

Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels.

Von

Dr. Philipp Stöhr,

Privatdocent und Prosektor in Würzburg.

Mit Tafel II und III.

Einleitung.

Die in vorliegender Arbeit enthaltenen Mittheilungen sind der erste Abschnitt von Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletes der Anuren und schließen sich eng an meine Untersuchungen über den Urodelenschädel¹, besonders an den ersten Theil derselben, an. Die Intentionen, die mich geleitet haben, sind im Großen und Ganzen dieselben geblieben; von besonderem Interesse war mir diesmal die Frage, ob überhaupt das Aufgehen von Rumpfwirbeln — die Zahl derselben lag mir zunächst ferner — ontogenetisch nachgewiesen werden könne, eine Frage, die ja eigentlich schon in der Arbeit über den Urodelenschädel eine bejahende Antwort erfahren hatte. Die Art und Weise meiner Darstellung ist dieselbe geblieben. Nur zu häufig findet sich in entwicklungsgeschichtlichen Schriften die Beschreibung des Gefundenen und die daraus erschlossene Annahme des Entwicklungsvorganges in einer Weise vermischt, dass es für den Leser oft unmöglich ist, zu entscheiden, wie weit Beschreibung, wie weit Kombination vorliegt. Ich habe desshalb eine strenge Trennung eingehalten in der Weise, dass zuerst das Gefundene, dann der vorgestellte Vorgang beschrieben werden; diesem reiht sich eine kurze historische Übersicht, mit Vergleich und Besprechung der Resultate anderer Autoren an. Dem folgt ein Vergleich der bei Urodelen und

¹ PH. STÖHR, Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII.

Anuren bestehenden Zustände, mit dem Versuch, das für beide Ordnungen Gemeinsame zu finden und die bestehenden Verschiedenheiten zu klären. Am Schlusse endlich habe ich einige allgemeinere Betrachtungen über die Auffassung des Schädels angefügt. Die sehr knappe Form, in welcher diese Betrachtungen wiedergegeben sind, ist eine wohl beabsichtigte. Ich halte es für vorzeitig, andere gegenwärtig herrschende Anschauungen eingehender zu bekämpfen, denn es mangelt noch an zu vielen Punkten das hierzu nöthige Material; die Beibringung eines solchen, besonders durch entwicklungsgeschichtliche Studien zu gewinnenden Stoffes habe ich mir zur besonderen Aufgabe gemacht. Leider musste ich meine Absicht, auch die Entwicklung von *Petromyzon* näher zu verfolgen und zum Vergleich heranzuziehen, wegen Mangel genügend junger Stadien aufgeben.

Die Untersuchungsmethoden haben kaum eine Veränderung erlitten; zahlreiche nach verschiedenen Richtungen geführte Schnittserien von Embryonen und Larven von *Rana temporaria*, *Hyla*, *Bufo cinereus*, so wie eine kleinere Reihe von *Pelobates fuscus*, *Bombinator igneus* und *Bufo variabilis* sind von mir angefertigt worden; wie früher sind mir Wachsmo-*del*le, von denen eines abgebildet ist, von wesentlichem Vortheil gewesen; zur Veranschaulichung des Visceralskeletes habe ich keine Modelle hergestellt, sondern bin einfacher verfahren: eine ganze Serie von Horizontalschnitten wurde mit dem Zeichenapparat auf geöltes Seidenpapier übertragen; die einzelnen Zeichnungen sorgfältig auf einander geklebt und gegen das Fenster gehalten, lassen die Umrisse des gesammten Visceralskeletes durchscheinen; die Figuren 7, 8, 9, 11 und 12 sind Pausen solcher Umrisse. Endlich standen mir kleine Skelete zur Verfügung, die mir Frosch- und Unkenlarven anfertigten, und die an Sauberkeit und Vollständigkeit nichts zu wünschen übrig lassen¹.

Schließlich möchte ich ersuchen, auf die Größenangaben der Larven kein zu großes Gewicht zu legen; die Schwankungen der Größe innerlich gleich entwickelter Thiere sind bekanntlich ganz beträchtliche; wenn ich nicht ganz Verzicht auf solche Angaben geleistet habe, so geschah es hauptsächlich, um anderen Arbeitern wenigstens einigermaßen Anhaltspunkte zu gewähren.

¹ Das Verfahren, das übrigens schon früher bekannt war, ist neuerdings von F. LATASTE (*Préparation des squelettes délicats* in: *Guide du Natural.* 2 An. No. 4. p. 31—32) eingehender beschrieben worden.

Die Entwicklung des Visceralskeletes.

Bevor ich an die Schilderung der Entwicklung der Skelettheile gehe, halte ich es für geboten, Einiges über den feineren Bau der zu beschreibenden Anlagen zu erwähnen. Es liegt nicht in meiner Absicht, hier Beiträge zu Histogenese des Knorpels zu liefern, ich möchte nur die Bilder, unter welchen mir die Skeletanlagen vor Augen getreten sind, in Kürze besprechen, um anderen, mit ähnlichen Methoden arbeitenden Beobachtern die Kontrolle meiner Untersuchungen zu erleichtern.

1) In der allerersten Anlage besteht der Skelettheil aus Zellen, welche dichter stehen, als diejenigen des interstitiellen Bindegewebes, immerhin jedoch so weit von einander entfernt sind, dass stellenweise zwischen je zwei Zellen noch eine Zelle Platz nehmen könnte, ohne ihre Nachbarn zu berühren. Jede dieser Zellen besteht aus einem meist kreisrunden Kerne, der von einer so geringen Menge Protoplasma umgeben ist, dass man selbst noch bei mittelstarken Vergrößerungen (HARTNACK, Objekt. VII) nur Kerne vor sich zu haben glaubt. Erst stärkere Vergrößerungen lassen das Protoplasma erkennen, welches in ganz dünner Schicht den Kern umgiebt und an einer Stelle etwas stärker angehäuft ein oder mehrere Dotterplättchen in sich schließt (Fig. 1). Niemals ist das Protoplasma dieser Zellen in lange Spitzen und Fortsätze ausgezogen, so etwa, dass eine spindelförmige Zelle daraus resultirte. Solche Formen finden sich in dem die Anlage umgebenden Gewebe und ist hierdurch ein Unterscheidungsmerkmal für die Skeletanlagen an die Hand gegeben. Eine Verwechslung mit anderen Gewebsanlagen, die sich ebenfalls durch dichte Gruppierung der Kerne kennzeichnen, z. B. mit Muskeln oder mit den von Mundhöhlenepithel ausgekleideten Spalten ist desswegen unmöglich, weil in jener Zeit die genannten Gebilde eine außerordentliche Menge von Dotterplättchen in sich schließen. Die allerersten Skeletanlagen sind somit charakterisirt

- a) durch dicht stehende Zellen, die einen runden Kern und wenig Protoplasma haben,
- b) durch die relative Armuth an Dotterplättchen.

Sie sind, wenn auch nicht scharf umschrieben, doch so deutlich abgegrenzt, dass Fragen über Ausdehnung und Zusammenhang mit ziemlicher Sicherheit entschieden werden können.

Wenn ich im Verlaufe der Beschreibung von »allerersten oder primitiven Anlagen« oder von »Spuren von Skeletanlagen« rede, so meine ich immer ein Gewebe, welches der sub 1) entworfenen Schilderung entspricht.

2) Weiter entwickelte Skeletanlagen sind von den eben beschriebenen ziemlich verschieden. Die Kerne zeigen ansehnliche Verschiedenheiten in ihrer Größe, geringere dagegen in ihrer Form, die eine bald rundliche, bald ovale ist, auch sind die Kerne viel näher an einander gerückt. Das zu jedem Kern gehörige Protoplasma ist nicht mehr von dem der Nachbarzelle zu trennen, die Zellgrenzen sind verschwunden, die Kerne liegen in einem kontinuierlichen Protoplasma. Die ganze Anlage hat — man sieht das besonders bei schwachen und mittelstarken Vergrößerungen und nicht allzudünnen Schnitten ($\frac{1}{40}$ mm) — einen bräunlichen Ton, der einestheils den dichter gruppirten, braunen Kernen, andertheils aber einer leichten Färbung der Grundsubstanz sein Dasein verdankt. Besondere Differenzirungen sind in der Grundsubstanz bei dieser Behandlung¹ nicht nachzuweisen; sie erscheint homogen. Zahlreiche feine Dotterkörnchen sind über die ganze Anlage zerstreut; die meisten derselben sind so klein, dass sie selbst noch bei starken Vergrößerungen als feine Punkte erscheinen. Bei schwachen und mittelstarken Vergrößerungen ist von diesen Gebilden kaum etwas zu sehen. An etwas älteren Anlagen — kurz vor der knorpeligen Differenzirung — sind sie vollständig verschwunden (Fig. 2). Die Zahl der größeren Dotterplättchen ist im Verhältnis zu den Anlagen der Muskeln etc. eine äußerst geringe. Die weiter entwickelten Skeletanlagen sind somit charakterisirt:

- a) durch eine dichtere Gruppierung der Kerne in kontinuierlichem Protoplasma,
- b) durch eine bräunliche Färbung des ganzen Gewebzuges,
- c) durch die relative Armuth an Dotterplättchen.

Diese drei Eigenschaften zusammen kommen keiner anderen Anlage zu² und ermöglichen in ihrer Gesamtheit die Skeletanlagen als solche zu erkennen. Die Abgrenzung der weiter vorgeschrittenen Skeletanlagen ist durch die bräunliche Färbung eine weit schärfere geworden. Wenn ich während des Folgenden von »Anlage« eines Skelettheiles spreche, habe ich stets das sub 2) näher beschriebene Gewebe im Sinne.

¹ Es ist mir nicht gelungen, mit dem von STRASSER (»Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen«. Morphol. Jahrb. Bd. V) empfohlenen Hämatoxylin entsprechende Färbungen zu erzielen. Wie ich einer freundlichen Mittheilung STRASSER's entnehme, sind auch seine Versuche bei Anuren nicht mit dem gleichen Erfolge gekrönt worden, wie bei Urodelen.

² Eine Verwechslung mit Ganglien wäre noch denkbar, doch unterscheiden sich letztere leicht dadurch, dass die Kerne der Ganglienzellen nur ein größeres Körperchen, das Kernkörperchen, enthalten, während sich in den Kernen der Skeletanlagen zahlreiche kleinere und größere Körnchen finden.

3) Sobald das Gewebe sich in der Art differenzirt, dass man auch mit mittelstarken Systemen den Kern umgeben von einem hellen Hof, getrennt von einem ähnlich ausgestatteten Nachbarkern durch eine deutliche Scheidewand erkennen kann, sobald ich wieder Zellen und eine deutliche (mit Bismarckbraun sich intensiv färbende) Zwischen-substanz zu unterscheiden im Stande bin, bezeichne ich das Gewebe als Knorpel.

Wie aus dem Vorstehenden zu ersehen ist, sind die Anlagen der einzelnen Skelettheile schon vor der knorpeligen Differenzirung gut unterscheidbar und so deutlich umgrenzt, dass man wohl im Stande ist, eine Beschreibung der Form sowohl, wie der gegenseitigen Lage-ungsbeziehungen dieser Gebilde zu liefern. Die Kenntniss dieser frühen »Anlagen« der Skelettheile ist aber für die Beurtheilung der Frage, welche Theile als selbstständig, welche als zusammenhängend betrachtet werden müssen, ganz unentbehrlich. Treten z. B. in einer solchen kontinuierlichen Skeletanlage getrennte Knorpelcentren auf, die auch getrennt bleiben, so berechtigt diese Thatsache keineswegs zur Annahme, dass bei anderen Thieren — sei es nun bei erwachsenen, sei es im Verlauf der Entwicklung derselben — dem entsprechend völlig getrennte Skeletstücke bestanden haben¹. Es deutet vielmehr das Vorhandensein eines solchen Verbindungsstreifens zwischen zwei getrennten Knorpellagern auf einen früheren Zusammenhang und bietet somit wichtige Anhaltspunkte, um zu einem richtigen Verständnis der betreffenden Theile zu gelangen².

¹ Auch das Auftreten völlig getrennter — also durch keine solche »Anlage« verbundener — Knorpelstücke kann erst dann eine allgemeinere Bedeutung beanspruchen, wenn die Thatsache durch eine Reihe vergleichend anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Befunde eine Stütze erhält. Sehr belehrend ist in dieser Hinsicht die Entwicklungsgeschichte der eigentlichen Nasenkapseln der Amphibien. Bei den Anuren entstehen dieselben, wie GOETTE (Entwicklungsgesch. der Unke. p. 654) angenommen, und BORN (Nasenhöhlen und Thränennasengang der Amphibien. p. 607) nachgewiesen hat, durchaus selbstständig ohne irgend welchen Zusammenhang mit den Trabekeln oder von diesen abgeleiteten Theilen, und hat diese Thatsache GOETTE veranlasst, ihnen den Sinnesorganen eigenthümliche Knorpelkapseln zuzuschreiben (ibid. p. 366). BORN dagegen, welcher gleichzeitig die Urodelen mit in Untersuchung gezogen und gefunden hatte, dass bei diesen die Nasenkapseln aus den Trabekeln wachsen, zeigte, dass wir in dem isolirten Auftreten der Nasenkapseln bei den Anuren einen sekundären Vorgang, hervorgerufen durch die mächtige Entwicklung der larvalen Kauapparate, zu erblicken haben (l. c. p. 636).

² Ich stimme hierin RUGE (Morphol. Jahrb. VI. Bd.) vollkommen bei, welcher zwischen der knorpeligen Anlage des Proc. ensiform. und der achten Rippe einen Zellstrang gefunden und daraus die Abstammung des Schwertfortsatzes von Rippen geschlossen hat.

Es wird demnach geboten sein, sowohl den vor der knorpligen Differenzirung bestehenden Skeletanlagen eine genauere Beachtung zu schenken, als auch beim Auftreten knorpliger Anlagen streng zu berücksichtigen, ob dieselben mit anderen Knorpelanlagen durch ein Gewebe von dem unter 1) und 2) beschriebenen Charakter verbunden sind oder nicht.

I. In den jüngsten Stadien lassen sich im Bereiche des Visceralskeletes an zwei Stellen Spuren von Skeletanlagen erkennen. Die vorderste erscheint auf dem Querschnitt (Fig. 3) als ein gebogener Strang, welcher den seitlichen und den unteren Umfang der Mundhöhle umgreift. Seine genauere Form ist die eines Halbbogens, der seitlich je einen kurzen, nach außen und unten gerichteten Fortsatz ausschickt. Der Halbbogen ist in der Medianlinie geschlossen, doch ist die Hauptmasse der Zellen seitlich gelegen und wird die mediane Verbindung durch verhältnismäßig wenige Elemente hergestellt. Dieses Gebilde ist vor der ersten Kiemenspalte gelegen und stellt die erste Anlage des MECKEL'schen Knorpels, so wie des unteren (inneren) Lippenknorpels dar; ein geringer Theil — derjenige, welcher am seitlichen Umfang der Mundhöhle gelegen ist — kann als erste Anlage des Körpers des Quadratum angesehen werden. Einige Schnitte weiter hinten trifft man auf die zweite primitive Skeletanlage, welche von der ersten wohl getrennt ist. Auch sie ist unten und seitlich um die Mundhöhle gelagert, ist aber deutlich paarig; sie besteht aus zwei Theilen, die in der ventralen Medianlinie nicht vereint sind. Die Lücke, welche die beiden Hälften dieser Anlagen trennt, wird auf den nächst hinteren Schnitten immer größer, die Anlagen selbst werden immer schmaler. Die primitive Anlage des Zungenbeinknorpels — denn diese haben wir vor uns — besteht demnach aus zwei nach hinten divergirenden und dabei sich verjüngenden Stücken. Noch weiter hinten ist nichts mehr wahrzunehmen, was mit Sicherheit als Skeletanlage angesprochen werden könnte. Die eben beschriebenen Anlagen sind in diesem Stadium überhaupt die einzigen im ganzen Kopfe, keine Spur von seitlichen Schädelbalken ist zu sehen, die Chordaspitze ist von spärlichem, völlig indifferentem Gewebe umgeben, welches sich wohl von dem späteren, die dortigen Skeletanlagen darstellenden Gewebe unterscheidet. Theile des Visceralskeletes sind somit die zuerst auftretenden Skeletgebilde. Vor der Skeletanlage des ersten Visceralbogens, seitlich und vor der Mundhöhle liegt ein Zellhaufen, der in seinem Aussehen eine gewisse Ähnlichkeit mit dem anderer Skeletanlagen besitzt, jedoch noch zu wenig umschrieben ist,

um als solche jetzt schon aufgeführt zu werden. An jener Stelle liegen später die Oberlippenknorpel.

II. Sehr bald darauf — die Weiterentwicklung dieses Embryo dokumentirt sich nur dadurch, dass die Hälften der Zungenbeinanlage in der ventralen Mittellinie verschmolzen sind — sind die ersten Spuren der Balkenanlagen erkennbar, deren genaueres Verhalten beim Cranium besprochen werden wird.

III. Das nächste Stadium — kurz vor dem Ausschlüpfen — zeigt Folgendes: Deutliche Anlagen des MECKEL'schen Knorpels und des unteren Lippenknorpels, eben so ist das Quadratum, welches im vorigen Stadium kaum zu sehen war, vollkommen deutlich zu sehen; es erscheint auf dem Querschnitt (Fig. 4) so gebogen, dass wir einen senkrechten medialen, und einen wagerechten lateralen Theil unterscheiden können; letzterer ist der Querschnitt des Quadratbeinknorpels, des Quadratkörpers (*Q*), welcher mit der Anlage des MECKEL'schen Knorpels eine Masse bildet; der senkrechte Theil (*Ppp*) ist ein Fortsatz des Quadratkörpers, die Flügelgaumenplatte GOETTE's (Pterygopalatfortsatz PARKER, querer Gaumenbalken BORN), welcher schon in kontinuierlicher Verbindung mit dem auf dem Schnitt gleichfalls sichtbaren Balkenquerschnitt (*Tr*) steht. Die Verbindung zwischen Balkenanlage und Anlage des Quadratum muss sehr schnell erfolgen, denn ich habe kein Stadium gefunden, in welchem das Quadratum deutlicher angelegt, als in Fig. 3, selbstständig, getrennt vom Balken, zu sehen gewesen wäre. Während nun auf den nächst hinteren Schnitten die Flügelgaumenplatte verschwindet, ist am lateralen Ende des Quadratkörpers ein kurzer schräg lateral aufwärts gerichteter Fortsatz zu sehen, der Jochfortsatz GOETTE's (Orbitalfortsatz, REICHERT und PARKER); er ist wenig deutlich abgegrenzt, am wenigsten medialwärts gegen die Anlage des *M. masseter* hin. Noch weiter hinten sieht man nur mehr den Querschnitt des Quadratkörpers, der immer undeutlicher werdend verschwindet, ohne die Schädelseitenwand erreicht zu haben.

Die Anlage des Zungenbeinknorpels (Fig. 5 *H*) hat gleichfalls an Festigkeit und scharfer Umgrenzung gewonnen. Die in der ventralen Mittellinie liegende Abtheilung desselben hat sich etwas gegen die Mundhöhle zu gehoben. Die dorsalen Enden der Anlage sind etwas verdickt und liegen dicht unter den hinteren Enden des Quadratbeinknorpels, mit dem sie später an dieser Stelle artikuliren. Noch weiter hinten (Fig. 6) erblickt man die Anlage des ersten Kiemenbogenknorpels; sie ist weniger deutlich umschrieben, wie ihre Vorgänger und besteht aus zwei, in der ventralen Mittellinie nicht zusammenhängenden Stücken.

IV. An dieses Stadium schließen sich Befunde, die ich an einer

Querschnittserie eines Kopfes von *Hyla* (Embryo ca. 6 mm) gemacht habe. Jede der Anlagen der drei ersten Visceralbogenknorpel stellte einen die Mundhöhle unten und seitlich umgreifenden Halbbogen dar, der in der ventralen Mittellinie geschlossen war. Vom ersten Visceralbogenknorpel stiegen die Proc. pterygopalatini gerade in die Höhe, um sich mit den entsprechenden Balken zu vereinen. Keine der drei Skeletanlagen der drei Visceralbogen stand mit der anderen in Zusammenhang.

V. Vielfache Veränderung zeigen nur wenig ältere Larven. Im Bereich des ersten Visceralbogens ist eine Verschiebung eingetreten, welche schon in früheren Stadien leicht angedeutet, jetzt entschiedener ausgesprochen ist; mustert man nämlich eine Serie von Querschnitten, so trifft man zuerst auf den mittleren Theil der Anlage des ersten Visceralbogenknorpels (also auf denjenigen Abschnitt, welcher später zu den unteren Lippenknorpeln wird), während die Seitentheile (die künftigen MECKEL'schen Knorpel) erst auf weiter hinten geführten Querschnitten sichtbar werden; die Seitentheile des ersten Visceralbogenknorpels sind also gegen das Mittelstück zurückgetreten. Der innige Zusammenhang zwischen den Anlagen des MECKEL'schen Knorpels und denen des Quadratkörpers besteht nicht mehr; man kann einen vorderen, unteren (MECKEL'schen Kn.) und einen hinteren, oberen (Quadratkörper)Theil unterscheiden. Eine bedeutende Gestaltveränderung hat die Anlage des Zungenbeinknorpels erfahren. Der Querschnitt derselben kann am besten mit zwei schräg liegenden *S* verglichen werden, die mit ihren oberen Spitzen in der ventralen Mittellinie zusammenhängen. Weitere Schnitte lassen die Seitentheile dieser Anlage allmählich verschwinden, ein medianes Stück aber bleibt erhalten; dieses steht mit der Skeletanlage des dritten Visceralbogens in Zusammenhang und ist das spätere Copulare.

VI. Während es bis jetzt ein Leichtes war, die vorstehend beschriebenen Verhältnisse an Querschnitten zu konstatiren, ist es geradezu unmöglich, die weiteren Veränderungen, das Auftreten der Skeletanlagen der übrigen Visceralbogen an gleichen Schnitten zu verfolgen. Die Anlagen des vierten und fünften Visceralbogenknorpels sind nämlich so gestellt, dass sie von Querschnitten schräg getroffen werden, und gegen ihre Umgebung, die Anlagen von Muskeln und Gefäßen, so wie gegen das Epithel nur sehr schwer abgegrenzt werden können. Dagegen gelingt es durch Kombination einer Reihe von Horizontalschnitten, die weiteren Entwicklungsphasen des Visceralskeletes genauer zu beobachten. So zeigen Köpfe von 9—10 mm langen Froschlarven Folgendes:

Die Skeletanlage des ersten Visceralbogens ist im Mitteltheil nach vorn gerückt, während die mit diesem kontinuierlich verbundenen Seitentheile weiter nach hinten stehen. Die oben an Querschnitten gemachte

Beobachtung findet somit hier an Horizontalschnitten ihre Bestätigung. Die Anlage des Zungenbeinknorpels (Fig. 7 H) hat auf dem Horizontalschnitt nahezu dieselbe Gestalt wie auf dem Querschnitt und steht durch eine mediane Fortsetzung nach hinten mit der Skeletanlage des ersten Kiemenbogens Kb^1 in Verbindung. Diese Anlage ist nahezu quer gestellt, nur die lateralen Enden sind leicht nach hinten gekrümmt.

Dahinter eingeschlossen in die seitliche Masse des vierten Visceralbogens liegt die kurze, stabförmige Skeletanlage dieses Bogens (Kb^2). Ihre Längsachse steht nicht parallel mit dem ersten Kiemenbogenknorpel, sondern konvergirt medialwärts mit diesem. Zwischen den Anlagen des ersten und zweiten Kiemenbogenknorpels besteht kein direkter Zusammenhang¹, der zweite Kiemenbogenknorpel wird somit selbstständig angelegt. Ihrem Vorgänger ähnlich verhält sich die Anlage des dritten Kiemenbogenknorpels, ein selbstständig auftretender stabförmiger Gewebszug, der, etwas kürzer als die vor ihm befindliche Anlage, noch stärker medialwärts konvergirt.

VII. Ehe es noch zu einer wirklichen Vereinigung der ventralen (medialen) Enden des zweiten und dritten Kiemenbogenknorpels mit dem Mittelstück des ersten kommt, tritt die Anlage des vierten Kiemenbogenknorpels auf; sie ist gleichfalls ein kurzer, lateralwärts leicht konkaver Stab, der so gerichtet ist, dass er fast sagittal steht. Während also der erste Kiemenbogenknorpel horizontal gelagert ist, nähern sich die folgenden immer mehr der sagittalen Richtung, die schließlich vom vierten Kiemenbogenknorpel nahezu erreicht wird (vgl. Fig. 8). Diese Stellung ist, wie es scheint, bedingt durch die Lagerung des Herzens und des von ihm ausgehenden arteriellen Gefäßstammes, welche, in der ventralen Mittellinie gelegen, eine Vereinigung der Kiemenbogenknorpel daselbst unmöglich machen. In diesem Stadium ist auch die Anlage des Zungenbeinknorpels

¹ Über das Verhalten der »allerersten Anlagen« des zweiten bis vierten Kiemenbogenknorpels sicheren Aufschluss zu geben, ist mir leider unmöglich; ich habe zu diesem Zweck eine große Anzahl in verschiedenen Richtungen geschnittener Serien von *Rana temp.*, *Bufo ciner.*, *Hyla* und *Pelobates* auf das genaueste untersucht, ohne zu einem sicheren Resultat gelangen zu können. Ein an zelligen Elementen reiches Gewebe erfüllt die Gegend hinter dem ventralen Abschnitt des ersten Kiemenbogens, so dass die Frage, ob die erste Anlage der folgenden Kiemenbogenknorpel eine selbstständige sei, oder ob dieselben als Äste des ersten Kiemenbogenknorpels entstünden, bei den von mir untersuchten Anuren nicht mit Sicherheit entschieden werden kann. Einstweilen betrachte ich die betreffenden Skeletanlagen als selbstständige, da die spätere »Anlage« so wie die knorpelige Differenzirung seitlich und isolirt auftritt und da ich aus allgemeinen vergleichend-anatomischen Gründen diese Entstehung für die wahrscheinlichere halte, obwohl der Hinblick auf die entsprechenden Vorgänge bei den Urodelen auch anderen Auffassungen eine gewisse Berechtigung zu verleihen scheint. Ich werde später noch einmal auf dieses Thema zurückkommen.

massiger, als früher; die ersten Kiemenbogenknorpel haben sich jederseits von der ventralen Mittellinie ansehnlich verdickt. Zwischen MECKEL'schem Knorpel und Quadratkörper ist eine deutliche Spalte aufgetreten.

VIII. Im nächsten Stadium sind nun zwei weitere Vorgänge zu beobachten: vielfache Verbindung der isolirt angelegten Skelettheile und gleichzeitig mit dieser die knorpelige Differenzirung.

Der Körper des Quadratum ist noch weiter nach hinten und oben gewachsen; seine Richtung ist mit derjenigen der Balken eine nahezu parallele; um den Alisphenoidtheil der Balken zu erreichen, muss er medianwärts umbiegen und man sieht in diesem Stadium dem entsprechend, dass das hintere Ende des Quadratkörpers sich fast unter rechtem Winkel einwärts wendet und die Verbindung mit dem Balken seiner Seite anstrebt. Dieser rechtwinklig zum Quadratkörper stehende Abschnitt des Quadratum ist REICHERT's oberste Abtheilung des zweiten Visceralbogens (vgl. Taf. I, Fig. 45 und 46); er wird von GOETTE als Schläfenflügelknorpel bezeichnet, während ihn PARKER »pedicle« nennt. So lange noch keine knorpelige Differenzirung eingetreten ist, besteht auch noch keine Verbindung zwischen Schläfenflügelknorpel und Balken; dieselbe erfolgt bei *Rana temp.* und bei *Hyla* gleichzeitig mit der knorpeligen Umbildung, bei *Bufo* einer. hingegen schon vor der knorpeligen Differenzirung.

Vollzieht sich somit hier eine Verbindung getrennt angelegter Theile, so sieht man andererseits auch eine Sonderung im Gebiete des ersten Visceralbogens auftreten. Mit der knorpeligen Differenzirung hat sich der ventrale Mitteltheil des genannten Bogens von den Seitentheilen getrennt und stellt nunmehr die durch mediane Symphyse verbundenen »unteren Lippenknorpel« dar. Der erste Visceralbogen besteht nunmehr jederseits aus drei von einander getrennten Abschnitten, dem unteren Lippenknorpel, dem MECKEL'schen Knorpel und dem Quadratum; jedes Quadratum besteht aus einem langen, schräg ab- und vorwärts geneigten Körper und drei von diesem ausgehenden Fortsätzen, dem Orbitalfortsatz vorn und lateral, dem Palatopterygoidfortsatz vorn und medial, dem Schläfenflügelfortsatz hinten und medial; durch die beiden letzteren steht das Quadratum mit der Schädelseitenwand in kontinuierlicher Verbindung.

Am Zungenbeinknorpel kann man nunmehr leicht zwei Keratohyalia und eine Copula unterscheiden. Sämmtliche Kiemenbogenanlagen sind in der durch ihre Längsachse angedeuteten Richtung weiter gewachsen und schließen, nahe an der ventralen Mittellinie angekommen, an ihre Vordermänner an. So stößt die Skeletanlage des zweiten Kiemenbogens an den Hinterrand der ersten, die Anlage des dritten Kiemenbogens an die des zweiten. Die knorpelige Differenzirung vollzieht sich in derselben Reihenfolge, in welcher wir die einzelnen vorknorpeligen Anlagen auftre-

ten sahen; so verknorpeln zuerst MECKEL'scher Knorpel, unterer Lippenknorpel, Quadratum und Zungenbeinknorpel — zuweilen scheint es sogar, als ob der Zungenbeinknorpel hier etwas vorangehe — dann verknorpeln die Skeletanlagen der einzelnen Kiemenbogen und zwar der Reihe nach von vorn nach hinten. Übereinstimmend mit der selbstständigen »Anlage« der Kiemenbogen ist auch die knorpelige Differenzirung derselben eine selbstständige. Ich besitze eine ganze Reihe von Serien, in denen Kiemenbogen schon seitlich knorpelig sind, während die ventrale Verbindung noch durch Gewebe vom Charakter der »Anlage« hergestellt wird.

Es muss übrigens bemerkt werden, dass das Auftreten der knorpeligen Differenzirung nicht immer mit der Vereinigung der Kiemenbogen zusammenfällt; zuweilen vollzieht sich letztere früher, das Kiemenskelet stellt sodann ein zusammenhängendes Ganzes dar, bevor es zu einer knorpeligen Umbildung der einzelnen Theile gekommen ist. Das ist regelmäßig der Fall bei *Hyla*. Die Verbindung der Skeletanlagen der Kiemenbogen erfolgt hier sehr frühzeitig und zugleich in etwas anderer Art und Weise. Horizontalschnitte zeigen nämlich (Fig. 40), dass die Skeletanlagen der drei hinteren Kiemenbogen sich dicht an die epitheliale Begrenzung der betreffenden Spalte haltend in den vorbergehenden Bogen umbiegen, so dass also ein ventrales Mittelfeld frei bleibt. Diese Abweichung ist auch noch an Kiemenskeleten älterer Laubfroschlarven erhalten; Fig. 44 zeigt die ventralen Abschnitte der vier Kiemenbogen; dritter und vierter Kiemenbogen wenden sich, um den Anschluss zu erreichen, nicht vor- und medianwärts, sondern im Gegentheil vor- und lateralwärts.

Nach vollendeter knorpeliger Differenzirung besteht nicht nur eine ventrale Verbindung der Kiemenbogen, sondern auch eine dorsale, indem benachbarte Kiemenbogen bogig in einander übergehen (Fig. 9).

IX. Ich schließe diese Untersuchungen mit der Betrachtung des Zungenbeines und des Kiemenbogenskeletes auf der Höhe der knorpeligen Entfaltung (Fig. 42). Der Mitteltheil des Zungenbeins ist von den Seitentheilen, den Keratohyalia, getrennt durch Linien, die bei auffallendem Lichte weiß, bei durchfallendem Lichte dunkel sind; doch besteht hier nicht Gelenk- und Bandverbindung, wie man vermuthen könnte, sondern die getrennten Theile hängen noch knorpelig mit einander zusammen und werden jene Linien nur dadurch verursacht, dass im Bereich derselben der Knorpel kleinzelliger, die Zellen selbst dickwandiger sind. Dieses Mittelstück schiebt sich hinten unter dem Kiemenbogenskelet weg und läuft in einen runden, $\frac{1}{4}$ mm langen Stiel aus, der frei, ohne Zusammenhang mit dem Kiemenskelet endet. Es besteht somit auch bei den Anuren ein Urobranchiale. Das Kiemenskelet wird durch eine von hinten nach vorn sich verengende Spalte in eine rechte und linke Hälfte getrennt,

doch besteht am vordersten Ende der Spalte noch knorplicher Zusammenhang beider Hälften, der sich histologisch gerade so verhält, wie der oben erwähnte Zusammenhang zwischen Mittelstück und Seitentheilen des Zungenbeins. Sämmtliche Kiemenbogen jeder Seite sind dorsal bogig vereint und treffen ventral zusammen mit einer etwas verbreiterten Platte, welche — wie ein Vergleich mit früheren Stadien lehrt — zum größten Theile von dem ventralen Abschnitte des ersten Kiemenbogenknorpels gebildet wird. Gelenkige oder sonstige Trennung zwischen Bogenspangen und Platte bestehen nicht, die Bogen gehen kontinuierlich in die Platte über; um den Anschluss an dieselbe zu erreichen, müssen die Spangen, da die Platte höher gelegen ist, sich aufwärts biegen¹.

Reihen wir die in den vorstehenden Seiten gegebenen Schilderungen der einzelnen Stadien an einander und entwerfen uns daraus ein Bild der im Bereich des Visceralskeletes sich abspielenden Entwicklungsvorgänge, so ergibt sich Folgendes:

Die ersten Skeletanlagen des Anurenkopfes sind:

1) Untere Lippenknorpel, MECKEL'scher Knorpel und Quadrata, die zusammen ein Continuum bilden; diese Anlage ist unpaar, jedoch verräth die Gruppierung der sie konstituierenden Zellen eine Zusammensetzung aus zwei Stücken.

2) Die Zungenbeinknorpel, die paarig angelegt werden, alsbald aber in der ventralen Mittellinie verschmelzen.

Vom Vorderende des Quadratum entstehen zwei Fortsätze, der laterale Orbitalfortsatz, der mediale Pterygopalatfortsatz, welch' letzterer sich sehr frühzeitig an seinem oberen Ende mit dem unterdessen aufgetretenen seitlichen Schädelbalken seiner Seite verbindet.

Jetzt treten auch die Skeletanlagen der Kiemenbogen auf, welche, einer nach dem anderen, in der Reihenfolge von vorn nach hinten und zwar alle selbstständig und paarig entstehen. Nach einiger Zeit jedoch vereinen sich dieselben in der Weise, dass sowohl dorsal als ventral ein Zusammenhang der Kiemenbogenknorpel jeder Seite besteht; dorsal gehen dieselben bogig in einander über, ventral sind es hauptsächlich die ventralen Enden der ersten Kiemenbogenknorpel, welche stark verbreitert durch Anschluss der folgenden Kiemenbogenknorpel eine Platte bilden, mit deren vorderem Rande eine vom Zungenbeinknorpel ausgehende mediane Fortsetzung sich verbindet.

Während dessen ist der Quadratkörper nach hinten und oben gewachsen und schiebt sich zur Entwicklung eines dritten Fortsatzes, der Schläfenflügelplatte, an, welcher etwas später sich mit dem Balken seiner

¹ In den halbschematischen Zeichnungen ist dieses Verhalten nicht wiedergegeben.

Seite vereint. An die untere Seite des Quatrakörpers — etwa in der Mitte desselben — legt sich das dorsale Ende des Zungenbeinknorpels an und artikulirt später daselbst.

Jetzt erst vollzieht sich die knorplige Differenzirung. Nach Abschluss derselben ist der erste Visceralbogen jederseits in drei Stücke zerfallen, inneren Lippenknorpel, MECKEL'schen Knorpel und Quadratum; der Zungenbeinbogen in die paarigen Keratohyalia und die unpaare Copula, welche allmählich ihre Verbindung mit der Kiemenbogenplatte aufgibt und späterhin einen kurzen Fortsatz nach hinten unter dem Kiemenskelet entstehen lässt (Urobranchiale). Die Kiemenbogenplatte trennt sich in eine rechte und linke Hälfte, die nur ganz vorn mit der der anderen Seite verbunden bleibt.

Genauere Angaben über die Entwicklung des Visceralskeletes der Anuren sind in den Arbeiten von DUGÈS¹, REICHERT², PARKER³ und GOETTE⁴ zu finden. DUGÈS' Beschreibungen des Skeletes beginnen erst zu einer Zeit, in welcher die äußeren Kiemen schon abgeworfen waren (DUGÈS' zweites Stadium). Dem entsprechend finden wir die Skeletstücke in ihrer Entwicklung schon ziemlich weit vorgeschritten. Quadratum und Schädelkapsel sind zu einem Stück verschmolzen und stellen die »Cartilage craniofacial« dar. Der Unterkiefer besteht aus vier Stücken: zwei medialen »rostrales inférieures« (die unteren Lippenknorpel) und zwei lateralen »adrostrales inférieures« (die MECKEL'schen Knorpel). Der übrige Theil des Visceralskeletes wird Zungenbeinapparat genannt und besteht aus fünf Stücken, den zwei cornes styloïdiennes, zwei pièces thyroïdiennes und einem basi-hyal. DUGÈS hat demnach den Zusammenhang des basi-hyal und der medialen Enden der cornes styloïdiennes, welche zusammen das Skelet des Zungenbeinbogens bilden (unseren Zungenbeinknorpel) übersehen; eben so ist ihm die Verbindung zwischen basi-hyal und dem ersten Kiemenbogenknorpel entgangen. Mit »pièces thyroïdiennes« bezeichnet DUGÈS das ganze übrige aus den vier Kiemenbogenknorpeln bestehende Visceralskelet; durch eine künstliche Trennung in ein mediales ungefenstertes Stück (d. s. die ventralen Enden der vier Kiemenbogen-

¹ DUGÈS, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. Paris 1834.

² REICHERT, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien, nebst den Bildungsgesetzen des Wirbelthierkopfes im Allgemeinen und seinen hauptsächlichsten Variationen durch die einzelnen Wirbelthierklassen. Königsberg 1838.

³ PARKER, On the Structure and Development of the Skull of the Common Frog (*Rana temporaria* L.) in Philosoph. Transact. Vol. 461. London 1871 und On the Structure and Development of the Skull in the Batrachia. Part. II. *ibid.* Vol. 466. 1877.

⁴ GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

knorpel) und in ein laterales gefenstertes Stück (d. s. die lateralen Abschnitte der vier Kiemenbogenknorpel), welche offenbar in Rücksicht auf die später sich vollziehende Reduktion sämtlicher Kiemenbogen gewählt worden war, hat sich DUGÈS der Möglichkeit einer richtigen Auffassung dieses Skeletabschnittes beraubt; wie nahe DUGÈS aber einer solchen war, zeigt eine Bemerkung, in welcher er den stärkeren Zusammenhang des ersten Kiemenbogenknorpels mit dem medialen ungefensterten Stück besonders hervorhebt (p. 97).

REICHERT, dessen Skeletuntersuchungen mit früheren Stadien beginnen, giebt ganz richtig an, dass unterer Zwischenkiefer (unterer Lippenknorpel) und MECKEL'scher Knorpel fest, ohne gelenkige Verbindung mit einander zusammenhängen; eben so hänge der untere Zwischenkiefer mit dem der anderen Seite zusammen, ohne daselbst ein Gelenk zu bilden (p. 34). Weiterhin nennt REICHERT noch einmal ausdrücklich den unteren Zwischenkiefer »das abgelöste, nur für das Froschlarvenleben so individuell ausgebildete keilförmige Schlussstück des MECKEL'schen Knorpels (p. 32), eine Angabe, die durch meine Untersuchung volle Bestätigung findet. Das Quadratum trennt REICHERT in zwei Theile, von denen er den vorderen dem ersten Visceralbogen, den hinteren Theil dem zweiten Visceralbogen zuweist; eine Trennung, die wohl aus vergleichend-anatomischen Rücksichten erfolgte.

In dem Folgenden aber ist REICHERT in der Darstellung der anatomischen Verhältnisse fast durchgehends weniger glücklich, als sein Vorgänger DUGÈS. Zwar hat REICHERT richtig den Zusammenhang der »Zungenbeinsuspensorien« (cornes styloïdiennes D.) mit dem Knorpel des »Zungenbeinkörpers« (basi-hyal) so wie mit dem Kiemenbogenträger (ein Theil der pièces thyroïd., die ventralen Abschnitte des ersten Kiemenbogenknorpels) beobachtet, die Darlegung des eigentlichen Kiemenskeletes aber ist eine viel unvollständigere, als die von DUGÈS. Ein Vergleich der Figuren beider Autoren (REICHERT, Taf. I, Fig. 45 und 46 und DUGÈS, pl. XIII, fig. 75) ergibt sofort, dass REICHERT Manches falsch, Vieles gar nicht wiedergegeben hat, was um so auffallender erscheinen muss, als REICHERT die Arbeit von DUGÈS bekannt war. So viel ich bemerke, hat REICHERT den ersten Kiemenbogenknorpel fast ganz übersehen, und nur den ventralen Theil desselben (den sog. »Kiemenbogenträger«) gezeichnet, den eigentlichen Bogenknorpel aber gar nicht angegeben. REICHERT's erster Kiemenbogen ist in Wirklichkeit der zweite, der zweite ist der dritte, der dritte ist der vierte. Auf den »uneigentlichen vierten Kiemenbogen« werde ich weiter unten zu sprechen kommen.

PARKER, welcher den Versuch gemacht hat noch frühere Stadien, als die der eben genannten Beobachter zu untersuchen, hat bei diesem Ver-

suche Dinge zu Tage gefördert, die mit dem wirklich Bestehenden oft nicht die mindeste Ähnlichkeit haben.

PARKER hat, neben Versuchen auch den jüngsten Skeletanlagen mit Messer und Pincette beizukommen, eine andere Methode zu Hilfe genommen, welche leichteren und sichereren Aufschluss zu geben versprach: die Betrachtung nach verschiedenen Richtungen geführter Durchschnitte. Diese Schnitte scheinen jedoch nicht immer die nöthige Beschaffenheit gehabt zu haben, um die Diagnose »Skeletanlage« oder »Knorpel« mit Sicherheit zu fällen; oft scheint es, als wenn jede dichtere Anhäufung zelliger Elemente, sobald es die Lage nur irgend wie zuließ, als Knorpel bezeichnet worden wäre, denn nur so kann es erklärt werden, dass den Augen, welche bei *Rana temp.* erst gegen Ende des Larvenlebens eine dünne knorpelige Umhüllung erhalten, schon frühzeitig eine stattliche Knorpelschale (vgl. op. c. plate IV) zugeschrieben wurde; dass die Ohrkapseln, welche viel später, als PARKER angiebt, verknorpeln, schon im embryonalen Leben eine Knorpelhülle besitzen. Hier waren offenbar Retina und das Epithel der Ohrbläschen für Knorpel angesehen worden. Auch Ganglienquerschnitte mussten als Knorpelanlagen herhalten¹. Was PARKER als Visceralskelet abbildet, sind nicht allein die Skelettheile der Visceralbogen, sondern die gesammte Masse der Visceralbogen, von denen nur die Haut abgelöst ist und bei welchen als Grenze der Skeletanlagen, die durch die Spalten gegebenen Grenzen bezeichnet werden; ein Visceralskelet, wie es PARKER beschreibt und abbildet, giebt es nicht. So sehr ich PARKER's Bearbeitungen älterer Objekte, bei denen die Skelettheile schon eine größere Festigkeit erlangt haben, meine Bewunderung zolle, so wenig bin ich im Stande, den Untersuchungen jüngerer Stadien einen Werth beizulegen. Eine Vergleichung der Resultate PARKER's mit den meinen würde in dieser Beziehung fast durchweg zu einer Negirung der PARKER'schen Angaben führen.

Beginnen wir deshalb mit einer Wiedergabe und Vergleichung der PARKER'schen Beobachtungen aus vorgeschritteneren Stadien. Die Zungenbeinhörner sind durch jungen Knorpel ventral vereint, das Basihyale; gemeinschaftlich mit dem Basihyale wird das Basibranchiale angelegt, es ist der Schlussstein des ersten und zweiten Kiemenbogenknorpels und enthält das erste und zweite Basibranchiale; eine Deutung, für welche meine Resultate nicht zu sprechen scheinen, welche aber erst dann genauer

¹ Vgl. z. B. *Frogs Skull*, pl. IV, fig. IX *hy* (Text p. 450), welches offenbar das Ganglion Gasseri, nicht aber das Hyomandibulare ist. Die Existenz eines dem Hyomandibulare entsprechenden Stückes, welches PARKER in »*Frogs Skull*« behauptet und zu schematischen Ausführungen benutzt hat (pl. X), wird in der zweiten Abhandlung widerrufen (p. 615).

besprochen werden kann, wenn das Kiemenskelet der Fische eingehender untersucht sein wird. Etwas später sieht man die vier Branchialia oben und unten vereint und bilden diese unten eine Platte, das Hypobranchiale, welches jederseits mit dem runden ersten Basibranchiale und seinem rudimentären zweiten Segment artikulirt. In dieser Darstellung besteht eine große Ähnlichkeit mit der von DUGES. Auch hier sehen wir eine Trennung in ein gefensteres Stück (die vier Branchialia) und eine ungefensterte Platte (das Hypobranchiale) angedeutet. Die weiteren Beobachtungen PARKER's beziehen sich auf das sich rückbildende Kiemenskelet, das ich später theilweise noch berücksichtigen werde. Eine Abbildung des Kiemenskeletes von der Mundhöhlenseite aus gesehen, findet sich bei PARKER nicht; es scheinen ihm auch keine solche Präparate vorgelegen zu haben, sonst hätte er erkennen müssen, dass die »Hypobranchialia« ohne Vermittlung des »Basibranchiale« ventral vereint sind (vgl. meine Fig. 42 mit PARKER's fig. V auf pl. V).

PARKER ist der Einzige, welcher die Lippenknorpel selbstständig entstehen lässt.

In den jüngsten Stadien ist die Entwicklung des Visceralskeletes der Anuren bisher nur von GOETTE beschrieben worden. Auch GOETTE hat gesehen, dass MECKEL'sche Knorpel und untere Lippenknorpel ursprünglich zusammenhängen und ein solches Verhalten auch abgebildet (Fig. 349). GOETTE hat aber diese Beobachtung, welche die unteren Lippenknorpel somit als Theile des ersten Visceralbogens stempelt und damit die Annahme, dass in denselben etwa Rudimente anderer Visceralbogen zu erblicken seien, widerlegt, so wenig klar ausgesprochen, dass die Beschreibung p. 638 nichts verräth und nur durch sorgfältige Vergleichung mit der Abbildung der wahre Sachverhalt geschlossen werden kann. Das Quadratum als Skelettheil beschreibt GOETTE erst in einem Stadium, in welchem es nahe daran ist, sich mit der Schädelseitenwand durch den Schläfenflügelknorpel zu vereinen¹. Ob GOETTE eine selbstständige Entstehung der Kiemenknorpel gesehen, ist aus seinen Angaben nicht recht zu erschließen. Ganz unrichtig ist die Darstellung einer gesonderten, medianen Copula zwischen den ventralen Enden der ersten Kiemenbogenknorpel; GOETTE glaubt auch, dass die anderen Kiemenbogen-

¹ GOETTE beschreibt einen dicken kurzen Gelenkfortsatz des Quadratum zur Artikulation mit dem Zungenbeinhorn; derselbe findet sich in dieser starken Entwicklung nur bei Bombinator, nicht aber bei den anderen von mir untersuchten Anuren. — p. 632 bezeichnet GOETTE den Schläfenflügelknorpel als Wurzelstück des Skelettgürtels des ersten äußeren Segmentes (d. i. des ersten Visceralbogens); wenn damit gesagt sein soll, dass der Schläfenflügelknorpel sich zuerst anlege, so kann ich mich damit nicht einverstanden erklären, denn der Schläfenflügelknorpel ist gerade der Theil, welcher zuletzt von allen Abschnitten des Quadratum entsteht.

knorpel solche mediane Schlusstücke besitzen und zwar desswegen, weil der sog. Zungenbeinkörper in der Mittellinie eine Reihe flacher runder Vorsprünge aufweise, welche GOETTE als Reste jener Copulae deutet. Ich habe, obwohl es sehr unwahrscheinlich war, dass Bombinator sich in dieser Hinsicht so grundverschieden von den anderen Anuren verhalte, doch denselben darauf hin untersucht und gefunden, dass die Vermuthung GOETTE's unrichtig ist und dass Bombinator hierin sich wie die anderen Anuren verhält. Es giebt überhaupt keine gesonderte Copulae, weder zwischen den ventralen Enden der ersten noch denen der folgenden Kiemenbogenknorpel bei den Anuren.

Bei erwachsenen Anuren läuft der »Zungenbeinkörper« rückwärts in zwei nach hinten divergirende Stäbe aus, welche zum größten Theil verknöchert sind. Es sind das die sog. hinteren Zungenbeinhörner (*Cornua thyroïdea* DUGÈS). Dieselben wachsen nach DUGÈS medianwärts von den vierten Kiemenbogenknorpeln aus den ungesensterten Stücken der *Pièces thyroïdiennes* hervor (vgl. p. 96 und pl. XIII, fig. 75). Ähnlich lauten die Mittheilungen REICHERT's, welcher die betreffenden Theile die »vierten uneigentlichen Kiemenbogen« nennt (Taf. I, Fig. 46 9). Eben so sind in BRONN's »Amphibien«¹ und bei GOETTE (Fig. 332) die *Cornua thyroïdea* als solche Auswüchse des Zungenbeinkörpers erklärt.

Gegen diese übereinstimmenden Darstellungen muss ich die Existenz der *Cornua thyroïdea* als besondere Skeletabschnitte in Abrede stellen. Sie sind nichts Anderes als die ventralen Enden der vierten Kiemenbogenknorpel, die zu starker Entwicklung gelangen, während die betreffenden Kiemenbogenknorpel selbst atrophiren. Dieser Schwund erfolgt aber ventrodorsalwärts und so kommt es, dass man zur Zeit der Metamorphose noch einen dorsalen Abschnitt des vierten Kiemenbogenknorpels findet, der mit den *Cornua thyroïd.* nicht mehr knorplig zusammenhängt, ein Befund, welcher offenbar zu den oben erwähnten irrthümlichen Auffassungen Veranlassung gegeben hat².

Entwicklungsgeschichte des Cranium.

Die ersten Skeletanlagen des Cranium entstehen etwas später als

¹ BRONN's Klassen und Ordnungen der Amphibien, dargest. v. C. K. HOFFMANN. Leipzig und Heidelberg 1873—1878. Taf. VIII.

² Auch PARKER scheint zu ähnlichen Resultaten gelangt zu sein; wenigstens lassen seine Abbildungen (Taf. VII, Fig. III und V) entnehmen, dass er dem richtigen Verhalten sehr nahe gekommen ist. Im Text findet sich bei PARKER kein genauere Hinweis; es heißt nur (p. 464 Froschschädel) »dritter und vierter Bogen« sind unten ganz frei, (p. 470 *ibid.*) »der kleine hypobranchiale Sporn« auf jeder Seite ist in ein solides, divergirendes Horn ausgewachsen (hier ist wohl ein Druckfehler; statt *hbr* soll es *th* heißen). In GEGENBAUR's Grundriss 1878 sind die Theile richtig als Reste der Kiemenbogen bezeichnet. p. 495. Fig. 258.

diejenigen der ersten Visceralbogen und fällt die Entstehung der seitlichen Schädelbalken etwa mit der ventralen Vereinigung der Anlagen der Zungenbeinknorpel zusammen. Auch hier sind die Theile schon vor der knorpeligen Differenzirung kenntlich und findet man auf quer zur Längsachse des Körpers gerichteten Schnittserien Folgendes:

I. Ganz vorn bemerkt man zwei Spangen, die nach abwärts und einwärts gebogen sind und mit ihren freien Enden so nahe an einander stehen, dass die Entscheidung der Frage, ob nicht etwa die Anlage einen unpaaren, die Mundhöhle vorn umkreisenden Bogen darstelle, Schwierigkeiten bereiten könnte; die Untersuchung horizontaler Schnittserien zeigt jedoch, dass jede Spange frei endet. Diese Spangen, welche auf successiven Schnitten erst im Längsschnitt, dann im Schrägschnitt, endlich im Querschnitt erscheinen, liegen seitlich unten vom Gehirn und haben einen rundlich eckigen Querschnitt; sie divergiren etwas nach hinten, denn der Abstand zwischen beiden Spangenquerschnitten misst (bei *Hyla*) vorn 0,2 mm, hinten dagegen auf Schnitten, welche die *N. optici* treffen, 0,27 bis 0,3 mm; an dieser Stelle findet man die Spangen verbunden mit den Pterygopalatfortsätzen des Quadratum; wenige Schnitte dahinter fangen die Spangenquerschnitte an undeutlich zu werden und entziehen sich, ehe sie in der Gegend der Chordaspitze angelangt sind, der sichern Beobachtung. Die Chorda selbst ist von völlig indifferentem Gewebe umgeben.

Dieses Stadium belehrt uns somit, dass die Spangen paarig angelegt werden und dass sie von vorn nach hinten schreitend sich aus dem indifferenten Bildungsgewebe entwickeln.

II. Etwas ältere Larven sind ganz vorn nicht viel verändert, in der Gegend der Nasenhöhlen jedoch sind die Spangenquerschnitte flach geworden, von oben und unten her komprimirt, und durch dichte Gewebzüge mit einander verbunden, der Abstand der beiden Querschnitte von einander ist ein viel geringerer geworden und beträgt nunmehr (bei *Hyla*) 0,4 mm. Es sind dies die ersten Anfänge zur Bildung einer Internasalplatte, die späterhin durch vollkommene Vereinigung der Balken an jener Stelle zu einem unpaaren Gebilde wird, welcher Akt etwa mit der knorpeligen Differenzirung zusammenfällt. Jetzt lassen sich die Spangen weiter nach hinten verfolgen, bis zur Chorda, deren Seiten sie anliegen. Auffallenderweise sind es nicht die Seitentheile der Chordaspitze, sondern weiter nach hinten gelegene Partien, an welche sich beide Spangen anlegen (Fig. 13); das vorderste Chordaende bleibt völlig frei und bohrt sich förmlich in den vor ihm liegenden Hirntheil ein. Am stärksten ist dies bei *Hyla* ausgesprochen (vgl. Fig. 14), bleibt aber nicht dauernd, sondern verschwindet allmählich bei Beginn der knorpeligen Differenzirung. Das hinter den Spangen liegende Gewebe, welches der Chorda

seitlich anlagert, ist indifferentes Gewebe, welches sich scharf von den Spangenanlagen unterscheiden lässt.

In diesem Stadium finden sich am Cranium sonst keine weiteren Skeletanlagen.

III. Das nächste Stadium zeigt uns den Beginn der knorpeligen Differenzierung. Am vordersten Balkenende tritt dieselbe jederseits in zwei getrennten Lagern auf; ein Knorpelherd nahe der Spitze, ein zweiter etwa 0,4 mm hinter, resp. über ersterem gelegen (Rana mit äußeren Kiemen). Dadurch wird eine Trennung der bis dahin kontinuierlich angelegten Skeletstücke angebahnt und zwar jederseits in ein kurzes vorderes, etwa 0,2 mm langes ab- und einwärts gebogenes Stück, den oberen Lippenknorpel, und in ein längeres bis zur Chorda reichendes hinteres Stück, den eigentlichen seitlichen Schädelbalken. Aber es dauert noch eine gewisse Zeit, ehe es zur Bildung einer Gelenkspalte und damit zu einer vollständigen Trennung kommt; bis dahin besteht zwischen beiden Skeletstücken eine Verbindung durch dicht gedrängte Zellen, deren spärliche Grundsubstanz kontinuierlich in die diesseits und jenseits befindliche Knorpelgrundsubstanz übergeht.

Die oberen Lippenknorpel entstehen somit durch Abschnürung von den Balkenanlagen und dokumentieren sich hierdurch als vorderste Abschnitte der seitlichen Schädelbalken.

Die Internasalplatte ist nahe daran, sich zu einem unpaaren Gebilde umzugestalten. An der Verbindungsstelle der Balken mit den Palatopterygoidfortsätzen des Quadratum sind die Balkenquerschnitte mehr dreieckig geworden, die lange Seite des Dreieckes ist nach oben und medianwärts gekehrt, so dass wir hier eine, wenn auch niedrige, so doch vollkommen deutliche Schädelseitenwand vor uns haben; gleich hinter der genannten Verbindungsstelle werden die Balkenquerschnitte wieder rund, welche Form sie beibehalten bis kurz vor der Chordaspitze, wo auf einmal die Querschnitte rasch an Höhe zunehmen und so jederseits eine stattliche Schädelseitenwand bilden, mit deren hinterem Außenrand der entsprechende Schläfenflügelknorpel nun in Verbindung tritt. Gleich darauf fallen die Wände ab und nun sind die Querschnitte in die Breite gezogene niedrige Platten, welche nach hinten an Breite allmählich abnehmend aufhören. Diese Platten liegen zu beiden Seiten der Chorda und stehen weder vor der Chordaspitze, noch unter oder über dieser mit einander in Verbindung. Die Balkenplatten sind somit paarig. Hinter den Balkenplatten sind schmale Gewebzüge bemerkbar, welche von den Chordaseiten lateralwärts ziehend die Ohrkapseln von unten her umgreifen.

Dieses Gewebe besteht aus spindelförmigen oder rundlichen Zellen

mit ovalen oder runden Kernen (vgl. Fig. 16 lateral von *mo*) und verknorpelt direkt ohne vorknorpelige Stadien, wie Visceralskelet und Balken, zu durchlaufen. Es kommt in diesem Gewebe also nicht zu einer dichteren Gruppierung der Elemente, sondern die intercellulare Substanz wird plötzlich in hyaline Knorpelmasse umgewandelt.

IV. Man kann in der ersten Zeit der Verknorpelung dieses Gewebes die von den Balken stammenden Abschnitte leicht von diesem Gewebe trennen. Die Elemente der Balkenknorpel sind groß, stehen dicht neben einander, die zwischen ihnen befindliche Grundsubstanz ist eine spärliche, durch Bismarckbraun stärker gefärbte (Fig. 15), die Elemente des mesotischen Gewebes, wie ich es nennen will, dagegen sind bedeutend kleiner, die Zwischensubstanz ist reichlich vorhanden, nur blassbraun gefärbt (Fig. 16 und 17). Beide Knorpelarten stoßen dicht an einander; während jede Balkenplatte spitz nach hinten ausläuft und in einem schmalen Streifen endet, welcher der Chorda anliegt, sendet das mesotische Gewebe nach vorn zwei Streifen aus, welche die sich verjüngenden Balkenplatten seitlich umfassen; hinten, etwa von der Mitte der Ohrkapseln an, bildet der mesotische Knorpel die einzige, der Chorda direkt anliegende Hülle. Auf diese Weise kommt ein Paar neben der Chorda liegender Knorpelplatten zu Stande, deren jede vorn aus der Balkenplatte, dahinter aus dem mesotischen Knorpel besteht, welche beide, ohne durch Bindegewebe getrennt zu sein, einander dicht anliegen und an den Berührungspunkten in einander übergehen (vgl. Fig. 18).

Meine Bemühungen, die beiden Knorpelarten in einem gewissen Stadium vollständig von einander getrennt zu finden, etwa so wie man z. B. die knorpeligen Balkenplatten und die Occipitalbogen bei Urodelen getrennt findet, also ohne Übergänge vermittelnde Gewebzüge, waren von keinem Erfolge gekrönt. Immer liegen trabekulare und mesotische Knorpel einander sehr nahe und hängen, freilich im Anfang nur durch minimale Knorpelstränge, mit einander zusammen. Trotz dieses ständigen Zusammenhängens glaube ich doch, dass jedem der beiden Knorpel ein selbstständiger Ursprung zugeschrieben werden muss, denn es lässt sich Nichts auffinden, was dafür spräche, dass jene mesotischen Knorpel nur die nach hinten wachsenden Balkenknorpel seien; niemals habe ich eine allmähliche, vom Rande der Balkenknorpel nach hinten zu schreitende Verknorpelung bemerkt. Stadien, welche eben den Beginn der knorpeligen Differenzierung des mesotischen Gewebes erkennen lassen, zeigen, dass die Hauptmasse des schon differenzierten Gewebes weiter hinten gelegen ist, während nach vorn, da, wo beide Knorpel zusammenstoßen, die Differenzierung noch eine äußerst spärliche ist. Dickenmessungen einer im Ganzen 0,35 mm langen Basalplatte zeigten, dass vorn in der

Nähe der Chordaspitze die Platte 0,08 mm, 0,15 mm, weiter hinten dieselbe 0,02 mm dick war, endlich hinten, 0,12 mm hinter der dünnsten Stelle die Platte wieder zu einer Dicke von 0,07 mm answoll. Bei einer zweiten etwas älteren Larve war an einer 0,6 mm langen Basalplatte diese vorn 0,08 mm dick, 0,15 mm weiter hinten 0,04 mm dick und endlich hinten, 0,3 mm hinter dieser Stelle, war die Platte jetzt fast 0,4 mm dick geworden.

Ein Vergleich bei der Messung ergibt zugleich, dass die Balkenknorpel sich während dieser Zeit nicht verändert, die mesotischen Knorpel dagegen an Länge und Dicke zugenommen hatten. Zur Illustration des Erwähnten mögen die Abbildungen dreier Schnitte des Kopfes einer Ranalarve dienen, die etwas älter war, als diejenige, nach welcher das Modell angefertigt wurde (vgl. Fig. 15, 16 und 17).

Die mesotischen Knorpel stellen also jederseits eine vorn sehr dünne, hinten an Mächtigkeit zunehmende Platte dar, welche seitlich allmählich in das noch nicht verknorpelte Gewebe übergeht, nach hinten dagegen etwas rascher sich verliert. Dicht hinter der dicksten Stelle der Platte weichen die Knorpel aus einander und machen so den Muskelsegmenten, die daselbst der Chorda dicht anliegen, Platz.

Dasselbe Stadium, welches die beginnende knorpelige Differenzierung des mesotischen Gewebes zeigt, lässt uns auch die ersten Spuren einer Verknorpelung der Ohrkapseln erkennen. Wie oben erwähnt zieht sich das mesotische Gewebe immer dünner werdend auch um den unteren und äußeren Umfang der Ohrkapseln, diese gleichsam mit einem häutigen Überzug versehen. In diesem Überzuge nun kommt es zur Bildung einer geringen Anzahl von Knorpelzellen, die, in einfacher Lage am lateralen Umfang der Ohrkapseln gelegen, weder mit dem Balkenknorpel, noch mit dem mesotischen Knorpel in direkter Verbindung stehen. Die Ohrkapseln verknorpeln sonach auch bei den Anuren selbstständig, doch möchte ich im Hinblick auf den eben erwähnten, wenn auch nicht knorpeligen, so doch deutlich erkennbaren Zusammenhang die Ohrknorpel als Theile des mesotischen Gewebes betrachten. Von der Anlage eines Occipitalbogens ist in diesem Stadium wenig zu beobachten; ein undeutlich abgegrenzter Haufen kleiner Zellen liegt am äußeren, oberen Umfang der Chorda, in dem Winkel, den die oben seitlich von der Chorda etwas abstehenden Muskeln frei lassen.

V. Bei etwas älteren Larven sind die Unterschiede zwischen Balkenknorpel und mesotischem Knorpel bis auf geringe Unterschiede (die Balkenknorpelzellen sind noch etwas größer) verschwunden; der Knorpel hat nun überall die für Anuren charakteristische Beschaffenheit, die gegenüber den Zellen so äußerst spärliche Grundsubstanz, angenommen. Die

Wandungen der Ohrkapseln sind in größerem Umfange verknorpelt; häutig sind noch die mediale Wand, eine Stelle an der oberen Wand und eine kleinere Stelle am unteren Umfang (die fenestra ovalis). Mesotischer Knorpel und Ohrkapsel sind nun knorplig verbunden. Die Muskelsegmente des Kopfes haben sich bis auf unbedeutende Reste zurückgebildet; an deren Stelle ist jederseits die früher mehr lateral und unten gelegene Art. vertebralis gerückt, so wie dünne Züge noch nicht verknorpelten Gewebes, welches die hintere Fortsetzung des mesotischen Knorpels darstellt. Dieses Gewebe wird nach hinten allmählich massiger und hängt mit der Anlage des Occipitalbogens zusammen, die jetzt — wenn auch noch nicht knorplig differenziert — doch durch etwas dichtere Gruppierung der sie konstituierenden Elemente vollkommen deutlich zu erkennen ist; zwei mit breiter Basis am oberen seitlichen Umfang der Chorda aufsitzende Halbbogen, die sich verjüngend etwa den halben Umfang des Centralnervensystems umgreifen. Die Anlage ist paarig. In diesem Zustand verharrt die genannte Anlage geraume Zeit.

VI. Unterdessen vereinigen sich die Balkenplatten vor der Chordaspitze, umwachsen dieselbe oben und unten, die Chordaspitze selbst bildet sich zurück, die Ohrkapseln verknorpeln in bedeutendem Umfange, die obere Lücke hat sich geschlossen, eine mediale Wand ist aufgetreten, der gesammte Schädel hat an Festigkeit und Dicke bedeutend zugenommen, auch an der Wirbelsäule sind schon knorplige Bogen wahrzunehmen; dann erst beginnt eine allmähliche knorplige Differenzierung der Occipitalbogen.

Vorstehender Beschreibung sind die anatomischen Befunde bei *Rana temporaria* zu Grunde gelegt. Es besteht nun bei den verschiedenen Anuren selbst in diesen frühen Stadien keineswegs eine vollkommene Übereinstimmung in Gestalt und Lagerung der Skelettheile. Die auffallendsten Verschiedenheiten mögen hier noch Erwähnung finden.

Bei *Pelobates* und bei *Hyla* treten die medialen Enden der oberen Lippenknorpel zuweilen mit einander in knorplige Verbindung, so dass alsdann ein unpaarer oberer Lippenknorpel vorhanden ist.

Das Band, welches die Spitze des Proc. orbital. des Quadratum mit dem lateralen Rand der Internasalplatte verbindet, wird bei *Pelobates* durch eine Knorpelspanne ersetzt, so dass die Mm. tempor. und masset. an jener Stelle von einem Knorpelring allseitig umschlossen sind. Dieser Knorpel tritt später auf, als Proc. orbital. und Internasalplatte, und ist als eine sekundäre Bildung zu betrachten.

Sehr verschieden ist die Stellung und Höhe der knorpligen Schädelseitenwand da, wo der Schläfenflügelknorpel mit ihr in Verbindung tritt.

Am höchsten und der vertikalen Richtung am nächsten steht die

Schädelseitenwand von *Rana temporar.* Ihr oberer Rand ist lateralwärts gewendet und tritt daselbst unter rechtem Winkel mit dem Schläfenflügelknorpel in Verbindung (Fig. 19).

Ähnlich in der Richtung verhält sich die Schädelseitenwand bei *Pelobates*, nur ist sie nicht so hoch, dafür aber dicker, wie bei *Rana temp.*

Bei *Bufo cinereus* steht die Schädelseitenwand in einem Winkel von etwa 25° zur Horizontalen und ist dabei so nach hinten gewendet, dass die Verbindung mit dem Schläfenflügelknorpel nicht auf einem (feinen) Querschnitt zu beobachten ist. Hier fällt es schwer zu sagen, wo Schädelseitenwand aufhört und Schläfenflügelknorpel anfängt (Fig. 20).

Bei *Hyla* endlich kann von einer Schädelseitenwand eigentlich gar keine Rede sein; die lateralen Ränder der Balkenplatten sind kaum merklich aufwärts gebogen und hängen daselbst mit den Schläfenflügelknorpeln zusammen (Fig. 21).

Wie oben erwähnt, tritt eine knorpelige Vereinigung der Balkenplatten unter einander bei *Rana temporar.* in der Weise ein, dass dieselben vor der Chordaspitze und dann sowohl über wie unter derselben zusammenfließen. Die Chordaspitze wird also allseitig von Knorpel umgeben. Ähnlich scheint es sich bei *Pelobates* zu verhalten, von dem ich nur wenige Exemplare darauf hin untersucht habe.

Bei *Bufo ciner.* vereinen sich die Balkenplatten durch eine dicke Kommissur zuerst unter der Chorda und dann vor derselben, die obere Seite bleibt frei. Umgekehrt ist es bei *Hyla*, wo stets zuerst eine Vereinigung der Platten über der Chordaspitze und dann vor derselben erfolgt.

Dieses Verhalten findet sich nur im Bereich der Balkenplatten ausgeprägt; in den hintersten Abschnitten der Schädelbasis ist nichts davon zu bemerken. Mit der zunehmenden Rückbildung der Chordaspitze gehen die für die einzelnen Familien so charakteristischen Verhältnisse allmählich gänzlich verloren.

Fassen wir das in den einzelnen Stadien Geschilderte wieder kurz zusammen, so ergiebt sich, dass seitliche Balken und obere Lippenknorpel in continuo jederseits als eine von vorn nach hinten ziehende, im Ganzen cylindrische Spange angelegt wird, die allmählich den Seitenrand der Chorda erreichend sich an diese lagert; dabei verbreitert sich jederseits der Balken und bildet eine Platte, die Balkenplatte, welche, rechtwinklig dreieckig, mit dem rechten Winkel nahe dem vorderen Chordaende gelegen ist. Weder Balken, noch Balkenplatten stehen unter einander in Zusammenhang, es sind paarige Gebilde.

Mit den Balken setzt sich das Quadratum an zwei Stellen in Verbindung; sehr frühzeitig vorn seitlich vermitteltst des Proc. pterygopalatin., etwas später hinten seitlich durch den sog. Schläfenflügelknorpel. Da-

durch wird ein von dem Balken und dem Quadratum umfasster Raum gebildet, das »suboculare Fenster«. Um diese Zeit erfolgt die knorpelige Differenzirung, mit welcher zugleich eine Trennung der oberen Lippenknorpel von den seitlichen Balken eingeleitet wird. Nun beginnt auch der mittlere Theil der hinteren Schädelbasis sich knorpelig zu differenziren, indem seitlich von der Chorda zwischen den Ohrblasen eine paarige, der Chorda dicht anliegende Gruppe von Knorpelzellen (mesotischer Knorpel) auftritt, welche nach vorn sich verschmälernd an die hinteren Enden der Balkenplatten stößt und seitlich auslaufend in den noch nicht differenzirten Überzug der Ohrkapseln übergeht, in welchem bald darauf selbstständig Knorpelzellen sich bilden. Der hinterste Abschnitt der hinteren Schädelbasis bleibt einstweilen noch indifferent; erst spät, nachdem die Balkenplatten schon unpaar geworden sind und an der Chordaspitze regressive Veränderungen begonnen haben, entsteht mit dem Schwunde der Muskelsegmente die paarige, allmählich sich konsolidirende Anlage des Occipitalbogens, die langsam verknorpelnd in geweblicher Verbindung mit dem mesotischen Knorpel steht.

Es bestehen somit an der hinteren Schädelbasis zu gewissen Zeiten drei dickere, paarige Knorpellager, die zu keiner Zeit vollkommen von einander getrennt, vielmehr durch dünnere Knorpelzüge verbunden sind. Danach lassen sich daselbst drei paarige Abschnitte unterscheiden. Vorn die Balkenplatten, in der Mitte die mesotischen Knorpel und hinten die Anlagen der Occipitalbogen. Die drei Abschnitte entstehen in der genannten Reihenfolge; der dritte erst nachdem sich der erste und zweite so vollkommen vereint haben, dass zwischen ihnen keine deutliche Grenze mehr zu ziehen ist. Sie bilden zusammen die Basalplatte, die nur vorn unpaar, hinten dagegen paarig zu den Seiten der Chorda gelegen ist.

Die über die jungen Skeletanlagen des Anurenschädels vorhandene Litteratur ist nur eine spärliche. Die Abhandlung von DUGÈS beschreibt schon zu weit entwickelte Stadien um hier Vergleiche zuzulassen; das Gleiche ist auch bei REICHERT der Fall, obwohl derselbe frühere Stadien als DUGÈS untersucht und eine selbstständige Entwicklung der Ohrkapseln festgestellt hatte. Nach PARKER sind bei Froschembryonen die Balken zuerst eine dichte Ansammlung von Mesoblast an den Seiten der Chorda. Dahinter liegen die »Parachordalia«¹, die weniger scharf abgegrenzt sind. Die Ohrkapseln sind im Begriff zu verknorpeln; die Oberlippenknorpel

¹ Mit diesem Namen bezeichnet PARKER die hinter den Balken zur Seite der Chorda gelegenen Skeletabschnitte; mein »mesotisches Gewebe« ist nur ein Theil und zwar der vordere der Parachordalia; der hintere Theil derselben ist eine spätere Bildung, welche durch Auswachsen des Basaltheils der Occipitalbogen entsteht. Vgl. meine Arbeit über den Urodelenschädel.

sind zwei körnchenförmige Stücke, die unter den vorderen Balkenenden liegen. Alle die genannten Theile, so wie die Visceralbogen sind von einander getrennt; auch die Palatopterygoidverbindung des Quadratum mit dem Balken ist noch nicht wahrzunehmen. Diesen Angaben mich anzuschließen bin ich nicht im Stande, vielmehr sehe ich mich gezwungen, in jedem Punkte PARKER zu widersprechen. Die Balken entstehen zuerst ganz vorn und erreichen caudalwärts wachsend erst später die Chorda. Die Oberlippenknorpel sind nicht selbstständige Stücke, sondern die vordersten Balkenabschnitte; über die Ohrkapseln habe ich mich schon oben ausgesprochen; endlich kann ich die selbstständige Entwicklung der Parachordalia und die völlig gewebliche Trennung derselben von den Balken (resp. den Balkenplatten) nicht bestätigen, so erwünscht mir auch ein solcher Befund gewesen wäre. Ob PARKER den Palatopterygoidfortsatz wirklich noch getrennt von dem Balken gesehen hat, ist mir sehr zweifelhaft. Die Trennung besteht nur sehr kurze Zeit, und da sind die Gewebe noch so wenig differenzirt, dass selbst feinere mikroskopische Präparate noch Zweifel übrig lassen, ob man hier schon überhaupt von einem Quadratum sprechen kann (vgl. Fig. 3).

Auch den folgenden Angaben PARKER's über eben ausgeschlüpfte Larven kann ich nicht beipflichten. Das betrifft besonders die Darstellungen über die Ohrkapseln, welche schon vollkommen verknorpelt auch jetzt noch von den übrigen knorpeligen Elementen scharf getrennt sein sollen. Es ist ja richtig, dass ein isolirtes Knorpelzellenlager am lateralen Umfang der Ohrkapseln auftritt, die Verbindung mit dem mesotischen Knorpel wird aber bald hergestellt, viel eher als es zu einer Bildung eines Knorpeldaches der Ohrkapsel kommt, von einer medialen Knorpelwand, die noch später entsteht, gar nicht zu reden. Eben so ist die Angabe über die Entstehung der fenestra ovalis durch Dehiscenz unrichtig; die fenestra ovalis entsteht vielmehr — gerade wie bei den Urodelen — dadurch, dass die knorpelige Differenzirung der häutigen Ohrkapsel an einer Stelle aussetzt; das ovale Fenster ist also von vorn herein als eine Lücke vorhanden.

Untersuchungen der frühesten Stadien sind nur von GOETTE (Unke) vorhanden. Die Balken sind danach zuerst Ansammlungen von Dotterbildungszellen in das interstitielle Bildungsgewebe zu beiden Seiten der Chorda, und wachsen durch fortdauernde Anlagerung neuer Elemente jederseits zu einer Spange aus. GOETTE behauptet also dasselbe wie PARKER, ein Irrthum, der nur möglich ist, wenn man unterlässt Schnittserien zu untersuchen. Solche ergeben stets, es mögen horizontale oder transversale sein, dass die Balken zuerst vorn deutlich werden und erst später allmählich rückwärts wachsend die Seiten der Chordaspitze erreichen. Die genannte Ansammlung soll dann auch nach rückwärts bis zum ersten

Rumpfwirbel ziehen und zur Grundlage der Schädelbasis werden. Es besteht also, wie GOETTE weiterhin bemerkt, jederseits vom Achsentheile (d. i. die Chorda und die äußere Chordascheide GOETTE's) eine kontinuierliche ungegliederte Anlage, an der jede Andeutung von der Zahl und den Grenzen der zu Grunde liegenden Segmente fehlt. »Für die Frage nach der Gliederung des Kopfes ist daher seine Stammskelettbildung von gar keiner Bedeutung!« Es ist demnach GOETTE die verschiedene Dicke der einzelnen Abschnitte der hinteren Schädelbasis und die damit verbundene Andeutung einer Segmentirung vollkommen entgangen.

Der Auffassung GOETTE's bezüglich der »äußeren Chordascheide«¹ kann ich mich nicht anschließen; man sieht zwar auch bei *Rana* dicht um die elastische Chordascheide lange Kerne liegen, welche als äußere Chordascheide im Sinne GOETTE's angesehen werden können, während lateral davon bereits die knorpelige Differenzirung sich vollzogen hat, allein in diesem nur kurz bestehenden Verhalten sehe ich nicht hinreichende Veranlassung, diese Lage als eine gesonderte aufzufassen. Bei *Bufo* und *Hyla* findet man alsbald nach der knorpeligen Differenzirung der Balkenplatten den Knorpel direkt der elastischen Chordascheide aufliegend ohne Spur einer solchen »äußeren Chordascheide«. Sie besteht entweder bei den genannten Anuren nicht, d. h. die knorpelige Differenzirung ergreift mit einem Male das gesammte Gewebe bis zur elastischen Chordascheide, oder sie ist nur von äußerst kurzer Dauer. Die weiter für eine solche »äußere Chordascheide« ins Feld geführten Argumente (p. 363) sind nicht stichhaltig, wie ich in meiner nächsten Arbeit ausführlicher zeigen werde. GOETTE lässt nämlich vollkommen unberücksichtigt, dass ehe es zur Bildung eines kleinzelligen, concentrisch um die Chorda geschichteten Knorpels kommt, ein Stadium besteht, in welchem keine »äußere Chordascheide« mehr zu sehen ist und nur großzelliger, nicht geschichteter Knorpel vorhanden ist. Zwischen der äußeren Chordascheide und dem »kleinzelligen Knorpel« besteht durchaus kein Zusammenhang. Ich finde somit keinen Grund, die hintere knorpelige Schädelbasis in axiale und laterale Abschnitte zu zerlegen.

Dass die oberen Lippenknorpel, die »Oberkieferknorpel«, Theile der seitlichen Schädelbalken sind, hatte GOETTE richtig beobachtet und abgebildet (p. 648 und bes. Fig. 303, Taf. XVI); eben so, dass die erste Knorpellage um das Ohrbläschen am lateralen Umfange entsteht. Doch finde ich nicht, dass diese Knorpellage bereits vorhanden ist, bevor der

¹ Tafel X, Fig. 484 ist mit *b* die äußere Chordascheide im Durchschnitt — Zellen mit Zwischensubstanz — bezeichnet, mit *b'* äußere Chordascheide von der Fläche — hier sind es nur Kerne, in eine kontinuierliche Masse eingebettet. Eine Deutung, die mir ganz unverständlich ist.

mittlere Theil der Schädelbasis auch nur angelegt ist. Beide differenzieren sich zu gleicher Zeit.

Endlich stellt noch GOETTE die Behauptung auf (p. 632), dass der Schläfenflügelknorpel die seitliche Schädelwand vor der Ohrkapsel allein bilde. Veranlassung dazu mag vielleicht die Thatsache gegeben haben, dass, bevor der Schläfenflügelknorpel deutlich differenzirt die Schädelseitenwand erreicht, auch nicht eine solche gut umgrenzt besteht, eben so der Umstand, dass die Schädelseitenwand ziemlich plötzlich vom oberen Rande der Balken sich erhebt. Berücksichtigen wir jedoch, dass es nicht genau die höchste Stelle ist wo der Schläfenflügelknorpel sich ansetzt, sondern vielmehr der schon wieder abfallende hintere Rand der Schädelseitenwand; ferner, dass bei Hyla wohl ein Schläfenflügelknorpel, nicht aber eine Schädelseitenwand da ist (eine solche bildet sich erst später vom oberen Rande der Balken aus), so werden wir uns der GOETTE'schen Auffassung nicht anschließen können. Völlig unhaltbar aber wird sie im Hinblick auf die Verhältnisse bei Urodelen, wo eine knorplige Schädelseitenwand vorhanden ist, ehe der dem Schläfenflügelknorpel homologe Fortsatz des knorpligen Quadratum dieselbe erreicht hat.

Eine Zusammenfassung und Vergleichung des für beide Amphibienordnungen Gewonnenen ergibt:

Die Anlagen des Visceralskeletes sind die zuerst auftretenden am ganzen Kopfe. Sie entstehen paarig und hängen mit dem Cranium vorerst nicht zusammen. Das Skelet des ersten Visceralbogens zerfällt bei den Urodelen jederseits in zwei Abschnitte, den ventralen MECKEL'schen Knorpel und das mehr dorsale Quadratum, bei den Anuren dagegen in drei Theile, den sog. unteren Lippenknorpel, den MECKEL'schen Knorpel und das Quadratum. Ein Fortsatz des Quadratum, der Proc. pterygopalatinus, verbindet sich bei den Anuren sehr frühzeitig mit dem seitlichen Schädelbalken, während der diesem homologe Fortsatz¹ der Urodelen viel später auftritt und keine so innigen Beziehungen zum Schädel eingeht. Ich betrachte die bei den Anurenlarven am Skelet des ersten Visceralbogens bestehenden Abweichungen als Anpassungen an die eigenthümliche Art der Nahrungsaufnahme.

Für das Skelet der beiden nächsten Visceralbögen giebt sich zwischen beiden Ordnungen eine auffallende Übereinstimmung kund (vgl.

¹ Nach PARKER besteht bei den Urodelen ein Pterygoidknorpel, vor diesem ein kleinerer Postpalatinknorpel, endlich ganz vorn ein Antorbitalknorpel; zusammen mit den Bändern stellen die drei eine Kette dar, welche vom Körper des Quadratum bis zum lateralen Rande der Internasalplatte reicht. Ich habe dieses späte Stadium bei den Urodelen nicht genauer untersucht, vielleicht sind alle drei zusammen dem Proc. pterygopalatinus der Anuren homolog.

Fig. 7, 8, 9, 12 auf Taf. III mit Fig. 1, 2, 3 diese Zeitschr. Bd. XXXIII. Taf. XXIX). Hier wie dort stehen Zungenbein und erster Kiemenbogenknorpel durch einen medianen Stab mit einander in Verbindung. Ich habe diesen Stab bei den Urodelen (anschließend an PARKER) Basibranchiale 1 genannt, glaube aber jetzt, dass derselbe gleichwerthig dem Basihyale und dem Basibranchiale 1 gesetzt werden muss; aus dieser Anlage geht nämlich bei den Urodelen hauptsächlich das Basibranchiale 1 hervor, das zu den ersten Kiemenbogenknorpeln in enger Beziehung steht, an den Zungenbeinhörnern dagegen alsbald außer nähere Verbindung tritt; umgekehrt ist es bei den Anuren: aus derselben Anlage geht hier vorzugsweise das Basihyale hervor, während die näheren Beziehungen zu den ersten Kiemenbogenknorpeln alsbald aufgegeben werden. Ein Skeletstück, aus welchem bei der einen Ordnung hauptsächlich das Basibranchiale, bei der anderen dagegen vorzugsweise das Basihyale wird, muss wohl beiden zusammen gleichwerthig erachtet werden. Der dem Urobranchiale der Urodelen homologe Fortsatz der Anuren ist verhältnismäßig kurz und wenig entwickelt. Auch für die folgenden Skeletstücke des zweiten, dritten und vierten Kiemenbogens lässt sich Gemeinsames finden. Bei beiden Ordnungen reichen die Anlagen derselben nicht bis zur ventralen Mittellinie, sondern schließen sich an die vorhergehenden Bogen an. Man könnte vielleicht in diesem Verhalten schon den Beginn eines Rückganges des Kiemenbogenskeletes erblicken, welches ja nur in der Larvenperiode von höherer Bedeutung, beim erwachsenen Thiere seine Funktionen aufgibt und in ausgedehnterem Grade sich zurückbildet. Diese Theile würden demnach von vorn herein nicht in vollem Umfang angelegt und fänden bei der Unvollkommenheit der Anlage nur Befestigung im Anschluss an die proximalen Nachbarn; ein dem analoges Verhalten erblicken wir ja auch bei distalen Rippen, welche, nicht bis zur ventralen Mittellinie reichend, sich an ihre proximalen Nachbarn anlegen.

Es wäre indessen auch eine andere Deutung möglich. Bei den Urodelen ist der zweite Kiemenbogenknorpel ein Ast des ersten; aus dem zweiten spaltet sich der dritte ab, aus dem dritten endlich der vierte; man könnte somit die drei letzten Kiemenbogenknorpel als Abkömmlinge des ersten bezeichnen. Auch die Anuren ließen sich dieser Auffassung unterordnen; ich habe oben (p. 76) erwähnt, dass bei denselben über die ersten Anlagen der drei letzten Kiemenbogenknorpel kein sicherer Entscheid möglich ist; man könnte nun im Hinblick auf die Urodelen diese Kiemenbogenknorpel als Theilstücke des ersten betrachten. Damit stünden wir aber vor der interessanten Thatsache, dass nur drei Visceralbogenknorpel angelegt werden; die folgenden drei müssten als sekundär entstandene Spaltprodukte des dritten Visceralbogenknorpels angesehen

werden. Bei der großen Rolle, welche bisher die Zahl der Visceralbogenknorpel bei der Beurtheilung der Anzahl der im Schädel enthaltenen Wirbel gespielt hat, muss dies um so mehr auffallen, als die Dreizahl der Visceralbogenknorpel mit der so oft schon vertretenen Annahme, dass im Schädel nur drei Wirbel enthalten sein sollen, in Einklang steht. Fraglich ist es aber, ob die Hirnnerven sich mit dieser Deutung vereinbaren ließen¹. Als noch gewichtigerer Einwand möchte aber — und mit Recht — vorgebracht werden, dass es unstatthaft ist, bei der Beurtheilung eines Skelettkomplexes Thiere zum Ausgangspunkt der Vergleichung zu wählen, welche den betreffenden Komplex nur kurze Zeit behalten, und bei denen derselbe wahrscheinlich schon in der ersten Anlage rudimentär ist. Als einziger Ausgangspunkt für die Vergleichung empfiehlt sich das Visceralskelet junger Haiembryonen, das bis zur Zeit noch keiner genaueren Untersuchung unterzogen worden ist. Bis dahin ist jede Deutung hinfällig. Ich möchte übrigens hier schon bemerken, dass die Ansichten, zu denen ich jetzt gelangt bin und die ich am Schlusse meiner Arbeit darlegen werde, einer solchen Auffassung überhaupt nicht günstig sind.

In den Anlagen des Cranium bestehen gleich zu Anfang gewisse Verschiedenheiten; während bei den Anuren die seitlichen Schädelbalken als nahezu cylindrische Spangen angelegt werden, sind dieselben bei den Urodelen fast vertikal stehende Lamellen; hier besteht also sehr frühzeitig eine Schädelseitenwand, die bei den Anuren erst später und ganz allmählich in solcher Ausdehnung sich ausbildet. Die vorderen Enden der Balken erstrecken sich bei den Anuren weit nach vor- und abwärts und geben, indem sie sich von der Hauptmasse abgliedern, eigenartigen Gebilden, den sog. oberen Lippenknorpeln Ursprung, die in gleicher Weise, wie die unteren Lippenknorpel und die Palatverbindung des Quadratum als Anpassungen zu beurtheilen sind. Bei den Anuren kommt es auch sehr früh zur Bildung einer Internasalplatte, die bei den Urodelen erst später sich bildet; dagegen zeichnen sich letztere durch frühzeitige Entwicklung der Balkenhörner aus (Urodelschädel Fig. 13 c). Gemeinsam für beide Ordnungen ist nur, dass die seitlichen Schädelbalken von vorn nach hinten (caudalwärts) entstehen.

Für die hintere Befestigung des Quadratum mit dem Schädel besteht eine große Übereinstimmung; hier wie dort haben wir es mit einem seitlich vor dem Ganglion Gasseri gelegenen, mit der Schädelseitenwand sich

¹ Auch wenn man Glossopharyngeus-Vagus als einen Nerv betrachten wollte, würden sich die Nerven nicht einreihen lassen, da neuerdings von SCHWALBE (Das Ganglion oculomotorii, ein Beitrag zur vergl. Anatomie der Kopfnerven, Jenaische Zeitschr. Bd. XIII) der Oculomotorius als ein selbstständiger, segmentaler Kopfnerv erkannt worden ist.

verbindenden queren Knorpelfortsatz zu thun, der Processus ascend. der Urodelen und der Schläfenflügelknorpel der Anuren sind homologe Gebilde und mag künftighin für beide der erstere Name gebraucht werden¹.

Betreffs der Entwicklung der Basalplatte scheinen ganz ansehnliche Verschiedenheiten zu bestehen. Doch lassen sich dieselben auf zeitliche Unterschiede im Auftreten der sie konstituierenden Theile zurückführen. Die größte Differenz trifft auf den mittleren mesotischen Abschnitt. Bei den Urodelen entstehen zuerst vorn die Balkenplatten und danach weiter hinten, getrennt durch einen unverknorpelten Abschnitt die Occipitalbogen. Der mesotische Abschnitt bleibt noch lange unverknorpelt; unterdessen wachsen die Balkenplatten nach hinten, die Basaltheile der Occipitalbogen verlängern sich nach vorn, bis sich beide vereinen. Dies geschieht eher, als es zu einer knorpligen Differenzirung des mesotischen Gewebes gekommen ist; wenn diese letztere eintritt, ist nur mehr Platz an den Seiten der schon knorplig gebildeten Basalplatte; von der Chorda ist das mesotische Gewebe durch Balkenplatten und Occipitalplatten abgedrängt (vgl. Urodelschädel, Taf. XXIX, Fig. 46, 47, 48, PK, peripherer Knorpel, wie ich den mesotischen Knorpel damals nannte). Bei den Anuren tritt dagegen das mesotische Gewebe schon zeitig als Knorpel auf, bevor die Occipitalbogen entstehen. Vorher haben die Balkenplatten bereits das Grenzgebiet des mesotischen Gewebes erreicht und stoßen dicht an dasselbe, so dass bei der knorpligen Differenzirung des letzteren, sofort eine knorplige Verbindung zwischen Balkenplatte und mesotischem Knorpel zu Stande kommt. Es ist also kein isolirtes Auftreten des mesotischen Knorpels zu beobachten. Eben so verhält es sich mit den Occipitalbogen; bis dieselben erscheinen hat auch der mesotische Knorpel sich so weit nach hinten ausgedehnt, dass ein vollkommen isolirtes Auftreten auch der Occipitalbogen nicht zu beobachten ist. Würde bei den Anuren der mesotische Abschnitt später sich knorplig differenziren, so wären die Verhältnisse ganz so wie bei den Urodelen. Die Unterschiede sind also hier nur durch das frühere oder spätere Auftreten des mesotischen Knorpels bedingt.

Die Verknorplung der Ohrkapseln endlich ist bei beiden Ordnungen die gleiche; ein isolirtes Knorpellager am seitlichen Umfang der Ohrkapsel, welches ich jedoch bei beiden zum mesotischen Knorpel gehörig betrachtete.

¹ PARKER (Skull in the Urodelaous Amphib. p. 585) hält irrthümlicherweise den »Pedicel« der Urodelen für das Homologon des Schläfenflügelknorpels der Anuren; es ist diese Deutung desswegen nicht statthaft, weil sowohl über, wie unter dem Schläfenflügelknorpel Äste des Trigemini verlaufen, was nur beim Proc. ascend. der Urodelen der Fall ist; unter dem »Pedicel« der Urodelen verläuft kein Trigeminiast.

Wiederholen wir nun die meine Untersuchungen leitende Frage: »Lässt sich eine Zusammensetzung der hinteren Schädelbasis aus Wirbeln nachweisen«, so lautet die Antwort folgendermaßen:

Nur der hinterste Abschnitt der hinteren Schädelbasis verhält sich in seinem Auftreten wie ein Rumpfwirbel; die knorplige Anlage der Occipitalbogen ist nicht zu unterscheiden von den ersten knorpligen Anlagen von Rumpfwirbeln. Der mesotische Abschnitt besitzt schon weniger Ähnlichkeit mit einer Wirbelanlage. Man könnte vielleicht bei den Anuren einen Vergleich mit einer solchen ziehen, wenn man annimmt, dass durch die Entfaltung des Gehirns so wie der Ohrbläschen die früher mehr vertikal stehenden Bogen nunmehr eine horizontal-transversale Lagerung eingenommen haben. Die vordersten Abschnitte endlich, die Balkenplatten geben schwerlich Anhaltspunkte für Vergleiche mit Wirbeln. Wir erfahren somit durch die Entwicklungsgeschichte, dass die die hintere Schädelbasis konstituierenden Abschnitte eine um so größere Ähnlichkeit mit Wirbeln besitzen, je weiter nach hinten (caudalwärts) sie gelegen sind.

Aus dieser Thatsache und aus dem, was wir den Untersuchungen anderer Autoren über Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie des Schädels, sowohl wie des Nervensystems verdanken, gestaltet sich mir über die Auffassung des Schädels folgende Ansicht:

Für die vordersten Abschnitte des Gehirns, d. i. für die beiden Sinnesorgane des Geruches und des Gesichtes ist es, wie schon GEGENBAUR¹ bemerkt, wahrscheinlich, dass sie einem ungegliederten Organismus angehört haben. Dieser Körpertheil ward der Metamerenbildung nicht unterworfen, dieselbe mag vielmehr erst hinter diesem begonnen haben. Die die genannten Organe umgebenden Skelettheile werden demnach nicht mit Wirbeln in Beziehung gebracht werden können. Anders aber ist es mit den sog. vertebralen Abschnitten des Cranium; hier mögen in der That Skelettheile das Centralnervensystem umschlossen haben, welche mit primitiven Rumpfwirbeln² in der Form übereinstimmen. Im Laufe der Entwicklung schritt nun die Differenzirung des

¹ Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschrift. VI. Bd. 1874.

² Ich möchte glauben, dass die Zeit, in welcher die ersten Rumpfwirbel in die Bildung des Schädels eingegangen sind, weiter zurückliegt als man bisher angenommen, nämlich in eine Zeit zurückdatirt, in welcher die Wirbel nur durch obere Bogen repräsentirt waren. Die unteren Bogen sind spätere Gebilde und ist es vielleicht vergeblich, nach denselben am Schädel zu suchen. Eingehender diese Frage mit ihren Konsequenzen zu diskutieren, würde die Arbeit über Gebühr ausdehnen, und mag das Thema späteren Abhandlungen vorbehalten sein.

Centralnervensystems nach hinten weiter und wirkte dadurch umgestaltend auf die dasselbe umschließenden Skelettheile. Der vorderste vertebrale Abschnitt ist demnach am frühesten verändert worden und hat sich durch Anpassung an die sich immer weiter ausbildenden Hirntheile in einer Weise modificirt, dass seine ursprüngliche Gestalt vielleicht weder durch vergleichend-anatomische Untersuchungen, noch durch das Studium der Entwicklungsgeschichte wird aufgedeckt werden können. Der mittlere Abschnitt zeigt noch vertebrale Spuren, die aber gleichfalls so verwischt sind, dass ihre Deutung nicht als eine absolut sichere angesehen werden kann.

Von größter Wichtigkeit ist aber das Verhalten des dritten, hintersten vertebralen Abschnittes. Dieser gehört in einer gewissen Epoche der Entwicklungsgeschichte gar nicht dem Schädel, sondern der Wirbelsäule an. In diesem Stadium zählt die Rumpfwirbelsäule (abgesehen von caudalen Wirbeln) vorn einen Wirbel mehr, als beim weiter entwickelten Thiere (vgl. die Verhältnisse bei den Urodelen). Dieser erste Rumpfwirbel wird erst allmählich in den Bereich des Schädels einbezogen und stellt nun einen Theil desselben dar. Wir sehen also, wie dem Cranium hier benachbarte Wirbelsäulenabschnitte einverleibt werden; die Umwandlung eines Rumpfwirbels in einen Schädeltheil vollzieht sich hier direkt vor unsern Augen. Der Schädel vergrößert sich also nach hinten (caudalwärts) auf Kosten dort gelegener Theile, die mit einbezogen werden; diese Vergrößerung hat aber in der Stammesgeschichte ihren Abschluss noch nicht erreicht, sondern sie vollzieht sich noch fortwährend: der Schädel ist in stetem caudalen Vorrücken begriffen; denselben Vorgang nehme ich natürlich auch für das Gehirn in Anspruch. Ich halte demnach Schädel und Gehirn nicht für in der Wirbelthierreihe homologe Gebilde, sondern glaube, dass dieselben bei niederen Wirbelthieren kleinere Bezirke umfassen, als bei höheren Vertebraten, nehme an, dass die Homologa gewisser Hirnnerven (Hypoglossus, Accessorius Willis.) höherer Wirbelthiere nicht in den Hirnnerven niederer Vertebraten, sondern vielmehr in deren vordersten Spinalnerven zu suchen sind.

Diese Annahme erhält durch eine Reihe entwicklungsgeschichtlicher, wie vergleichend-anatomischer Thatsachen willkommene Stützen.

Erstens besitzt bei den Notidaniden der Occipitaltheil des Schädels eine mit den folgenden Wirbeln ganz gleiche Beschaffenheit, so dass die Grenzbestimmung des Schädels sehr schwer wird¹; mit anderen Worten:

¹ GEGENBAUR, Kopfnerven von Hexanchus. p. 556.

bei diesen Haien ist der Schädel um den ganzen Occipitaltheil, der eben so gut als Wirbel angesprochen werden könnte, kleiner. Wir haben also hier beim erwachsenen Thiere den nämlichen Zustand, den ich oben für die Amphibienlarven festgestellt habe.

Zweitens, dass bei Selachiern der Vagus sich ursprünglich wie ein Spinalnerv¹ verhält. Wir wissen nämlich durch BALFOUR², dass dort die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven als diskontinuirliche Auswüchse einer Leiste entstehen, die sich später zu einer Längskommissur zwischen den hinteren Spinalwurzeln ausbildet. Auch Glossopharyngeus-Vagus wachsen aus einer solchen Commissur hervor, die überdies zusammenhängt mit derjenigen für die Spinalnerven; mit dem VII. Nerven hängt dagegen der Vagus nicht zusammen. Daraus geht doch offenbar hervor, dass die genannte Nervengruppe Anfangs in engeren Beziehungen zu Spinalnerven steht, als zu cerebralen, dass der Vagus sich ursprünglich wie ein Spinalnerv verhält und erst später in nähere Beziehungen zum Gehirn tritt. Wir sehen also hier am Centralnervensystem dasselbe sich vollziehen, was wir oben an der Skeletthüllung desselben beobachtet haben: Einverleibung eines ursprünglich spinalen Abschnittes in den cerebralen.

Drittens endlich finde ich für meine Annahme eine sehr wesentliche Stütze in der Thatsache, dass bei niederen Vertebraten der Hypoglossus nicht als Hirnnerv existirt, sondern dass vielmehr ein Ast des ersten (zuweilen des zweiten) Spinalnerven den Hypoglossus repräsentirt³.

Weitere Hilfe scheint mir durch ALBRECHT, dessen Abhandlung ja wohl demnächst erscheinen wird, gebracht zu werden⁴. Freilich ent-

¹ D. h. wie ein primitiver Spinalnerv, der nur eine dorsale Wurzel besitzt; die ventralen Wurzeln legen sich bekanntlich später an.

² BALFOUR, The Development of Elasmobranch Fishes in Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XI. Part. III. April 1877.

³ Siehe STANNIUS, »Das peripherische Nervensystem der Fische« und J. G. FISCHER, »Amphibiorum nudorum Neurologiae specimen primum«.

⁴ Zoolog. Anzeiger. III. Jahrgang. 1880. p. 450 und 472. Da ALBRECHT auf eine demnächst erscheinende ausführliche Abhandlung verweist, verzichte ich auf eingehendere Berücksichtigung seiner vorläufigen Mittheilung und berühre hier nur eine speciellere Frage. Ich hatte in meiner Arbeit über den Urodelschädel eine im August 1878 erschienene vorläufige Mittheilung ALBRECHT's kurz besprochen, seine Befunde den meinen einfach gegenüber gestellt und schließlich meine Meinung dahin abgegeben, dass nur eine Angabe ALBRECHT's und die nur theilweise richtig sei. Nun verwendet ALBRECHT jenen Passus als Bestätigung (p. 476) für einen Fund, dessen Priorität ich ALBRECHT um so eher zuerkennen kann, als ich die Richtigkeit desselben nach wie vor bestreite. Ich bin leider nicht in der Lage, den Befund ALBRECHT's, dass ein Schädelabschnitt von der Wirbelsäule her ossificirt, bestätigen zu können.

fernt sich ALBRECHT in seinen letzten Schlüssen weit von meinen Anschauungen, indem er anschließend an GEGENBAUR die Möglichkeit, dass der erste (resp. der zweite) Spinalnerv der Amphibien Hypoglossus sein könne, als zurückgewiesen betrachtet¹. Ich erkläre mir diese von der meinigen so sehr abweichende Auffassung zum Theil verursacht durch die verschiedenen Wege der Forschung, welche wir eingeschlagen haben; wenn ich recht vermüthe, ist ALBRECHT vorzugsweise durch vergleichend-anatomische Studien an ausgebildeten, ich dagegen durch solche an sich entwickelnden Formen zu so differirenden Anschauungen gelangt. Um so werthvoller für mich ist es, dass beide Wege uns zu dem übereinstimmenden Schlusse geführt haben, die Homologie des ersten Rumpfwirbels in der Vertebratenreihe zu negiren.

Würzburg, den 11. Februar 1881.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II und III.

Fig. 1. Aus einem Querschnitte durch den Kopf eines Embryo von *Rana tempor.* 640 Mal vergrößert. LEITZ Obj. VIII.

»Jüngste Skeletanlagen«; Zellen mit großem Kern und wenig Protoplasma; unten zwei Zellen des benachbarten Gewebes.

D, Dotterplättchen.

Fig. 2. Aus einem Querschnitte durch den Kopf einer jungen Larve von *Rana temp.* In vielen Kernen sind keine Kernkörperchen mehr wahrzunehmen. 640 Mal vergrößert. LEITZ Obj. VIII.

»Skeletanlage« kurz vor der knorpeligen Differenzirung; Kerne in eine kontinuierliche Masse eingelagert. Links drei Zellen des umgebenden Gewebes (junges Perichondrium).

Fig. 3. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von *Rana tempor.* 40 Mal vergrößert.

¹ Ich glaube, dass ich auch einen Ausspruch PARKER's zu meinen Gunsten verwerthen darf. Auch ihm geben seine Untersuchungen des Amphibienschädels Grund zu der Annahme, dass der »Intercalarwirbel« (d. i. der Proc. odont. atlant.) und auch der eine (Wirbel), durch den oder hinter dem der Hypoglossus oder Suboccipitalnerv austritt, nicht differenzirt ist vom Occipitalbogen bei den höheren Thieren (of the Skull in Urodelous Amphibia, p. 575). Damit nimmt PARKER doch für niedere Wirbelthiere eine geringere Ausdehnung des Cranium an. Allerdings muss ich gestehen, dass ich in den allgemeinen Erörterungen PARKER's (Morphologie des Schädels, 1879) vergeblich nach diesbezüglichen weiteren Ausführungen gesucht habe. Im Gegentheil seine dort niedergelegten Auffassungen scheinen eher gegen, wie für jene früher erschlossene Annahme zu sprechen.

Jüngste Anlage des MECKEL'schen Knorpels (*MK*), des Quadratum (*Q*) und des untern Lippenknorpels (*uL*).

Fig. 4, 5, 6. Drei Querschnitte durch den Kopf einer jungen Froschlarve (*Rana temp.*). 40 Mal vergrößert.

Fig. 4. Der Pterygopalatfortsatz (*Ppp*) hängt mit dem Balken (*Tr*) zusammen. Quadratkörper (*Q*) und MECKEL'scher Knorpel (*MKn*) hängen gleichfalls zusammen.

Fig. 5. *Q*, Quadratkörper (hinteres Ende desselben); *H*, Anlage des Zungenbeinknorpels.

Fig. 6. Skeletanlage des ersten Kiemenbogens *Kb*¹; *H*_z, Herz.

Fig. 7. Zungenbein- und Kiemenbogenskelet einer circa 9 mm langen Larve von *Rana temp.* Kombinationsbild. *H*, Zungenbeinknorpelanlage; *Kb*¹, *Kb*², *Kb*³, Kiemenbogenknorpelanlage. 20 Mal vergrößert.

Fig. 8. Dasselbe einer etwas älteren Larve von *Rana temp.* *Kb*⁴, Anlage des vierten Kiemenbogenknorpels. 20 Mal vergrößert.

Fig. 9. Dasselbe einer 12 mm großen Larve von *Rana temp.* Sämmtliche Theile sind nun knorplig (durch Punktirung angezeigt), nur der ventrale Verbindungstheil des vierten Kiemenbogenknorpels ist noch nicht knorplig differenzirt. 20 Mal vergr.

Fig. 10. Horizontalschnitt des Kopfes eines 6 mm langen Embryo von *Hyla arborea*. 40 Mal vergrößert.

uLk, Anlage des Unterlippenknorpels;

MKn, Anlage des MECKEL'schen Knorpels;

Q, Anlage des Quadratum;

Z, Anlage des mittleren Theiles des Zungenbeinknorpels;

*Z*₁, Anlage der seitlichen Theile desselben (auf diesem Schnitt durch die zweite Visceralspalte getrennt);

1Kb, *2Kb*, *3Kb*, *4Kb*, Anlagen der vier Kiemenbogenknorpel.

Fig. 11. Ventrale Abschnitte der vier Kiemenbogen von *Hyla arborea*. Larve 9 mm (knorplig differenzirt). 20 Mal vergrößert.

Fig. 12. Zungenbein und Kiemenbogenskelet einer großen Larve von *Rana temporaria*, deren hintere Extremitäten bedeutend entwickelt, deren vordere Extremitäten äußerlich noch nicht sichtbar waren. 40 Mal vergrößert, von oben gesehen.

Kh, Keratohyale; *C*, Copulare; *UB*, Urobranchiale; *Kb*¹—*Kb*⁴, erster bis vierter Kiemenbogenknorpel; *, knorpliger Fortsatz am ventralen Abschnitt des ersten Kiemenbogenknorpels.

Fig. 13. Aus einem Horizontalschnitt des Kopfes einer 9,4 mm langen Larve von *Rana temporaria*. 90 Mal vergrößert. Die Balken (*Tr*) legen sich an die Seite der Chorda etwas hinter der Spitze.

mo, mesotisches Gewebe.

Fig. 14. Horizontalschnitt des Kopfes eines 6 mm langen *Hyla*embryo. 40 Mal vergrößert.

Fig. 15, 16, 17. Drei feine Schnitte durch die hintere Schädelbasis von einer circa 7,5 mm langen Larve von *Rana temporaria*. 200 Mal vergrößert.

Fig. 15 zeigt den Knorpel der Balkenplatten. *Trpl*.

Fig. 16 weiter caudalwärts geführter Schnitt. Minimale Knorpelmassen (*mo*) an den Seiten der Chorda.

Fig. 17 noch weiter caudalwärts; Hauptmasse des mesotischen Knorpels (*mo*).

Fig. 18. Wachsmo- dell des Cranium und des Quadratum einer etwa 7,5 mm langen Larve von *Rana temporaria*. Natürliche Größe des Modells, welches den Schädel in 40 facher Vergrößerung wiedergiebt. Zeichnung von Herrn RABUS.

oL, obere Lippenknorpel;

Pp, Proc. pterygopalat.;

Po, Proc. orbitalis;

Q, Quadratkörper;

Pa, Proc. ascend. (Schläfenflügelknorpel);

Tr, Balken;

Trpl, Balkenplatten;

Mo, mesotische Knorpel (hellblau gehalten);

Ch, Chorda bis zur Stelle, wo später die Occipitalbogen auftreten.

Fig. 19, 20, 21. Verbindungsmodus des Proc. ascend. mit den seitlichen Schädelbalken. 40 Mal vergrößert. Querschnitte.

Fig. 19 bei *Rana tempor.* *Pa*, Proc. ascend.; *Tr*, Balken.

Fig. 20 bei *Bufo ciner.*

Fig. 21 bei *Hyla*. *Trpl*, Balkenplatte.



Fig. 1.



Fig. 13.

Tr

to

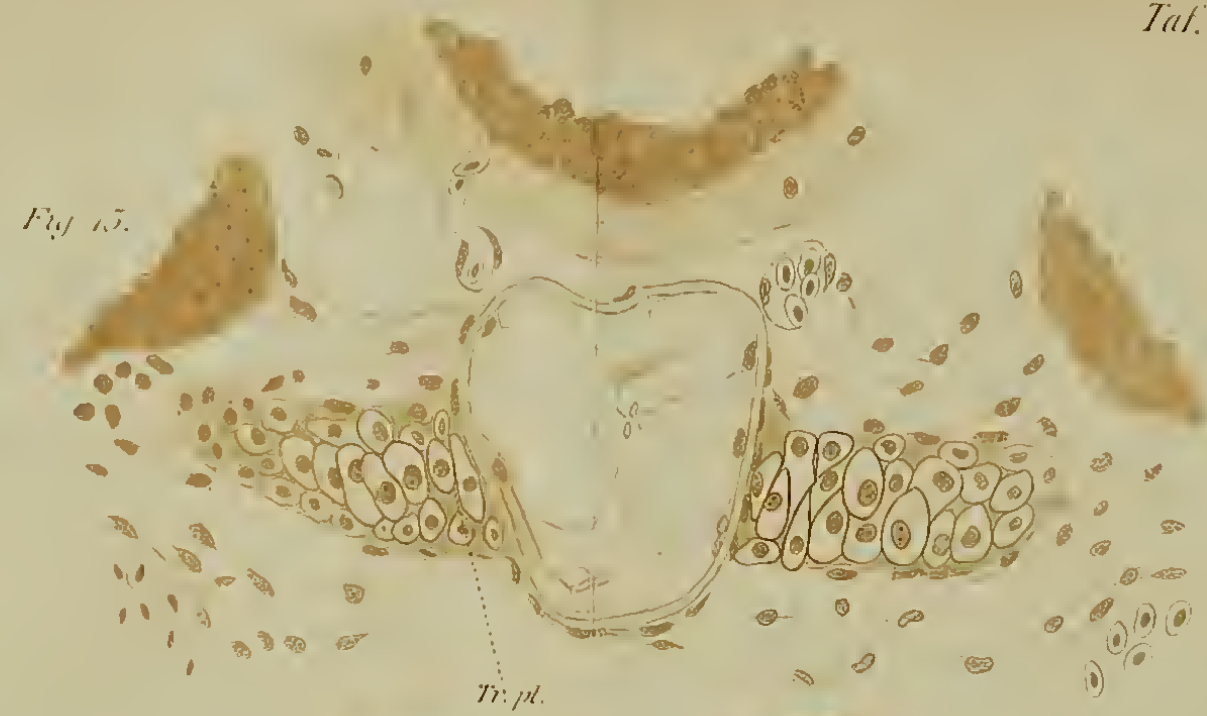


Fig. 15.

Tr. pl.



Fig. 4.

Tr

Ppp

Q

M.K.



Fig. 14.

Ch.



Fig. 5.

Q

Il.



Fig. 5.

Q

M.K.

u.L.



Fig. 6.

Kb 1

Ilz.



Fig. 10.

u.Lk.

MKn

Q

Z

Z.

Kb

2 Kb

5 Kb

4 Kb



Fig. 16.

mo



Fig. 2.

mo.

Fig. 17.



Fig. 7.



Fig. 8.

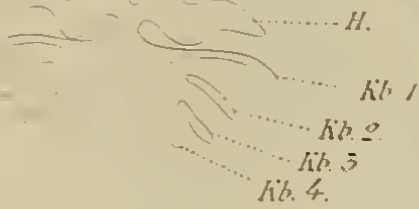


Fig. 9.



Fig. 11.

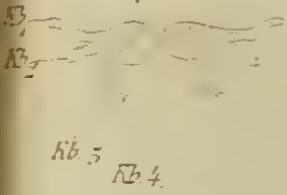


Fig. 12.

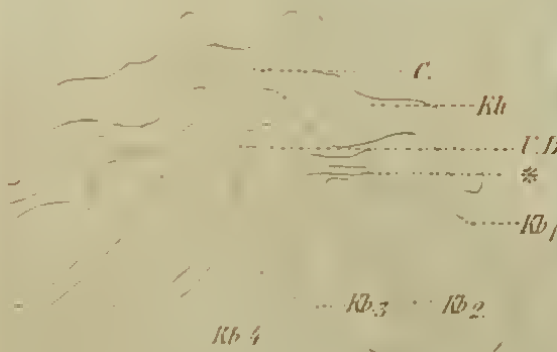


Fig. 19.



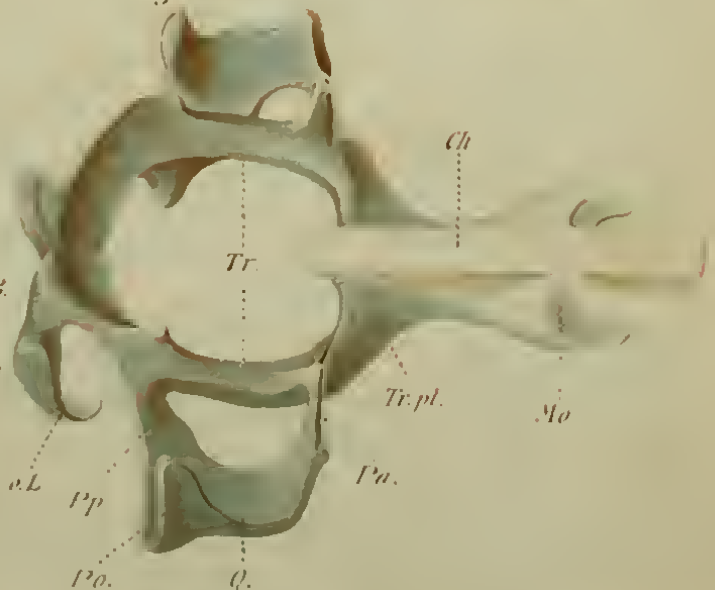
Fig. 21.



Fig. 20.



Fig. 18.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1881-1882

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Stöhr Philipp

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels. 68-103](#)