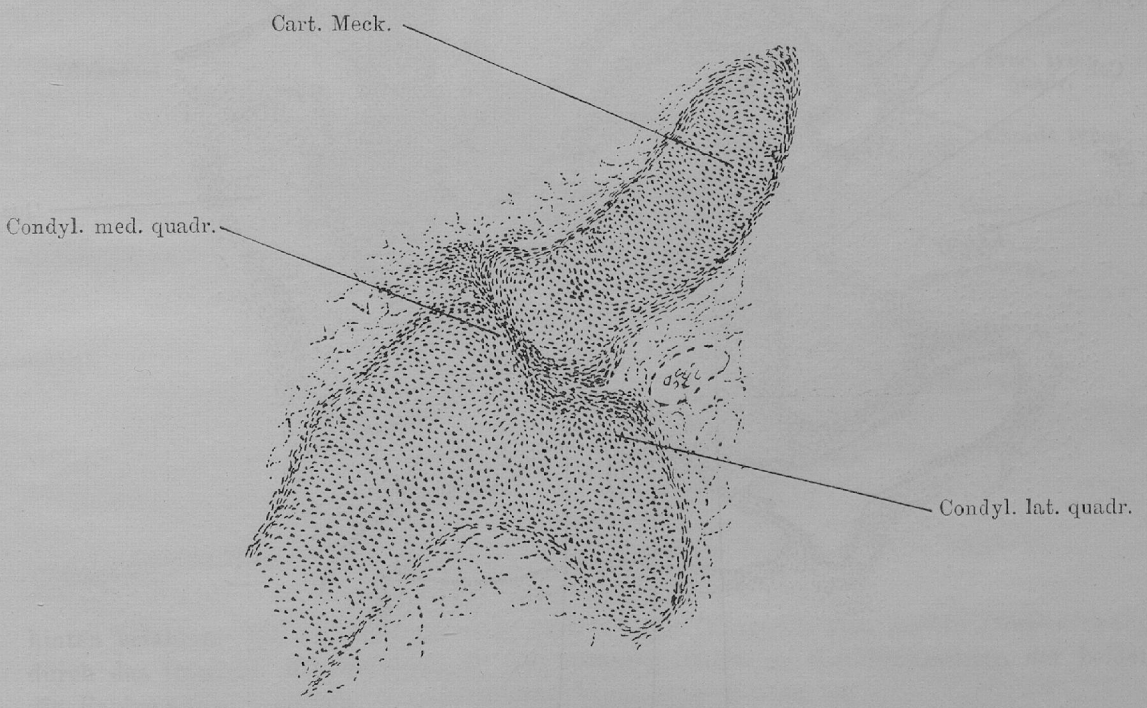



**Fig. 11.**

Embryo 113 c, Horizontalschnitt durch das Kiefergelenk, Vorknorpelstadium mit Übergang in Jungknorpel. L. 3, Oc. 3, M. T.

---

[1]) E. Gaupp, Säugerpterygoid und Echidnapterygoid, Anat. Hefte, Bd. 42, 1910.

Die Columella auris (Taf. VI, Fig. 21, Textfigg. 12 u. 13) verknorpelt schon vor dem Quadrat völlig und einheitlich. Auch im Zentrum des Insertionsteiles der Extracolumella findet sich jetzt Übergang in Jungknorpel, die Peripherie des Insertionsteiles besteht aber noch aus Vorknorpel. Sonst ist die ganze Gehörknöchelanlage nach wie vor in sich einheitlich. Erst mit der Verknöcherung der Columella oder des Stapes, welcher die Extracolumella bekanntlich nicht folgt, tritt eine Grenze zwischen dem medialen Teil und der Extracolumella auf. Das Proximalende hat sich jetzt meist schon zu einer deutlichen Fußplatte umgewandelt, welche überall genau abgrenzbar, in die Fenestra ovalis der Ohrkapsel eingelassen ist. Beider Gewebe sind, wie bisher, völlig voneinander getrennt. Es ist von Wichtigkeit, daß sich zwischen der Fußplatte und dem Lumen des Vestibulums anfangs noch ein dünner Streifen vorknorpeligen Gewebes von der Ohrkapsel aus ent-

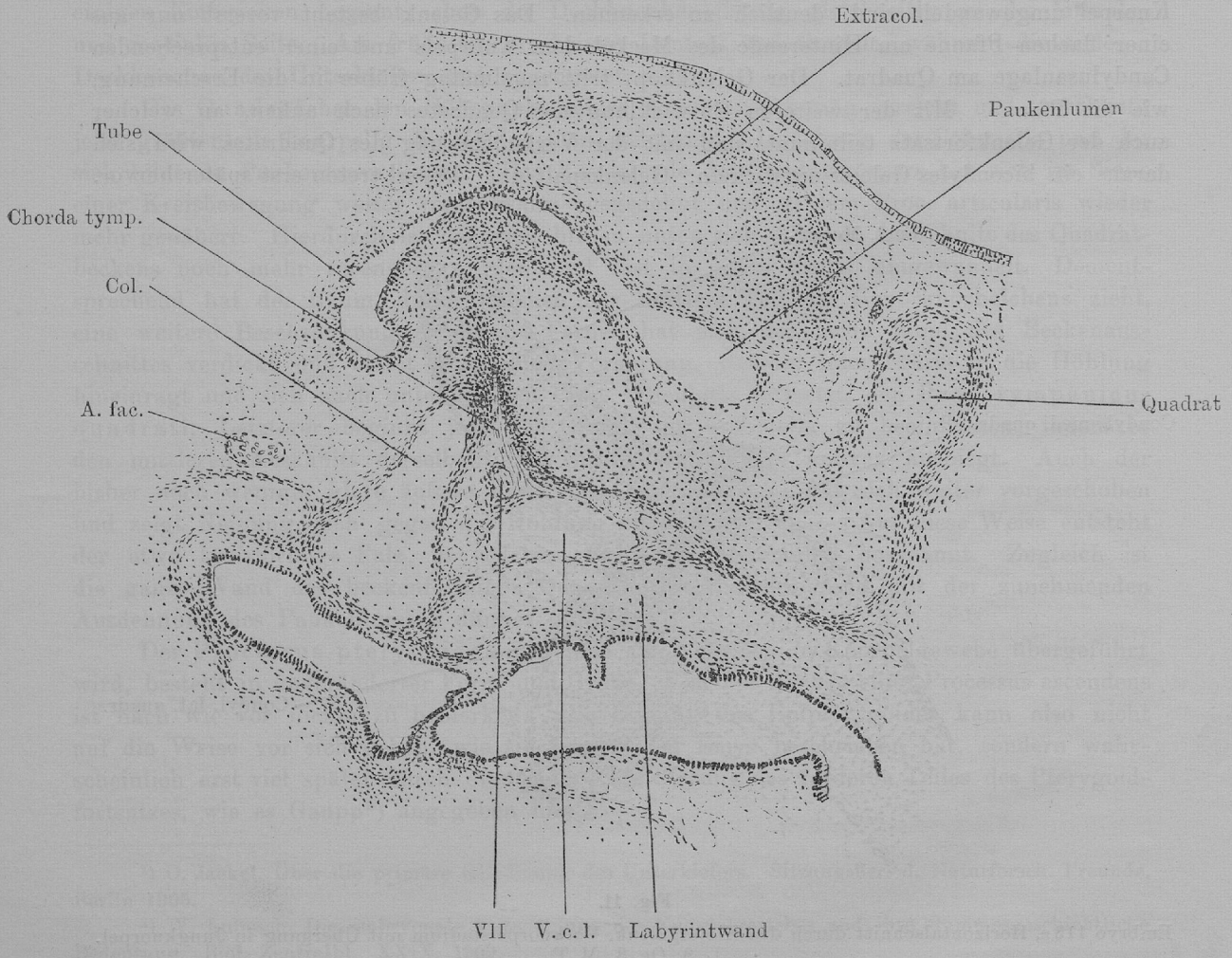



Fig. 12.

Embryo 50a, Horizontalschnitt, Jungknorpelstadium. L. 3, Oc. 3, M. T.

wickelt, welcher dann aber unter dem Druck der Fußplatte schwindet, so daß das Fenster in der Ohrkapsel dann erst völlig offen ist. Auch dieser Umstand, der schon bei Sauriern erwähnt worden ist, spricht gegen die Herkunft eines Teiles der Columella von der Ohrkapsel. An dem ganzen Gebilde ist auch jetzt kein Fortsatz, Band- oder Muskelansatz zu bemerken. Das Gehörknöchelchen ist besonders in seinem mittleren stabförmigen Teil viel schlanker geworden und hat durch den sich entwickelten Proc. tympanicus, dessen Kaudalfläche die Stapesmitte eng anliegt, die schon erwähnte leichte Krümmung nach unten und

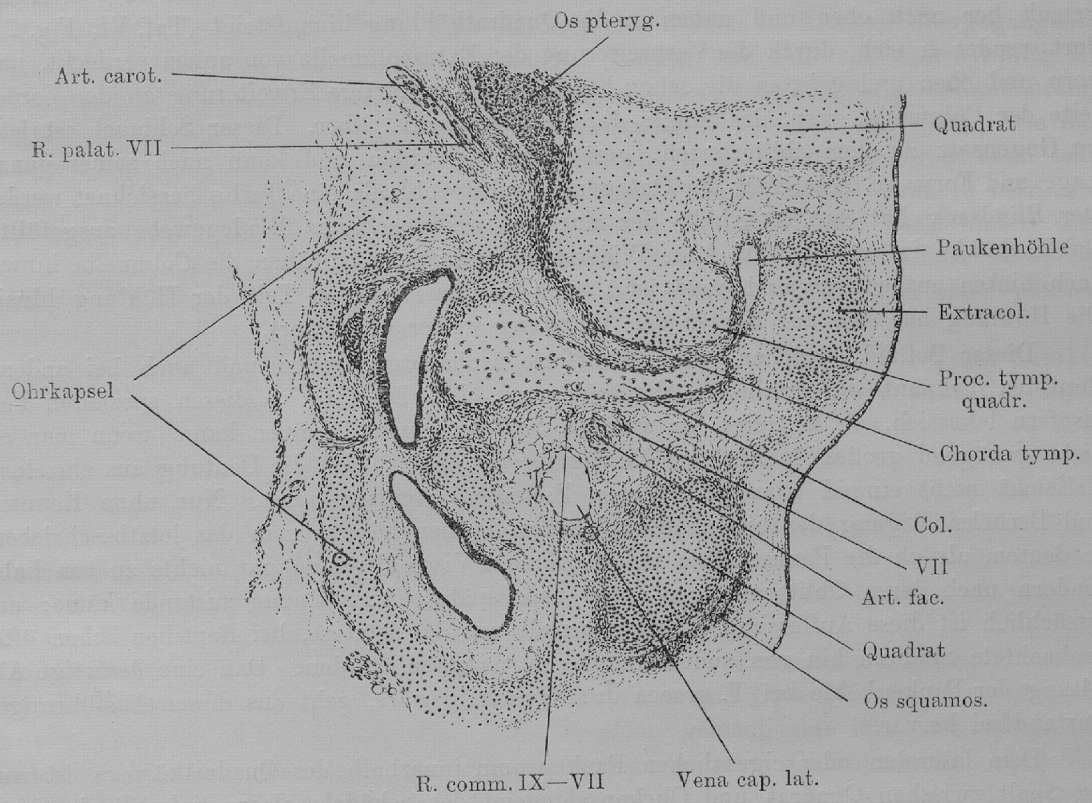



**Fig. 13.**

Embryo 113 e, Horizontalschnitt, reifes Knorpelstadium. L. 3, Oc. 3, M. T. Vergr. 2/3.

hinten erfahren. Hierin zeigt sich nun auch an der Columella eine leichte Druckwirkung durch das Quadrat, wie sie schon in viel höherem Grade an den Rudimenten der beiden die Paukenhöhle liefernden Visceraltaschen festgestellt worden ist.

Die Extracolumella hat jetzt etwa die Form eines Pilzes mit schmalem Stiel und großem Schirm. Der Schirm überdacht von außen den gleich zu beschreibenden Blindsack der Paukenhöhle. Bei zwei Embryonen sah ich vom ventralen Rand des Schirmes ein Band gegen das Hinterende des Meckelschen Knorpels ziehen, das es jedoch nicht ganz erreicht. Einmal war ein kleines Knorpelstückchen in das Band eingelagert.

Fuchs[1]) und Kunkel[2]) haben dieses Band schon beschrieben. Von der Deutung, welche demselben gegeben worden ist, soll später die Rede sein.

Die Paukenhöhle. Von den beiden Schläuchen, welche sich sekundär innerhalb der Quadrathöhlung zu einer sackartigen Erweiterung vereinigt haben, ist der obere, welcher von der Hyomandibulartasche stammt und sich zuletzt durch den immer enger werdenden Quadratausschnitt hindurchzwängen mußte, nunmehr durch den Quadratrand völlig abgeschnürt worden. Wir treffen jetzt statt der beiden Schläuche nur noch einen, welcher, wie bisher, vom lateralen Rand des Mundhöhlendaches hinter dem Kiefergelenk her nach oben und außen in die Quadrathöhlung hinaufsteigt (Taf. VI, Fig. 21); dort wendet er sich, durch die Verbreiterung der Extracolumella von außen verdeckt, nach vorn und oben und geht in die schon beschriebene sackartige Erweiterung an der Vorderseite der Columella, resp. des Stieles der Extracolumella, über. Dieser Schlauch ist jetzt, im Gegensatz zu dem obliterierten, geräumiger geworden und kann nach seiner ganzen Lage und Form zu dieser Zeit der Ontogenese sehr wohl als eine Tube bezeichnet werden. Der Blindsack hat sich innerhalb der nur mit weitmaschigem Bindegewebe ausgefüllten Quadrathöhle, in welcher ihm kein Widerstand entgegentritt, über die Columella hinweg nach hinten ausgedehnt und ragt jetzt auch in den hinteren Teil der Höhlung hinein. Die Höhlung hat sich auf Kosten der Wandung weiter vergrößert.

Dieser Befund, welcher schon mehrfach beobachtet worden und auch bei anderen Reptilien bekannt ist, erscheint, abgesehen von dem Einblick in diesen speziellen Fall, insofern lehrreich, als er zeigt, zu welchen Schlüssen man kommen kann, wenn man ein nicht genügend großes Material zur Verfügung hat und so auf die Deutung aus einzelnen, vielleicht nicht einmal charakteristischen Befunden angewiesen ist. Nur ohne Kenntnis und Berücksichtigung der bisher beschriebenen Stadien könnte man das letztbeschriebene so deuten, als ob die Paukenhöhle mit den ersten Visceralspalten gar nichts zu tun habe, sondern nach deren Obliteration als eine neue spätere Ausstülpung zustande käme; und tatsächlich ist diese Auffassung offenbar gerade auf das letztere, bei Reptilien schon öfter beobachtete Stadium hin von anderen Autoren vertreten worden. Daß eine derartige Ableitung der Paukenhöhle bei T. graeca durchaus irrig wäre, geht aus diesen Ausführungen einwandfrei hervor.

Dem lateralen oder eigentlichen Paukenraum innerhalb des Quadratkörpers ist nun der Spalt zwischen Quadrat und Ohrkapselgegend des Schädels als medialer Paukenraum (Recessus tympanicus) gegenübergestellt worden. Dieser Raum, welcher schließlich durch die knöcherne Vereinigung des Quadrats mit der Ohrkapsel bis auf die erwähnte Lücke am hinteren unteren Winkel knöchern abgeschlossen wird und welcher von früheren Autoren, vor allem von Hasse,[3]) genau beschrieben worden ist, enthält aber niemals ein Lumen (Textfigg. 12 u. 13). Man muß hier zwischen Raum und Lumen unterscheiden; ersterer bedingt noch nicht letzteres. Der genannte Raum hat mit der Bildung der eigent-

---

[1]) H. Fuchs, Über die Entwicklung des Operculums der Urodelen und des Distelidiums (Columella auris) einiger Reptilien. Verhandl. Anat. Ges. Würzburg 1907.

[2]) B. W. Kunkel, Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schildkrötenschädels. Anat. Anz., Bd. 39, 1911.

[3]) C. Hasse, Das Gehörorgan der Schildkröten. Anat. Studien, Bd. I, 1873.

lichen Paukenhöhle nichts zu tun, ein Umstand, welcher bisher anscheinend nicht erkannt worden ist. Der Spalt kommuniziert also nicht mit der Paukenhöhle durch den Columellakanal, sondern das Lumen der Paukenhöhle endigt am Lateralausgang des Kanals; auch der Kanal ist also ohne Lumen und wird, wie sich zeigen wird, vollständig durch das Gehörknöchelchen ausgefüllt. Der Raum zwischen Quadrat und Ohrkapsel aber ist vollständig von Bindegewebe eingenommen, welches alle zum Mittelohr in Beziehung stehenden Gefäße und Nerven durchlaufen.

Im Anschluß an das über den Zungenbeinbogen Gesagte ist noch nachzutragen, daß sich jetzt nur noch der ganz kurze Proc. ant. lat. als Rest des Ventralteiles des Bogens am Zungenbeinkörper findet. Nach vorn hat sich der bereits in Knorpel übergegangene, langgestreckte Processus lingualis entwickelt. Ventral und oral von dessen Spitze ist jetzt zum ersten Malebei manchen Embryonen eine kleine noch jungknorpelige Zellanhäufung zu sehen, die Anlage des Entoglossums. Dieses entsteht also erst viel später, wie das Visceralskelett, und ohne jeden genetischen Zusammenhang mit diesem und geht dann sehr schnell in Knorpelgewebe über. Der knorpelige erste Branchialbogen zieht in beträchtlicher Entfernung unterhalb der Ohranlage am Boden der Mundhöhle nach hinten und oben. Medial von ihm ist der viel kürzere zweite Branchialbogen gleichfalls knorpelig angelegt. Von diesem Teil des Visceralskelettes wird, wie schon erwähnt, in einer späteren Mitteilung eingehender die Rede sein.

Über die Gefäße und Nerven ist nicht viel Neues zu berichten. Die Vena capitis lateralis und die von der Carotis interna abgehende kleine Arteria facialis (Textfigg. 12 u. 13) behalten ihren schon geschilderten Verlauf innerhalb des Spaltes bei. Die Vene liegt stets dicht an der Ohrkapsel, durchzieht den Spalt im Bogen von oral und dorsal nach kaudal und ventral und verläßt ihn dann an der offen bleibenden Lücke am hinteren unteren Winkel. Die kleine Arterie tritt an derselben Lücke ein und durchzieht den Spalt in ziemlich geradem Verlauf von unten nach oben. Sie steigt dabei, wie schon geschildert, hinter der Columella und dem Facialis empor und kreuzt spitzwinklig dann die Außenseite der Vene in der Richtung zur Schläfengrube.

Auch der Verlauf des Facialisstammes ist bekannt. Besonderes Interesse erfordern jetzt die Rami communicantes mit dem Trigeminus und Glossopharyngeus, sowie die Chorda tympani (Taf. VII, Fig. 25). Das Ganglion geniculi mit dem vom Munddach kommenden R. palatinus liegt am Vorderrande der lateralen Ohrkapselwand nahe der hinteren Spitze des Pterygoides.

Zunächst ein kurzes Wort über den R. palatinus, dessen erschöpfende Darstellung zu sehr über den Rahmen des vorliegenden Themas hinausgeführt hätte. Der Nerv wurde nur bis zur sogenannten kaudalen Anastomose mit dem Trigeminus verfolgt, welche dorsal vom Vorderende des Pterygoides liegt. Auf dieser zentralen Strecke ist der R. palatinus weder in einen Knochenkanal eingeschlossen, noch liegt er zwischen Cranium und Deckknochen, sondern er verläuft frei an der Basis des Primordialcraniums, medial von der Innenkante des Pterygoides. Ich habe an anderer Stelle[1]) für alle Wirbeltierklassen nachgewiesen, daß nur die Beziehung dieses Nerven zur primordialen Schädelbasis primitiv und konstant ist. Diese auf vergleichend-anatomischem Wege nachgewiesene Tatsache erhält jetzt durch die

[1]) l. c. 1906/07, für Schildkröten spec. p. 386—392.

geschilderte Ontogenese dieses Nerven bei T. graeca eine weitere Stütze; in dem vorliegenden Nervenverlauf ist also klar und deutlich ein primitives Merkmal gegeben. Die Umschließung des R. palatinus durch Deckknochen ist selbstverständlich ein sekundärer Vorgang, der ganz anders zu beurteilen ist, wie das letzthin auch Gaupp[1]) in Übereinstimmung mit mir gegenüber Fuchs betont hat.

Kurz vor Eintritt des R. palatinus in das Ganglion geniculi entläßt er einen R. communicans, welcher in Begleitung der Arteria carotis unterhalb des Mittelohres zum Ganglion des Glossopharyngeus verläuft. Wir haben hier also eine in den jüngeren Stadien noch nicht so deutliche zweite untere Schlinge zwischen Facialis und Glossopharyngeus vor uns. Der Hauptstamm des Facialis teilt sich wiederum kurz vor oder während des Überquerens der Columella in die bekannten drei Äste: den schon geschilderten oberen R. communicans IX—VII, die Chorda tympani und den R. hyomandibularis. Es bestehen also zwei sympathische Schlingen zwischen Facialis und Glossopharyngeus, welche sich kurz vor dem Eintritt in das Ganglion des letzteren vereinigen. Nahe dieser Stelle gehen ein bis zwei feine Ästchen in der Richtung auf die Paukenhöhle ab, die Paukennerven, welche ich schon früher (1906/07) beschrieben habe.

Das Verhalten der Chorda tympani (Taf. VII, Fig. 25, Textfigg. 12 u. 13) ist durch sekundäre Verlaufsveränderungen, welche unter dem Einfluß der Quadratentwicklung, speziell des Processus tympanicus znstande kommen, gekennzeichnet. Den Verlauf dieses Nerven habe ich gleichfalls schon früher, auch bei verschiedenen Schildkrötenarten, beschrieben und konnte nachweisen, daß die Chorda tympani ursprünglich als ein Ast des Hyoidbogensnervs zu diesem Bogen gehört und erst nach Schluß und Reduktion der Hyomandibularspalte in das Gebiet des Kieferbogens gelangt sein kann. Es ergab sich ferner, daß diese Beziehung des Nerven zum Kieferbogen und -gelenk, schon frühzeitig erworben und außerordentlich konstant, nur auf dem Wege der Vergleichung zu verstehen ist. Der Nerv wurde immer an der Innenseite des Kiefergelenks und des Meckelschen Knorpels gefunden; wenn ihn nicht sekundäre und variable Fortsatzbildungen der Columella auris ablenkten (Rhynchocephalen, Lacertilier, Krokodilier), auch schon in nächster Nähe der Innenseite des Quadrats (Geckoniden). Letzterer Fall trifft nun bei allen Schildkröten, so auch bei T. graeca zu. Die Columella auris ist hier von Anfang an ein einfacher stabförmiger Skeletteil, welchen die Chorda tympani zu keiner Zeit der Ontogenese überschreitet. Der schalleitende Apparat der Schildkröten wird also nur einmal vom N. facialis gekreuzt und zwar vom R. hyomandibularis. Die Chorda tympani dagegen bleibt vor der Columella. Der Nerv löst sich dicht vor dem Gehörknöchelchen vom Hauptstamm ab, folgt jetzt im Gegensatz zu jüngeren Stadien der Columella nicht mehr lateralwärts, sondern senkt sich vor ihr innerhalb des Ausschnittes des Quadratbeckens, d. h. des Columellakanals, ventralwärts. Auf dieser Strecke wird der Nerv jetzt etwa zwischen Kaudal- und Medialfläche des Processus tympanicus gefunden; weiter distal folgt er dann der Hinterfläche des Processus articularis quadrati. Kaudal und etwas lateral von ihm lagert der jetzt noch lang ausgezogene Verbindungsschlauch zwischen Mundhöhle und Mittelohr, die zu dieser Zeit sehr ausgesprochene Tuba Eustachii. Der Nerv liegt also, wie nochmals betont sei, oral von

[1]) l. c., Anat. Hefte, Bd. 42, 1910, p. 399—400.

der von einer Visceralspalte abgeleiteten Tube, ist also zu ihr gerade umgekehrt orientiert, wie zur Hyomandibularspalte in frühen Entwicklungsstadien. Es wurde bereits angeführt, daß auch hierin ein Beweis dafür zu sehen ist, daß die nun vorhandene Tube nicht auf die Hyomandibulartasche, sondern auf die erste Branchialtasche zurückzuführen ist, da die Chorda tympani andernfalls kaudal von der Tube zu erwarten wäre. Der Nerv folgt dann dem Gelenkfortsatz des Quadrats bis zum Kiefergelenk, an welchem er in großer Nähe und in einer für alle Nichtsäuger charakteristischen Orientierung vorbeizieht, auf die ich in früheren Untersuchungen genügend eingegangen bin. Dann wendet sich der Nerv nach vorn und erreicht die Innenseite des Meckelschen Knorpels an seinem hintersten Ende. Gleich darauf erfolgt die Anastomose mit dem dritten Trigeminusaste.

## V. Stadium des reifen Knorpels, Beginn der Ersatzknochenbildung.

3 Embryonen (Taf. VI u. VII, Textfigg. 13—15).

Die hier zu Grunde gelegten Embryonen haben ihre Ausbildung im wesentlichen vollendet und stehen teils dicht vor dem Ausschlüpfen, teils sind sie direkt nach demselben fixiert worden. Die Embryonen wurden vor der Einbettung entkalkt; einer derselben wurde wiederum nach Lundvall aufgehellt. Alle Teile zeigen nun die Verhältnisse des fertigen Tieres. Die Ohrgegend besitzt ein Trommelfell, welches die äußere Öffnung der Quadrathöhlung abschließt. Die Extremitäten sind fertig entwickelt; der Bauchschild ist nach fast völliger Resorption des Dottersackes nahezu geschlossen. Die Längen des Rückenschildes schwanken zwischen 11 und 25 mm.

Die Befunde aus diesen Serien bieten naturgemäß gegenüber denjenigen aus dem Knorpelstadium in den hier verfolgten Fragen keine großen Unterschiede mehr und können, da sie andererseits direkt zu fertigen Zuständen hinüberleiten, kürzer abgehandelt werden. Betreffs der Entwicklung des Kieferbogens, der Columella auris und der Paukenhöhle sind die entscheidenden Vorgänge ja in früheren Epochen der Ontogenese gefunden worden. Was wir jetzt noch kommen sehen, ist gewissermaßen nur ein Starrwerden bis dahin weicher und biegsamer Formen und Verhältnisse.

Im Bereich des Meckelschen Knorpels sind jetzt alle Deckknochen angelegt und haben ihn bei einem Embryo bereits völlig umschlossen. Außer dem Dentale und dem Goniale sind ein Angulare, Supraangulare und ein Complementare aufgetreten. Nur das der Artikulation dienende Ende das Meckelschen Knorpels bleibt erhalten und frei von Verknöcherung. Der Gelenkknorpelüberzug des als Ersatzknochen entstehenden Artikulare geht direkt aus dem Meckelschen Knorpel hervor. Das Kiefergelenk hat sich jetzt ganz herausgebildet. Entsprechend der Ausdehnung des Quadrats nach außen, welche erst relativ spät zum Abschluß kommt, berühren sich Unterkiefer und Quadrat jetzt in größerer Ausdehnung. Aus einem anfangs einfachen Charniergelenk ist jetzt ein bicondyles Gelenk geworden, wie es die ausgebildete Schildkröte (Textfig. 14, Taf. VI, Fig. 23) besitzt. Der Unterkiefer trägt zwei nebeneinanderstehende flache Pfannen, welche durch einen sagittal stehenden niedrigen First voneinander getrennt sind. In den Pfannen artikulieren zwei analoge, durch eine ebenfalls sagittal gestellte Nute getrennte Condylen des Quadrats. Das Ganze wird von einer gemeinsamen Gelenkhöhle umschlossen. Ein Proc. retroarticularis des Unterkiefers fehlt.

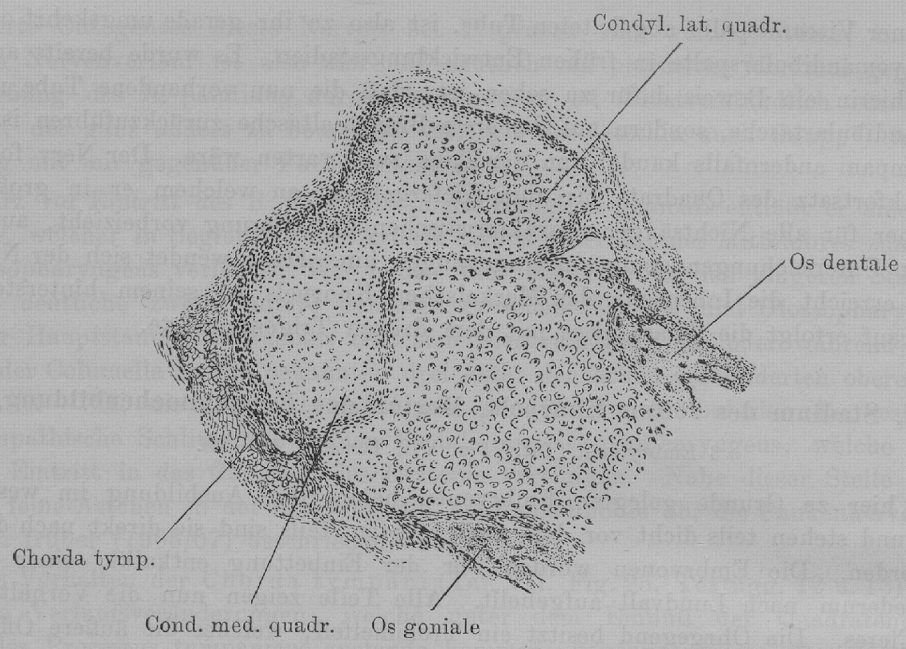



**Fig. 14.**

Embryo 38c, Horizontalschnitt durch das Kiefergelenk; reifes Knorpelstadium mit fortgeschrittener Deckknochenbildung. L. 3, Oc. 3, M. T. Vergr. $^2/_3$.

Das Quadrat besteht aus reifem Knorpel; bei dem ältesten Embryo ist das Knorpelgewebe bereits in hohem Grade durch aufgelagerten Ersatzknochen verdrängt. Der Proc. pterygoideus existiert noch immer als ein dicker, nach oral und medial gerichteter Knorpelstab; seine Spitze zeigt noch jene leichte Abbiegung lateralwärts. Der Fortsatz besteht auch jetzt noch fast ganz aus Knorpelgewebe, er ist also noch immer als ein Chondropterygoid zu bezeichnen; nur bei dem ältesten Embryo ist er von einer Schale von Ersatzknochen umgeben. Noch immer vermißt man in den Schnitten wie an den Modellen (Taf. VII, Fig. 24) jede Andeutung eines Processus ascendens. Da sich ferner auch keine Abgliederung der Spitze bemerkbar macht, so vermag ich über die Entwicklung des Epipterygoides nichts auszusagen. Vielleicht entsteht dasselbe gesondert, ohne Zusammenhang mit dem Proc. pterygoideus. Das sehr vergrößerte knöcherne Pterygoid ist dem Chondropterygoid eng angelagert und umfaßt es rinnenförmig von ventral und medial. Die ganze Wandung des Quadratkörpers ist dünnwandiger geworden, seine Höhlung hat sich im gleichen Maße vergrößert, und wird jetzt größtenteils von den Lumen der Paukenhöhle eingenommen. Der nach hinten unten offene Ausschnitt des Quadratkörpers ist vor allem durch die Dickenzunahme des Proc. tympanicus nahezu in einen Kanal umgewandelt. Der Körper des Quadrats besteht nun aus reifem Knorpelgewebe, welchem an der Medialseite, gegen die Ohrkapsel zu und im Bereich des Columellakanals dicke Streifen von Ersatzknochen aufgelagert sind; geringer ist die Ersatzknochenbildung am lateral offenen Ring, in welchen sich das Trommelfell ausspannt. Quadratkörper und Ohrkapsel beginnen miteinander zu verschmelzen. Bei dem ältesten der vorliegenden Embryonen ist der Columellakanal bereits

nahezu geschlossen. Der Kanalabschluß erfolgt gleichzeitig mit dem Auftreten der Ersatzknochenbildung. Der Kanal ist so eng, daß er nur dem Columellastäbchen mit seinem perichondralen Überzug Raum gewährt; es tritt also weder das Lumen der Paukenhöhle, noch ein Gefäß oder Nerv durch den fertigen Kanal hindurch.

Wie die Columella auris frühzeitig in Knorpelgewebe übergeht und ihrer Umgebung, besonders dem Quadrat und der Ohrkapsel, immer in der Entwicklung voraus eilt, so trägt sie auch zu einer Zeit, in der Ersatzknochenbildung am Quadrat erst einsetzt, schon einen ausgedehnten Knochenmantel (Textfig. 15). Fußplatte und Mittelteil bilden jetzt einen einheitlichen Stapes, dessen Achse aus reifem Knorpel besteht, der von einer dünnen Knochenhülse umfaßt wird; rein knorpelig bleibt nur der Stiel und der Insertionsteil der Extracolumella. Jetzt erst tritt innerhalb des Gehörknöchelchens eine Grenze auf, die Grenze zwischen der verknöchernden Columella und der knorpelig bleibenden Extracolumella (Taf. VI, Fig. 22). Diese Grenze liegt etwa in der Mitte der Quadrathöhlung, resp. der Paukenhöhle. Der sehr dünne Stapes ist in Übereinstimmung mit dem Kanal von medial, ventral und kaudal nach lateral, dorsal und oral gerichtet. Die Fußplatte und das anschließende Stück des Stapes sind in das Bindegewebe des Raumes zwischen Quadrat

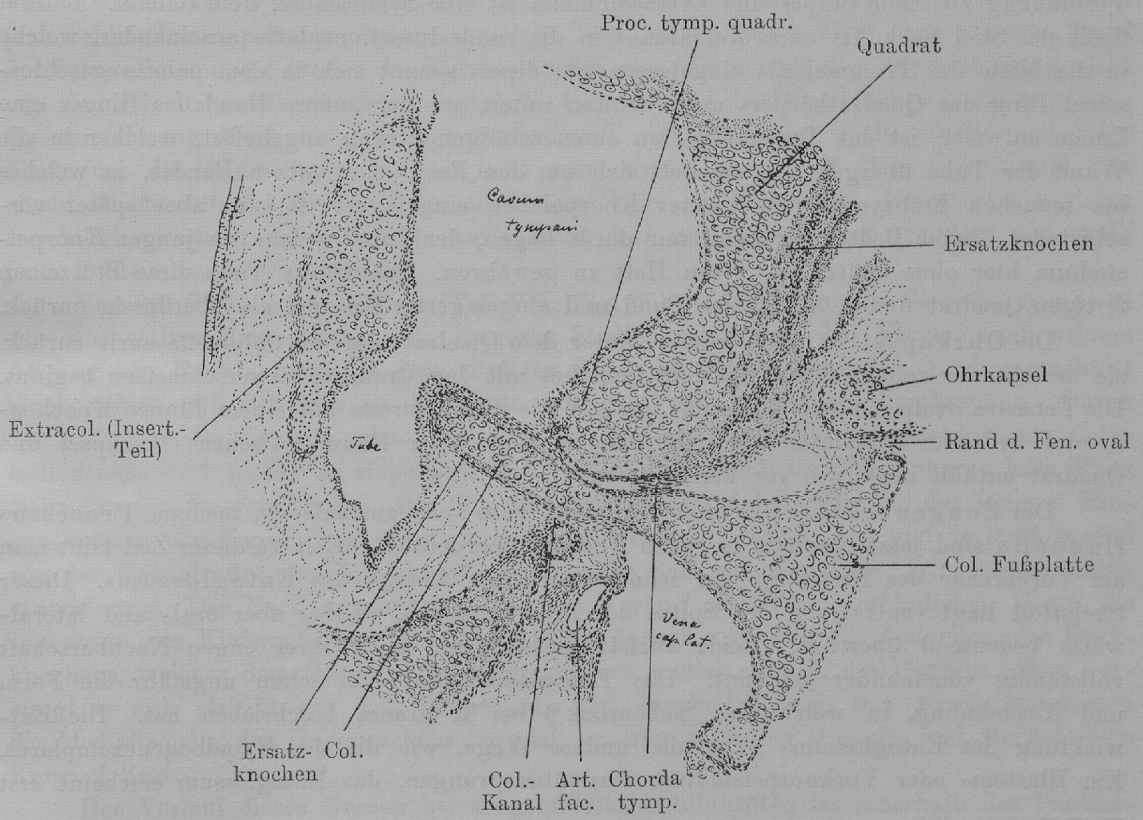



**Fig. 15.**

Embryo 38 c, Horizontalschnitt; Beginn der Ersatzknochenbildung; Stiel der Extracolumella nicht getroffen. L. 3, Oc. 1, M. T. Vergr. $^2/_3$.

und Ohrkapsel eingebettet und besitzen dementsprechend keinen Schleimhautüberzug. Die Mitte des Stapes liegt innerhalb des Columellakanals der Hinterseite des Proc. tympanicus in größerer Ausdehnung dicht an und wird durch denselben, wie schon geschildert, etwas in kaudaler Richtung ausgebogen. Zwischen Stapes und Kanalwand befindet sich nur ein schmaler Perioststreifen. Durch diese Anlagerung wird augenscheinlich eine Übertragung der Schallwellen vom Stapes auf das Quadrat möglich, durch welche wohl eine erhebliche Verschärfung der Hörfähigkeit zustande kommt. Erst das laterale Drittel des Stapes ragt in die Paukenhöhle hinein und ist hier von Paukenschleimhaut überzogen.

Die Columella auris hat jetzt also ihre definitive Gestalt und Lage erhalten. Wie die ganze Ohrgegend, so steht auch das Gehörknöchelchen, nachdem es sich schon im frühen Blastemstadium vom Hyoidbogen abgegliedert hat, während seiner ganzen späteren Ontogenese unter dem Einfluß der Quadratentwicklung. Zum Vergleich mit diesem letzten Embryonalzustand gebe ich eine Abbildung des Gehörknöchelchens beim erwachsenen Tier (Taf. VI).

Die Extracolumella setzt sich aus Stiel und Insertionsteil zusammen (Taf. VI, Fig. 22 u. VII, 25). Der Stiel ist dreikantig und besteht aus elastischem Knorpel. Die Verbindung zwischen Stapes und Extracolumella ist eine Syndesmose, kein Gelenk. Lateral fließt der Stiel nach Art eines Kelchfußes in die runde Insertionsplatte auseinander, welche in die Mitte des Trommelfells eingelassen ist; dieses spannt sich in dem nahezu geschlossenen Ring des Quadratkörpers aus. Hinten unten, wo der äußere Rand des Ringes eine Lücke aufweist, ist das Trommelfell an einen sehnigen Strang angeheftet, welcher in die Wand der Tube übergeht; es handelt sich um den Rest jenes kurzen Bandes, in welches bei manchen Embryonen ein kleines Knorpelchen eingelagert ist, das aber später verschwindet. Seine Bedeutung kann nur darin liegen, der Tube, welche im jungen Knorpelstadium hier ohne Stütze ist, einen Halt zu gewähren. Sobald die Tube diese Stütze am fertigen Quadrat findet, bildet sich Band und eingelagerter Knorpel als überflüssig zurück.

Die Ohrkapsel ist noch immer hinter dem Quadrat und der Columella auris zurück, sie besteht aus reinem Knorpelgewebe, welches mit dem Cranium zu verschmelzen beginnt. Die Fenestra ovalis ist weit offen und umfaßt die distal bereits mit einem dünnen Knochenmantel bedeckte Fußplatte des Gehörknöchelchens. Der Raum zwischen Ohrkapsel und Quadrat enthält nach wie vor kein Lumen.

Der Zungenbeinkörper und der lange, vorn spitz auslaufende, mediane Processus lingualis sind jetzt ebenfalls in reifen Knorpel übergeführt. Erst zu dieser Zeit trifft man am Vorderende des Fortsatzes die schon knorpelige Anlage des Entoglossums. Dieser Skeletteil liegt ventral von der Spitze des Proc. lingualis, den er aber oral- und lateralwärts bedeutend überragt. Beide Skelettelemente sind trotz ihrer engen Nachbarschaft vollständig voneinander getrennt. Das Entoglossum hat nun schon ungefähr die Form und Ausdehnung, in welcher es Siebenrock[1]) bei T. graeca beschrieben hat. Die Entwicklung des Entoglossums geht also andere Wege, wie die des Hyoidbogenexemplares. Ein Blastem- oder Vorknorpelstadium wird übersprungen, das Entoglossum erscheint erst

[1]) F. Siebenrock, Der Zungenbeinapparat und Kehlkopf samt Luftröhre von Testudo calcarata (Schneid.). Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 108, I, 1899. (Enthält auch Bemerkungen und Abbildungen betr. des Entoglossums von T. graeca.)

im Jungknorpelstadium als unabhängige knorpelige Anlage, die sofort in reifen Knorpel übergeht und definitive Form annimmt.

Die Paukenhöhle (Textfig. 15) hat sich auf Kosten der Quadratwand und des die Quadrathöhlung bisher füllenden Bindegewebes bedeutend vergrößert, so daß sie nun den größten Teil der Höhlung einnimmt. Der tubo-tympanale Raum ist auf die Quadrathöhlung beschränkt; niemals dehnt sich sein Lumen durch den Columellakanal hindurch in den Raum zwischen Quadrat und Ohrkapsel aus. Ein mediales Paukenlumen existiert nicht. Das Kaudalende des Paukenlumens hat sich weiter über die Columella hinweg nach hinten geschoben und hinter dem schalleitenden Apparat herabgesenkt. Im weiteren Verlauf dieses Vorganges erreicht dieses freie Ende des Paukensackes, wie man es im Gegensatz zu dem anderen Ende nennen kann, welches von Beginn an mit dem zur Tube werdenden Schlauch in Verbindung steht, gleichsam wieder seinen Anfang, nämlich die Übergangsstelle der Tube in die Pauke am Boden der Quadrathöhle. Das sackförmig geblähte Paukenlumen reitet also jetzt gleichsam auf dem distalen Columellaabschnitt, welchen es in Form eines geschlossenen Ringes umfaßt. Die beiden Paukenenden treten aber an ihrer Berührungsstelle nicht miteinander in Kommunikation, nur ihre Wände legen sich ventral und etwas kaudal vom schalleitenden Apparat aneinander an. Auf diese Weise kommt jene Schleimhautduplikatur zustande, welche beim entwickelten Tiere vom unteren Rand der Columella und des Stieles der Extracolumella zum Hinterrand der Tubenmündung zieht und dadurch als annähernd frontal gestellte Scheidewand die Paukenhöhle in ihrer ganzen Querausdehnung durchsetzt. Dringt man sonach von der Tube in die Pauke und folgt dieser um die Columella herum, so trifft man hinten unten auf diese Querlamelle, die einem Wiedereintreten in die Tube auf diesem Wege ein Ziel setzt. Hieraus ist zugleich ersichtlich, weshalb die Columella auris nicht frei im Paukenlumen, sondern innerhalb jener Schleimhautduplikatur liegt.

Von den Gefäßen und Nerven (Taf. VII, Fig. 25) erfordert nur die Chorda tympani eine nochmalige Besprechung. In jüngeren Stadien sahen wir den Nerven nach seinem Abgang vom Facialis zunächst dem vorderen Rand der Columella in den Quadratausschnitt hinein folgen und sich hier an der Hinterseite des Proc. tympanicus herabsenken. Durch das Auftreten der Ersatzknochen, besonders im Bereich des nahezu abgeschlossenen Columellakanals wird dieser so eingeengt, daß neben dem schalleitenden Apparat kein Platz mehr für den Nerven bleibt. Die Chorda tympani wird daher jetzt in der inneren Eingangspforte des Kanals, vor der Columella, angetroffen (Textfig. 15) und verläuft medial von der Kaudalspitze des Ersatzknochens, welcher sich auf dem Proc. tympanicus bildet, ventralwärts. Der Nerv gewinnt im weiteren Verlauf auf dem gewöhnlichen Wege die Innenseite des Kiefergelenkes und tritt gleich darauf zwischen die Lamellen des Deckknochens, welcher dem Gelenkteil des Unterkiefers medial anliegt, des Goniale. Hier vereinigt er sich alsbald mit dem Trigeminus und durchsetzt dann mit diesem zusammen die Mediallamelle des Deckknochens, so daß er nun zwischen Goniale und Meckelschem Knorpel liegt.

Der Verlauf dieses Nerven bei ausgebildeten Schildkröten ist innerhalb des Paukenbereiches so kompliziert und technisch so schwierig darzustellen, daß die Präparation hier zu Irrtümern führen, resp. unmöglich werden kann. Nach Aufmeißelung des Quadrats, speziell des Columellakanals, können leicht kleine Verlagerungen des Nerven erzeugt werden,

welche man nach der Freilegung nicht mehr als künstliche erkennen kann. So muß ich meine Angaben[1]) über den Verlauf der Chorda tympani bei ausgebildeten Schildkröten, die ich im übrigen vollauf bestätigen konnte, in einem Punkte richtig stellen. Die Chorda tympani gelangt nicht in den sogenannten lateralen oder eigentlichen Paukenraum, der Nerv bleibt vielmehr, nachdem er sich je nach der Entwicklungsstufe, auf welcher sich der Columellakanal resp. -halbkanal befindet, anfangs eine Strecke weit in diesen hinein begeben hat, späterhin doch immer an der Medialseite des Quadrats, vornehmlich des Processus tympanicus. Dieser posttrematische Facialisast, der ursprünglich bei jungen Embryonen dem Derivat seines Visceralbogens, der Columella auris lateralwärts bis zur Extracolumella folgte, wie ich hier nochmals betonen muß, erscheint später eben durch das Quadrat medialwärts gedrängt und bleibt schließlich doch an der inneren Eingangspforte des Columellakanals. Bei Noack[2]) finde ich genau denselben Befund angegeben. Noack sagt: „Während die Chorda tympani bei den jüngeren Embryonen an der aboralen Seite der Columella weit nach lateral ziehend, die kolbige Endanschwellung des Gehörknöchelchens durchsetzt, kreuzt sie bei den älteren Stadien viel weiter medial den Columellastiel." Das Wesentliche an dieser Beobachtung ist in Übereinstimmung mit dem über den R. palatinus VII Gesagten die Tatsache, daß alle diese Besonderheiten des Nervenverlaufes durch sekundäre und lokale Eigentümlichkeiten der Skelettentwicklung bedingt und daher für morphologische Beurteilung von untergeordneter Bedeutung sind. Will man diese sekundären Vorgänge mit primitiven Ausgangszuständen vergleichen, so ist das natürlich nur unter vorhergehender Aufklärung und Berücksichtigung dieser sekundär abändernden Ursachen möglich.[3])

Über die übrigen Äste des Facialis, seine Anastomosenbildungen mit dem Glossopharyngeus und über die besprochenen Gefässe wäre nichts besonderes mehr hinzuzufügen; sie sind in ihrem definitiven Verlauf hinreichend geschildert worden. Es sei nur nochmals hervorgehoben, daß alle zum Mittelohr in Beziehung stehenden Gefäße und Nerven einschließlich des Facialisstammes selbst nur den Raum zwischen Ohrkapsel und Quadrat durchziehen, niemals die lateral vom Columellakanal befindliche Quadrathöhlung, resp. die in ihr gelegene Paukenhöhle. Der Columellakanal enthält nur das Gehörknöchelchen.

## Zusammenfassung und Vergleichung.

Die Entwicklung der ersten beiden Visceralbögen und -spalten mußte zunächst an der Hand einzelner Stadien nacheinander abgehandelt werden. Diese Methode erschwert aber naturgemäß die Übersicht über einzelne Fragen und erfordert deshalb eine nochmalige

---

[1]) l. c. p. 387 und 392. [2]) l. c. p. 481.

[3]) Diese Überlegung ist auch ohne diese Belege so selbstverständlich, daß man es für unmöglich halten sollte, daß sie bei morphologischen Betrachtungen außer acht gelassen werden könnte. Dennoch hat Fuchs in seiner Erwiderung (Anat. Anz., Bd. 37, 1910) derartige Überlegungen nicht angestellt. In allen Punkten, welche er gegen mich anführt, um zu zeigen, daß die Beziehungen der Nerven auch zum Primordialskelett variabel seien, fehlt dieser Grundgedanke. Nur so erklärt sich auch, daß F. dort Dinge zusammenwirft, die ganz verschieden zu beurteilen sind: Nerv und Visceralskelett in frühen und späten Stadien, Nerv und Basis cranii ohne jede vorherige Feststellung und Berücksichtigung der an der Basis stattgehabten Veränderungen, und endlich Nerv und Deckknochen. Als Antwort genügt hier der Hinweis auf die Methode, durch welche F. dort angeblich stichhaltige Gegenargumente herbeizuschaffen geglaubt hat.

Zusammenfassung der Ergebnisse unter den Gesichtspunkten, welche für diese Untersuchung maßgebend sind. Daran wird sich eine Vergleichung mit analogen Vorgängen aus der Ontogenese anderer Reptilienarten anschließen, soweit sie aus der Literatur bekannt sind; endlich ein Versuch, vorliegende Resultate im Rahmen der Stammesgeschichte zu betrachten.

## 1. Der Kieferbogen.

Der erste Visceralbogen wird als ein einheitliches Blastem angelegt. Die Gliederung in Meckelschen Knorpel und Quadrat erfolgt erst im Vorknorpelstadium, die Gelenkbildung erst nach Auftreten reifen Knorpels. Diese Beobachtung deckt sich mit den Angaben anderer Forscher, z. B. Noacks[1]) bei Emys und Möllers[2]) bei Schlangen. Anfangs hat das Kieferbogenblastem eine sehr unreglmäßige, mit Worten kaum wiederzugebende Gestalt; man könnte sie mit Möller zutreffend als Blutegelform bezeichnen. Der Blastemabschnitt, welcher die Unterkieferanlage darstellt, hat die bekannte Spangenform und steht in der Medianlinie noch nicht mit dem der anderen Seite in Verbindung. Die Quadratanlage läßt die spätere Form noch nicht ahnen, sie ist rundlich, bzw. oval. Allein die Anlage des Processus pterygoideus (Chontropterygoid) ist bereits nach Lage und Verlauf als solche zu erkennen. Dieser Befund hat weitergehendes Interesse, da das frühe Auftreten des Fortsatzes in der Ontogenese mit seiner höheren Ausbildung bei Urodelen und bei primitiveren Reptilien (Sphenoden) im Einklang steht; auch Kunkel[3]) hat in seiner vorläufigen Mitteilung den Fortsatz allerdings in einem späteren Stadium bei Emys erwähnt. Einen Processus ascendens (Epipterygoid) (Gaupp,[4]) Filatoff,[5]) Kunkel) habe ich dagegen in allen mir vorliegenden Stadien der Entwicklung vermißt, und finde ihn auch in keinem der von mir angefertigten Modelle angedeutet. Diese Frage muß deshalb vorerst noch unbeantwortet bleiben.

Der Übergang in Vorknorpel bringt die Gliederung des Kieferbogens und die wesentliche Gestaltveränderung des Quadratums mit sich.

Der Unterkiefer ist dem Quadratum histologisch und morphologisch immer etwas voraus; er geht zuerst in Vorknorpel über. Schon auf dieser Entwicklungsstufe vereinigen sich die beiden Unterkieferanlagen in Form einer medianen, dorso-ventral abgeflachten Gewebsplatte. Die beiden Unterkieferhälften verlieren bei T. graeca also frühzeitig ihre Beweglichkeit gegeneinander; der Unterkiefer wird beißkräftig. Diese Beobachtung steht mit der ebenfalls frühzeitigen Umwandlung des streptostylen Quadrats in den monimostylen Zustand in vollstem Einklang. Die Anlage eines zunächst selbständigen medianen Verbindungsstückes, wie es Gaupp[6]) bei Schildkröten erwähnt, habe ich nicht beobachten können. Auch Knorpelgewebe erscheint zuerst im Unterkiefer und zwar in diffuser Weise innerhalb der ganzen Anlage. Besondere Verknorpelungszentren treten nicht auf. Das Gelenkende

[1]) Noack, l. c.

[2]) W. Möller, Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter, nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schlangen. Schultzes Archiv, Bd. 65, 1905.

[3]) Kunkel, l. c.

[4]) E. Gaupp, Die Entwicklung des Kopfskeletts. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeben von O. Hertwig, III. Bd., Teil 2, 1905.

[5]) Filatoff, Zur Frage über die Anlage des Knorpelschädels bei einigen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. 29, 1906.

[6]) E. Gaupp, l. c. 1905.

des primordialen Unterkiefers im Zustande des reifen Knorpels trägt eine einfache Pfanne zur Artikulation mit einem Condylus des Quadrats. Ein Processus retro-articularis fehlt. Zu dieser Zeit erscheinen die Deckknochen, an erster Stelle das Dentale und das Goniale. Von sonstigen Deckknochen werden ein Angulare, Supraangulare und ein Complementare angelegt. Die Gelenkfläche des Articulare, welches im Bereich des Hinterendes des Meckelschen Knorpels als Ersatzknochen entsteht, bleibt dauernd knorpelig; dieser Pfannenknorpel ist als ein Rest des primordialen Unterkieferknorpels anzusehen. Später bilden sich zwei nebeneinander liegende, durch einen niedrigen First getrennte Gelenkpfannen aus. Das Quadratum formiert dementsprechend zwei Condylen, welche nebeneinander stehen und durch eine sagittal stehende Einkerbung voneinander getrennt sind. Das Kiefergelenk erhält also während der letzten Etappen der Ontogenese einen lateralen Zuwachs und erfährt dabei eine Umbildung.

Das Quadratum nimmt mit dem Übergang in Vorknorpelgewebe die charakteristische Ohrmuschel- oder Nierenbeckenform an, welche jedoch bei verschiedenen Embryonen in den Verhältnissen etwas variieren kann, wie mir drei Modelle von verschiedenen Embryonen zeigen. Der Grund für das Zurückbleiben des Quadrats ist in der komplizierten und erst spät definitiv werdenden Formation dieses Skeletteils zu suchen. Seine Zellverbände müssen viel länger verschiebbar bleiben, daher beharren sie länger im indifferenten Blastemzustand. Der Quadratkörper tritt zwar bald als Ganzes in die Erscheinung, läßt jedoch noch bis zum Ende der Entwicklung eine bestimmte Wachstumstendenz erkennen, die darauf hinausläuft, die ganze in der Entstehung begriffene Mittelohranlage bogenförmig zu umwachsen und sich dabei immer stärker zu krümmen. Die oralen und medialen Teile des Quadratums erscheinen als die älteren, sie sind es auch, welche den Quadratbildungen anderer Reptilien entsprechen. Der kaudale Abschnitt, welcher sich hinter der Columella nach unten ausdehnt, gewinnt erst relativ spät seine endgültige Form. Auch der laterale Rand des Beckens wächst erst sekundär weiter nach außen vor und rollt sich dabei etwas ein. So entsteht aus einem mehr gestreckten und flachen Nierenbecken allmählich ein stärker gekrümmtes und tieferes. Dabei nimmt die Dicke der Beckenwandung ferner ständig zu Gunsten der Höhlung ab. Schon jetzt beginnt das Quadrat mit der Ohrkapsel zu verschmelzen; der bis dahin streptostyle Zustand wandelt sich also frühzeitig in den monimostylen um.

Die Verknorpelung geht ziemlich gleichzeitig innerhalb des ganzen Quadratums vor sich, nur im Processus pterygoideus, dann in den oralen und medialen Partien scheint sie etwas früher aufzutreten. Man vermißt auch hier deutliche Knorpelkerne. Der nach ventral und kaudal offene Ausschnitt des Quadratbeckens, in welchem die Columella auris liegt, wird durch die zunehmende Krümmung des Quadratkörpers und durch die Entwicklung des Processus tympanicus immer enger. Erst bei Ausbildung von Ersatzknochen in der Umgebung des ganzen Quadrats wird der Ausschnitt zum Kanal abgeschlossen. Der Processus pterygoideus bleibt, wie bei Sphenoden, lange knorpelig erhalten und findet sich noch beim ausgeschlüpften Tiere als dicker knorpeliger Fortsatz in Verbindung mit dem Quadratkörper. Der Fortsatz erstreckt sich hier, in einen Mantel von Ersatzknochen gehüllt, längs der Lateral- resp. Dorsalseite des Pterygoides bis zum Palatinum. Auch dieser Befund erinnert an primitivere Zustände (manche Urodelen, Sphenoden, Lacerta). Der Gelenkfortsatz des Quadrats verknöchert bis auf die Gelenkfläche der beiden Condylen, von denen der äußere, wie nachgewiesen, später hinzugekommen ist.

Von Deckknochen sind das Pterygoid und das Squamosum zu nennen. Ersteres tritt sehr früh auf und stellt eine dreieckige Platte dar, welche so gebogen ist, daß sie das Chondropterygoid von ventral und medial umfaßt. An ihrer Medialkante verläuft der R. palatinus VII, welcher bei weiterer Entwicklung des Deckknochens in einen Kanal eingeschlossen wird. Das hintere Ende des Pterygoids läuft spitz zu und verschließt den vorderen Ausgang des Spaltes zwischen Ohrkapsel uud Quadratum. — Das Squamosum erscheint erst später an der Außenseite des hinteren Quadratabschnittes zunächst als kleine rhombische Knochenplatte, wie es auch Noack und Kunkel beschrieben haben.

## 2. Der Zungenbeinbogen.

Die Entwicklungsgeschichte dieses Visceralbogens bei Testudo graeca hat viel Ähnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen wie sie Schauinsland[1]) (1900) bei Hatteria, Gaupp[2]) bei Lacerta (1900), Kingsley[3]) bei Sauriern, Versluys[4]) bei Gecko, Lacerta, Hemi- und Platydactylus (1903), Cords[5]) bei Lacerta agilis (1909) beschrieben haben. Andererseits bestehen gegenüber den Entwicklungsvorgängen am Hyoidbogen von Lacerta ganz bestimmte Unterschiede.

Die Anlagen der Columella auris, des Interhyale und des Ventralstückes des Hyoidbogens bilden im Blastemstadium sozusagen eine Einheit, wie ich das bereits in der früheren Mitteilung dargelegt habe. Das Ventralstück ist bisher in der Ontogenese der Schildkröten in dieser Ausdehnung noch nicht beobachtet worden; der Nachweis dieses anfänglich großen Ventralstückes ist für die phyletische Beurteilung der ontogenetischen Vorgänge am Hyoidbogen von entscheidender Bedeutung. Die Orientierung aller dieser Blasteme zueinander, ferner ihre Lage zwischen der ersten und zweiten Visceralspalte und endlich die durchweg deutliche Abgrenzung der Columellaanlage von derjenigen der Ohrkapsel lassen jede andere Deutung ausschließen. Die schon beim ersten Auftreten eingeleitete Gliederung des Bogens dokumentiert sich als eine alte Einrichtung, welche in der sehr vollkommenen Verwendung des oberen Bogenendes als Gehörknöchelchen begründet ist. Diese Funktion wäre bei einem Zusammenhang des Dorsalstückes mit dem übrigen Zungenbeinbogen nicht oder nur unvollkommen möglich. Die Ontogenese des schalleitenden Apparates der Schildkröten bildet so eine weitere Bestätigung der Auffassung, welche Versluys über die Physiologie der Abgliederung der Columella vom Hyoidbogen geäußert und, besonders an den Verhältnissen bei Sphenodon einleuchtend dargelegt hat, die er auf Rückbildung und Hemmungserscheinungen zurückführt. Das Ventralstück schwindet, noch ehe es in Vorknorpel übergegangen, bis auf den kleinen Processus anterior lateralis am Hyoidkörper. Weder ein Processus dorsalis, noch

---

[1]) Schauinsland, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria (Skelettsystem, schalleitender Apparat, Hirnnerven). Archiv mikr. Anat., Bd. 57, 1900.

[2]) E. Gaupp, Das Chondrocranium von Lacerta agilis. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. Anat. Hefte, Bd. 14, 1900.

[3]) Kingsley, l. c., 1894/1904.

[4]) Versluys, Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 19, 1903.

[5]) E. Cords, l. c., 1909.

ein Processus internus wird angelegt; Beziehungen des schalleitenden Apparates zur Muskulatur und zum Bandapparat fehlen von Anfang an. Um weniges später wird auch das Interhyale zurückgebildet. Dementsprechend fehlt auch der Extracolumella von T. graeca jede Fortsatzbildung. Die Ohrkapsel entsteht später, wie der schalleitende Apparat. Unter 25 Embryonen aus allen Stadien der Skelettentwicklung war die Abgrenzung beider Anlagen bis auf verschwindend wenig Fälle, bei welchen die Schnittrichtung ungünstig lag, überall klar. Gleiches berichten Versluys von Geckoniden und Lacerta, Schauinsland bei den meisten Fällen von Hatteria, E. Cords bei Lacerta agilis. Auch Gaupp hält bekanntlich die ganze Columella auris für hyalen Ursprunges und hebt gleich Versluys hervor, daß etwaige Verschmelzungen bei der Anlage in späteren Entwicklungsstadien noch kein Beweis des genetischen Zusammenhangs beider Skeletteile seien. Kunkel hat sich ihm angeschlossen. Bei Testudo graeca fehlen, wie gesagt, auch diese späteren Verschmelzungen; der Befund ist ganz eindeutig. Unter den neueren Untersuchungen auf diesem Gebiet, auf welche ich mich hier beschränken kann, leiten dagegen Möller, Noack, Fuchs, ersterer auf Grund seiner Resultate bei Schlangen, letztere für Emys, den proximalen Abschnitt des schalleitenden Apparates von der Ohrkapsel ab. Gehen wir die genannten Arbeiten etwas genauer durch.

Kingsley hat bei Reptilien keinen direkten Zusammenhang zwischen Ohrkapsel und schalleitendem Apparat gefunden, dagegen einen solchen zwischen letzterem und dem Zungenbeinbogen. Er leitet also den Stapes vom Zungenbeinbogen ab.

Schauinsland hebt p. 831 hervor, daß er Zungenbeinbogen, Extracolumella und Columella bei Hatteria in allen Stadien als eine einheitliche Lage antraf. Ebenso schildert er p. 833 den ganzen schalleitenden Apparat als „zusammenhängendes hyalines Knorpelstück". Bei älteren Stadien beschreibt er dann eine Grenze zwischen Stapes und Extracolumella, wie ich sie bei T. graeca finde. p. 836 trägt er dann nach, daß „die Grenze zwischen Stapes und Extracolumella auch in den jüngsten Stadien vorhanden sei;" aus seinen weiteren Worten geht hervor, daß es sich auch hier schon um Knorpelstadien handelt. Daraus würde sich also ergeben, daß der ganze schalleitende Apparat auch bei Hatteria als Kontinuum angelegt wird, und daß eine Grenze zwischen Stapes und Extracolumella erst spät auftritt. Das würde also mit den Befunden bei T. graeca übereinstimmen.

Möller hat die Entwicklung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter untersucht und ist zu der oben genannten Ansicht gekommen. Prüft man seine Befunde genau, so findet sich mancherlei, was mit seiner Schlußfolgerung nicht ganz im Einklang steht. Schon bei seiner ersten Serie hat man den Eindruck, daß das Columellablastem von dem der Ohrkapsel doch abzugrenzen war. Auch seine Fig. 2 spricht für diese Auffassung. Leider fehlen Angaben über etwaige histologische Unterschiede, aus welchen man Schlüsse über Alterdifferenzen zwischen den beiden Anlagen ziehen könnte. Auch in den späteren Stadien Möllers sind Columella und Labyrinth auseinander zu halten und bleiben es bis zum Abschluß der Ontogenese. Nur Möllers Serie II, p. 460 und seine Fig. 4 scheinen einen Zusammenhang zwischen der Ohrkapsel und der Columella auris zu demonstrieren, doch würde natürlich auch dieser eine Fall eines vorübergehenden Zusammenhanges beider Anlagen während eines Blastemstadiums noch keine einheitliche Genese beweisen, wie das schon von Verluys u. a. betont worden ist. Ferner hat Möller berichtet,

daß die Columella auris auch bei Schlangen auf allen Entwicklungsstufen ein einheitliches Gebilde darstellt.

Noack und Fuchs haben die Entwicklung der Columella auris speziell bei Schildkröten untersucht. Die Ergebnisse von Noack können nicht völlig überzeugen, daß sich die Columella auris bei Emys von der Ohrkapsel aus entwickelt. Noacks Tafelfig. 1 zeigt, im Gegenteil ein von seiner Umgebung scharf abgegrenztes Columellablastem, auch ist aus der Beschreibung p. 463 und 467 zu ersehen, daß die Columellaanlage auch bei Emys derjenigen der Ohrkapsel histologisch voraus ist. Ebenso kann man die Columellaanlage auf Tafelfig. 9 deutlich von der Ohrkapsel unterscheiden. N. betont jetzt auch selbst, daß „die Anlage des Gehörknöchelchens durch seine dichtere Zellschichtung sowohl gegen das Blastem der Labyrinthkapsel, als auch gegen das umgebende Mesenchymgewebe ganz gut abzugrenzen sei." Ähnlich drückt er sich p. 469 aus, doch scheint hier nicht ausgeschlossen, daß Noack die Crista parotica für den proximalen Teil der Columella auris gehalten hat. Weiterhin spricht Noack dann mehrfach von der endgültigen Ablösung der Columella vom Labyrinth. In diesen Ausführungen Noacks sind also Widersprüche enthalten. Nach seinen Beschreibungen und den beigegebenen Abbildungen kann die Gehörknöchelanlage auch bei Emys während der ganzen Ontogenese von der Ohrkapsel getrennt werden. Trotzdem leitet Noack den Stapes von der Ohrkapsel ab. Das Noack zur Verfügung stehende Material, 9 Serien, zum Teil aus denselben Stadien, dürfte kaum zur Entscheidung dieser Frage genügen; das macht sich noch mehr bei seinen Mitteilungen über die Herkunft der Paukenhöhle geltend, worauf ich weiter unten noch zurückkommen werde.

Noch weit weniger überzeugend sind die kurzen Notizen, welche Fuchs[1]) über die Entwicklung der Columella auris bei Emys europea veröffentlicht hat, in welchen er betreffs der Ableitung des schalleitenden Apparates zu demselben Schluß kommt, wie Noack. Fuchs macht über das ihm zur Verfügung stehende Material keine näheren Angaben.[2]) Auf p. 19 gibt er an: „der Otostapes geht medialwärts kontinuierlich in die Anlage der Gehörkapsel über. In welchen Stadien und in wieviel Fällen das beobachtet wurde, wird nicht gesagt. F. fügt dann ohne weitere Begründung hinzu: „daß am Aufbau des Otostapes die Gehörkapsel sich beteiligt, läßt sich mit aller Bestimmtheit sagen. Noch im

---

[1]) H. Fuchs, l. c. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft zu Würzburg, 1907.

[2]) F. hat jetzt in seinem Vortrag auf dem Anatom. Kongreß in München 1912 angegeben, daß er damals (1907) nur eine Serie von Chelone gehabt habe! Diese Mitteilung verdient gebührend hervorgehoben zu werden, denn sie wirft wieder ein Licht auf die Methode, nach der F. in dieser Frage gearbeitet hat, und auf den Wert so von ihm gewonnener Resultate. Ich stelle hiermit fest, daß F. es unternommen hat, aus einer einzigen Serie die ganze, bis dahin noch nicht untersuchte Entwicklung der Columella auris der Schildkröten herauszulesen und diese Ergebnisse einem Kongreß vorzutragen. Fs. Mitteilungen über diese Frage blieben seinerzeit in Würzburg natürlich nur deshalb unangefochten, weil er damals jede nähere Angabe über sein Untersuchungsmaterial unterließ.

Abgesehen von dem sachlichen Einwand, daß es überhaupt unmöglich ist, aus einer Serie eine Entwicklung herzuleiten, beweist es einen auffallenden Mangel an wissenschaftlicher Gründlichkeit und Gewissenhaftigkeit, einen an einem so handgreiflich ungenügenden Material untersuchten Entwicklungsvorgang, dessen Mannigfaltigkeit und Kompliziertheit aus vorliegender Untersuchung wohl hervorgeht, als völlig aufgeklärt zu veröffentlichen. Ich begnüge mich mit dieser Feststellung und kann das weitere Urteil über die von Fuchs auf diesem Wege gewonnenen Resultate den Fachgenossen überlassen.

Knorpelstadium hängen beide zusammen."[1]) Fuchs verweist dann noch auf die Schnittbilder 22—25 auf Taf. II. Aus den Figg. 23—25 wird gewiß niemand eine Entstehung der Columella auris von der Ohrkapsel ersehen können, denn die Gegend der Berührung zwischen den beiden Anlagen ist auf keinem dieser Bilder getroffen. Fig. 22 aber zeigt uns ein proximales Columellaende, das sich schon durch seine viel weiter fortgeschrittene Entwicklung aufs deutlichste von der Labyrinthanlage abgrenzen läßt. Diese Abbildung spricht geradezu gegen die Fuchssche Auslegung. Es wird nötig sein, die Entwicklung der Columella auris von Emys einer eingehenderen Untersuchung an einem ausreichenden Material zu unterziehen. Diese Aufgabe hat Kunkel übernommen und man wird seine ausführliche Arbeit abwarten müssen, ehe man Endgültiges über diese Vorgänge bei Emys aussagen kann.

Columella resp. Stapes und Extracolumella von Testuda graeca entstehen als eine Einheit. Eine Grenze zwischen beiden Teilen kommt erst dadurch zustande, daß das Stapes verknöchert, Stiel und Insertionsplatte der Extracolumella aber knorpelig bleiben. Das ganze Gehörknöchelchen ist also genetisch als ein Hyostapes zu bezeichnen.

Dieses Ergebnis steht mit den Angaben von Versluys in Übereinstimmung, welcher bei Geckoniden und Lacerta die einheitliche Anlage des ganzen Gehörknöchelchens nachwies und im Gegensatz zu C. K. Hoffmann[2]) zeigte, daß eine Grenze erst im Knorpelstadium entsteht, und kein Beweis für den Ursprung der Columella auris aus zwei genetisch verschiedenen Abschnitten ist. Andere Autoren haben bei Lacerta eine Grenze innerhalb der Columellaanlage beschrieben; dieselbe wird bald in Blastemstadium, bald zu Beginn der Verknorpelung angegeben.

Zieht man das Fazit aus diesen Untersuchungen, so spricht sich die weitaus größere Mehrheit der Autoren für eine einheitliche Anlage der Reptiliencolumella aus. Trotzdem soll die Möglichkeit einer gelegentlichen anfänglichen Zweiteilung nicht bestritten werden. Diese würde dann jedoch als eine Zufälligkeit, als ein spezieller Entwicklungsmodus zu gelten haben und könnte mit anderen ebenso unregelmäßigen caenogenetischen Erscheinungen, so der ganzen Quadratentwicklung bei Schildkröten, der Verschmelzung des Quadrates und der Extracolumella im Blastem- und Vorknorpelstadium, in eine Linie gestellt werden. Für eine doppelte Herkunft der Columella auris wäre damit nichts bewiesen, nicht nur im Hinblick auf die überwiegende Mehrzahl anders redender ontogenetischer Befunde, sondern auch auf die Resultate der vergleichenden Anatomie, die immer wieder auf den Zungenbeinbogen als Ausgangspunkt für den schalleitenden Apparat verweisen. Für ein Ohrkapselgebilde, wie einen „Otostapes", den die Ontogenese der meisten Amphibien[3]) und vielleicht einzelner Reptilien vorübergehend vortäuscht, findet sich bei ausgebildeten niederen Formen kein Homologon. Auch würde dieser Befund kaum als ein auch nur einigermaßen konstantes morphologisches Merkmal gelten können. Die in einzelnen Fällen beobachtete, anfänglich zweiteilige Anlage der Columella auris wäre also, ebenso,

---

[1]) Diese Zitate enthalten wörtlich fast alles, was Fuchs zur Rechtfertigung seiner Ansicht vorbringt.

[2]) C. K. Hoffmann, Über die morphologische Bedeutung des Gehörknöchelchens bei den Reptilien. Zool. Anz., XII, 1889.

[3]) Daß die Amphibien, speziell die Urodelen gerade in dieser Frage nicht ausschlaggebend sein können, ist schon mehrfach betont worden. Vgl. hierüber auch p. 55 ff. dieser Abhandlung.

wie ein gelegentliches frühes Verschmelzen von Columella- und Ohrkapselanlage, als eine caenogenetische Erscheinung aufzufassen. Es wäre demnach ein Abirren vom Hauptwege, wenn man auf diese individuellen Variabilitäten der Ontogenese besonderen Nachdruck legen wollte. Auch über die Herkunft des schalleitenden Apparates vermag die Entwicklungsgeschichte allein nicht zu entscheiden, sie führt im Gegenteil bei einseitiger Berücksichtigung auch in diesem Punkte dazu, auf nebensächliche Besonderheiten Wert zu legen, die die Einsicht in die Morphologie des schalleitenden Apparates erschweren, und deren Überschätzung für die Erreichung des Hauptzieles, das Verständnis der Phylogenese, keinen Fortschritt, sondern einen Umweg bedeutet.

Was hier von caenogenetischen Vorgängen innerhalb der Columellaentwicklung gesagt werden kann, gilt auch von den Besonderheiten in der Genese der Extracolumella. Diese entsteht zwar im Bereich des Hyoidbogens, aber als ein sekundärer Zuwachs, wie ihr stetes Zurückbleiben hinter der Columella zeigt. Versluys kam in seinen Untersuchungen zu derselben Ansicht; Kingsley hielt die Extracolumella sogar für eine unabhängige Bildung und deutete an, daß man in ihr vielleicht den Rest eines besonderen Visceralbogens vor sich habe. Die Extracolumella von T. graeca bleibt dauernd knorpelig und besteht aus Stiel und Insertionsplatte. Auf keiner Entwicklungsstufe zeigt sich ein Fortsatz, Muskel- oder Bandansatz. Die individuelle Ausbildung der Extracolumella, besonders auch ihr verspätetes Auftreten und ihr Verbleiben im Knorpelzustande sind bei T. graeca leicht als physiologische Anpassung zu erklären. Die Umschließung der Columella durch das Quadrat gewährt ersterer eine feste Stütze, sie hindert das Gehörknöchelchen aber andererseits an jeder seitlichen und an jeder nach oben und unten gerichteten Bewegung. Das Gehörknöchelchen vermag, im Kanal fest eingeschlossen, nur kleinste latero-medial gerichtete Bewegungen auszuführen; es wird sich dabei ähnlich wie ein Kolben im Zylinder bewegen. So erklärt sich, daß Muskelansätze und Ausbildung von Fortsätzen mangels vorhandener Funktionsmöglichkeit fehlen. Nur im biegsamen Stiel der Extracolumella vermag das Gehörknöchelchen einem von außen kommenden Stoß auf das Trommelfell seitwärts auszuweichen, z. B. eine Schallwellenwirkung teilweise zu neutralisieren und andererseits auf das Quadrat überzutragen. Auf diese Weise wird die Wirkung auf eine größere Fläche verteilt und der Stoß auf die Fenestra abgeschwächt. Da Fortsätze, d. h. andere Stützpunkte und Muskelbeziehungen auch in der Ontogenese nicht einmal mehr angedeutet werden (das Interhyale verschwindet schon im Blastemstadium), so kann man daraus schließen, daß es sich bei der jetzigen Form der Schildkrötencolumella um eine schon alte Einrichtung handelt, welche zusammen mit der Konfiguration des Quadrats von vornherein andere Wege gegangen ist, wie bei anderen Reptilien.

### 3. Die Entwicklung der Paukenhöhle.

Das Studium der Entwicklung der Paukenhöhle von T. graeca hat zur Auffindung einiger bis dahin unbekannter Etappen der Ontogenese geführt, welche bei Mitberücksichtigung niederer Zustände eine ausschlaggebende Bedeutung gewinnen. Der Verlauf der Ontogenese ist ferner hier deshalb besonders lehrreich, weil er zeigt, zu welchen Trugschlüssen die alleinige Berücksichtigung eines embryonalen, noch dazu vielleicht nicht ausreichenden Materials führen kann. Wie man die Herkunft der Columella auris vom

Hyoidbogen ableugnen könnte, wenn man die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie außer acht ließe und auch aus der Entwicklungsgeschichte zufälligerweise nicht die entscheidenden Phasen zu Gesicht bekommen hätte, so würde man aus den gleichen Gründen die Herkunft der Paukenhöhle von den beiden ersten Visceraltaschen möglicherweise bestreiten und die Pauke für eine sekundäre Ausstülpung der Mundhöhle erklären, wenn man sich nur an die Befunde aus einem einseitigen und unzureichenden embryonalen Material halten wollte.

Wenn man die immer wiederkehrenden Hauptmomente aus der Genese des Wirbeltierkopfes im Auge behält, so wird man es von vornherein für unwahrscheinlich halten, daß eine so durch die ganze Wirbeltierreihe verbreitete Einrichtung, wie es die Anlage des Systems der Visceralspalten ist, nur zu dem Zweck stets von neuem in der Ontogenese erscheint, um später ohne jede Verwendung beim Aufbau des Kopfes spurlos zu verschwinden. Ist auch die direkte Verwendung des Visceralspaltensystemes nicht immer aus der Ontogenese in allen Teilen klar zu ersehen, so bedeutet das bei den vielen individuellen Schwankungen, denen die Skelettentwicklung besonders in ihrem Beginn meistens unterworfen ist, noch kein Verlassen der althergebrachten Bahnen, in welchen sich die Genese immer wieder bewegt. So hat sich die Herkunft der Reptiliencolumella mit immer größerer Sicherheit auf den Dorsalabschnitt des Zungenbeinbogens zurückführen lassen, und so wird man auch das dieses Bogenderivat umschließende Lumen, die Paukenhöhle der Reptilien, bei genügend ausgedehnten Untersuchungen wohl immer zu den den primitiven Zungenbeinbogen umschließenden Visceralspalten in Beziehung bringen können.

Zu dem Zeitpunkt des ersten Auftretens von Skelettblastemen, mit welchen diese Untersuchung einsetzt, existiert die erste Branchialspalte vollständig, die Hyomandibularspalte nur in ihrem Dorsalbereich. Beide Spalten münden noch nach außen, beider Dorsalausstülpungen stehen annähernd gleich hoch. An der Basis beider Ausstülpungen liegt, zwischen diesen eingebettet, die Columella auris. Dann zieht sich die Hyomandibularspalte vom Ektoderm zurück; sie endigt also jetzt blind zwischen Quadrat- und Columellaanlage. Die Mündung der ersten Branchialspalte wird kaudalwärts verschoben; doch ist es nicht dieser Abschnitt der Spalte, welcher dem späteren Paukenschlauch zu Grunde liegt, sondern ein mehr oral gelegener Zipfel, welcher der Hinterfläche der Columella dicht anliegt und etwa bis in die Sagittalebene des Interhyale reicht. Beider Dorsalausstülpungen verflachen; noch aber liegt die eine Tasche, wenn auch sehr reduziert, oral, die andere kaudal von dem schalleitenden Apparat. Von jetzt ab bedingt die mächtige Quadratentwicklung alle weiteren Veränderungen. Sie preßt beide Spalten besonders im Bereich des späteren Columellakanals so zusammen, daß sie nur noch als enge Schläuche in die nunmehrige Quadrathöhlung hineingelangen können; gleichzeitig bewirkt sie im Verein mit der vermehrten Halskrümmung eine Dorsalverschiebung des ersten, eine Ventralverschiebung des zweiten Spaltenderivates. Hierdurch wird die etwas veränderte Orientierung der Spaltenreste zur Columella hervorgerufen, welche, weil widerstandsfähiger, an ihrem Platz bleibt. Aber diese Verschiebung ist unbedeutend im Vergleich zu der vor allem durch das Quadrat bedingten Formveränderung und der Reduktion der beiden Taschen. Diese sind allmählich in Schläuche umgewandelt, deren periphere Enden sich in der Quadrathöhlung nunmehr sekundär vereinigen. Aus der sekundären Kommuni-

kation beider geht ein Sack hervor, welcher sich in der Quadrathöhlung mehr und mehr ausdehnt, bis er sie ganz einnimmt: die Paukenhöhle. Der dorsale (orale) Schlauch wird alsbald von dem Sack ganz abgeschnürt und verschwindet; der ventrale (kaudale) persistiert als Tube. Das Paukenlumen umwächst die in ihrer Lage ziemlich stabile, in ihrer Form sehr viel schlanker gewordene Columella auris ringförmig. Am kaudalen und ventralen Rand der Columella stößt das Ende des Paukenlumens im weiteren Vordringen wieder auf den Anfang, d. h. auf das Tubenende. Mit diesem tritt es aber nicht in Kommunikation, sondern seine Wandung bildet hier jene Schleimhautduplikatur, in welcher auch die Columella eingeschlossen ist, und welche von dieser in der genannten Richtung zur Quadratwand hinzieht. Damit ist zugleich die Herkunft der Tube erklärt. Zur genannten Zeit ist eine Grenze zwischen Pauke und Tube sehr deutlich. Mit zunehmender Aufblähung der Pauke wird die vorher sehr ausgesprochene, lange Tube kürzer und enger, bleibt aber als kurzer Kanal bestehen.

Das Trommelfell hat mit dem äußeren Verschluß der Schlundspalten nichts zu tun. Es entsteht erst, wenn dieser Verschluß längst stattgefunden, und die ganze Gegend hochgradige Veränderungen durchgemacht hat. Soweit sich dies aus dieser gerade sehr lange indifferent bleibenden Stelle ersehen läßt, entsteht das Trommelfell teils aus den Randpartien der sich anfangs berührenden Blasteme der Extracolumella und des Quadrats, teils aus dem zwischen beiden später auftretenden Bindegewebe, welchem sich von innen die Paukenschleimhaut anlegt. Eine sichere Entscheidung über den ersteren Punkt ist deshalb nicht möglich, weil die beiden ersten Visceraltaschen zu der Zeit, in welcher ein Trommelfell auftritt, längst als solche verschwunden sind, und die Skelettblasteme sich schon beträchtlich verändert haben. Aus diesem Grunde ist es auch schwer zu bestimmen, wo sich das Trommelfell entwickelt. Es dehnt sich im fertigen Zustande zweifellos viel weiter kaudalwärts aus, als der Lage der Hyomandibulartasche, und viel weiter oralwärts, als derjenigen der ersten Branchialspalte in früheren Stadien entsprechen würde. Alle diese Momente kennzeichnen das Trommelfell als eine späte Bildung, die im großen und ganzen an die individuelle, selbst wieder sekundäre Entwicklung der Extracolumella geknüpft ist.

Das sind die Grundzüge, nach welchen die Entwicklung der Paukenhöhle bei der griechischen Landschildkröte vor sich geht. Daß sie unter Beteiligung der beiden ersten Visceraltaschen und zwar ihrer Dorsalabschnitte erfolgt, dürfte aus der Beschreibung und den Modellen klar hervorgehen. Gegenüber diesem wesentlichen Befund erscheint es von untergeordneter Bedeutung, sich nun die Frage vorzulegen, von welchen Teilen der Dorsalhälften die Pauke nun im einzelnen ihre weitere Entwicklung nimmt. Man kann mit Sicherheit nur das feststellen, daß jedenfalls die lateralen Partien der beiden Taschenhälften zu Grunde gehen und daß die ursprünglich medialer gelegenen beim Aufbau der Paukenhöhle verwendet werden. Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß dies nur unter bedeutenden Umformungen und Verschiebungen geschieht. An einen noch mehr ins einzelne gehenden Vergleich soll hier ebensowenig gedacht werden, wie in meiner früheren Abhandlung; er dürfte undurchführbar sein.

Betreffs älterer Angaben über die Ableitung der Paukenhöhle sei auf die Literaturübersicht bei E. Cords verwiesen. Eingehende neue Untersuchungen über die Entstehung der Reptilienpauke besitzen wir von Versluys und E. Cords. Schauinsland und Noack haben diese Frage nur gestreift; ebenso ist Möller bei Schlangen nicht näher darauf eingegangen.

Kingsleys Anschauung kommt der hier gewonnenen in einer Beziehung am nächsten. Er leitet die Paukenhöhle der Reptilien von einem zweizipfeligen Auswachsen der Tuba Eustachii ab, deren einer Zipfel der Hyomandibularspalte, deren anderer der ersten Branchialspalte entsprechen soll. Kingsley hat also auch jene zwei Zipfel oder Schläuche gesehen und leitet sie auch von denselben Visceralspalten ab wie ich; doch führt er merkwürdigerweise beide auf ein sekundäres Auswachsen von der Mundhöhle aus zurück.

Versluys hat auch dieser Frage Beachtung geschenkt; er leitet den lateralen Teil der Paukenhöhle von Lacerta von einer Erweiterung des medialen Teiles der ersten Kiemen spalte ab. Der laterale Abschnitt der Spalte, welcher ehemals nach außen durchbrach, werde vollständig zurückgebildet und habe keinen Anteil an der Ausbildung der späteren Paukenhöhle. Auch diese Ansicht enthält keinen wesentlichen Gegensatz zu den von mir bei T. graeca gefundenen Vorgängen. Versluys hat keine genaue Untersuchung über die Entwicklung der Pauke beabsichtigt; seine Ansicht baut sich vorwiegend auf neurologischen Resultaten auf, so dem Verlauf der Chorda tympani, wovon noch die Rede sein wird.

Cords hat wohl als erste gerade die Frage nach der Herkunft des Paukenlumens in den Vordergrund ihrer Abhandlung über Lacerta gestellt und ist zu folgenden Ergebnissen gekommen. C. führt die Paukenhöhle von Lacerta gleichfalls auf den dorsalen Abschnitt der Hyomandibulartasche zurück, die aber eine Drehung aus einer queren, in eine annähernd longitudinale Richtung durchmacht. Die dorsale Kante dieser Tasche wird dann durch die Columella auris in einen Saccus prae- und retrocolumellaris geteilt. Letzterer dehnt sich weiter dorsalwärts in die Aushöhlung des Quadrats hinein aus und wird durch die über sie hinweg ziehende Chorda tympani in einen medialen und einen lateralen Recessus geteilt. Diese beiden Recessus machen jetzt den gleichen Weg wie der Paukensack bei T. graeca, sie wachsen in kaudaler Richtung über die Columella hinweg dem Saccus retrocolumellaris entgegen, mit welchem der laterale Recessus später kommuniziert, der mediale dagegen nicht. Weiterhin sagt Cords: „Eine Scheidung in Tube und eigentliche Paukenhöhle findet nicht statt, vielmehr gehen Mittelohrraum und Rachenhöhle stets mit weiter Kommunikationsöffnung ineinander über. Deshalb ist es auch nicht möglich, mit Bestimmtheit auszuschließen, ob an der Bildung des tubo-tympanalen Raumes nicht auch Teile des Schlundrohres und der ersten Branchialtasche mitbeteiligt sind.“ Auch dieser Befund enthält viele gemeinsame Züge mit den Vorgängen bei Testudo, jedoch scheint hiernach die Entwicklung der Paukenhöhle der Eidechse aus der, resp. den Visceraltaschen in der Ontogenese nicht mehr so klar hervorzutreten, wie es bei T. graeca der Fall ist. Die Entwicklung der Eidechsenpauke scheint in noch höherem Maße sprungweise vor sich zu gehen, wie die des Mittelohres der Schildkröten, und es wäre möglich, daß bei Sauriern stammesgeschichtliche Anklänge aus der oben genannten Etappe der Ontogenese in verstärktem Maße ausgemerzt wären.

Die Entwicklung der Paukenhöhle der Schildkröten hat bisher nur Noack kurz berührt. Abgesehen von kleinen Abweichungen und von dem Umstand, daß Noack infolge seines beschränkten Materials einige Stadien nicht gesehen hat, schildert er die Paukenhöhle mehrfach auf Entwicklungsstufen, welche einzelnen der hier beschriebenen völlig gleichen. Noack leitet die Paukenhöhle von Emys von der Dorsalspitze der ersten Kiementasche ab. So sagt er p. 472, daß . . . „die erste innere Kiemenspalte von medial in ziemlich breiter Aussackung in die Quadrathöhlung hineinragt.“ Dieses Stadium würde

demjenigen bei T. graeca entsprechen, in welchem der dorsale Paukenschlauch schon völlig abgeschnürt ist, und sich nun der durch sekundäre Kommunikation beider Schläuche (Schlundtaschenderivate) entstandene Paukensack in der Quadrathöhlung auszudehnen beginnt. Noack hat diesen Zustand auch modelliert (Fig. 2, p. 471). Da Noack aber einige der vorhergehenden Entwicklungsstufen, und zwar gerade die ausschlaggebenden, offenbar fehlen, — vielleicht kommen sie in der Ontogenese von Emys auch nicht so deutlich zum Ausdruck oder werden übersprungen, — so faßt er (p. 475) die erste Kiemenspalte als eine Ausstülpung der Mundbucht auf, die zusammen mit der Columella zieht, so daß letztere lateral „von beiden Seiten von Elementen der ersten Kiemenspalte umgeben ist, die die sich bildende Paukenhöhle darstellen" (Fig. 5, p. 477). Dieses Stadium würde also ein relativ spätes darstellen, in welchem der Paukensack die Columella ringförmig umwächst; es stimmt gleichfalls mit dem hier von diesem Stadium gegebenen Befund überein. Weiter schildert Noack die zunehmende Umwachsung des schalleitenden Apparates durch das laterale Ende der ersten Kiemenspalte. Man sieht also, daß die Beschreibung, welche Noack von den späteren Stadien der Paukenhöhlenentwicklung bei Emys gibt, mit vorliegenden Resultaten bei T. graeca eine weitgehende Übereinstimmung aufweist. Für die früheren Etapen reichte sein Material nicht aus, deshalb blieb ihm die vielleicht auch bei Emys aus zwei Visceraltaschenhälften herzuleitende Paukenentstehung teilweise unbekannt. Bei seiner Deutung, daß es sich nur um die erste Kiementasche handle, hat er ferner anscheinend übersehen, daß der Verlauf der Chorda tympani zum tubo-tympanalen Raum, welchen er mehrfach genau beschreibt, diese Ableitung nicht zuließ. Nach diesem Nervenverlauf mußte die Tube vielmehr von der ersten Branchialtasche abgeleitet werden, da die Chorda tympani, wie auch Noack beschrieben hat, vor dem tubo-tympanalen Raum verläuft.

Überblickt man die Resultate, welche E. Cords bei Lacerta, Noack und ich bei Schildkröten erzielten, so kann man sagen, daß die Paukenhöhlen dieser Reptilien auch ontogenetisch im wesentlichen doch auf dasselbe dorsale Schlundspaltengebiet zurückzuführen sind, mithin also miteinander homologisiert werden können. Die ganze Ausbildung des Paukensackes wie auch des schalleitenden Apparates scheint aber bei Schildkröten noch einfacher und wohl auch eindeutiger vor sich zu gehen, wie bei Lacerta.

### 4. Die Gefässe.

Das Verhalten der Vena capitis lateralis und des Mittelohrastes der Carotis interna, der Arteria facialis schließt sich auf allen Entwicklungsstufen den bei anderen Reptilien gemachten Beobachtungen an, so daß sich eine nochmalige Zusammenstellung erübrigt. Für die Vene sei hier nochmals auf die Untersuchungen von Grosser und Brezina,[1]) für die Arteria facialis besonders auf die Mitteilung von Versluys verwiesen. Die letzte mit meinen Ergebnissen bei T. graeca ganz übereinstimmende Schilderung der Mittelohrgefäße gab Cords bei Lacerta agilis.

[1]) Grosser und Brezina, Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. 23, 1895.

## 5. Die Nerven nebst Bemerkungen über ihre Beziehungen zum Primordialskelett.

Der Nervus facialis dokumentiert sich im Stadium der noch bestehenden Visceralspalten zu Beginn des Auftretens von Skelettblastem wieder als Hyoidbogennerv. Wir sehen hier anfangs ein ganz primitives Verhalten zur Anlage des ihm zugehörigen Visceralbogens vor uns, wie ich es (1906/07) bei Selachiern und weiterhin bei primitiven Urodelen (Perennibranchiaten) geschildert habe. Das Ganglion geniculi liegt in der dorsalen Fortsetzung des Hyoidbogens am latero-oralen Rande der Ohrkapsel, speziell der Crista parotica; aus ihm zieht der Ramus praetrematicus und pharyngeus (R. palatinus) dorsal von der noch offenen Hyomandibularspalte zum Mundhöhlendach, der R. postrematicus (R. hyomandibularis und Chorda tympani[1]) hinter der Spalte in Begleitung des Hyoidbogenblastems ventralwärts. Oral vom Dorsalende des Bogenblastems, also der Columellaanlage teilt sich der Hauptstamm in den R. hyomandibularis, den R. communicans superior IX—VII und die Chorda tympani; von letzterer soll hier nochmals in anderem Zusammenhang die Rede sein.

Die Chorda tympani zieht an der Oralseite des Skelettblastemes lateralwärts. Der Verlauf der Chorda tympani ist in den verschiedenen Stadien der Entwicklung gerade auf dieser Strecke sehr interessant, da aus ihm zu ersehen ist, wie die primitive Zugehörigkeit des Nerven zum Hyoidbogen dessen Derivat der Columella auris gegenüber auch noch während der Ontogeneso so lange wie möglich gewahrt wird. Dieser Befund bestätigt wieder die Auffassung von der ursprünglich metameren Anordnung der Nerven der Trigeminus- und Vagusgruppe, d. h. ihrer Zugehörigkeit zu den primordialen Skeletteilen, den Visceralbögen. In frühen Stadien folgt die Chorda tympani hinter der Hyomandibularspalte, dem Hyoidbogenabkömmling, der Columella auris bis zum lateralen Ende, d. h. bis zur Extracolumella, in deren Zellmassen sie teilweise eingelagert erscheint. Erst dicht unter dem Ektoderm biegt der Nerv um den äußeren Rand der Spalte nach vorn zur Medialseite des primordialen Kiefergelenks und Unterkiefers um. Der Nerv verläßt also den Bogen in dieser frühen Periode der Ontogenese erst an der Stelle, an welcher dessen Kontinuität unterbrochen ist, und die trennende Hyomandibularspalte einer Verschiebung nach vorn nicht mehr im Wege steht; also erst nach Durchbrechung primitiver Zustände. Eine Ergänzung für die Richtigkeit dieser Auffassung erbringt die spätere Entwicklung. Unter dem Einfluß der Quadratentfaltung, die in der Weise, wie sie bei Schildkröten vor sich geht, wohl nicht als primitiv bezeichnet werden kann, wird der Nerv von der Columella allmählich gleichsam zurückgestreift und wendet sich nun, da auch die trennende Spalte bis auf einen dünnen Schlauch reduziert und verschoben worden ist, viel früher, d. h. weiter medial schon ventralwärts. Dieser Wechsel im Verhalten der Chorda tympani zum Hyoidbogenderivat, dem Gehörknöchelchen, ist sehr auffallend und wurde auch schon von Noack (p. 481), der die Nerven bei Emys sehr eingehend untersuchte, besonders vermerkt. Die Tatsache, daß die Lage der Chorda tympani zur Columella auris in frühen Stadien der Ontogenese eine andere ist, wie in späteren, wird also durch drei sekundäre

[1]) In dem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere von Schimkewitsch, Stuttgart 1910 wird die Chorda tympani unverständlicher Weise immer noch als praetrematischer Ast bezeichnet (p. 257) und abgebildet (Fig. 294).

Momente erklärt. Das erste ist die Gliederung und streckenweise Obliteration des Zungenbeinbogens; das zweite ist in der Reduktion und Verschiebung des Restes der Hyomandibulartasche zu sehen; das dritte endlich stellt die medialwärts gerichtete Abdrängung des Nerven gegen die Ohrkapsel zu durch die spätere Entwicklung des Quadrates dar. So findet sich die Chorda tympani schließlich am medialen Eingang des Columellakanals, von welchem aus sie, ohne dem Gehörknöchelchen weiter zu folgen, sich am medialen, resp. kaudalen Rand des Proc. articularis quadrati grade herabsenkt, um hier oral von der Tube (erste Branchialspalte) zur Innenseite des Kieferbogens zu gelangen. Hier wird der Nerv in der für alle Nichtsäuger konstanten Lage zum Kiefergelenk und Meckelschen Knorpel angetroffen.

Bei den Verhältnissen dieses Nerven, speziell seiner Lage zum primordialen Hyoidbogen und zur Columella auris mußte länger verweilt werden, weil Fuchs[1]) sich kürzlich u. a. auf Verlaufseigentümlichkeiten der Chorda tympani berufen hat, welche zeigen sollen, daß die Beziehungen der Nerven auch zum Primordialskelett inkonstant seien. Das Verhalten der Chorda tympani zum Primordialskelett kann man nun keineswegs überschauen, wenn man, wie Fuchs es tut, Salamandra sowie einige Reptilien- und Säugerembryonen einander gegenüber stellt. Die einzige Möglichkeit, die Morphologie dieses Nerven zu verstehen, fand sich in der Feststellung seiner Eigenschaft als Hyoidbogennerv, welche in der primären Autostylie der Notidaniden, nicht in der von Fuchs gelegentlich angeführten, längst als sekundär nachgewiesenen Hyostilie ihren primitivsten Ausdruck findet. Unter neueren Untersuchern kam vor allem Drüner,[2]) gerade von den Urodelen ausgehend, zu derselben Grundanschauung. Auch Drüner nennt die Chorda tympani einen Hyoidbogennerv und fügt hinzu, daß unter den Amphibien die Perennibranchiaten den primitivsten Zustand der Chorda tympani zeigen; dieser wird von Drüner also ebenfalls an der Beziehung dieses Nerven zu primordialen Skeletteilen gemessen. Hierbei können die weiteren Beziehungen dieses Nerven zum primordialen Unterkiefer und Kiefergelenk, welche als etwas Sekundäres anzusehen sind, an dieser Stelle unerörtert bleiben, um so eher, als das Fuchssche Argument gerade die dorsale Nervenstrecke und ihr Verhältnis zum Hyoidbogen und seinem Derivat im Auge hat. Die Bezeichnung „Hyoidbogennerv" kann doch wohl nur bedeuten, daß auch Drüner die Beziehungen dieses Nerven zu seinem primordialen Skeletteil als feststehend und damit als brauchbaren Ausgangspunkt zum Verständnis späteren Wechsels betrachtet. Aus Drüners Ausführungen geht ferner aufs Deutlichste hervor, wie scharf er diese Beziehungen des Nerven von denjenigen zu Deckknochen trennt, im Gegensatz zu Fuchs; wie ihm endlich die Perennibranchiaten in

---

[1]) H. Fuchs, Über die Homologie der Paukenhöhlen und das Verhältnis zwischen Nervenverlauf und Skelett, Anat. Anz., Bd. 37, 1910. Von einer besonderen Erwiderung dieses bereits zitierten Artikels habe ich absehen können, da derselbe für den aufmerksamen Leser einmal zahlreiche Erklärungen, Richtigstellungen und Zurückziehungen früherer Äußerungen des Autors enthält und anderseits an mehreren Stellen das offene Eingeständnis, daß ich frühere Äußerungen des Autors über meine Ergebnisse mißverstehen mußte. Mein Artikel gegen Fuchs: Nochmals die Homologie der Paukenhöhle, Anat. Anz., Bd. 37, 1910, in welchem ich gegen Fuchs' unrichtige Zitate und Auslegungen meiner früheren Ergebnisse protestierte, war also durchaus berechtigt.

[2]) L. Drüner, Über die Muskulatur des Visceralskeletts der Urodelen, Anat. Anz., Bd. 33, 1903, p. 533 (Fußnote) und 549. Hier sei gerade Drüner zitiert, weil er nicht auf dem Boden der Reichertschen Lehre steht.

dieser Erörterung maßgebend sind, nicht etwa Salamandra. Analoge Nachweise dauernd fester Beziehungen zwischen Nerv und Primordialskelett sind ja allenthalben in großer Zahl geführt worden, z. B. für die Nerven der Vagusgruppe u. a. und dienen seit langem der vergleichenden morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung dieser Körpergegenden als unentbehrliche Grundlage.

Fuchs hat sich mir gegenüber auf Verlaufseigentümlichkeiten der Chorda tympani berufen, die sich gerade nicht als konstant erwiesen haben, die eben nicht von dem primitiven Verhältnis zwischen Nerv und Primordialskelett direkt abgeleitet werden können, sondern die einerseits einen weitgehenden Schwund oder vollständige Umformung primordialer Skeletteile in Anpassung an spätere Verhältnisse zur Voraussetzung haben, andererseits nur auf einzelne Reptilienarten beschränkt erscheinen und auch bei diesen sehr wechselnd auftreten. Es kann nicht bestritten werden, daß die Chorda tympani bei allen Nichtsäugern in der Hauptsache zunächst doch der Columella folgt. Das hat gerade wieder die vorliegende Untersuchung bei Testudo graeca ergeben. Die weiter peripher auftretenden mannigfaltigen Beziehungen der Chorda tympani zu den suspensorio-stapedialen Brücken mancher Urodelen, zu den mannigfachen extracolumellaren Bildungen mancher Sauropsiden können also, weil alle sekundärer Natur, mit dem primitiven Verhalten dieses Nerven zu seinem zugehörigen primordialen Visceralbogen nicht auf eine Stufe gestellt werden. Hier ist noch weit mehr, wie bei den verschiedenen Austrittsweisen mancher Nerven aus dem Cranium, welche Fuchs außerdem anführt, doch erst zu prüfen, was sich alles am Primordialskelett geändert hat, was noch als primordial, und was lediglich als spätere Anpassung anzusehen ist. Im höchsten Maße trifft dies zu, wenn man in dem Hammer-Ambosgelenk der Säuger das äußerst reduzierte und verlagerte Kiefergelenk der Nichtsäuger sieht. Man wird sich in allen diesen Fällen doch zuerst fragen müssen, welche Änderungen sich denn an den als primordial anzusehenden Skeletteilen vollzogen haben, und hierbei wird der jeweilige Nervenverlauf unter anderen Kriterien als Wegweiser dienen können. Die Vorfrage, ob und in welchem Sinne und Grade sekundäre Umformungen, vielleicht Reduktionen primordialer Skeletteile vorangegangen sind, hat Fuchs auch bei den anderen gegen mich angeführten Punkten übersehen,[1]) so bei seiner Beurteilung der Austrittsweise der Nn. glossopharyngeus und hypoglossus aus dem Cranium. Weil das Verhältnis der Nerven zum Primordialskelett auch in diesen Punkten ein festes ist, wird eine Abweichung in der Austrittweise darauf schließen lassen, daß sich hier am Cranium Änderungen vollzogen haben. Das ist aber gerade das Gegenteil von dem, was Fuchs aus diesen Dingen gefolgert hat.

Gerade auch im Hinblick auf die hier erörterten Fragen über die Beziehungen der Nerven zum Primordialskelett habe ich in letzter Zeit die Entwicklung des Visceralskelettes der Schildkröten zu Rate gezogen. In dem hier herausgegriffenen Beispiel sieht man also eine ursprünglich fast einheitliche Anlage eines primordialen Hyoidbogens in kürzester Zeit in mehrere Teile zerfallen, die einerseits teils in beschleunigtem Tempo weiter rückgebildet werden, sodaß die Kontinuität des Bogens auf große Strecken ganz aufgehoben wird, andererseits in Anpassung an abgeänderte spätere Funktionen eine Verlagerung erfahren und nun, wie das eine Derivat, die Columella auris, an beiden Enden sekundäre

[1]) Es handelt sich hier um eine ganze Reihe Belege für das in der Fußnote (p. 40) Gesagte.

Beziehungen gewinnen und sich umformen. Die Chorda tympani verläuft zunächst parallel mit dem dorsalen Rudiment ihres Bogens. Ihr Abschwenken oralwärts in den Bereich des Kieferbogens findet bei T. graeca auch ontogenetisch durch die Lageveränderung der Columella, die Umwandlung ihres distalen Endes nach Kontinuitätstrennung des Bogens, den Schwund fast des gesamten Ventralteiles und endlich durch die Obliteration des größten Teiles der ersten Schlundspalte eine vielfache und leicht verständliche Erklärung. Der völlige Schwund oder die weitgehende Zersplitterung eines primordialen Skeletteiles, dessen Rudimente nun ihrerseits wieder im Dienste einer neuen Funktion verlagert oder umgeformt werden, sind u. a. die Umstände, welche nun gewissermaßen den Nerven frei werden lassen. Aber gerade die erst jetzt unumgängliche Ablenkung einer sekundär ihrer primordialen Skelettbeziehungen beraubten Nervenstrecke ist eben ein weiteres Zeugnis für die während Bestehens dieses primordialen Skeletteiles festen Beziehungen. Wenn aber nur noch ein Teil von zweien existiert, kann es kein Verhältnis zwischen zwei Teilen mehr geben. Alle jene Änderungen können meines Erachtens überhaupt nur verstanden werden, wenn man den ursprünglichen Zustand festgestellt hat und im Auge behält.

---

Zieht man aus vorliegender Untersuchung die Endergebnisse, so lassen sich diese in drei Hauptpunkten zusammenfassen:

1. Die anfangs streptostyle Anlage des Quadrates geht bald in Monimostylie[1]) über; in Übereinstimmung damit verwachsen die beiden Unterkieferhälften sehr frühzeitig miteinander. Der feste beißkräftige Kieferapparat entsteht also schon zu Beginn der Ontogenese des Skelettes. Die Entwicklung der Schildkröten führt in diesem Punkt demnach schon frühzeitig abseits und leitet nicht zu Säugerzuständen hinüber.

2. Die Columella auris von Testudo graeca entsteht aus dem Dorsalabschnitt des Zungenbeinbogens.

3. Die Paukenhöhle dieser Schildkröte entsteht im direkten Anschluß an die Existenz der ersten beiden Visceralspalten, und zwar deren Dorsalbezirke; diese werden zu ihrem Aufbau verwendet.

Ersteres Resultat war im Hinblick auf die ganze Konfiguration des ausgebildeten Schildkrötenschädels kaum anders zu erwarten. Auf die beiden folgenden Ergebnisse wiesen bereits die Befunde der vergleichenden Anatomie, speziell Neurologie und die überwiegende Mehrzahl der darauf hinzielenden ontogenetischen Untersuchungen hin; es war nur das eine fraglich, ob sich die Vorgänge innerhalb der oft so unzuverlässigen Ontogenese in dieser Klarheit verfolgen ließen. Von vornherein liegt der Gedanke nahe, daß ein Gebilde, wie der schalleitende Apparat, aus bereits vorhandenem Visceralbogenmaterial hervorgehen, und daß nicht erst nach Zugrundegehen dieses Materials eine von der Ohrkapsel ausgehende Neubildung an seine Stelle treten wird. An dieser Auffassung vermag auch die Tatsache, daß

---

[1]) Die während Drucklegung dieser Ergebnisse erschienene erschöpfende Abhandlung von J. Versluys über „Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden", Zool. Jahrb., Suppl. XV, 2. Bd., 1912 konnte hier leider nicht mehr berücksichtigt werden.

sich die Columella auris der Amphibien im Zusammenhang mit der Ohrkapsel entwickelt, nicht viel zu ändern ist. Nimmt doch die ganze Ohrgegend besonders bei Urodelen frühzeitig etwas Starres an und macht im ausgebildeten Zustand stets einen mehr oder weniger rudimentären Eindruck. Um so weniger wird man bei diesen Formen auf Einzelvorgänge in der Ontogenese, auf Verschmelzungen oder Trennungen von Skeletteilen im Blastem- oder Knorpelstadium allzu großes Gewicht legen dürfen. Wie unzuverlässig die Berücksichtigung ontogenetischer Befunde allein ist, hat die schon früher bei Reptilien bekannte, in der vorliegenden Untersuchung über T. graeca wieder beobachtete anfängliche Verschmelzung von Extracolumella und Quadrat gezeigt. Trotzdem wird niemand bestreiten wollen, daß die beiden Skeletteile zwei verschiedenen Visceralbogen entstammen. Die Reduktionsvorgänge an dem schalleitenden Apparat der Urodelen können weit zurückgehen, die ontogenetische Selbständigkeit einzelner Skeletteile kann demgemäß frühzeitig aufgehoben und somit der stammesgeschichtliche Hergang längst verschleiert worden sein.

Ebensowenig wird man von vornherein annehmen können, daß ein durch die ganze Wirbeltierreihe mit der Mundhöhle in Zusammenhang stehendes Spaltensystem verschwinden wird, um dann einer völlig neuen, sekundären Ausstülpung derselben Mundhöhle und in derselben Richtung Platz zu machen. Es kommt nur darauf an, die Ontogenese, in welcher gerade die für die phylogenetische Beurteilung entscheidenden morphologischen Vorgänge doch oft ganz ausgefallen oder stark verwischt sind, auf eindeutigen Stadien gleichsam zu ertappen, d. h. auf Stadien, die klar und einwandfrei von den Ascendenten ererbt sind. Das ist bei Testudo graeca sowohl betreffs der Entwicklung des schalleitenden Apparates, wie der Paukenhöhle gelungen, und das zu zeigen war der Hauptzweck dieser Abhandlung.

Neben diesem Hauptergebnis sind in zweiter Linie einige Einzelresultate zu nennen, welche der Diskussion einen ausgiebigen Spielraum lassen. Hierher gehören die Fragen nach der genaueren Abgrenzung des Ursprungsgebietes der Paukenhöhle und der Tube, nach der Herkunft der Extracolumella und des Trommelfells.

Es wurde nachgewiesen, daß die beiden ersten Schlundspalten Anteil an der Paukenbildung haben und zwar nur ihre Dorsalausrüstungen; von letzterem sind es vorwiegend wieder die medialen Abschnitte, während die lateralen ganz zu Grunde gehen. Eine weitergehende Durchführung der Ableitung ist schon deshalb unmöglich, weil beide Spalten ja bis auf dünne Schläuche obliterieren, aus deren Kommunikation dann die eigentliche Paukenhöhle hervorgeht. Dazu kommen dann die bei Schildkröten besonders komplizierten, durch das Quadrat bedingten Lageveränderungen und späteren Umformungen. Form und Ausdehnung der Pauke geben später einfach die der Quadrathöhlung wieder. Mit der Frage nach der Herkunft der Paukenhöhle haben alle diese Einzelbeobachtungen aus der späteren Ontogenese nichts mehr zu tun.

Gegenüber den Resultaten bei Eidechsen bedeutet der Nachweis der Beteiligung auch der ersten Branchialspalte bei T. graeca etwas neues. Meine vergleichenden Untersuchungen über die Innervation des Mittelohres ließen diese Beteiligung bereits erwarten (l. c., p. 390/393). Bemerkenswert ist ferner noch, daß der Spalt zwischen Ohrkapsel und Quadrat bei T. graeca weder während der Ontogenese noch beim ausgebildeten Tiere ein Lumen besitzt, von der eigentlichen Paukenhöhle also abgetrennt ist. Es ist also nicht gerechtfertigt, zwei Paukenräume bei Schildkröten zu unterscheiden.

Die Tube, welche in frühen Stadien eine größere Länge besitzt, konnte mit Sicherheit auf den Rest der ersten Branchialspalte zurückgeführt werden. Diesen Nachweis kann weder die veränderte Form, noch die Lage der definitiven Tube beeinflussen; beide stehen ebenfalls unter dem Einfluß späterer Skelettveränderungen.

Die Extracolumella entsteht gleichfalls innerhalb des Visceralspaltenseptums, welches den Hyoidbogen enthält, erscheint jedoch durch ihre Lage außerhalb des eigentlichen Bogenbereiches, durch das stete Zurückbleiben hinter der Columella und den sehr späten Übergang in die definitive Form als ein sekundärer Zuwachs, wie auch bei anderen Reptilien.

Das Trommelfell hat sich auch bei T. graeca als eine späte Bildung herausgestellt, die nicht an die Lokalisation bestimmter Schlundspalten-Bezirke gebunden ist; es bildet nicht die Verschlußmembran einer oder mehrerer Visceralspalten, sondern der summierten Derivate zweier Spalten: der Paukenhöhle. Das Trommelfell entwickelt sich, soweit die hier besonders unklare Ontogenese einen Schluß gestattet, teils aus dem Blastem der Extracolumella, teils aus dem des Quadrats. Zu derselben Anschauung sind viele andere Autoren, vor allem auch Gaupp[1]) gekommen, der die Trommelfellbildungen der verschiedenen Wirbeltierklassen schon 1898 als sekundäre Parallelbildungen, nicht als Homologa bezeichnet hat.

Das Entoglossum[2]) entsteht erst viel später, wie das ganze Hyobranchialskelett, und durchaus unabhängig von diesem. Es entwickelt sich aus dem Bindegewebe ventral und oral von der Spitze des Processus lingualis hyoidei etwa zur Zeit des Überganges des Visceralskeletts in reifen Knorpel und wandelt sich direkt in Knorpelgewebe um.

Die Knorpelgenese im allgemeinen hat sich wieder als ein in vielen Einzelheiten caenogenetischer Vorgang erwiesen, der ohne Vergleich mit ausgebildeten Formen keineswegs immer auf die Phylogenese übertragen werden kann. Die Entwicklung des Quadratum enthält hierfür zahlreiche Belege.

---

[1]) E. Gaupp, Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Erg. d. Anat. und Entwicklungsgesch. (Merkel-Bonnet), Bd. 8, 1898.

[2]) Zu demselben Ergebnis kam L. Nick bei Chelonia und Dermochelys in seiner umfassenden Arbeit über das Kopfskelett im Dermochelys coriacea L. Zool. Jahrb., Bd. 33, 1912, die hier nicht mehr eingehend berücksichtigt werden konnte.

## Literaturverzeichnis.


1. J. F. van Bemmelen, Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz. 1886.
2. O. Bender, Die Homologie des Spritzloches der Selachier und der Paukenhöhlen der Amphibien, Sauropsiden und Säugetiere auf Grund ihrer Innervation. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Würzburg, 1907.
3. —, Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngens und Vagus. Studien zur Morphologie des Mittelohres und der benachbarten Kopfregion der Wirbeltiere. Semon, Zoolog. Forschungsreisen, 1906. Erschienen 1907.
4. —, Nochmals die Homologie der Paukenhöhlen. Anat. Anz., Bd. 37, 1910.
5. —, Über Herkunft und Entwicklung der Columella auris bei Testudo graeca. Anat. Anz., Bd. 40, 1911.
6. E. Cords, Die Entwicklung der Paukenhöhle von Lacerta agilis. Ein Beitrag zur Lehre vom schalleitenden Apparat der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Bd. 38, 1909.
7. L. Drüner, Über die Muskulatur des Visceralskeletts der Urodelen. Anat. Anz., Bd. 23, 1903.
8. Filatoff, Zur Frage über die Anlage des Knorpelschädels bei einigen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. 29, 1906.
9. H. Fuchs, Über die Entwicklung des Operculums der Urodelen und des Distelidiums (Columella auris) einiger Reptilien. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Würzburg, 1907.
10. —, Über das Pterygoid, Palatinum und Parasphenoid der Quadrupeden, insbesondere der Reptilien und Säugetiere, nebst einigen Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Nerven und Skelettteilen. Anat. Anz., Bd. 36, 1910.
11. E. Gaupp, Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (Merkel-Bonnet), Bd. 8, 1898.
12. —, Das Chondrocranium von Lacerta agilis. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. Anat. Hefte, Bd. 14, 1900.
13. —, Die Entwicklung des Kopfskeletts. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeben von O. Hertwig, Bd. III, Teil 2, 1905.
14. —, Säugerpterygoid und Echidnapterygoid, nebst Bemerkungen über das Säugerpalatinum und den Processus basipterygoideus. Anat. Hefte, Bd. 42, 1910.
15. —, Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger, vom Standpunkt der Schädelmorphologie aus erörtert. Verhandlungen des VIII. Internationalen Zoologen-Kongresses zu Graz, 1910.
16. —, Beiträge zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere. Anat. Anz., Bd. 39, 1911.
17. Grosser und Brezina, Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. 23, 1895.
18. C. Hasse, Das Gehörorgan der Schildkröten. Anat. Studien, I, 1873.
19. C. K. Hoffmann, Über die Beziehung der ersten Kiementasche zur Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 23, 1884.
20. —, Über die morphologische Bedeutung des Gehörknöchelchens bei den Reptilien. Zoolog. Anz., Bd. 12, 1889.
21. O. Jaekel, Über die primäre Gliederung des Unterkiefers. Sitzungsber. Naturforsch. Freunde zu Berlin, 1905.
22. J. S. Kingsley, The ossicula auditus. Tufts Coll. Stud. VI, vol. I, 1894—1904.

23. B. W. Kunkel, Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schildkrötenschädels. Anat. Anz., Bd. 39, 1911.
24. W. Lubosch, Die embryonale Entwicklung des Knorpelgewebes und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. Biol. Zentralbl., Bd. 29, 1909.
25. H. Lundvall, Über Demonstration embryonaler Knorpelskelette. Anat. Anz., Bd. 25, 1904 und Bd. 27, 1905.
26. F. Maurer, Die Entwicklung des Darmsystems. Hertwigs Handbuch, Bd. II, Teil 1, 1905.
27. E. Mehnert, Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Erster Teil einer Entwicklungsgeschichte der Emys lutaria taurica. Morphol. Arbeiten, I, 1892.
28. Mitsukuri, Arbeiten über die Keimblattbildung der Chelonier. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. I, Tokio 1886, V, 1891, VI, 1893, X, 1896.
29. W. Moeller, Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter, nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schlangen. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 65, 1905.
30. L. Nick, Das Kopfskelett von Dermochelys coriacea. Zool. Jahrb., Bd. 33, 1912. (Nur Titel.)
31. Noack, Über die Entwicklung des Mittelohres vom Emys europaea. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 69, 1907.
32. Schauinsland, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria (Skelettsystem, schallleitender Apparat und Hirnnerven). Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 57, 1900.
33. F. Siebenrock, Der Zungenbeinapparat und Kehlkopf samt Luftröhre von Testudo calcarata (Schneid.). Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. 109, I, 1900.
34. J. Versluys, Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 12, 1898.
35. —, Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. Ebenda, Bd. 19, 1903.
36. —, Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden. Ebenda, Suppl. XV, Bd. 2, 1912. (Nur Titel.)

## Erklärung der Tafelfiguren.

Die Figuren 8—11 auf Tafel II, sowie alle Abbildungen auf den Tafeln III—VII verdanke ich dem Kunstmaler Herrn Fritz Skell in München.

### Tafel I.

Fig. 1. Embryo 34 b, total. Vergr. 9 : 1. Es sind vier annähernd parallel verlaufende Visceralspalten sichtbar (Hyomandibular- und 1—3 Branchialspalte). Der Ohrknopf existiert noch nicht. Halsgegend noch ziemlich gestreckt. Rückenschildanlage erst angedeutet. Extremitäten noch ungegliederte Stummel. Skelettblasteme mikroskopisch noch nicht abgrenzbar.

Fig. 2. Embryo 18, total. Vergr. 9 : 1. Halsgegend stärker gekrümmt. Unterkieferwülste sichtbar, median noch nicht vereinigt. Hyomandibularspalte geschlossen. Beginnende Überlagerung der I. Branchialspalte durch den vom Hyoidbogen kaudalwärts vorwachsenden „Kiemendeckel". Darüber der Ohrknopf. Entwicklung des Rückenschildes und der Extremitäten fortgeschritten.

Fig. 3. Embryo 36 b, total. Vergr. 9 : 1. Während die Visceralspalten bereits fortgeschrittener sind, wie auf Fig. 2, sind die Extremitätenanlagen noch weiter zurück.

Fig. 4. Embryo 79 d, total. Vergr. 9 : 1. Halsgegend stärker gekrümmt; Visceralspalten geschlossen. Kaudalrand des „Kiemendeckels" noch sichtbar. Ohrknopf deutlich zweiteilig. Länge des Rückenschildes 5,9 mm. Extremitätenenden ruderblattförmig verbreitert; noch keine Phalangenbildung. Mikroskopisch Skelett im Blastemstadium.

Figg. 5 u. 6. Embryonen 80 b und 90 a, total. Vergr. 9½ : 1. Geben die verschiedene Form des Ohrknopfes wieder; sonst wie Fig. 4. Länge des Rückenschildes 5,9 resp. 6,3 mm.

### Tafel II.

Fig. 7. Embryo 19 b, total. Vergr. 9 : 1. Visceralspalten bis auf die gemeinsame Öffnung unter dem „Kiemendeckel" geschlossen. Ohrknopf beginnt sich zu verflachen. Länge des Rückenschildes 6,1 mm. Extremitäten unverändert. Mikroskopisch Skelett im Vorknorpelstadium.

Fig. 8. Kopf von Embryo 89 c. Vergr. 9 : 1. Länge des Rückenschildes 7,9 mm. Visceralspalten völlig geschlossen. An den Extremitäten deutliche Phalangenbildung. Großer stark vorspringender, ungeteilter Ohrknopf; auf der Kuppe desselben eine leichte Einziehung. Bewegt nach Öffnung des Eies bereits Kopf und Extremitäten. Mikroskopisch Skelett im Übergang zum Jungknorpelstadium.

Fig. 9. Kopf von Embryo 113 e. Vergr. 9 : 1. Länge des Rückenschildes ca. 9,5 mm. Ohrknopf verschwunden; an seiner Stelle der nierenbeckenförmige Quadratkörper deutlich sichtbar. Skelett im Jungknorpelstadium.

Fig. 10. Kopf von Embryo 50 a. Vergr. 9 : 1. Nach Lundvall aufgehellt und mit Methylgrün gefärbt. Besonders deutlich: Nierenbeckenform des Quadrats, Kiefergelenk und Meckelscher Knorpel. Dasselbe Stadium, wie Fig. 9.

Fig. 11. Embryo 50 b, total. Vergr. 6 : 1. Kurz vor dem Ausschlüpfen.

## Tafel III (Modelle).

Alle Modelle sind absichtlich ohne jede Retouche gezeichnet worden.

Fig. 12. Modell der Visceralspalten und der Mundhöhle von Embryo 34 b, in 100facher Vergr. Nat. Gr. Linke Seite von lateral und dorsal. Skelettblasteme noch nicht abgrenzbar, deshalb fortgelassen. Hyomandibularspalte nur im Dorsalbereich angelegt. 1—3 Branchialspalte ganz sichtbar. Gefäße unvollständig, nur der Lage nach angedeutet.

Fig. 13. Dasselbe Modell, wie in Fig. 1. Ausschnitt desselben von ventral, um den Recessus ventralis und die vierte Branchialspalte zu zeigen.

Fig. 14. Modell des Kieferbogens im Blastem- resp. Vorknorpelstadium. 100fache Vergr. Nat. Gr. Rechte Seite von medial.

## Tafel IV (Modelle).

Fig. 15. Modell der Columella auris und der sie begrenzenden Visceralspalten bei Embryo 90a. Chondroblastemstadium. 100fache Vergr. Nat. Gr. Rechte Seite von dorsal gesehen. Die dorsal gelegenen Gefäße und Ohrkapselteile (Crista parotica) abgetragen.

Fig. 16. Die Columella auris von dem gleichen Modell allein; von kaudal und dorsal gesehen.

Fig. 17. Dasselbe Modell von der Lateralseite. Blasteme des Quadrats, der Ohrkapsel; ferner die Vena cap. lat. nur teilweise dargestellt. In das Ektoderm ist wieder ein Fenster geschnitten. Das Muskelblastem des N. facialis mit dem R. hyomandibularis ist abgetragen, um die Lage der drei Hyoidbogenteile (Columella auris, Interhyale und Ventralstück) zu zeigen.

## Tafel V (Modelle).

Fig. 18. Hyobranchialskelett im Chondroblastemstadium. 100fache Verg. Nat. Gr. Ventralansicht. Ektoderm im Bereich des Hyoidbogens und der VII-Muskulatur abgetragen. Quadratblastem nur teilweise dargestellt.

Fig. 19. Modell der Mittelohrgegend von Embryo 89c. 100fache Vergr. Nat. Gr. Übergang des Vorknorpels in Jungknorpel. Linke Seite von kaudal und ventral. Columella auris größtenteils abgetragen, um die beiden Paukenschläuche (Visceraltaschenderivate) zu zeigen. Contour der Columella punktiert.

## Tafel VI (Modelle und Skeletteile).

(Die Figuren 22 u. 23, welche als Endstadium eigentlich auf Tafel VII gehören, mußten zwecks Ausnutzung des Raumes auf Tafel VI schon hier gebracht werden.)

Fig. 20. Ergänzungsbild zu Fig. 19. Ausschnitt desselben Modells von oral und ventral, um den Paukensack, die Kommunikation der beiden Schläuche vor der Columella auris zu zeigen.

Fig. 21. Modell der Mittelohrgegend von Embryo 113c. 50fache Vergr. Nat. Gr. Linke Seite von ventral. Jungknorpelstadium; dient zur Erklärung der Lage der Columella auris, des Paukensackes, der Tube (= ventraler Paukenschlauch) und ihres Überganges in die Mundhöhle. Der dorsale (orale) Paukenschlauch (vgl. Fig. 19) ist obliteriert.

Fig. 22. Der schalleitende Apparat, Columella auris und Extracolumella einer erwachsenen Testudo graeca. ca. 30fache Vergr.

Fig. 23. Die Kiefergelenkkomponenten desselben Tieres zur Demonstration der Condylen und der Pfanne. ca. 6fache Vergr.

*

## Tafel VII (Modelle).

Fig. 24. Modell der Mittelohrgegend von Embryo 113 c. 50fache Vergr. Nat. Gr. Jungknorpelstadium. Rechte Seite von außen. Dargestellt sind nur die knorpeligen Skeletteile und die Paukenhöhle. Die Anlagen der Deckknochen sind fortgelassen. Schleimhaut der Paukenhöhle etwas verdickt wiedergegeben.

Fig. 25. Modell der Mittelohrgegend von Embryo 113 e. 50 fache Vergr. Nat. Gr. Linke Seite von außen und etwas von unten. Stadium des reifen Knorpels; Deckknochen mit Ausnahme des Squamosums weggelassen. Gibt die wichtigsten Gefäße und Nerven der Mittelohrgegend wieder. R. palatinus VII nicht sichtbar. Meckelscher Knorpel unvollständig modelliert.

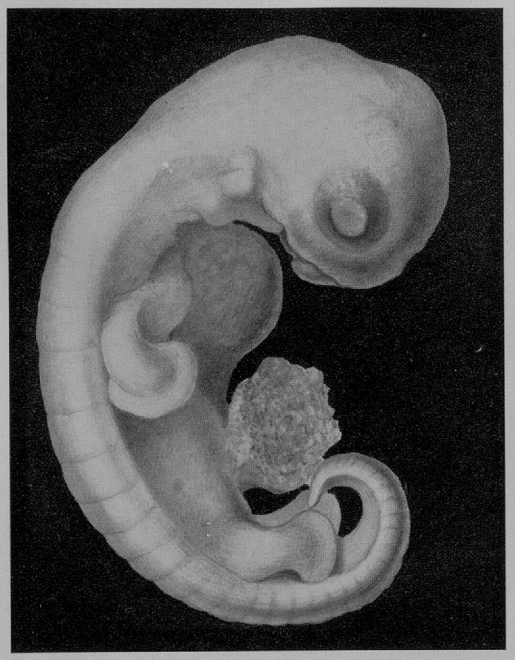


*Fig. 4.*

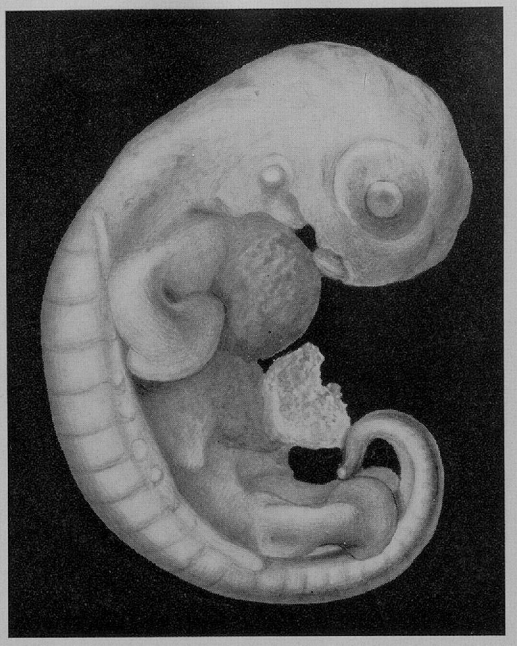


*Fig. 5.*

*Fig. 6.*

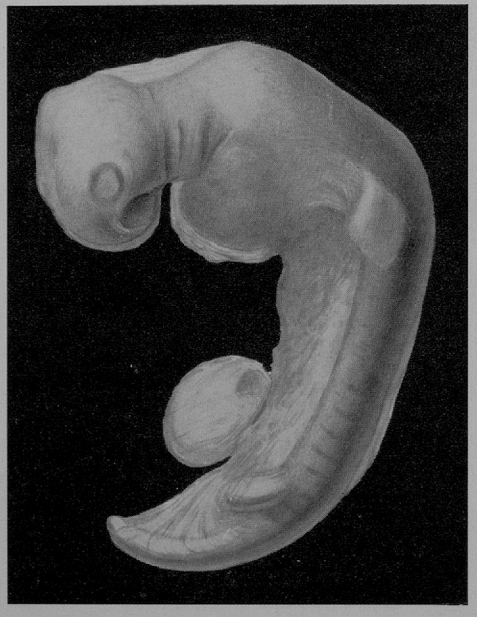


*Fig. 1.*

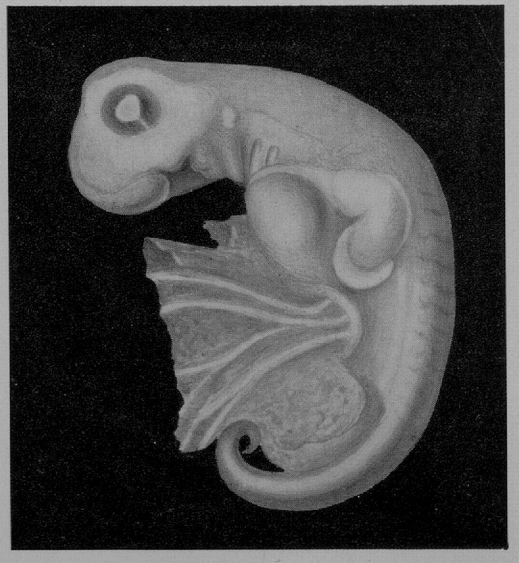


*Fig. 2.*

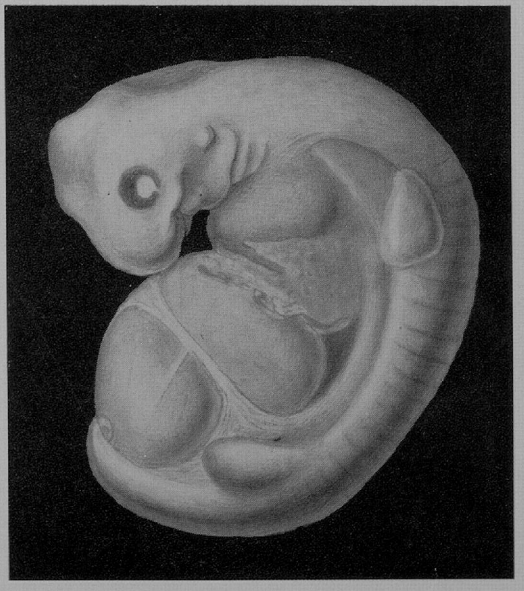


*Fig. 3.*

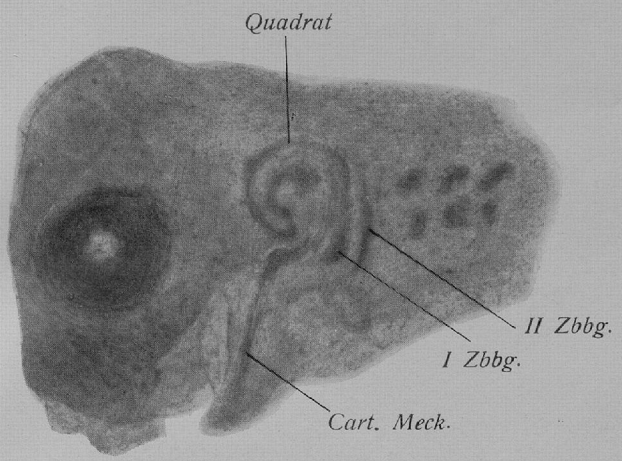



Fig. 10.

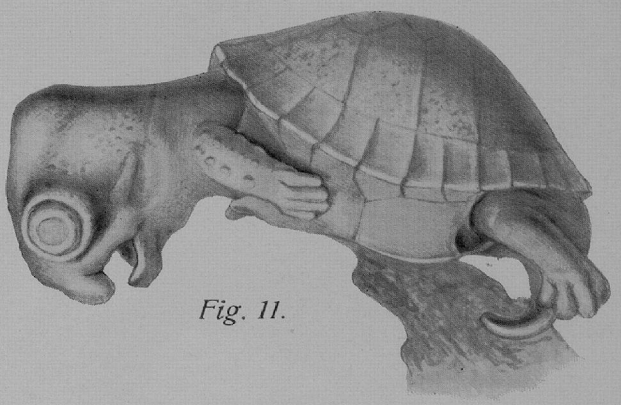


Fig. 11.

Fig. 9.

Fig. 8.

Fig. 7.

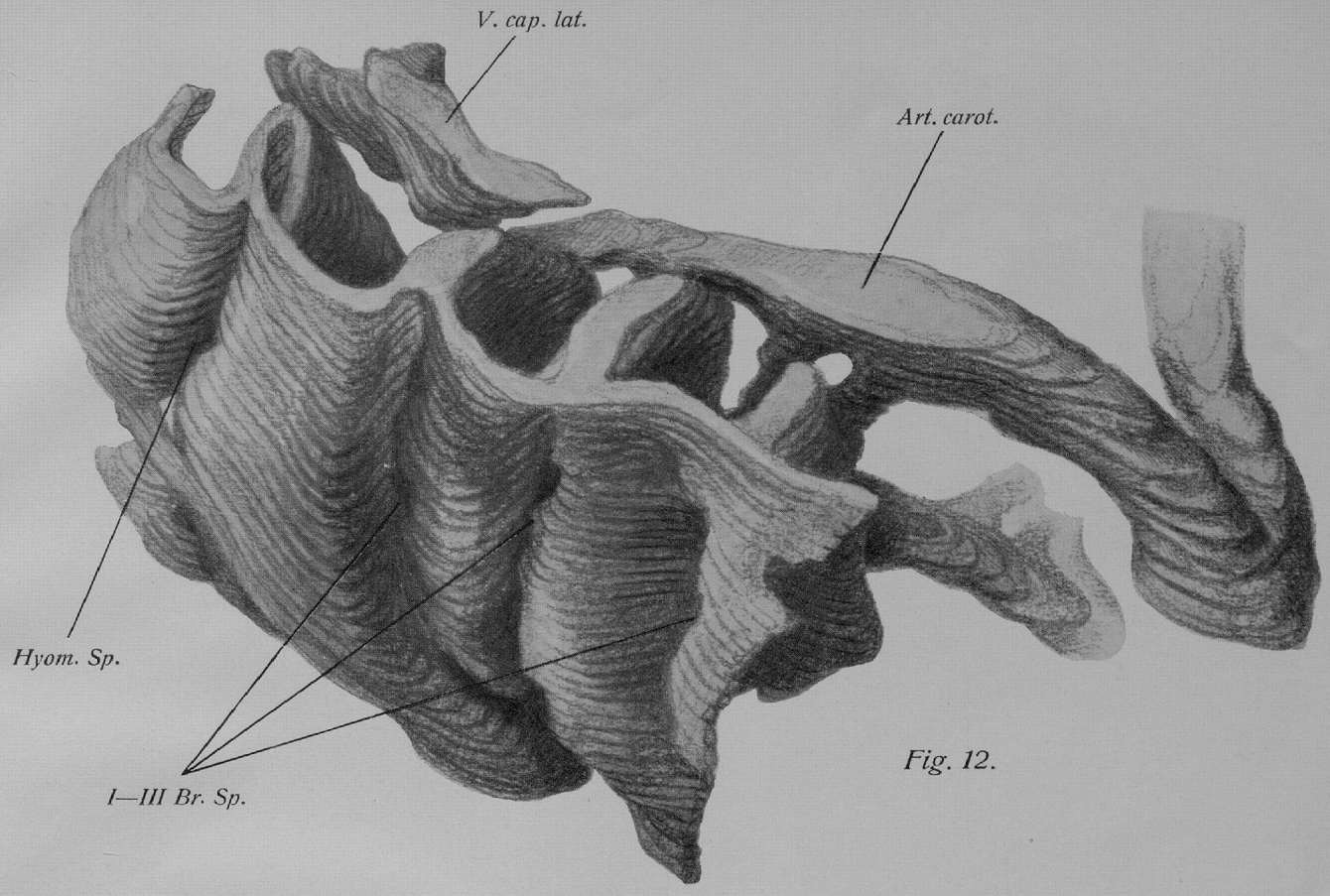



Fig. 12.

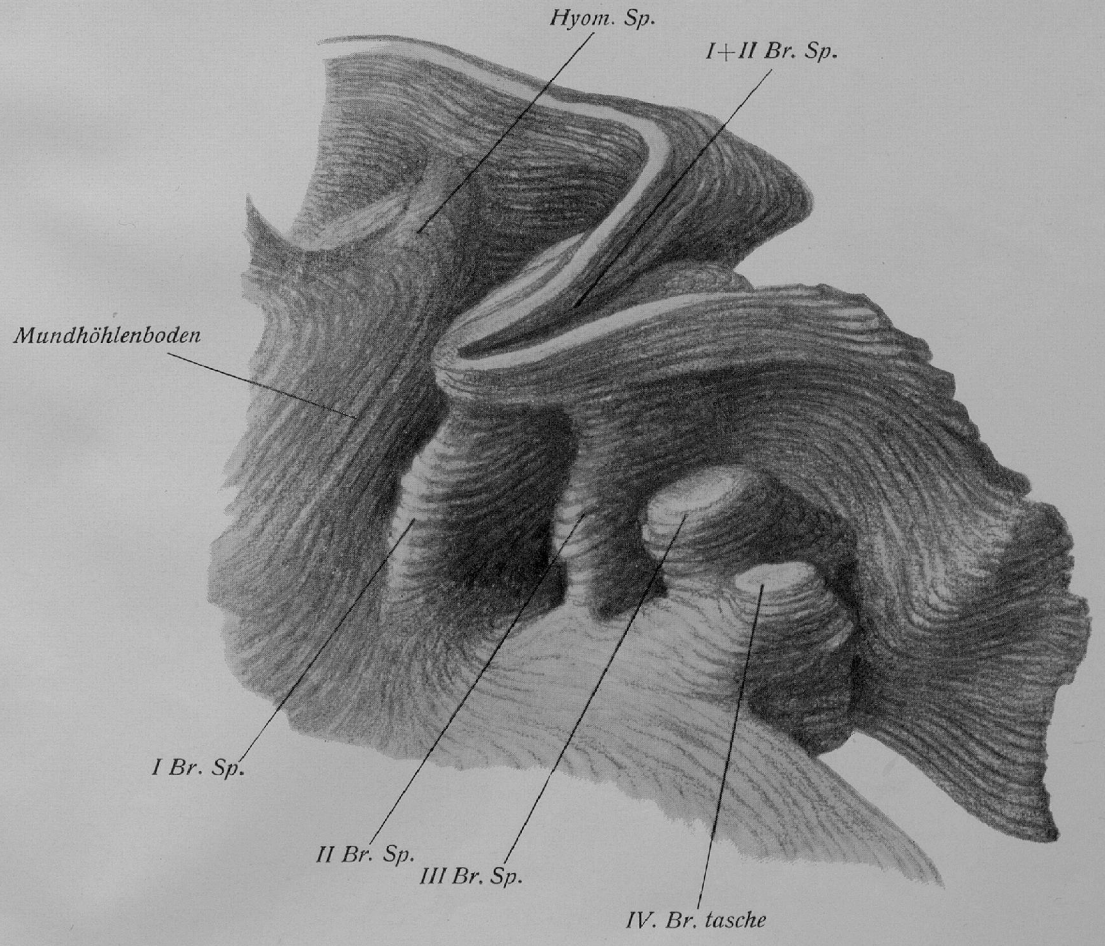



Fig. 13.

F. Skell gez.

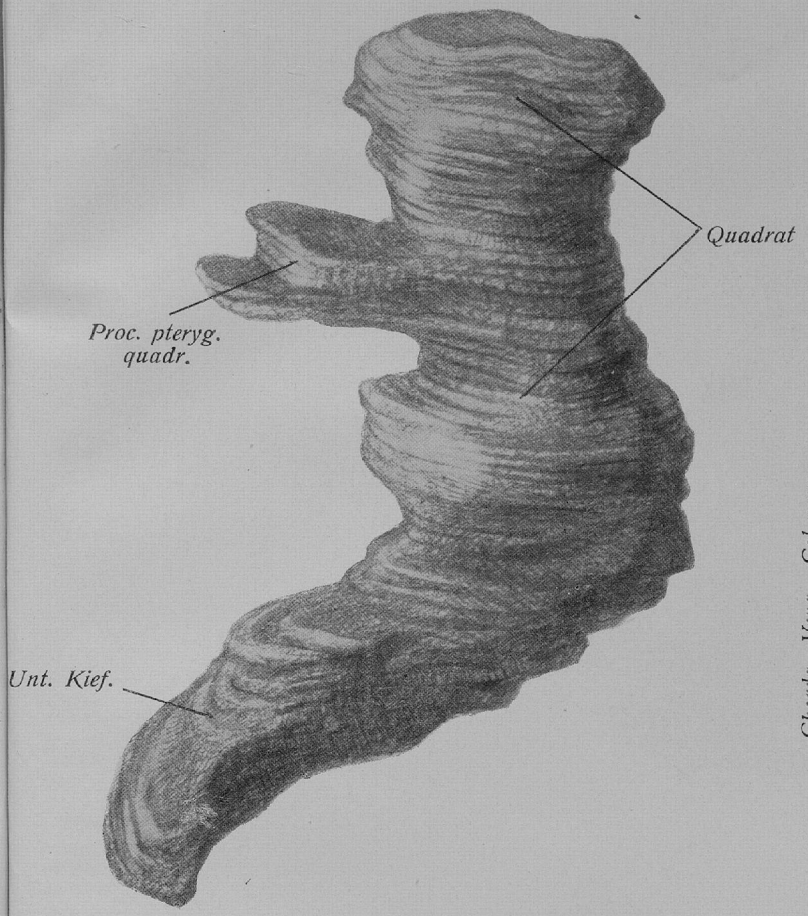



Fig. 14.

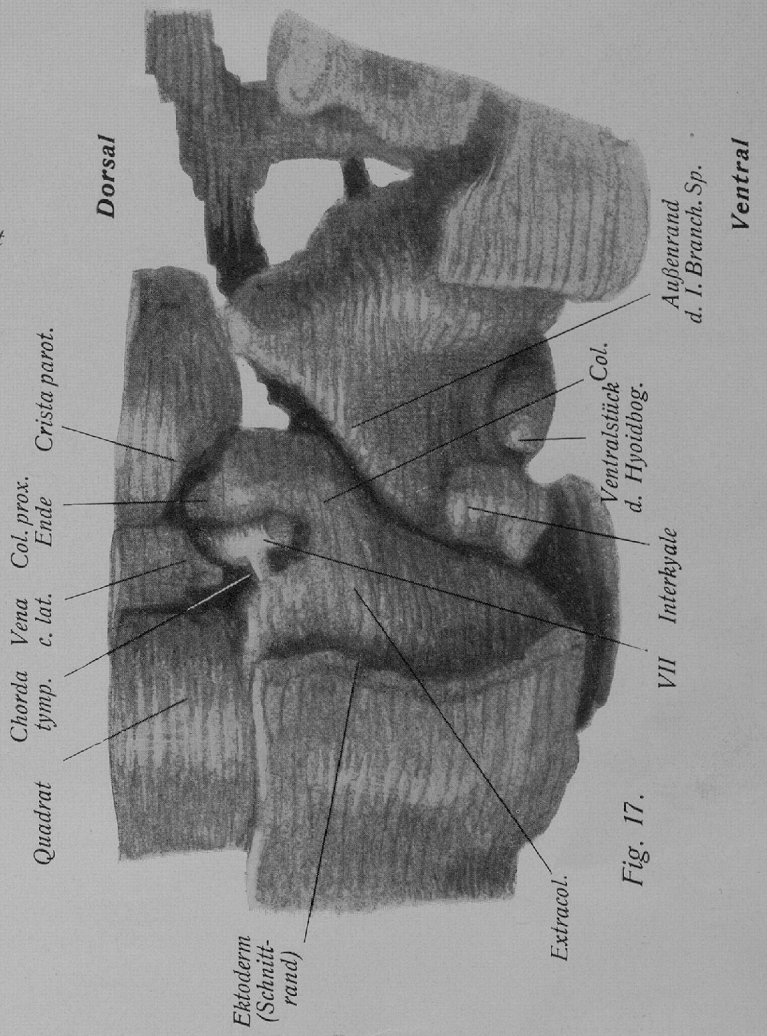



Fig. 17.

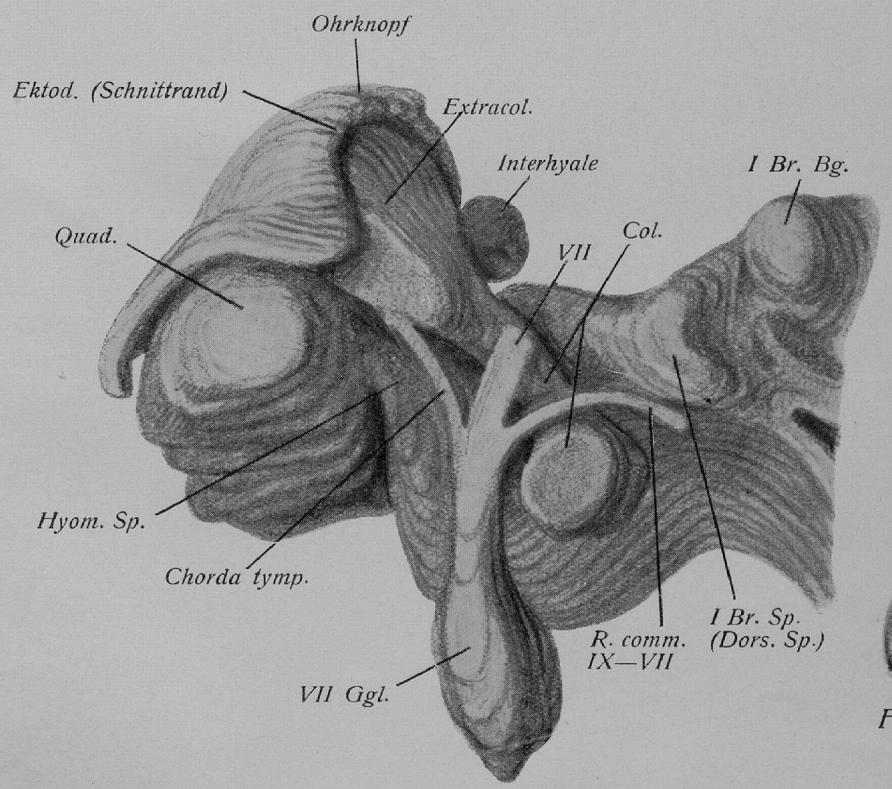



Fig. 15.

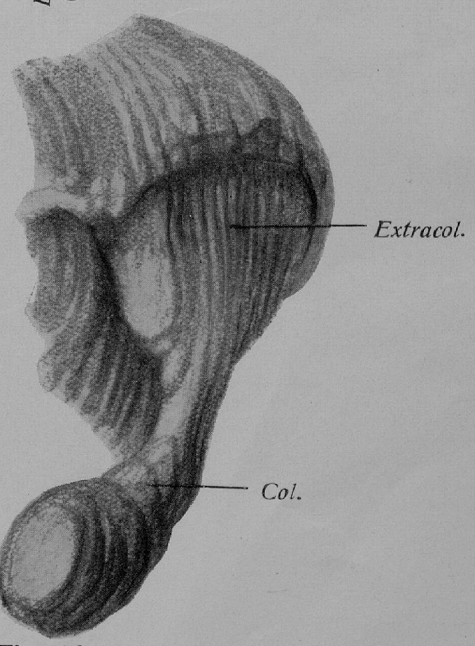



Fig. 16.

F. Skell gez.

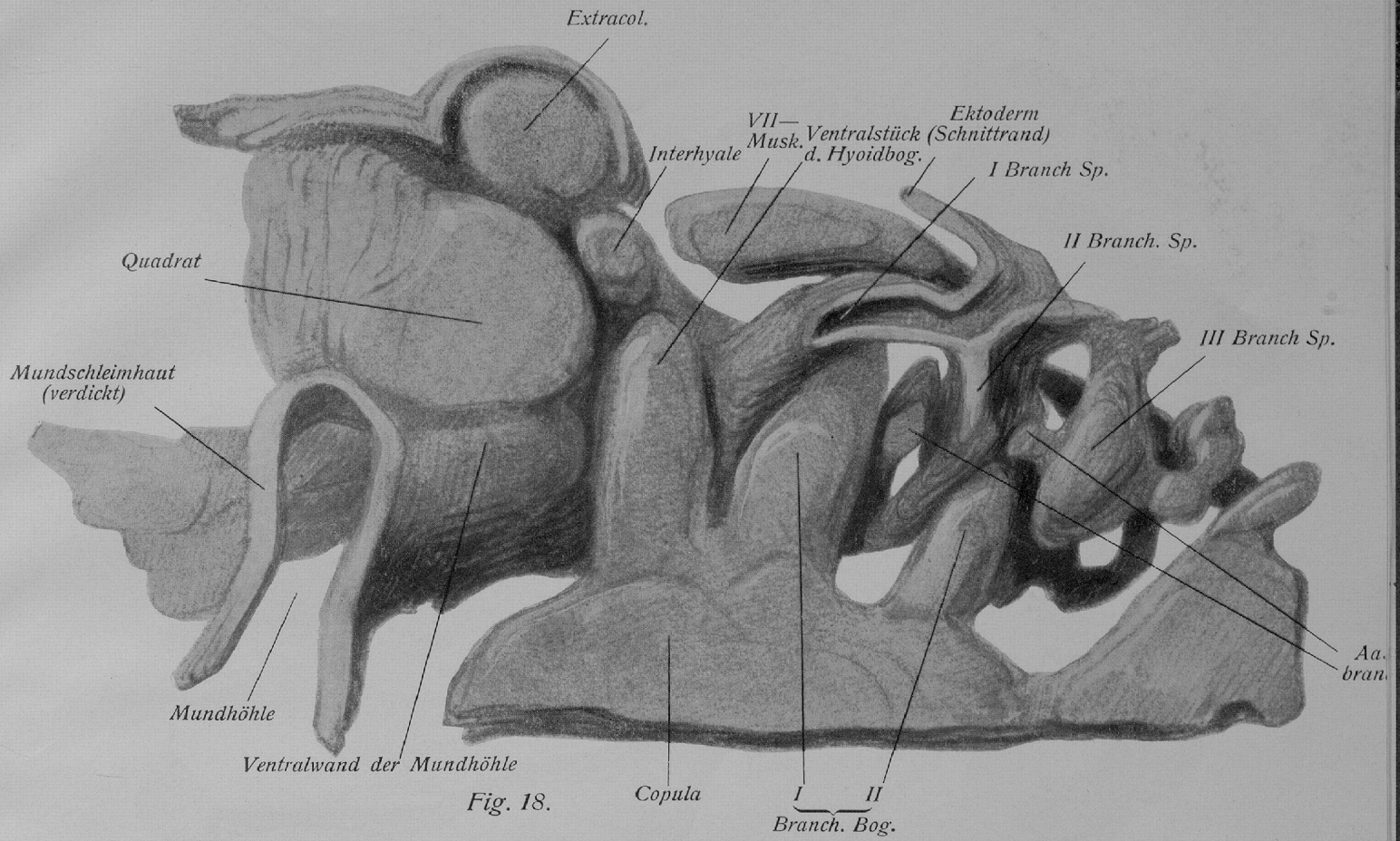



Fig. 18.

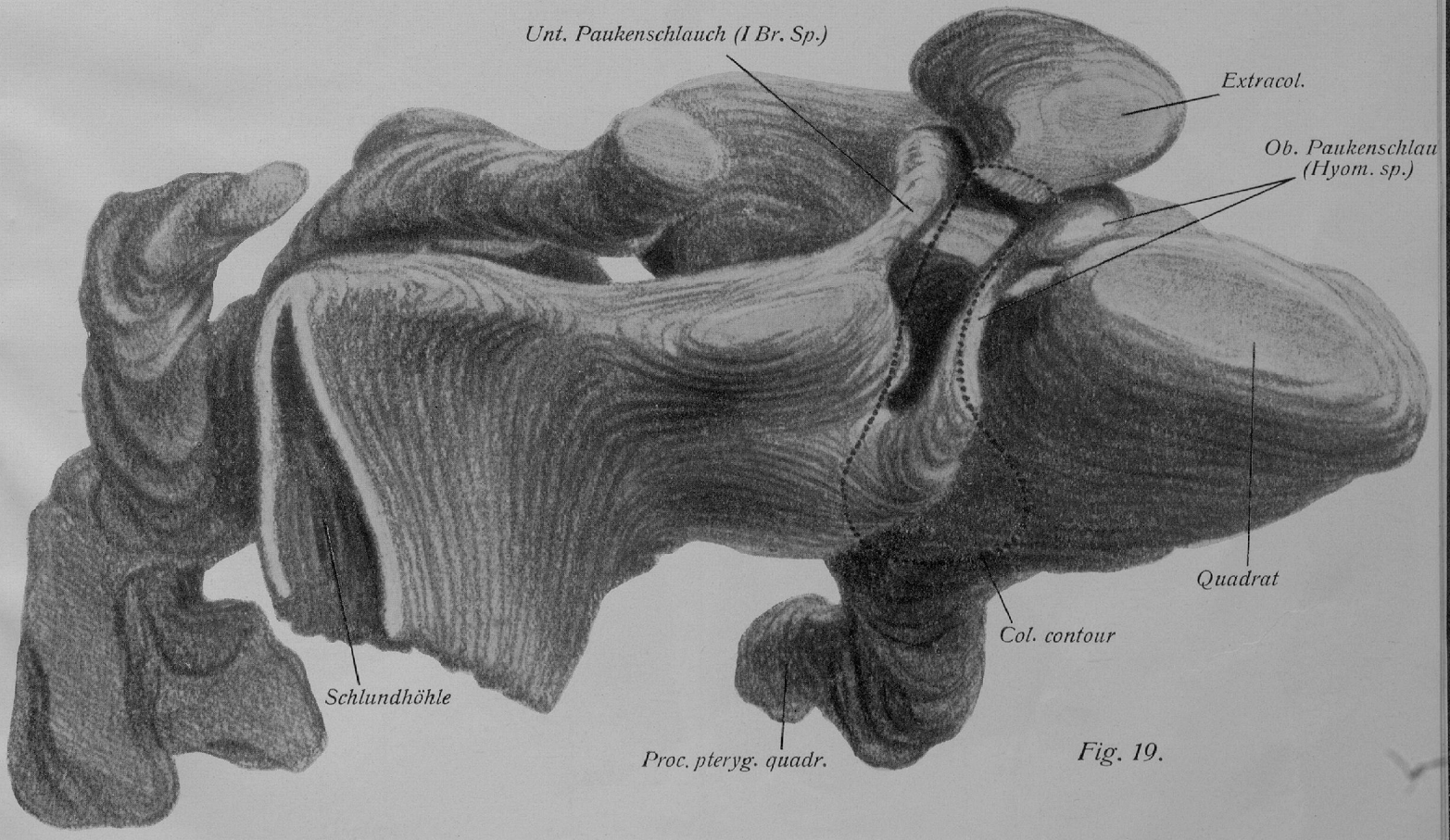



Fig. 19.

F. Skell gez.

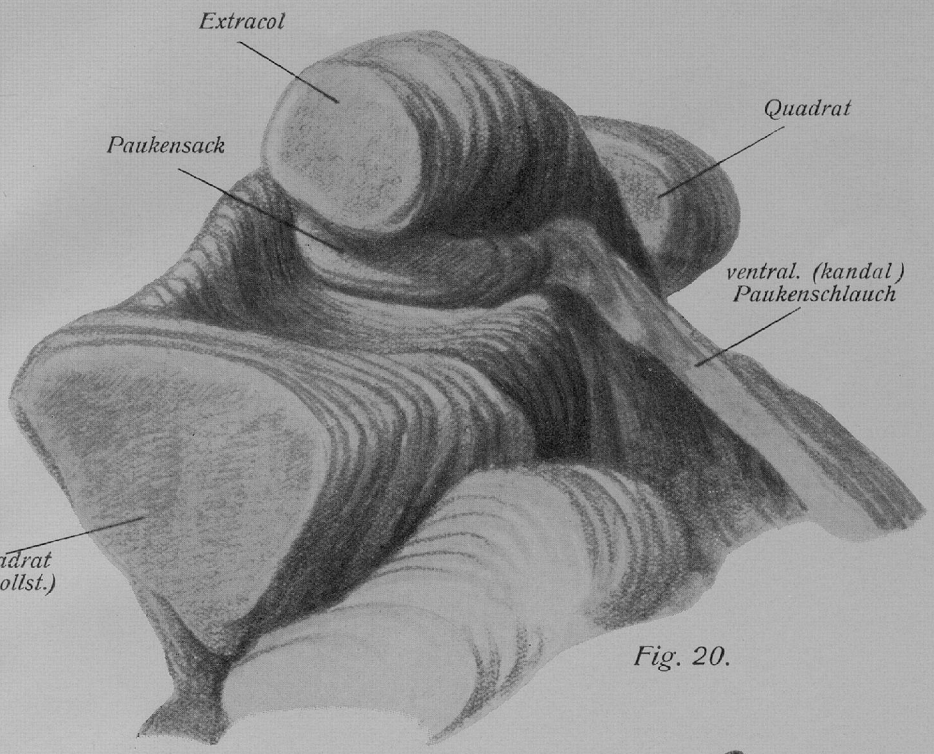
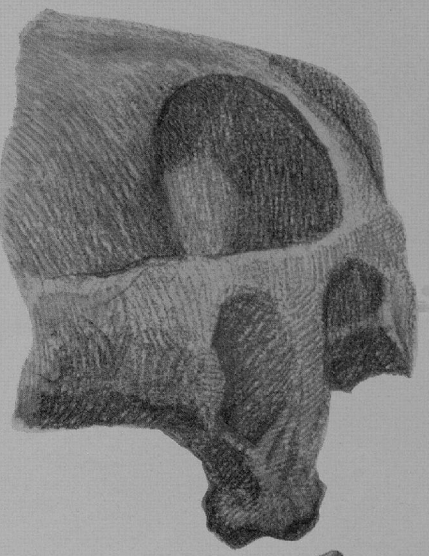



Fig. 20.



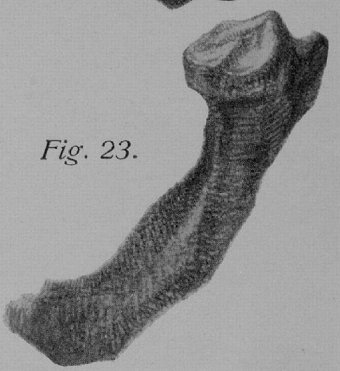


Fig. 23.

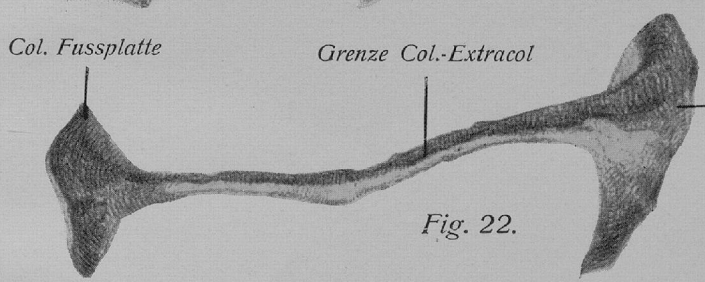



Fig. 22.

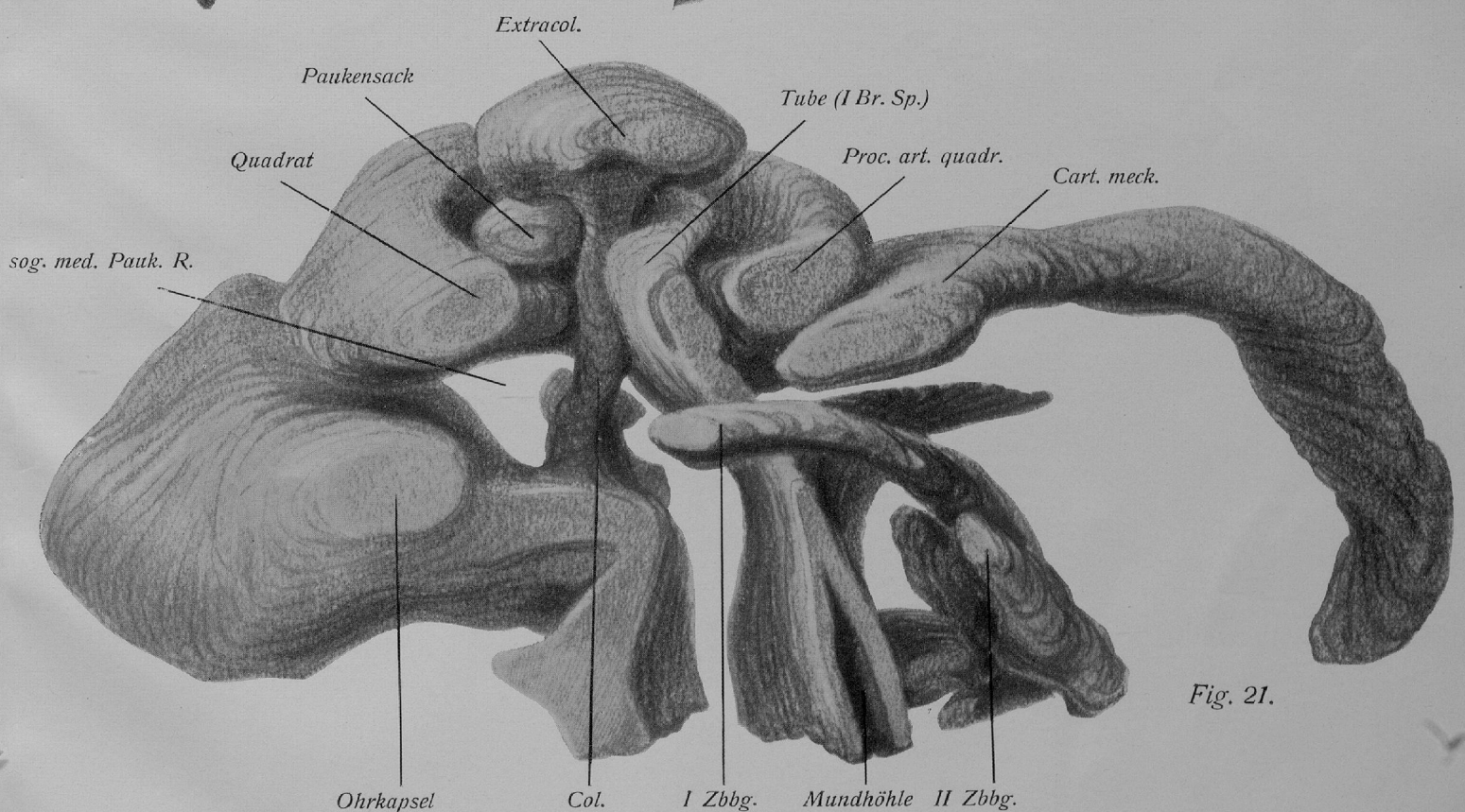



Fig. 21.

F. Skell gez.

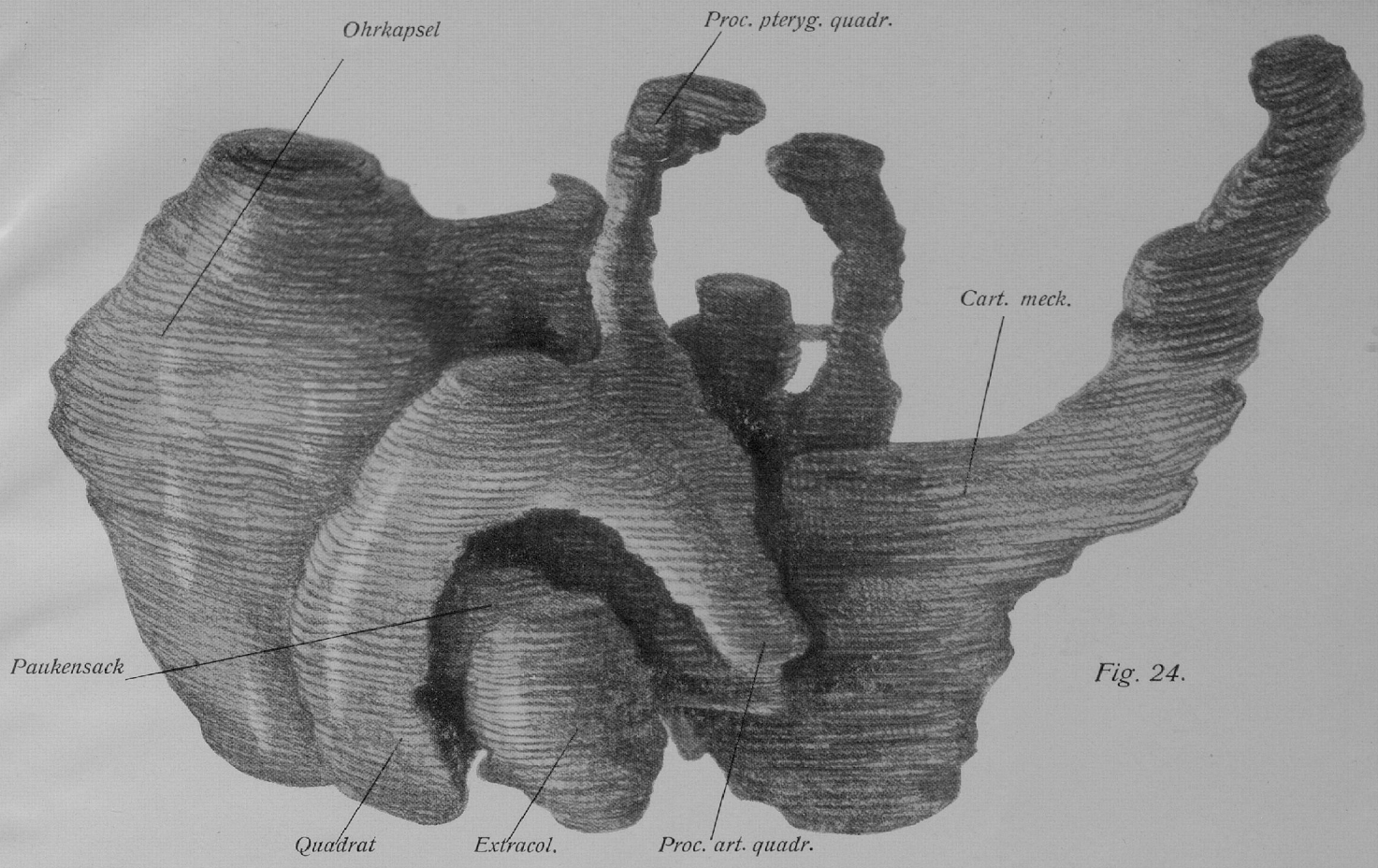



Fig. 24.

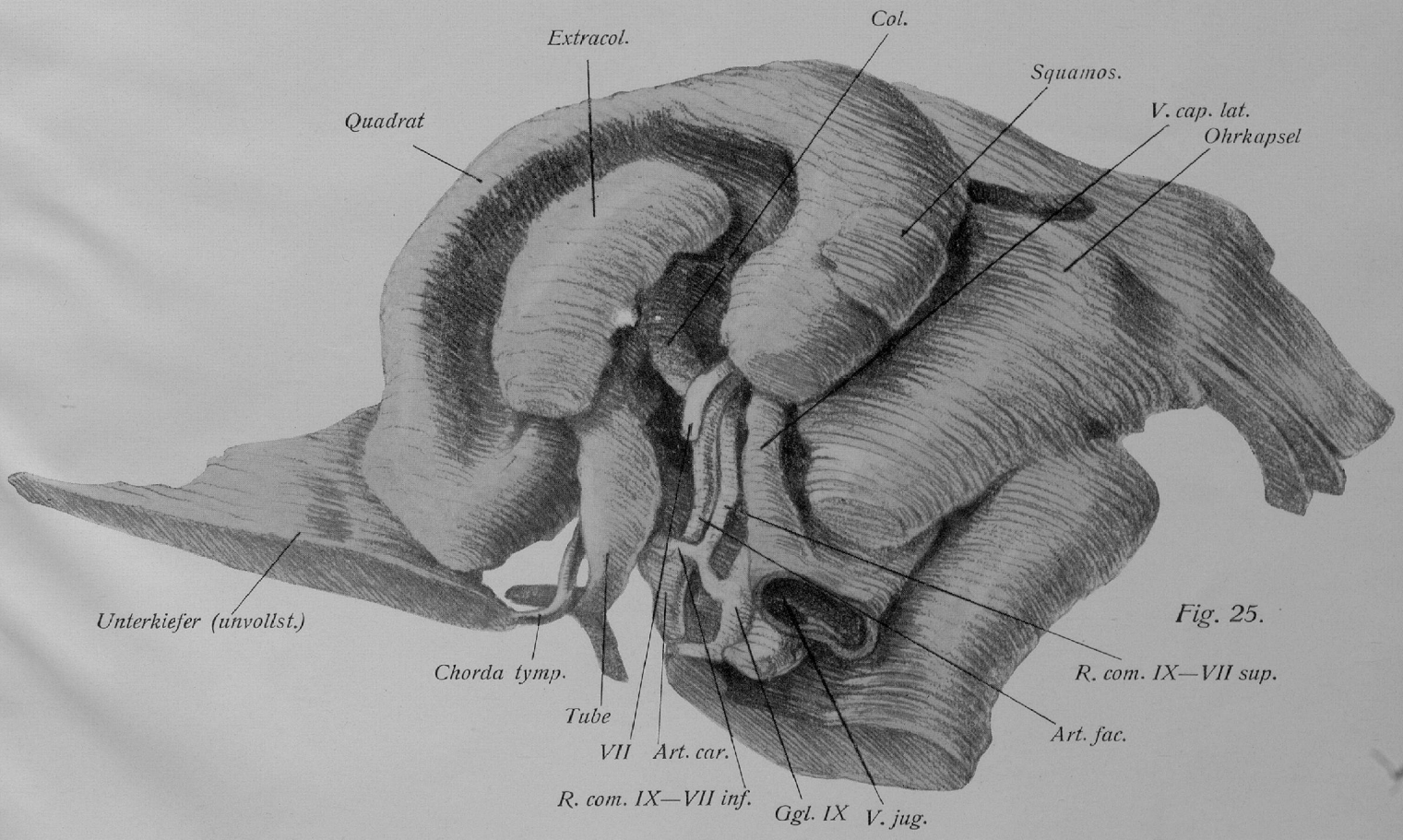



Fig. 25.

F. Skell gez.

84 Bg
17 Bl. A
26 F