Zur Entwicklungsgeschichte des Eidechschädels.

(Vorläufige Mittheilung.)

Von

E. Gaupp.

Ueber die Entwicklung des Saurierschädels liegen zusammenhängende Angaben nur in geringer Anzahl vor. Die ausführlichste Schilderung ist die von W. K. PARKER¹; früher schon gab LEYDIG² eine eingehende Beschreibung des Kopfskeletes von *Anguis* und einigen *Lacertiliern*, wobei auch das Primordialcranium und die Anlage einiger Deckknochen Berücksichtigung fand. Genauer sind durch Einzeldarstellungen einige besondere Abschnitte bekannt geworden: so die Nasenkapsel (vor Allem durch BORN), die Entwicklung des schalleitenden Apparates (durch C. K. HOFFMANN). — Die Kenntniss des erwachsenen Schädels erfuhr gegenüber den älteren Schilderungen wichtige Ergänzungen besonders durch M. WEBER und neuerdings durch SIEBENROCK.

Dass die Darstellungen von LEYDIG und PARKER, die auf die Ergebnisse der Präparation gegründet sind, der Vervollkommnung und Ergänzung durch neue Untersuchungen bedürfen, und dass gerade für die vergleichende Anatomie des Schädels Reconstructions jüngerer Entwicklungsstadien unerlässlich sind, wird wohl Jeder empfinden, der sich je mit diesem Gebiet beschäftigte. In zwei früheren ausführlichen Arbeiten habe ich in solcher Weise die Schädelentwicklung von *Rana fusca* behandelt, und in einer

¹ W. K. PARKER, On the structure and development of the Skull in the Lacertilia. Philos. Transact. of the royal society, Pt. II, 1879.

² FR. LEYDIG, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

dritten einige strittige Punkte aus der vergleichenden Anatomie der knöchernen Schläfengegend auf entwicklungsgeschichtlichem Wege zu klären gesucht. Zwei weitere Mittheilungen behandelten spezielle Punkte aus der Entwicklungsgeschichte des Saurierschädels¹.

Die Möglichkeit, die Entwicklungsgeschichte des Eidechsen- schädels in ausführlicher Weise in Angriff zu nehmen, wurde mir gegeben durch die Munificenz der Verwalter der Elizabeth-Thompson-Stiftung in Boston Mass., die mir zur Fortführung meiner vor einigen Jahren begonnenen Schädeluntersuchungen in hochherziger Weise 200 Dollars zur Verfügung stellten. Mit Hilfe dieses Geldes war ich in den Stand gesetzt, einen Projektionsapparat einzurichten, der das Zeichnen grösserer mikroskopischer Schnitte bei stärkeren Vergrösserungen gestattet, ohne das so lästige Verschieben des Präparates, das bei den gewöhnlichen Zeichenapparaten in Folge des kleinen Gesichtsfeldes nöthig ist und, abgesehen von dem ganz enormen Zeitaufwand, noch den Nachtheil recht bedeutender Ungenauigkeiten der Zeichnungen mit sich bringt. Es ist mir ein Bedürfniss, den Directoren der genannten Stiftung, in erster Linie Herrn Professor C. S. MINOT, auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank für die Unterstützung auszusprechen, ohne welche ich nicht daran hätte denken können, neben mancherlei anderen Arbeiten auch die Schädelentwicklung weiter zu verfolgen. Zugleich danke ich Herrn Hofrath WIEDERSHEIM auf's Herzlichste, der die Aufstellung des Apparates in der hiesigen Anatomie gestattete und die nicht unbeträchtlichen Kosten, die noch aus der Aufstellung einer Dunkelkammer, der Legung von Schienen zum Tragen und Führen der Zeichentafel u. s. w. erwachsen, von den Mitteln des Instituts bezahlte.

Was den Apparat selbst anlangt, dessen Zusammensetzung vielleicht auch für Andere Interesse besitzt, so ist der optische Theil desselben im Wesentlichen der, den ZEISS für diese Zwecke zusammengestellt hat; nur habe ich als Beleuchtungsquelle einen Linnemann'schen Brenner gewählt (Zirkon-Glühkörper mit Gas-Sauerstoff-Flamme; von Schmidt & Haensch in Berlin), der in der That sich als ausgezeichnete Lichtquelle bewährt hat. Der ganze Apparat befindet sich in einer besonders aufgebauten Dunkelkammer und entwirft das zu zeichnende Bild auf eine verticale Holztafel, auf der das Zeichenpapier befestigt wird. Die Tafel

¹ Die hier erwähnten Arbeiten finden sich in: Morphologische Arbeiten, herausg. von G. SCHWALBE, Bd. II, III, IV, sowie in: Anatom. Anz. 1891 und Verhandlg. der anatom. Ges. auf der V. Versammlg. in München 1891.

läuft vermittelst Räder auf horizontalen Eisenschienen (— wegen des unregelmässigen Fussbodens haben wir die Schienen hoch legen lassen; die Tafel hängt also herab —) und ist durch eine Kurbelvorrichtung parallel verschieblich, d. h. ihr Abstand von der Frontlinse lässt sich vergrössern und verkleinern und dadurch natürlich bei gleichbleibenden Linsen die Vergrösserung modificiren. Der Apparat, dessen Zusammensetzung Herr H. Elbs hier in sachkundigster Weise geleitet hat, functionirt, von kleinen Störungen abgesehen, ausgezeichnet.

Im Nachfolgenden gebe ich nur eine kurze Zusammenstellung einiger Resultate, da die ausführliche Ausarbeitung und die Herstellung der Abbildungen voraussichtlich noch einige Zeit in Anspruch nehmen wird. Die bisherige Literatur soll später ausführlich berücksichtigt werden, und bitte ich, mangelhaftes Citiren an dieser Stelle mir nicht als beabsichtigte Fälschung auslegen zu wollen. Dass jede Arbeit über Zusammensetzung und Genese des Kopfskeletes in letzter Instanz von den durch KÖLLIKER, GEGENBAUR, O. HERTWIG geschaffenen Grundlagen ausgehen muss, möchte ich aber doch besonders betonen.

Material. Angestellt habe ich meine Untersuchungen an Embryonen von *Lacerta agilis*, *Lacerta vivipara*, *Anguis fragilis* und *Platydictylus Mauritanicus*. Zu Modellen wurden hauptsächlich verwandt Stadien von *Lacerta agilis*. Ein das Primordialcranium dieser Form (Embryo von 31 mm Gesamtlänge) darstellendes Modell habe ich schon 1891 auf der Anatomen-Versammlung in München demonstrirt; dasselbe war von mir bereits im anatomischen Institut zu Breslau angefertigt worden. Das wichtigste neue Modell stellt die rechte Hälfte des Primordialcraniums einer *Lacerta agilis* von 47 mm Länge dar, auf dem die sämtlichen „Deckknochen“ im engeren Sinne (also ohne die Hautossificationen jüngsten Datums) bereits angelegt sind, und gestattet so eine klare Uebersicht über die Beziehungen der letzteren zu den Theilen des Primordialcraniums. Da auch die Verknöcherung des Primordialcraniums auf dem vorliegenden Stadium bereits begonnen hatte, so gelangen neben den „Deckknochen“ auch die primordialen Knochenterritorien zur deutlichen Anschauung. Auch von diesem Modell war ein kleines Stück bereits in Breslau von mir begonnen; doch hatte ich von der Fortführung Abstand genommen, da für die Grösse und Complication der zu zeichnenden Objecte (ich wandte eine 50fache Vergrösserung an) die bisherigen Zeichenapparate nicht ausreichten. Mit dem Projectionsapparate konnte

ich das Modell trotz seiner Schwierigkeiten zu Ende führen. Ausser diesen beiden hauptsächlichsten Modellen verfüge ich noch über einige Theilstücke, die nur bestimmte Partien darstellen, sowie über ein älteres Modell von *Anguis fragilis*, das in der Ausführung etwas verunglückt ist (ich habe es im Jahre 1890 in Breslau als erstes Modell und zudem mit einem für diesen Zweck unzulänglichen Zeichenapparat hergestellt), doch aber zu einem Vergleich recht wohl brauchbar ist.

Die Skelettheile des Eidechschädels sind mannigfaltiger Natur; man muss nämlich unterscheiden:

1. Primordialcranium und seine Verknöcherungen.
2. „Deckknochen“, in mehr oder minder naher Beziehung zu 1.
3. Richtige „Hautossificationen“ (Lamina supraocularis, Lamina superciliaris und Schläfenpanzer).
4. Os supraorbitale, das durch seine Genese und Lage eine gewisse Sonderstellung einnimmt.

1. Primordialcranium.

Da eine eingehende Schilderung des Primordialcraniums ohne Abbildungen doch nicht verständlich wäre, so beschränke ich mich auf wenige Angaben.

Die beiden Abschnitte des „*Cranium primordiale*“ unterscheide ich als „*Neurocranium primordiale*“ und „*Splanchnocranium primordiale*“¹. Das *Neurocranium primordiale* bildet schon auf dem

¹ Ich bitte es zu entschuldigen, wenn ich hier, trotzdem durch die B. N. A. die Bezeichnungen *Cranium cerebrale* und *Cranium viscerale* festgestellt worden sind, zu anderen Benennungen greife. Es geschieht dies vor Allem, weil bei einer vergleichenden Betrachtung des primordialen Schädels die Bezeichnung *Cranium cerebrale* als zu wenig sagend und als nicht genügender Gegensatz von *Cranium viscerale* erscheint. Die Bezeichnung Primordial-Cranium, wie sie früher verstanden wurde, umfasste auch den Antheil des Craniums, der Ohr, Auge, Nase enthält. Die Beschränkung, die im „*Cranium cerebrale*“ liegt, kann dazu führen, Abschnitte, die mit diesem zusammengehören, davon zu trennen und dem „*Cranium viscerale*“ zuzurechnen, das so die Ausdehnung des früheren „*Cranium faciale*“ erhält (so z. B. in der neuen Auflage des LANGER-TOLDT'schen Lehrbuches, wo „*Cranium viscerale*“ direct mit „Gesichtsschädel“, „Gerüst des Antlitzes“ übersetzt ist und dann zu den „Ossa faciei“ naturgemäss auch das Lacrimale, die Concha und das Nasale zugezählt sind). Der „Gesichtsschädel“ ist eine durch die Ausdehnung der Deckknochen bedingte Combination, deren Zusammenfassung unter einen einheitlichen Begriff freilich um so nothwendiger ist, als mehrere Deckknochen des ursprünglichen visceralen Cranium einen sehr wesentlichen Antheil an der

ersten von mir modellirten Stadium ein durchaus continuirliches knorpeliges Ganzes. In hoher Ausbildung ist es vorhanden in der Occipital-, Labyrinth- und Ethmoidalregion, wohingegen es in der Orbitalregion auf ein zierliches, aber durchaus gesetzmässiges Spangennetz reducirt ist. Die Grundlage für den ganzen hinteren Theil des *Neurocranium* bildet die Basalplatte, die sich durch die ganze Occipital- und Labyrinthregion, wenn auch nicht durchweg vollständig, erstreckt. Entsprechend der vorderen Hälfte der Labyrinthregion bleibt nämlich in der Basalplatte stets eine grosse viereckige Lücke, entsprechend welcher die Anlage des Primordialcraniums nicht in Knorpel übergeführt wird. (Wohl aber findet später ihre Verknöcherung, unabhängig vom *Parabasale*, statt.) Ihr vorderer Abschluss wird gebildet durch eine schmale quere Knorpelspange, die somit als die eigentliche vordere Begrenzung der Basalplatte zu bezeichnen ist und die Grundlage des späteren *Basisphenoid* abgibt. Die *Chorda dorsalis* liegt der Basalplatte dorsal auf, dringt aber am Hinterrande der genannten Lücke durch das Verschlussgewebe derselben (das also einen nicht verknorpelnden Theil des primordialen Craniums darstellt) hindurch und erstreckt sich ventral von ihm bis an die genannte vordere Querleiste. Der hintere Theil der Basalplatte, — ohne scharfe vordere Begrenzung — bildet den basalen Abschnitt der *Regio occipitalis*; er ist dadurch ausgezeichnet, dass durch ihn, jederseits von der *Chorda dorsalis*, der *N. hypoglossus* mit drei Wurzeln durch drei hinter einander gelegene Foramina hindurchtritt. Die seitlichen Theile der Occipitalregion bilden jederseits einen aufsteigenden Bogen, der medial von der hinteren Ohrkapsel-Kuppel sich aufwärts krümmt (zwischen ihm und der Ohrkapsel: Durchtritt

Umschliessung des Sehorgans und der Nasenhöhle, vor Allem des Cavum respiratorium, erlangen. Als Gegensätze würden mir am zweckmässigsten scheinen: *Neurocranium-Splanchnocranium* nach primär-functionellen, oder *Cranium cerebrale* und *Cranium faciale* nach mehr äusserlich-topographischen Beziehungen. Für die vergleichende Betrachtung wird die erste Unterscheidung die maassgebende sein müssen, während für medicinische und anthropologische Zwecke sich die letztere mehr empfiehlt. Dabei können dann sowohl bei *Cranium cerebrale* wie bei *Cranium faciale* die Antheile des *Neuro-* und *Splanchnocraniums* unterschieden werden. Die Bezeichnung „Visceralskelet“ wird dann disponibel für alle Hartgebilde, die im Dienste des Eingeweidetractus entstanden; der am Aufbau des Craniums betheiligte Abschnitt desselben ist das „*Splanchnocranium*“, ein zweiter besonderer Apparat ist das Hyobranchialskelet. Das Kehlkopfgestüt, Trachea u. s. w. wären weitere Abschnitte des „Visceralskeletes“.

der Vagusgruppe) und mit seinem oberen medialwärts umbiegenden Endtheil in den hinteren Theil des *Tectum synoticum* übergeht. Interessant ist, dass die mittelste Partie der Basalplatte zunächst nicht so weit nach hinten ragt, als die seitlichen, so dass in jungen Stadien der Knorpelschädel mit zwei Condylen abschliesst, die durch eine mittlere Einziehung getrennt werden.

Die Labyrinthregion wird jederseits gebildet durch die hoch entwickelte Ohrkapsel, die allseitig, bis auf wenige Foramina, geschlossen ist. (Es finden sich: in der medialen Wand: *For. acusticum anterius* und *posterius*, *For. endolymphaticum*; lateral: *Fenestra vestibuli* s. *For. ovale*; am medial-ventralen Rande: ein grosses *For. perilymphaticum commune*, das, hinter der postfacialen basicapsulären Verbindungsbrücke gelegen, mit seiner oberen Hälfte in die mediale Ohrkapselwand, mit seiner unteren in den Ohrkapselboden einschneidet.) Das Relief der Bogengänge springt auf der Oberfläche der Ohrkapsel deutlich vor; besonders markirt sich der äussere, der noch dazu einen besonderen lateralen Vorsprung: *Processus paroticus*, trägt. Unter diesem findet sich an der Ohrkapselaussenwand die *Fenestra vestibuli* (*For. ovale*). Die vordere Kuppel der Ohrkapsel ist frei; dahinter folgt die erste, präfaciale (vor dem Facialis gelegene) basicapsuläre Verbindung, d. h. continuirlich knorpeliger Uebergang des medial-ventralen Ohrkapselrandes in die Basalplatte; alsdann das *For. pro N. faciali* und die postfaciale basicapsuläre Verbindungsbrücke. Hinter dieser besteht zunächst zwischen der Basalplatte und der Ohrkapsel eine grössere Lücke, in die zugleich das *For. perilymphaticum commune* aus der Ohrkapsel einmündet. Hinter dieser weiten Lücke liegen die Ohrkapsel und Basalplatte wieder enger aneinander, sind auch eine kurze Strecke weit noch einmal knorpelig verbunden, werden aber bald wieder getrennt durch eine Spalte, die zum Theil durch fasriges Gewebe geschlossen ist, ausserdem aber den Wurzeln der Vagusgruppe zum Durchtritt dient. Der caudale Abschluss dieser Spalte wird gebildet durch den aufsteigenden Theil der Occipitalregion. Die oberen inneren Ränder beider Ohrkapseln sind verbunden durch ein knorpeliges *Tectum synoticum*, in dessen hinterste Partie auch der dorsale Abschluss des *Regio occipitalis* übergeht. Vom dorsalen Umfang des vorderen Bogenganges geht eine schmale Knorpelspange (*Taenia tecti lateralis*) zu dem oberen Rande des *Solum suprasetale* der Orbitalregion.

Schliesslich findet sich auf der Grenze von Labyrinth- und

Orbitalregion basal die Abgangsstelle des „*Processus basiptygoideus*“ (später dem Sphenoid angehörig).

Die Orbitalregion ist die eigenthümlichst gestaltete des ganzen Sauriercraniums. In sagittaler Richtung sehr ausgedehnt, lässt sie einen hinteren Abschnitt unterscheiden, der sich an die Labyrinthregion anschliesst und den breitesten Theil der Schädelhöhle umschliesst, und einen vorderen, in dem durch das hohe *Septum interorbitale* die Schädelhöhle beträchtlich dorsalwärts verlagert und in ihrer Ausdehnung stark reducirt ist (für die Hemisphären und die lang ausgezogenen *Lobi olfactorii*). Das Knorpelcranium ist in dem hinteren Abschnitt der Orbitalregion auf einige Spangen reducirt. Vom Vorderrande der Basalplatte setzen sich die zwei *Trabeculae baseos cranii* nach vorn fort, begrenzen convergirend die *Fenestra hypophyseos* und setzen sich dann in den unteren verdickten Rand des *Septum interorbitale* fort. Dieses selbst stellt eine hohe dünne Knorpelplatte dar, die vorne in das *Septum nasale* übergeht. In seinem grösseren dorsalen Abschnitt ist es durch ein grosses Fenster, *Fenestra septi*, durchbrochen. Sein scharfer hinterer Rand ist frei; sein dorsaler Rand ist eigentlich schon durch die ventrale Begrenzung der *Fenestra septi* gegeben, insofern als die obere Begrenzung dieser *Fenestra* bereits von den aneinanderliegenden Rändern zweier nach oben auseinanderweichender Streifen gebildet wird, die in ihrer hinteren Partie etwas breiter sind und die Hemisphären tragen, nach vorn zu sehr schmal werden und so die *Lobi olfactorii* stützen, um schliesslich als drehrunde Spangen in die Decke der Nasenkapsel überzugehen. Diese über dem *Septum* gelegene Bodenpartie des reducirtten Gehirncavums sei als *Solum suprasettale* bezeichnet; von hinten her setzt die *Taenia tecti lateralis* an ihm an. Auf eine Schilderung des übrigen Spangenwerkes in der Seitenwand des hinteren Abschnittes der Orbitalregion verzichte ich hier und bemerke nur noch, dass der hintere scharfe Rand des *Septum interorbitale* die gemeinsame vordere Begrenzung der beiden grossen Opticus-Fenster bildet, von denen jedes seine besondere hintere, obere und untere Begrenzung besitzt (durch eine *Taenia postoptica*, *supraoptica* und einen besonderen kleinen, dem Hinterrand des *Septum interorbitale* angefügten Bodentheil: *Solum subinfundibulare*). Zwischen der vorderen Ohrkapselkuppel und einer hinteren verticalen Spange der Orbitalregion verlässt der *Trigeminus* die Schädelhöhle; am Zusammenstoss dieser verticalen Spange mit

der Basalplatte liegt das *For. pro N. VI; N. III* und *IV* verlassen das Schädeleavum durch ein grosses Fenster hinter dem *For. opticum*. Zwei fernere grosse Fenster, deren obere Begrenzung durch die *Taenia tecti lateralis* gebildet wird, haben zu Nerven keine Beziehungen.

Ethmoidalregion. Das Nasenskelet ist durch BORN bereits vortrefflich geschildert worden. Für das Verständniss der Angaben über die Deckknochen sind folgende Punkte besonders wichtig:

Die Nasenkapsel steht in continuirlich knorpeligem Zusammenhang mit dem Skelet der Orbitalregion einmal durch das *Septum interorbitale*, das sich in Form zweier Spangen (einer dorsalen und einer ventralen) in das schmale hohe *Septum nasale* fortsetzt, sowie durch die schon erwähnte Fortsetzung des *Solum suprasedale*, die in das *Tectum nasale* übergeht, und die laterale Begrenzung des grossen *Foramen olfactorium* bildet, während ventral von ihr, zwischen ihr und der *Pars plana*, der Nasenast des *N. ophthalmicus* hindurchgeht.

Als *Pars plana* bezeichne ich mit W. K. PARKER die Hinterwand der Nasenkapsel, die sich aussen unbiegend in die Seitenwand, medial in die *Cartilago paraseptalis* (SPURGAT, SEYDEL) fortsetzt. Die Seitenwand enthält die schon durch BORN geschilderte grosse Lücke; vom Zusammenstoss der Seiten- und Hinterwand aus setzt sich nach vorn ein kurzer *Processus maxillaris anterior*, nach hinten ein sehr langer (zuerst von SOLGER beschriebener) *Processus maxillaris posterior* fort. Beide ruhen dem *Processus palatinus* des *Os maxillare* auf. Die *Cartilago paraseptalis*, die am ventralen Rande des Septum (aber von diesem durch eine Spalte getrennt) nach vorn zieht, bildet in ihrem vorderen Abschnitt eine medial-ventrale Begrenzung für das JACOBSON'sche Organ, mit dessen Kapsel sie wie mit dem vorderen Theil des Septum zusammenhängt. — Ein abnormer Weise hin und wieder vorhandener Knorpelfortsatz, der sich vom hinteren Ende der *Cartilago paraseptalis* auf dem *Os palatinum* nach aussen erstreckt, findet bei diesem Erwähnung.

Das Dach der Nasenkapsel zeigt ungefähr in seiner Mitte eine beträchtliche Lücke.

Vom primordialen *Splanchnocranium* sind vorhanden: die knorpelige Anlage der *Columella auris*, das *Quadratum*, der MECKEL'sche Knorpel und die „*Columella*“ oder das *Antipterygoid* nebst einem sich daran anschliessenden kurzen knorpeligen *Processus pterygoideus*. Auf die Entwicklung des schallleitenden Apparates gehe ich hier nicht ein; *Quadratum* und

MECKEL'scher Knorpel zeigen keine besonderen Merkwürdigkeiten und so sei nur die „*Columella*“ noch kurz geschildert. Ich habe bereits vor einiger Zeit nachgewiesen, dass dieser früher räthselhafte säulenförmige Knochen durchaus Nichts mit dem Neurocranium zu thun hat, und dass es somit ganz verfehlt war, ihn etwa als Repräsentanten eines „Alisphenoids“ aufzufassen. Der Knochen gehört vielmehr dem Splanchnocranium an; er steht in seiner Anlage mit dem Quadratum in Verbindung und überdies setzt sich von seinem Fussende auf dem *Os pterygoideum* ein kurzer knorpeliger *Processus pterygoideus* nach vorn fort, der interessanter Weise erst direct nach vorn auf dem *Os pterygoideum* verläuft, dann aber nach aussen abbiegt, in der Richtung nach dem *Os transversum* hin. Würde er in dieser Richtung weiter fortgesetzt, so käme er an das Maxillare und an diesem zu dem hinteren Fortsatz der Nasenkapsel (*Processus maxillaris posterior*), der oben erwähnt wurde. Denkt man sich diesen Bogen wirklich geschlossen, so ergäbe sich ein Zustand, wie ihn *Rana* und unter den Urodelen z. B. *Ranodon* besitzen. Jener Knorpel, der sich an den Fusspunkt der „*Columella*“ oder des *Antipterygoid* anschliesst, ist also ein zweifelloser *Processus pterygoideus* (*Chondropterygoid*), das *Antipterygoid* selbst aber entspricht dem *Processus ascendeus* des Amphibien-Quadratum. Zu den Gebilden, die in ihrer Anlage zum *Quadratum* gehören, muss ich schliesslich noch die Knorpelfacette rechnen, die gerade da, wo das *Antipterygoid* auf dem *Os pterygoideum* aufruht, diesem letzteren Knochen medial anliegt und die Gelenkverbindung des *Os pterygoideum* mit dem *Processus basiptyergoideus* des *Basisphenoids* vermittelt.

Da die knöchernen Territorien, in die das Primordialcranium zerlegt wird, in der Hauptsache richtig bekannt sind, so unterlasse ich hier ihre Schilderung.

2. Deckknochen.

Die Beziehungen der Deckknochen zu dem primordialen Cranium zeigt mein zweites Modell (*Lacerta agilis* von 47 mm Gesamt und 7 mm Kopflänge). Interessant ist, dass die Zahl der Knochen, die noch wirkliche „Deckknochen“ darstellen, also in näherer appositioneller Lage zum Knorpelcranium sich finden, grösser ist, als bisher bekannt war.

1. *Os parietale*.

Liegt in der Hauptsache als schmale Knochenplatte aussen und oben von der oberen Knorpelplatte der primordialen Seitenwand (der

Taenia tecti lateralis). Die Knochen beider Seiten sind weit von einander getrennt. Hinten gabelt sich die Parietalspange in zwei Fortsätze, von denen der eine die *Taenia tecti lateralis* bis an ihr hinteres Ende begleitet (also bis zum oberen inneren Rand der Ohrkapsel), der andere sich in grösserer Entfernung von der Ohrkapsel zum *Squamosum* herüberbrückt (von LEYDIG schon richtig beobachtet).

2. *Os frontale*.

Stellt ebenfalls auf diesem Stadium einen langen Knochenstreifen dar, der durchaus lateral gelagert ist, und zum Theil wenigstens auf knorpliger Unterlage aufliegt. Diese wird gebildet von dem vorderen Theil der *Taenia tecti lateralis* und dem hinteren Abschnitt des Nasendaches.

3. *Os nasale*.

Liegt dem dorsalen Umfang der Nasenkapsel auf und deckt die hier im Knorpel befindliche Lücke zu.

4. *Os squamosum*.

Ein kleiner Knochen, der sich dem äusseren Umfang des lateralen Bogenganges (der knorpligen Ohrkapsel) anlegt.

5. *Os praefrontale*.

Liegt als grosser, breiter und platter Knochen dem hinteren und seitlichen Umfang der Nasenkapsel eng an.

6. *Os septomaxillare* (PARKER).

Dieser, unzweckmässiger Weise oft als *Turbinate* oder *Conchale* bezeichnete, in der Nasenkapsel gelegene Knochen stützt sich mit seinem medialen Rande auf eine longitudinale Leiste des knorpligen Nasen-Septum, mit seinem lateralen Rande auf eine Leiste am inneren Umfang der lateralen Nasenwand, in seinem vordersten Abschnitt auch noch auf den Rand der Knorpelschale, die das JACOBSON'sche Organ enthält.

7. *Os parabasale* (*Os parasphenoid*).

Das *Parabasale* (*Parasphenoid*) der Eidechsen ist bisher noch nicht genügend bekannt gewesen. Gewöhnlich hat man nur den schmalen spitzen Fortsatz, der sich beim erwachsenen Thiere vorn an das Sphenoid anschliesst, und der von HALLMANN ganz bezeichnender Weise die „Deichsel“ genannt wird, als „*Parasphenoid*“ angesprochen. Doch ist ein solches in viel grösserem Umfange vorhanden und erstreckt sich über die ganze Ventralfläche des Basisphenoids, mit der es secundär innig und untrennbar verschmilzt. Der hintere breite Theil des *Parabasale* oder *Parasphenoid* schliesst die Fenestra hypophyseos ventral ab und erstreckt sich auch seitwärts unter die *Processus*

basipterygoidei des Basisphenoids, mit diesen jederseits den „*Canalis ridianus*“ Aut. formirend, in dem der *N. palatinus* verläuft. Dieser Canal liegt also nicht im primordiales Cranium, sondern zwischen ihm und einem Deckknochen. Vorn schliesst sich an den breiten Theil des Parabasale der lange schmale Fortsatz an, der den ventralen verdickten Rand des Septum interorbitale deckt. — Es ist also auch bei den Eidechsen noch ein wohl ausgebildetes Parabasale vorhanden, dessen Form von der bei den Anuren nicht sehr erheblich abweicht.

Die bisher genannten Skeletstücke waren solche, die von Alters her Deckknochen am *Neurocranium* waren. (Für das „*Septomaxillare*“ ist das freilich noch nicht mit völliger Sicherheit zu sagen.) Sie finden sich also auch hier bei den Sauriern noch in ihren ursprünglichen Beziehungen. Ihnen sei zunächst eine zweite Gruppe von Skeletstücken angefügt, die sich bei *Lacerta* als Belegknochen des *Neurocranium* repräsentiren, die aber — wie für die einzelnen mit mehr oder minder grosser Sicherheit angenommen werden kann — ursprünglich (ganz oder doch theilweise) Belegknochen von Theilen des primordiales *Splanchnocraniums* waren, diese Beziehungen aber nach Reduction jener Theile verloren und ausschliesslich Anlagerungen an Theilen des *Neurocraniums* erlangten.

8. *Os praemaxillare*.

Auf meinem zweiten Modell ist der Zwischenkiefer bereits gut ausgebildet, ja, die beiden symmetrischen Hälften, aus denen er in der ersten Anlage besteht, sind bereits zu einem unpaaren Knochenstück verwachsen. Der grelle Gegensatz, der sich hierin gegenüber den meisten Deckknochen des *Neurocranium* (Frontale, Parietale) zeigt, erklärt sich leicht durch die Thatsache, dass der Zwischenkiefer der erste Knochen ist, dessen Festigkeit von dem jungen Thier activ in Anspruch genommen wird: er trägt den Eizahn, der die Eischale zerstören soll. Darauf ist vielleicht auch die Verwachsung der beiderseitigen Randtheile und *Processus intranasales* zurückzuführen. Die getrennt bleibenden *Processus palatini* finden unter dem ventralen Umfang der vordersten Nasenkapselkuppel eine Stütze; der aus den beiderseitigen *Processus intranasales*¹ gebildete

¹ So schlage ich diesen Fortsatz zu nennen vor, um damit anzudeuten, dass er innen von der Apertura nas. ext. aufsteigt, im Gegensatz zu dem *Processus extranasalis*, der bei Crocodilen, Schildkröten, Säugern die Apertura nas. ext. aussen umfasst. Gerade für die Säuger muss der Mangel eines *Processus intranasalis* betont werden, da er Vorbedingung ist zum Freiwerden des vordersten Abschnittes der Nasenkapsel und Heraustreten desselben als „äussere Nase“.

aufsteigende Theil des Zwischenkiefers legt sich zwischen die etwas divergirenden vorderen Kuppeln beider Nasenkapseln ein.

9. *Os maxillare.*

In wie grosser Ausdehnung auch das *Maxillare* zur knorpiligen Nasenkapsel in Beziehung tritt, ist durch BORX zur Genüge bekannt. Auf die Entwicklung des Knochens einzugehen, ist hier nicht der Ort.

10. *Vomer.*

Sehr schön zeigt besonders der *Vomer* die Lageveränderungen, die ein ursprünglich dem Mundhöhlenskelet angehöriger Knochen nach Aufgabe der ursprünglichen und Annahme neuer Beziehungen phylogenetisch durchmachen kann. Mit seinem lateralen Theil (*Pars horizontalis*) noch unter der Mundschleimhaut gelegen, deckt er mit seiner medialen Partie (*Pars ascendens*) die mediale Seite der *Cartilago paraseptalis*, und zeigt dadurch den Beginn der Einwanderung in die Nasenhöhle, für welche die Reduction des knorpiligen Nasenhöhlenbodens, wie sie bei den Reptilien in der partiellen Ablösung der *Cartilago paraseptalis* gegeben ist, Vorbedingung war.

11. *Os palatinum.*

Seit O. HERTWIG ist es bekannt, dass das *Palatinum* mit dem *Vomer* und *Pterygoid* zusammen zu einer Reihe von Knochen des Mundhöhlenskeletes gehört, deren ursprüngliche Anordnung (zur Bildung eines inneren Bogens) bereits bei vielen Amphibien verwischt ist. Für alle drei Gebilde ist ferner anzunehmen, dass sie ursprünglich ihre feste Unterlage in Theilen des *Splanchnocraniums* (Palatoquadrat-Knorpel) fanden. Dies Verhalten ist aber für den *Vomer* und das *Palatinum* schon bei den Amphibien verwischt, und die genannten Stücke finden am ventralen Umfang der Nasengegend des *Neurocraniums* ihre Stütze. Bei den Eidechsen ist aber auch diese Beziehung nur noch manchmal in letzten Spuren angedeutet: durch eine Kette kleiner Knorpelstückchen, die sich auf bestimmten Stadien vom hinteren Ende der *Cartilago paraseptalis* auf dem *Palatinum* nach aussen bis nahe an das hintere Ende des *Processus maxillaris posterior* erstrecken, und an deren Stelle ich auch einmal einen mit der *Cartilago paraseptalis* zusammenhängenden Knorpelfortsatz fand. Der vorderste Theil des *Palatinum* dient ferner dem hintersten Abschnitt der *Cartilago paraseptalis* zur Stütze; in der Hauptsache aber hat das *Palatinum* seine Beziehungen zum knorpiligen Ethmoidalskelet aufgegeben. Die Gründe hierfür werden an anderer Stelle auseinander zu setzen sein.

Von den Knochen des Mundhöhlendaches bleiben schliesslich noch übrig das *Pterygoideum*, und das *Transversum*, von denen das erste interessanter Weise auch bei den Sauriern noch die Beziehungen zu einem *Chondropterygoid*, wie bei den Amphibien, erkennen lässt, das *Transversum* aber durchaus ohne Beziehungen zu irgend welchen Theilen des primordialen Craniums auftritt.

12. *Os pterygoideum*.

Auf meinem zweiten Modell ist die Anlagerung des *Os pterygoideum* an eine knorpelige Unterlage beschränkt auf das kurze Stück vom Fusspunkt der *Columella* (des *Antipterygoid*) bis zum Vorderende des *Chondropterygoids*. Die genannten knorpeligen Theile liegen dem dorsalen Umfang des *Os pterygoideum* auf. Mit seinem medialen Umfang berührt dasselbe den kurzen Knorpel, der, ebenfalls genetisch zum Quadratum gehörig, die Verbindung des Pterygoids mit dem Basispterygoidfortsatz des Basisphenoids herstellt. Vor und hinter der genannten kurzen Strecke ist auf meinem zweiten Modell das Pterygoid ohne Beziehungen zum primären Skelet. Auf jüngeren Stadien liegt das hintere Stück des Pterygoid, von dem Fusspunkt der *Columella* bis zum Quadratum, dem medialen Umfang des mehr oder minder vollständig verknorpelnden Zellstreifens an, der die genannten beiden Theile verbindet und ihre genetische Zusammengehörigkeit documentirt.

13. *Os transversum*.

Besitzt niemals eine Beziehung zum Knorpelskelet. Beachtenswerth ist aber, dass das *Chondropterygoid*, wie oben mitgetheilt, auf dem *Os pterygoideum* die Richtung nach aussen hin, dem lateralen Pterygoidfortsatz folgend, einschlägt.

Es bleiben nun noch die Skelettheile übrig, die an der Seitenfläche des Schädels gelagert die Orbita umgrenzen helfen: *Paraquadratum*, *Postfrontale mediale* und *laterale*, *Jugale*, *Lacrimale*.

14. *Os paraquadratum*.

Diesen Namen habe ich in einer früheren Arbeit in Vorschlag gebracht für den grossen Deckknochen an der Aussenseite des Amphibien-Quadratum, der bisher entweder als *Squamosum* oder *Tympanicum* bezeichnet wurde. Dass die erste Bezeichnung nicht richtig ist, konnte ich entwicklungsgeschichtlich begründen, dagegen musste die Richtigkeit der zweiten Bezeichnung (*Tympanicum* im Sinne der Säuger) als höchst wahrscheinlich erscheinen. Nur als provisorische Grösse, bis zur völligen Sicherheit über den letztgenannten Punkt, habe ich die Bezeichnung „*Paraquadratum*“

vorgeschlagen, die ich demnach sofort wieder aufzugeben bereit bin, sowie die Identität des so bezeichneten Skeletstückes mit dem *Tympanicum* als sicher behauptet werden kann. Bei einer weiteren vergleichenden Verfolgung des Schicksals des *Paraquadratum* ergab sich, dass dasselbe in jenem Knochen des Saurierschädels zu suchen sei, der sich hinten auf das Quadratum stützt, an seinem Vorderende aber mit dem *Postfrontale* (resp. den *Postfrontalia*) zur Bildung des oberen Jochbogens zusammenstösst.

Die bei den Amphibien so sehr ausgesprochene Beziehung dieses Knochens zum Quadratum ist bei den Sauriern beschränkt auf die innige Aneinanderlagerung des dorsalen Umfangs des Quadratum und des hinteren Endes des Paraquadratum. Zwischen beiden besteht eine bewegliche Verbindung, und eben diese Beweglichkeit ist ein durchaus genügender Punkt zur Erklärung für die Lockerung des ursprünglichen Verhältnisses zwischen beiden Skelettheilen.

15. 16. *Ossa postfrontalia*.

Von den beiden *Postfrontalia* gelangt keins in engere nachbarliche Beziehungen zum Knorpelschädel. Doch schiebt sich das mediale (*Postfrontale I*) mit seinem medialen Rande so weit nach innen vor, dass es der *Taenia tecti lateralis* nahe kommt, — ohne dieselbe jedoch zu erreichen.

17. *Os jugale*.

Ist durchaus ohne Beziehung zum Knorpelskelet.

18. *Os lacrimale*.

Hat ebenfalls mit dem Knorpelskelet Nichts zu thun, sondern entsteht als selbständiger kleiner Knochen aussen vom *Ductus nasolacrimalis*. Auf die sich daraus als nothwendig ergebende Revision der Frage nach der Homologie des Säuger-Lacrimale, einer Frage, die zuerst von CUVIER sehr ausführlich erörtert worden ist, gedenke ich demnächst zurückzukommen.

3. *Os supraorbitale*, *Lamina supraocularis*, *Lamina superciliaris* und *Schläfenpanzer*.

Alle bisher genannten „Deckknochen“ sind Gebilde, die als integrirende Bestandtheile des Schädels schliesslich sich mit einander verbinden, die als typische fixirte Elemente des Kopfskeletes der Saurier zu betrachten sind und die auch durch ihr frühes Auftreten ihre Bedeutung documentiren. Zu ihnen gesellen sich nun bei vielen Sauriern und so auch bei den Lacertiden bekanntlich noch eine Anzahl knöcherner Elemente, die mehr accessorischer

Natur, bei den einzelnen *Lacertiden* grösseren Schwankungen unterworfen, und nach Art, Ort und Zeit ihrer Entstehung verschieden von den erstgenannten sind. Bei *Lacerta agilis* gehören hierher: 1. das *Supraorbitale*; 2. die *Ossa supraocularis*; 3. die *Ossa superciliaris*; 4. der *Schlafenpanzer*. Ueber das Verhalten all' dieser bei den erwachsenen Sauriern verdanken wir SIEBENROCK die genauesten Angaben. Der Genese nach nimmt das *Supraorbitale* eine besondere Stelle ein: es entsteht durch Ossification eines Fasergewebes mit sehr zahlreichen dichtgedrängten Zellen, das, namentlich bei schwächeren Vergrößerungen, den Eindruck eines knorpelartigen Gewebes hervorrufen kann. SIEBENROCK nennt das *Supraorbitale* denn auch geradezu: „knorpelig vorgebildet“, eine Bezeichnung, die ich aber doch nicht so ohne Weiteres hinnehmen möchte. Mit dem Primordialcranium hat jenes Bildungsgewebe absolut Nichts zu thun (es entsteht aussen vom *Praefrontale*), und von hyalinem Knorpel kann jedenfalls nicht die Rede sein. Die Kerne zeigen sich allerdings von hellen Höfen umgeben und die dazwischen verlaufenden Balken, die in Hämatoxylin lebhaft gefärbt werden, können den Eindruck von Kapseln hervorrufen, andererseits geht diese Gewebsmasse aber aussen direct in die Cutis über und jene Balken setzen sich in die Faserbündel der Cutis fort. Der Unterschied liegt vor Allem darin, dass in der Cutis die Faserstränge in zwei bestimmten, auf einander senkrechten, Richtungen (tangential und vertical), innerhalb der Anlage des *Supraorbitale* aber in verschiedenen, sich spitzwinklig schneidenden Richtungen, angeordnet sind. Immerhin wäre eine chemische Untersuchung jenes Gewebes erwünscht. Bemerken möchte ich dabei, dass ich jenen Eindruck der Knorpelähnlichkeit des Gewebes nur bei *Lacerta agilis* erhielt, nicht aber bei den anderen untersuchten Formen. Die Ueberführung dieses Gewebes in Knochen scheint auf direct metaplastischem Wege zu erfolgen: ich sehe bei Embryonen von *Lacerta crocea* von 4,8 cm Länge an zwei Stellen der einheitlichen Anlage Knochengrundsubstanz auftreten.

Das *Supraorbitale* entsteht sehr spät, viel später, als die „Deckknochen“ im engeren Sinne. Dasselbe gilt von den Elementen der *Lamina supraocularis*, *Lamina superciliaris* und des *Schlafenpanzers*, von denen schon LEYDIG wusste, dass sie Verknöcherungen der mittleren Cutis-Lage darstellen.

Ein genaues Eingehen auf die ersten Anlagen der verschiedenen Skeletstücke, sowie die Besprechung der Unterkiefer-Elemente behalte ich mir vor.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Gaupp Ernst

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte des Eidechschädels. 302-316](#)