© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna

nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbelthiere.

Von

Dr. med. Otto Seydel
in Berlin.

Mit Tafel XV und XVI und 31 Figuren im Text.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Im Folgenden gebe ich eine Darstellung derjenigen Entwickelungsvorgänge am Vorderkopfe von *Echidna*, welche sich auf die Bildung der Nasenhöhle und des Mundhöhlendaches beziehen. Die Untersuchungen wurden an dem von Professor Semon gesammelten Material ausgeführt. Ich habe die betreffenden Vorgänge bis zu dem Zeitpunkte verfolgt, wo der Embryo eben das Ei verlassen hat. Zu dieser Zeit ist die Bildung des Gaumens beendet; in der Nasenhöhle sind die Muschelbildungen, allerdings noch unvollständig, angelegt. Ich gebe eine ausführliche Darstellung der Resultate meiner Untersuchungen, obwohl dieselben, wenigstens hinsichtlich der Gaumenentwickelung, in wesentlichen Punkten nicht von den Beobachtungen abweichen, wie sie von älteren und jüngeren Autoren an Embryonen der höheren Säugethiere gemacht worden sind. Ich beschränkte mich aber nicht auf die Darstellung der ontogenetischen Vorgänge bei *Echidna*, legte vielmehr den Schwerpunkt meiner Untersuchungen darauf, die Befunde bei dieser Form in Vergleichung zu stellen mit den Zuständen sowohl bei anderen Mammaliern, als auch bei den niederen Wirbelthieren. Unter Zugrundelegung der Arbeiten anderer Autoren wie durch eigene Beobachtungen glaube ich einige morphologische Fragen, die sich auf das in Betracht gezogene Gebiet beziehen, gelöst oder doch wenigstens ihrer Lösung näher gebracht zu haben. Eine ganze Reihe von Fragen stehen in engem Verbande mit der, wie sich das Jacobson'sche Organ der Säugethiere zu dem der Reptilien und Amphibien verhält. Wie entsteht die Schlauchform dieses Organs der Säugethiere? Welche Momente bedingen es, dass das Organ bei Mammaliern in den Canalis naso-palatinus, bei Sauriern und Ophidiern am Mundhöhlendache mündet, während es sich bei Cheloniern und Amphibien in die Nasenhöhle selbst öffnet? Um die Antwort auf diese Fragen geben zu können, musste das Verhalten des primären Nasenbodens, der Apertura nasalis interna und des secundären Nasenbodens bei den verschiedenen Thiergruppen in Betracht gezogen werden. In engstem Verbande mit diesen Verhältnissen erwiesen sich die Umgestaltungen, welche die seitliche Nasenrinne der Amphibien bei den höheren Wirbelthieren erfährt.

Hinsichtlich der Entwickelung der Nasenhöhle habe ich namentlich die Muschelbildungen berücksichtigt. Meine Beobachtungen an *Echidna*-Embryonen erschüttern, wie ich glaube, die bisher gültige Anschauung, dass das Maxilloturbinale der Säuger der Reptilienmuschel homolog sei. Wenn auch die Entwickelung der Siebbeinmuscheln nur in unvollständiger Weise verfolgt werden konnte, so berechtigen meines Erachtens doch meine diesbezüglichen Ergebnisse dazu, die Frage wenigstens zu discutiren, wie das Siebbeinlabyrinth der Mammalier morphologisch zu beurtheilen sei. — Der Zweck der vorliegenden Arbeit ist wesentlich der, die Anschauungen, welche ich hinsichtlich der angedeuteten Fragen gewonnen habe, darzulegen und durch Thatsachen zu stützen, wobei ich nicht nur die eigenen Beobachtungen, sondern auch die anderer Autoren verwerthe. Das Gebiet, auf welchem ich mich bewege, ist vielfach und unter den verschiedensten Gesichtspunkten bearbeitet worden; es erscheint beinahe selbstverständlich, dass sich in der Literatur neben widersprechenden auch solche Anschauungen finden, die den meinigen gleich oder doch wenigstens verwandt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind. Ich habe mich bemüht, die Beobachtungen und Reflexionen Anderer, soweit es mir überhaupt gelang, mir Kenntniss von den betreffenden Arbeiten zu verschaffen, in objektiver Weise zu berücksichtigen. Bei der Bearbeitung eines Themas wie des meinigen, an dessen Ausbau viele Hände thätig gewesen sind, kann es sich nur darum handeln, auf den Fundamenten weiter zu bauen, die von Anderen geschaffen sind, oder selbst nur darum, das Gebäude, welches jene aufgeführt haben, im Einzelnen auszugestalten.

I. Die erste Differenzirung der Nasenhöhle und des Jacobson-schen Organs bis zur Bildung des primären Nasenbodens und der Apertura nasalis interna.

(Tafel XV.)

A. Die taschenförmige Riechgrube.

Echidna-Embryo 40. Der jüngste von mir untersuchte Embryo ist auf Tafel X, Figur 40 des II. Bandes des SEMON'schen Reisewerkes abgebildet. In diesem Entwickelungsstadium ist die Ausbildung des mesodermalen Gewebes im Bereiche des Vorderkopfes schon ziemlich weit gefördert, und an letzterem sind die sogenannten Fortsatzbildungen angelegt, welche in die Gesichtsbildung eingezogen werden (vergl. Textfigur 1 und 2 und Tafelfigur 1). Die Riechgruben liegen seitlich am vorderen Kopfende und stellen

Fig. 1.

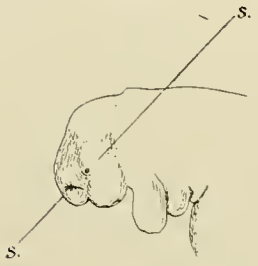


Fig. 2.

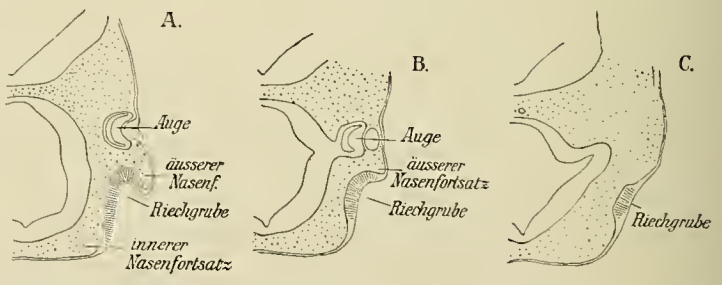


Fig. 1. Kopf von *Echidna*-Embryo 40. Kopie nach R. SEMON. *ss* Schnittrichtung.

Fig. 2. Schnitte durch die Riechgrube von *Echidna*-Embryo 40. A durch den vorderen, B durch den mittleren, C durch den hinteren Theil derselben.

flache Gruben vor, deren oberer Theil rinnen- oder taschenförmig eingesenkt ist. Der innere Nasenfortsatz erscheint als ein breiter, flacher Wulst, welcher die Riechgrube an ihrer unteren und vorderen Seite umgiebt; der Wulst setzt sich von der der Mundbucht zugekehrten Fläche continuirlich auf die Gesichtsfläche des Vorderkopfes fort. Die laterale Begrenzung der Riechgrube bildet der faltenartig nach unten und lateral vorspringende äussere Nasenfortsatz. Derselbe hängt vorn continuirlich mit dem inneren Nasenfortsatz zusammen; in seinem vorderen Theil ist er am stärksten prominent, nach hinten wird er allmählich niedriger; sein hinteres Ende grenzt sich durch eine seichte Rinne vom Oberkieferfortsatz ab. Der vordere Theil der Riechgrube ist am tiefsten eingesenkt und erhält durch den äusseren Nasenfortsatz eine laterale Wand; durch den Uebergang desselben in den inneren Nasenfortsatz ist auch eine vordere Wand der Grube angedeutet. Nach hinten fehlt eine deutliche Abgrenzung der Riechgrube; in dem Maasse, als der äussere

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nasenfortsatz nach hinten niedriger wird, wird die taschenförmige Einsenkung flacher. Wenn der Oberkieferfortsatz auch bis dicht an das hintere Ende der Riechgrube heranreicht, so ist er doch nicht an der Umgrenzung derselben betheiligt. Die seichte Rinne, welche an der lateralen Fläche des Kopfes den Oberkieferfortsatz vom äusseren Nasenfortsatz trennt, biegt hinter der Riechgrube auf das abwärts gerichtete Dach der Mundbucht um; hier springt der Oberkieferfortsatz etwas deutlicher vor, und eine scharf ausgeprägte Rinne bildet seine Grenze gegen den inneren Nasenfortsatz. Am Oberkieferfortsatz unterscheiden wir die orale Fläche, welche sich nach vorn scharf gegen den inneren Nasenfortsatz abgrenzt; seitwärts biegt dieselbe in abgerundeter Kante in die Gesichtsfläche des Oberkieferfortsatzes um. Die obere Begrenzung dieser Fläche bildet eine seichte Rinne, die hinten dicht unter dem Auge deutlich wird, schräg nach vorn und unten herabzieht, dabei die Grenze bildet zwischen Oberkieferfortsatz und äusserem Nasenfortsatz, dann hinter der Riechgrube auf das Dach der Mundbucht umbiegt.

Die ganze Riechgrube ist mit hohem Cylinderepithel ausgekleidet, welches sich von ihrer medialen Wand continuirlich auf die vom äusseren Nasenfortsatz gebildete laterale Wand fortsetzt. An den Rändern der Grube geht dieses Epithel ziemlich schnell in das ganz niedrige Epithel der Körperoberfläche über. Das primitive Riechepithel verhält sich durchaus gleichartig; irgend welche regionale Sonderung ist an ihm nicht nachweislich.

Echidna-Embryo 41. An dem etwas älteren Embryo 41 war die Schnittrichtung durch den Kopf eine so ungünstige, dass von der speciellen Verwendung der Serie abgesehen werden musste. (Die Embryonen sind in toto in Querschnittsserien zerlegt in der Weise, dass die Schnittrichtung nach dem Rumpfe orientirt wurde. In Folge dessen ist die Schnittrichtung im Kopfabschnitte der verschiedenen Embryonen von der Haltung des Kopfes abhängig und gerade für die in Frage stehenden Untersuchungen meist recht ungünstig.) Bei Embryo 41 war der Kopf stark gegen die Bauchseite geneigt, ausserdem seitwärts abgebogen, so dass die Schnittrichtung eine schräge wurde. Der Versuch, den Kopf zu modelliren, musste aufgegeben werden, weil es nicht gelang, sichere Orientirungsebenen festzustellen. Doch konnte ich wenigstens über einige Punkte genügende Klarheit erhalten.

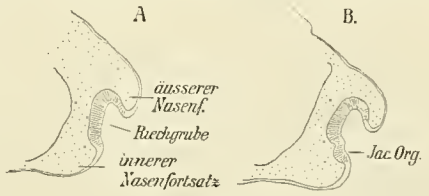


Fig. 3. Schrägschnitt durch die Nasenregion von *Echidna*-Embryo 41. A durch den vorderen Abschnitt der Riechgrube, B durch die Mitte derselben.

In ihrer allgemeinen Form zeigt die Riechgrube von Embryo 41 dasselbe Verhalten wie die von Embryo 40. Der äussere Nasenfortsatz ist etwas stärker entfaltet und in Folge dessen der taschenförmige Theil der Riechgrube tiefer eingesenkt als bei Embryo 40. Doch ist die laterale Wand der Riechgrube noch immer wesentlich niedriger als die mediale, so dass am unzerlegten Object etwa die untere Hälfte der medialen Wand frei sichtbar gewesen sein dürfte (vergl. Fig. 3). In diesem frei liegenden Theile der medialen Wand ist eine kleine, grubenartige Vertiefung aufgetreten, die, von vorn nach hinten gemessen, etwa das mittlere Drittel des unteren Abschnittes der Riechgrubenwand für sich beansprucht. Diese Grube ist die erste Anlage des Jacobson'schen Organs (Fig. 3 B *Jac. Org.*).

Das Riechepithel kleidet die ganze Riechgrube continuirlich aus und setzt sich an der medialen Wand ohne Unterbrechung in die grubenförmige Anlage des Jacobson'schen Organs fort. Es besteht also noch keine scharfe Sonderung zwischen dem Epithel der letzteren und dem der Regio olfactoria; doch ist eine solche dadurch vorbereitet, dass das Epithel auf der Höhe der wallartig prominenten Umgebung der Jacobson'schen Grube um ein weniges niedriger ist als das übrige Epithel. — Der Vergleich mit Embryo 40

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zeigt mit aller Deutlichkeit, dass das JACOBSON'sche Organ von *Echidna* sich aus dem unteren Randabschnitt der medialen Wand der primitiven Riechgrube sondert.

Auf die Uebereinstimmung, die in diesen ersten Entwickelungsvorgängen an dem peripheren Geruchsorgan bei *Echidna* und bei Reptilien (Chelonier, Saurier) besteht, sei in Kürze hingewiesen.

Die Homologie des JACOBSON'schen Organs der Amphibien mit dem der Amnioten. Bei *Echidna* und den Säugethieren überhaupt, ferner bei den Reptilien tritt die erste embryonale Anlage des JACOBSON'schen Organs von vornherein am Septum auf und behält dauernd diese Lagebeziehung. Dagegen entwickelt sich das mit Sinnesepithel ausgestattete Divertikel der urodelen Amphibien, welches von anderen Autoren und von mir als JACOBSON'sches Organ aufgefasst wird, am Boden der Nasenhöhle und erfährt im Laufe der weiteren Entwickelung eine stark lateralwärts gerichtete Verschiebung, so dass das Divertikel schliesslich lateral zur Haupthöhle gelagert ist. Es bildet dann (bei *Siredon,* bei *Triton* und *Salamandra*) einen, namentlich nach vorn gut abgegrenzten Theil der seitlichen Nasenrinne. Das Sinnesepithel des Divertikels wird von einem Olfactoriusast innervirt, der unter dem Boden des Geruchssackes hinzieht; dieser mit Sinnesepithel ausgestattete Abschnitt der seitlichen Nasenrinne besteht auch bei erwachsenen Urodelen. Ontogenetische Untersuchungen an Tritonen zeigen, dass zunächst das mit Sinnesepithel ausgestattete Divertikel am Boden der Nasenhöhle entsteht, dass sich als rückwärts gerichtete Fortsetzung desselben die seitliche Nasenrinne zunächst im Bereiche der Nasenhöhle selbst bildet, dass diese Rinnenbildung sich schliesslich kurz vor der Metamorphose durch die Apertura nasalis interna hindurch auf das Mundhöhlendach ausdehnt. Gleichzeitig entsteht der vorderste Theil der seitlichen Nasenrinne zwischen Apertura externa und JACOBSON'schem Organ, der die Thränenkanalmündung enthält.

Gegen die Auffassung, dass der mit Sinnesepithel ausgestattete Abschnitt der seitlichen Nasenrinne der Urodelen dem JACOBSON'schen Organ der übrigen Wirbelthiere homolog sei, wendet sich V. v. MIHALKOVICS (50). Er begründet seinen Einspruch mit der Lage des Divertikels entfernt von Septum und lateral zur Haupthöhle, wodurch ein Gegensatz zwischen den Urodelen einerseits, den Reptilien, Säugethieren und auch den Anuren andererseits gebildet werde. Das in der seitlichen Nasenrinne (Recessus lateralis) der Urodelen liegende Sinnesepithel erklärt MIHALKOVICS für bedeutungslos. Das Sinnesepithel soll sich allmählich aus dem Recessus lateralis auf die Haupthöhle zurückziehen, und bei diesem Vorgange könnten einzelne Reste desselben ja dort noch zurückgeblieben sein. Um diese Auffassung als eine unbegründete zu kennzeichnen, genügt der Hinweis auf die Thatsache, dass der erste Theil der seitlichen Nasenrinne, welcher in der Ontogenie der Urodelen erscheint, eben der mit Sinnesepithel ausgestattete ist, während sich der übrige Theil derselben von vornherein im Bereiche der Pars respiratoria anlegt. Die Behauptung MIHALKOVICS', dass die Riechschleimhaut im Laufe der Entwickelung aus dem Recessus lateralis sich herauszöge, entbehrt der thatsächlichen Unterlagen. — MIHALKOVICS sagt ferner: „Bei *Hyla* fand ich an der medialen Seite der Nasenhöhle zwischen eigentlicher Nasenhöhle und Recessus lateralis eine blinde Bucht ausgehen, umgeben von Drüsen, die sich nach hinten in einen blind endigenden Gang fortsetzte. Dieses Gebilde entspricht sowohl histologisch, als morphologisch dem JACOBSON'schen Organe der Säugethiere, es kann also unmöglich das wenige Riechepithel am blinden Ende des Recessus lateralis auch dasselbe sein.“ Auch dieser Einwand ist nicht stichhaltig. Die bei uns einheimischen Anuren zeigen nach BORN und nach meinen eigenen Erfahrungen im allgemeinen Verhalten der Nasenhöhle eine weitgehende Uebereinstimmung; von speciellen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Formen kann füglich abgesehen werden. Jene von MIHALKOVICS erwähnte Bucht von *Hyla* stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem unteren Blindsack der Nasenhöhle von *Rana* und anderen Anuren überein. Am vorderen Ende des letzteren und zwar an seiner medialen Wand findet sich bei *Rana* u. a. gleichfalls Sinnesepithel. Im Uebrigen ist aber

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der untere Blindsack sowie seine rückwärts gerichtete Fortsetzung in die seitliche Nasenrinne frei von Sinnesepithel. Wie MIHALKOVICS halte ich das Sinnesepithel des unteren Blindsackes von *Hyla* und von den Anuren überhaupt dem Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organes der Reptilien und Säugethiere für homolog und bezeichnete deshalb den ganzen unteren Blindsack als JACOBSON'sches Organ. Ich habe aber auch den Nachweis zu erbringen versucht, dass der untere Blindsack der Anuren dem Theile der seitlichen Nasenrinne der Urodelen homolog ist, der das JACOBSON'sche Organ enthält, und glaube damit auch bewiesen zu haben, dass das Sinnesepithel im unteren Blindsack der Anuren dem Sinnesepithel in der seitlichen Nasenrinne der Urodelen homolog ist. Meinen früheren diesbezüglichen Ausführungen habe ich nichts hinzuzufügen. — Was nun schliesslich die laterale Lage des JACOBSON'schen Organes bei Urodelen anlangt, so weisen sowohl ontogenetische Vorgänge wie auch der Zustand der Nasenhöhle bei niederen Amphibien darauf hin, dass diese abweichende Lage des Organes durch eine Verlagerung desselben bedingt ist, die ich ihrerseits wieder mit der Anpassung des Cavum nasale an den abgeplatteten Schädel der Urodelen zu erklären suchte.

Die Thatsache, dass sich bei Reptilien und bei Säugethieren das Organ in der Ontogenie am mittleren Stirnfortsatz anlegt, ist bei dem Vergleich mit Urodelen nicht zu verwerthen, weil die Organanlage bei den letzteren relativ spät auftritt. Der primäre Boden der Nasenhöhle ist hier schon gebildet, das Gebiet des mittleren Stirnfortsatzes und des äusseren Nasenfortsatzes also nicht mehr von einander zu trennen. Es ist ferner zu berücksichtigen, dass das Epithel des Cavum nasale sich im Laufe der ontogenetischen Entwickelung in mehr oder weniger hohem Maasse auf den Wandungen verschiebt, dass die relative Lage des Epithels zu seiner Unterlage sich ändert. Aus diesem Grunde kann der Ort, wo sich das JACOBSON'sche Organ anlegt, an und für sich nicht als Kriterium für die Bestimmung der Homologie verwerthet werden. Ich legte deshalb einen anderen Maassstab an. Bei Urodelen, Cheloniern, Sauriern und Ophidiern tritt die Anlage des Organes im medialen unteren Randdistrict der Regio olfactoria auf. Dass diese Randdistricte in den verschiedenen Thiergruppen homolog sind, kann wohl kaum in Zweifel gezogen werden; dabei ist es ganz gleichgültig, welche relative Lage denselben in den einzelnen Fällen innerhalb des embryonalen Cavum nasale zukommt. Wenn sich nun in diesem homologen District der Regio olfactoria allenthalben und im Princip in gleicher Weise eine grubenförmige Organanlage bildet, die sich von der übrigen Regio olfactoria sondert, so kann an der Homologie dieser Anlage in der Thierreihe nicht wohl gezweifelt werden. Nach alledem erscheinen mir die Einwände, die MIHALKOVICS gegen meine Auffassung vom JACOBSON'schen Organ der Urodelen geltend gemacht hat, nicht stichhaltig, und ich halte meine früher ausführlich dargelegten Anschauungen in allen Punkten aufrecht.

MIHALKOVICS behauptet ferner, dass der Recessus lateralis der Nasenhöhle (seitliche Nasenrinne) der Urodelen und Anuren der Kieferhöhle (Sinus maxillaris) der Säugethiere homolog sei. Ich bestreite nach wie vor diese Meinung. Weiter unten werde ich Gelegenheit haben, auf diesen Punkt ausführlicher zurückzukommen [1]).

---

1) Sehr zu meinem Bedauern sah ich mich gezwungen, mich bei der Berücksichtigung der Publicationen MIHALKOVICS' auf seine Mittheilungen auf dem Anatomen-Congress im Jahre 1896 zu beschränken. Vergebens habe ich mich bemüht, in das mir gänzlich fremde Idiom einzudringen, in welchem die unter 52 verzeichnete Arbeit abgefasst ist, so dass ich diese ausführliche Arbeit, obwohl sie mir vom Verfasser freundlichst zugesandt wurde, nicht zu berücksichtigen im Stande bin. Auch HEYMANN's Handbuch der Laryngologie, für welches M. die anatomische Bearbeitung des Cavum nasale geliefert hat (51), ist mir nicht zugänglich gewesen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

B. Das primäre Cavum nasale und das primäre Mundhöhlendach.

Echidna-Embryo 43. Die Embryonen 42 und 43 stehen in der Entwickelung des Vorderkopfes ungefähr auf gleicher Stufe; doch ist die Bildung des primären Mundhöhlendaches bei Embryo 42 weiter gefördert als bei Embryo 43, so dass ich den Befund bei letzterem zuerst vorführe. In Fig. 2 der Tafel XV gebe ich die Ansicht des Mundhöhlendaches dieses Embryos nach einem Plattenmodell. Bei der Herstellung desselben musste die Schleimhaut, welche an den Schnitten vielfach abgehoben war, unberücksichtigt bleiben.

Das primitive Mundhöhlendach bildet eine schwach concav gewölbte Fläche, welche seitlich durch die Oberkieferfortsätze flankirt wird. Von unten her gesehen, endet jeder derselben mit einer abgerundeten Spitze, und seine orale Fläche liegt in einem etwas tieferen Niveau als das übrige Mundhöhlendach. Diese Fläche ist durch eine längsverlaufende, leicht muldenförmige Einsenkung ausgezeichnet, so dass man an ihr einen lateralen Theil unterscheiden kann, welcher sich nach aussen und oben in abgerundeter Kante

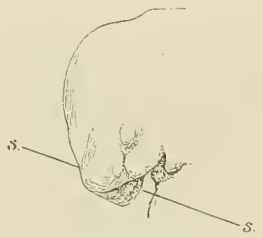


Fig. 4. Kopf von *Echidna*-Embryo 43. Kopie nach R. Semon. *ss* Schnittrichtung der Fig. 5.

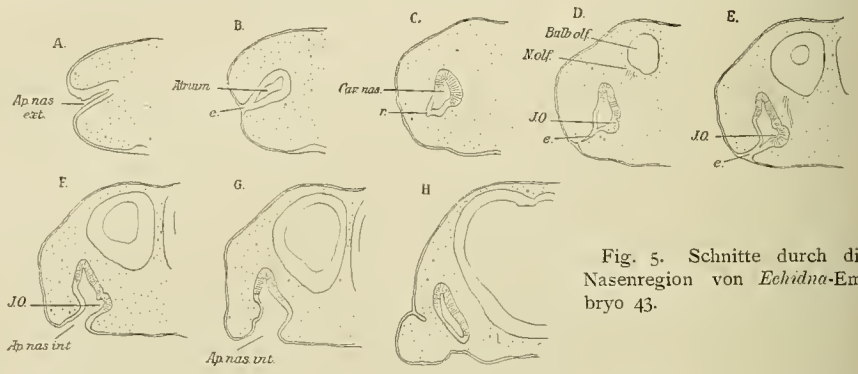


Fig. 5. Schnitte durch die Nasenregion von *Echidna*-Embryo 43.

in die Gesichtsfläche des Oberkieferfortsatzes fortsetzt, und einen medialen, der wiederum mit einer abgerundeten Kante sich gegen „das Gaumenfeld", d. h. den zwischen beiden Oberkieferfortsätzen liegenden Theil des Mundhöhlendaches abgrenzt. Das Gaumenfeld wird nach vorn undeutlich gegen den Gesichtstheil des Stirnfortsatzes durch eine ganz leichte, quergestellte Erhebung abgegrenzt, die als Zwischenkieferwulst bezeichnet sei. — Im Bereiche des Gaumenfeldes, den vorderen Enden der Oberkieferfortsätze medianwärts angeschlossen, liegen die Aperturae internae als auffallend weite, längsovale Oeffnungen. Die Oberkieferfortsätze reichen so weit nach vorn, dass sie die Löcher mindestens in ihrer hinteren Hälfte lateralwärts begrenzen. Die Aperturae nasales externae liegen als langgestreckte, schlitzförmige Oeffnungen an der lateralen unteren Fläche des Vorderkopfes. Jede derselben setzt sich rückwärts in eine seichte Rinne fort, welche, gerade nach hinten verlaufend, bis zum vorderen Rande des entsprechenden inneren Nasenloches zu verfolgen ist (Taf. XV, Fig. 2, *b*). Das äussere Nasenloch, welches, dem abgerundeten vorderen Kopfende entsprechend, schräg von vorn und medial nach hinten und lateral gestellt ist, wird an seiner medialen Seite durch eine leichte Wulstung begrenzt, welche weiter rückwärts auch die rinnenförmige Verlängerung derselben medianwärts begleitet und sich ohne Unterbrechung in die mediale wulstige Umrandung der Apertura nasalis interna fortsetzt. Diese ganze, jetzt noch einheitliche, wulstige Erhebung entspricht dem inneren Nasenfortsatz (Taf. XV, Fig. 2, *a*). Jetzt schon sind an derselben zwei Abschnitte unterscheidbar: ein vorderer, welcher der Gesichtsfläche des Stirnfortsatzes angehört und das äussere Nasenloch begrenzen hilft;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ferner ein hinterer, der im Bereiche des Gaumenfeldes die Apertura interna umzieht. Beide Theile stossen im Gebiete der Rinne, welche das äussere mit dem inneren Nasenloch verbindet, in medianwärts offenem Winkel zusammen. Vorn geht der innere Nasenfortsatz continuirlich in den äusseren über; letzterer bildet einen breiten, flachen Wulst, der das äussere Nasenloch sowie seine rinnenförmige Fortsetzung an der lateralen Seite begrenzt und weiter rückwärts durch eine deutliche Furche von der Gesichtsfläche des Oberkieferfortsatzes abgegrenzt ist.

Ueber die Configuration der Nasenhöhle geben die Abbildungen von Schnitten in der Textfigur 5 Aufschluss. Von der Apertura externa aus gelangt man zunächst in einen ganz kurzen Kanal, der auf den Schnitten sich als ein enger Spaltraum darstellt, dessen längster Durchmesser schräg von oben und medial nach unten und lateral gestellt ist. Die Wandungen desselben tragen indifferentes Epithel, welches lateralwärts durch eine Epithelbrücke mit der Epidermis in Verbindung steht (*e* Textfigur 5 B). Dieser Theil der Nasenhöhle ist das Atrium. Dasselbe geht rückwärts allmählich in die eigentliche Nasenhöhle über, wobei die schräge Einstellung des längsten Durchmessers in die verticale und weiterhin in eine schräg von oben und lateral nach unten und medial geneigte übergeht. Die beiderseitigen Nasenhöhlen sind zur Medianebene so gestellt, dass sie nach hinten divergiren. — Der grössere obere Theil der medialen Wand trägt Sinnesepithel, welches sich über das ganz schmale Dach auf die kleinere obere Partie der lateralen Wand fortsetzt. An der medialen Wand, und zwar in ihrem unteren Drittel, und im vorderen Theil der eigentlichen Nasenhöhle liegt das Jacobson'sche Organ in Form einer länglichen Grube, welche direct an den unteren Rand des Riechepithels angeschlossen ist. Die übrig bleibenden Theile der Wandung sind mit indifferentem Epithel bekleidet. Der Boden des Cavum nasale ist nur kurz und enthält die weite Apertura interna; doch setzt sich die Nasenhöhle über dieselbe hinaus in einer kurzen Nische nach hinten fort (Textfigur 5 H). Die Grube des Jacobson'schen Organes liegt noch mit ihrem hinteren Ende oberhalb der Oeffnung im Nasenboden (Textfigur 5 F).

Es bereitet keine Schwierigkeiten, dieses Entwickelungsstadium mit den jüngeren in Verbindung zu bringen. Unter starker Vermehrung des mesodermalen Gewebes hat sich die Schnauzenregion des Vorderkopfes stärker nach vorn entfaltet. Der äussere Nasenfortsatz ist in seiner ganzen Länge nach unten vorgewachsen und bildet nunmehr eine complete laterale Wand für die Riechgrube. An der Bildung der letzteren betheiligt sich jetzt aber auch der Oberkieferfortsatz. Bei den jüngeren Embryonen reichte seine Spitze von hinten her nur bis dicht an die Riechgrube heran; mit seiner Entfaltung ist er in die hintere und laterale Umwandung der Nasenhöhle einbezogen worden und hat damit gleichzeitig eine Beziehung zu dem spaltförmigen Zugang zur Riechgrube gewonnen. — Bei Embryo 40 war die der Riechgrube zugekehrte Fläche des äusseren Nasenfortsatzes in ganzer Ausdehnung mit Riechepithel überkleidet; bei Embryo 43 ist die laterale Wand in ihrer grösseren unteren Partie mit indifferentem Epithel überzogen. Das letztere trifft in geringerem Maasse auch für die mediale Wand zu. Hieraus ergiebt sich, dass mit der tieferen Einsenkung der Riechgrube, die zum Theil jedenfalls durch ein Vorwachsen ihrer Umrandung bedingt ist, indifferentes Epithel in die Wandung derselben einbezogen worden ist. — Durch die bisher berücksichtigten Vorgänge wird die Riechgrube in eine Tasche übergeführt, welche sich mit einem annähernd sagittal gestellten Spalt nach unten und lateralwärts öffnet. Der Abschluss dieser Tasche zu einem in seitlicher Richtung stark abgeplatteten Rohre erfolgt nun in der Weise, dass die einander zugekehrten Ränder des spaltförmigen Zuganges zu der Tasche mit einander zur Bildung des primären Nasenbodens verschmelzen. An diesem Vorgang ist ausschliesslich der äussere und der innere Nasenfortsatz betheiligt. Der Oberkieferfortsatz reicht nicht so weit nach vorn, dass er bei der Bildung des Bodens in Frage kommen könnte. Der Verschmelzungsprocess beginnt im vorderen Gebiet der primitiven Riechgrube und schreitet von hier

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zunächst nach hinten fort. Die bildlichen Darstellungen der Textfigur 5 verdeutlichen den Vorgang. Der untere Rand des äusseren Nasenfortsatzes legt sich an die entsprechende Partie des inneren Nasenfortsatzes an; an der Nahtstelle bleibt für kurze Zeit eine Zellbrücke (*e*) bestehen, welche das Epithel der Nasenhöhle mit dem des Mundhöhlendaches verbindet und welche allmählich schwindet. Eine leichte furchenförmige Einziehung des Nasenbodens (r, Textfigur 5 C) bezeichnet weiterhin die Verschlussstelle. In Textfigur 5 C ist die Bodenbildung vollendet; in der Figur D finden sich noch Reste der Epithelbrücke, welche in der folgenden Figur E noch in ganzer Ausdehnung erhalten ist. Das hintere Ende des spaltförmigen Zuganges bleibt als Communicationsöffnung zwischen Nasen- und Mundhöhle erhalten. Die in Textfigur 5 F und G dargestellten Schnitte gehen durch diesen Abschnitt der Nasenhöhle. — Die Bildung des primären Nasenbodens schreitet aber von dem eben bezeichneten Punkte aus auch nach vorn fort. Mit dem Vorwachsen der Schnauzengegend erfährt die taschenförmige primitive Riechgrube eine rinnenförmige Verlängerung nach vorn, welche von den verlängerten Nasenfortsätzen umgeben, und in die indifferentes Epithel einbezogen wird. Diese rinnenförmige Verlängerung der Riechgrube schliesst sich durch die nach vorn fortschreitende Verschmelzung der Ränder der Nasenfortsätze zu einem Rohre ab, welches sich als Atrium an die eigentliche Nasenhöhle angliedert. Textfigur 5 A geht durch die Apertura externa, Figur B trifft den eben gebildeten Boden des Atriums. — Am Relief des Mundhöhlendaches wird die Nahtstelle des primären Nasenbodens durch die Rinne (*b* Taf. XV, Fig. 2) markirt, welche das äussere mit dem inneren Nasenloch verbindet.

Embryo 42. Bei Embryo 42 ist die Bildung des primären Nasenbodens beendigt. In Fig. 3, Taf. XV gebe ich eine Ansicht des Mundhöhlendaches nach einem Plattenmodell.

Das schwach concav gewölbte Gaumenfeld wird seitlich durch die Oberkieferfortsätze begrenzt, welche im Vergleich zu Embryo 43 verbreitert erscheinen und vorn mit quer gestelltem Rande enden. Wie die Schnittbilder der Textfigur 7 zeigen, liegt ihre orale Fläche nur wenig tiefer als das Gaumenfeld. Im Uebrigen zeigen sich keine nennenswerthen Veränderungen an den Oberkieferfortsätzen. Nach vorn wird das Gaumenfeld durch den Zwischenkieferwulst begrenzt, der zwar noch immer wenig stark vorspringt, aber sich doch viel deutlicher ausprägt als bei Embryo 43. Er bildet einen ganz schwach gekrümmten, rückwärts offenen Bogen, der so angeordnet ist, dass er die vorderen Enden der Oberkieferfortsätze mit einander verbindet; doch wird er durch deutliche Furchen von den letzteren abgegrenzt. In den Ecken, welche durch das Zusammentreffen des Zwischenkieferwulstes mit den vorderen Enden der Oberkieferfortsätze gebildet werden, liegen die Apertura internae; sie stellen sich hier als ganz enge, spaltförmige Löcher dar, welche den vorderen Enden der Oberkieferfortsätze anliegen, so dass diese ihre laterale Begrenzung bilden. Ihre vordere Umrandung wird durch die Verbindung des Zwischenkieferwulstes mit der Spitze des Oberkieferfortsatzes gebildet. An ihrer medialen Seite werden sie durch eine nur schmale, wallartige Erhebung des Gaumenfeldes umsäumt, welche sich vorn an das laterale Ende des Zwischenkieferwulstes anschliesst und rückwärts noch über die Apertura interna hinaus verfolgbar ist. — Der vor dem Zwischenkieferwulst gelegene Theil des Vorderkopfes trägt seitlich die äusseren Nasenöffnungen. Jede derselben hat die Form eines nach unten und lateral sehenden Schlitzes, welcher an seiner medialen, vorderen und lateralen Seite

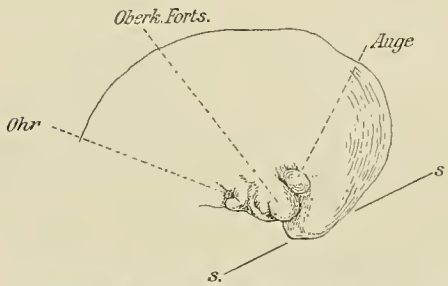


Fig. 6. Kopf von *Echidna*-Embryo 42. Copie nach R. Semon. *ss* Schnittrichtung der Fig. 7.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in ähnlicher Weise wie früher durch die nüsternartig vorspringenden Nasenfortsätze umgeben wird. Nach hinten schliesst sich an die schlitzförmige Oeffnung eine Rinne an, welche gegen die Vereinigungsstelle des Oberkieferfortsatzes mit dem Zwischenkieferwulst ausläuft.

Ein wesentlicher Fortschritt in der Entwickelung des primitiven Mundhöhlendaches bei Embryo 42 gegenüber Embryo 43 liegt in der schärferen Ausprägung des Zwischenkieferwulstes. Das Gaumenfeld erhält hierdurch eine deutlich markirte vordere Abgrenzung. Ferner wird durch die laterale Ausdehnung des Zwischenkieferwulstes die Einheitlichkeit des inneren Nasenfortsatzes gestört. Der letztere setzt sich bei Embryo 43 als ein ununterbrochener Wulst vom äusseren bis zum inneren Nasenloch fort. Nunmehr wird durch den Zwischenkieferwulst sein Gesichtstheil von dem Gaumentheil getrennt. Vielleicht hat sich der Oberkieferfortsatz auch noch weiter nach vorn ausgedehnt, jedenfalls ragt das seitliche Ende des Zwischen-

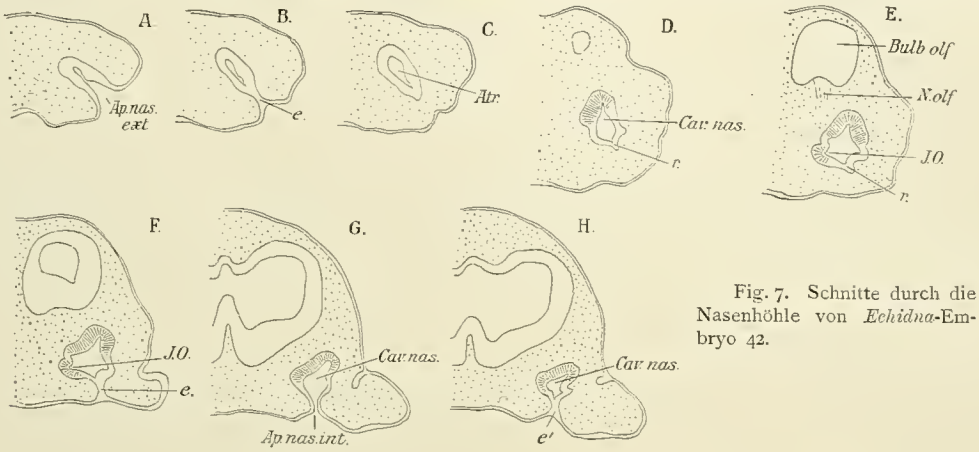


Fig. 7. Schnitte durch die Nasenhöhle von *Echidna*-Embryo 42.

kieferwulstes bis an das vordere Ende des Oberkieferfortsatzes heran, so dass bei Berücksichtigung dieses Entwickelungsstadiums allein der Eindruck erweckt wird, als sei die Scheidung zwischen Apertura nasalis externa und interna durch Verschmelzung der Spitze des Oberkieferfortsatzes mit dem mittleren Stirnfortsatz zu Stande gekommen. Der Zwischenkieferwulst und die beiderseitigen Oberkieferfortsätze bilden nunmehr für das Gaumenfeld eine Umrahmung, welche als Gaumenrand bezeichnet sei.

Die innere Configuration der Nasenhöhle zeigt im Vergleich zu Embryo 43 im Allgemeinen keine wesentlichen Veränderungen. Doch sind die dort eingeleiteten Vorgänge weiter geführt. Das Atrium ist etwas länger geworden. Mit dem Auswachsen des Schnauzentheiles nach vorn wird auch die schlitzförmige Apertura nasalis externa nach vorn ausgezogen; die Oeffnung würde grösser werden, wenn sich nicht gleichzeitig, von hinten nach vorn fortschreitend, die Schliessung derselben durch Verlöthung der unteren Ränder des äusseren und inneren Nasenfortsatzes vollzöge. Es wird also in diesem Entwickelungsstadium die äussere Nasenöffnung continuirlich neu gebildet. Mit dem Vorwachsen des Vorderkopfes verlängert sich die Oeffnung nach vorn, wobei immer neu gebildete Theile in ihre Umgrenzung einbezogen werden; dabei wird sie in gleichem Maasse von hinten her verlegt. Textfigur 7 A zeigt einen Schnitt durch die Apertura externa, B demonstrirt die Verklebung ihrer Ränder, wobei eine Epithelbrücke (*e*) zunächst erhalten bleibt. In Figur C ist die Epithelbrücke geschwunden und damit die Bildung des kanalförmigen Atriums beendet. Im Bereiche des eigentlichen Cavum nasale ist die Bildung des primären Bodens weiter geführt als bei Embryo 43. In den Textfiguren 7 D und E deutet die leichte rinnenförmige Einziehung des Bodens (*r*), in der folgenden Figur F die brückenartige Verbindung zwischen dem Epithel des Nasenbodens und dem des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mundhöhlendaches (*e*) die Verschlussstelle an. Textfigur 7 G bietet einen Schnitt durch die enge Apertura interna. Der Schnitt H ist durch das hintere nischenförmige Ende des Cavum nasale gelegt. Auch hier findet sich eine auf wenigen Schnitten nachweisliche Zellbrücke (e^1), die das Epithel des Nasenbodens mit dem des Mundhöhlendaches verbindet. Dieser Befund weist darauf hin, dass der Boden für das hintere nischenförmige Ende der Nasenhöhle dadurch verlängert wird, dass der medianwärts sehende Rand des Oberkieferfortsatzes mit dem gegenüberliegenden Theile des inneren Nasenfortsatzes verschmilzt unter theilweiser Verlegung des spaltförmigen Zuganges zur taschenförmigen Riechgrube.

Das Jacobson'sche Organ liegt wie früher als eine längliche Grube an der medialen Wand der Nasenhöhle. Zwischen dem unteren Rande der Regio olfactoria und dem Sinnesepithel des Jacobson'schen Organes ist jetzt ein schmaler Streifen indifferenten Epithels eingeschoben und damit die Sonderung der Organanlage von jener vollzogen. Bei Embryo 43 (vergl. Textfigur 5 F) lag das hintere Ende des Jacobson'schen Organes noch oberhalb der noch nicht fertig gebildeten Apertura nasalis interna; bei Embryo 42 findet es sich dagegen in seiner ganzen Länge oberhalb des primären Bodens der Nasenhöhle (vergl. Textfigur 7 E und F) und besitzt keine Beziehung zur Apertura interna.

Auffallend ist die so überaus geringe Weite der inneren Nasenöffnungen bei Embryo 42 im Gegensatz zu der geräumigen Lichtung derselben bei Embryo 43. An den Präparaten von Embryo 43 fanden sich vielfach Ablösungen und Faltungen des Epithels, so dass Schrumpfungen des Objectes nicht ausgeschlossen werden können. Es wäre wohl möglich, dass das weite Klaffen der Aperturae nasales internae durch solche bedingt ist. Dagegen ist Embryo 42 vorzüglich conservirt, so dass die bei ihm gefundenen Verhältnisse wohl als typische angesehen werden können.

Die Bildung des primären Cavum nasale und des primitiven Gaumens bei *Echidna* und den Säugethieren überhaupt. Aus den Befunden an den bisher berücksichtigten *Echidna*-Embryonen gewinnt man folgende Vorstellung über die Entstehung des primären Cavum nasale. — Die anfänglich wohl flache primäre Riechgrube wird durch das Auswachsen des äusseren Nasenfortsatzes in eine taschenförmige Einsenkung übergeführt. Die laterale Wand der Tasche bildet zunächst allein der äussere Nasenfortsatz. Später schiebt sich der Oberkieferfortsatz nach vorn vor und betheiligt sich an der Bildung derselben. Die Tasche, welche anfänglich nach hinten rinnenförmig auslief, erhält hiermit einen hinteren Abschluss. Bei der Vertiefung der Tasche wird indifferentes Epithel in die Wandung derselben einbezogen. Mit der Verlängerung des Kopfes nach vorn bildet sich eine leichte rinnenförmige Fortsetzung der taschenförmigen Riechgrube aus, die von den beiden Nasenfortsätzen umgrenzt und mit indifferentem Epithel ausgekleidet ist. Der spaltförmige Zugang in die Tasche öffnet sich nach unten und lateral-, das vordere Ende mehr lateral-, das hintere mehr abwärts. — Der Boden für die primitive Nasenhöhle wird von zwei Punkten aus durch Verlegung der spaltförmigen Oeffnung der Tasche gebildet. An einer Stelle, welche in der Nähe des vorderen Endes der Tasche liegt, verschmilzt der untere Rand des äusseren mit dem gegenüberliegenden Rande des inneren Nasenfortsatzes. Von hier aus schreitet die Verschmelzung sowohl nach hinten als nach vorn fort. So erhält die taschenförmige Riechgrube einen Boden (primärer Boden des Cavum nasale), und es schliesst sich die vordere rinnenartige Verlängerung derselben zu einem Kanal ab, dem Atrium. — Ausserdem vollzieht sich eine Verlegung des hinteren Endes des spaltförmigen Zuganges in die taschenförmige Riechgrube, indem, von hinten nach vorn fortschreitend, der untere Rand des inneren Nasenfortsatzes mit dem gegenüberliegenden Theile des Oberkieferfortsatzes verschmilzt. Dieser hintere Abschnitt des primitiven Bodens der Nasenhöhle lässt die Lamina terminalis (Zuckerkandl) hervorgehen, und wir bezeichnen ihn deshalb als „Anlage der Schlussplatte". Zwischen der letzteren, die nur eine geringe Längsausdehnung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erreicht, und dem primitiven Boden s. s. bleibt ein Rest des spaltförmigen Zuganges als eine kurze, enge Oeffnung erhalten, welche die Apertura nasalis interna darstellt. Ausserdem bleibt das vordere Ende des spaltförmigen Zuganges als Anlage des äusseren Nasenloches bestehen.

Die Art und Weise, wie sich nach Obigem bei *Echidna* der primäre Boden der Nasenhöhle und die Apertura interna bilden, zeigt sich verschieden von dem entsprechenden Entwickelungsvorgange bei den höheren Säugethieren. Nach den Untersuchungen von Hochstetter (28, 29, *Lepus, Felis*), Keibel (33, *Felis, Cavia, Sus, Homo*) und Tiemann (82, *Lepus, Ovis, Sus, Bos, Canis, Vespertilio*) erhält die taschenförmig eingesenkte Riechgrube in der Weise einen geschlossenen Boden, dass der innere und äussere Nasenfortsatz, mit ihren unteren Rändern von hinten nach vorn fortschreitend, mit einander verschmelzen. Nur das vorderste Ende des Eingangsspaltes bleibt als äusseres Nasenloch erhalten. Die Nasenhöhle besitzt nunmehr die Form eines nach vorn offenen Blindsackes. Im Boden desselben erfolgt secundär der Durchbruch der Apertura nasalis interna. Leider machen die genannten Autoren keine specielle Angabe darüber, wie sich der Oberkieferfortsatz zu der secundär gebildeten inneren Nasenöffnung verhält. Aus den Figuren, die Tiemann giebt (82, Tafel, Fig. 8 und 9), möchte ich den Schluss ziehen, dass der Oberkieferfortsatz bei den höheren Säugethieren frühzeitig nach vorn vorwächst, so dass er das eben durchbrechende innere Nasenloch lateralwärts begrenzen hilft. Auch der Frontalschnitt, den Mihalkovics in Fig. 16 (52, p. 56) abbildet, und der, wenn ich ihn richtig deute, durch die Apertura interna gelegt ist, zeigt die Betheiligung des Oberkieferfortsatzes an der Bildung des seitlichen Randes der Oeffnung. Ist das wirklich der Fall, so würden sich die Abweichungen in der Bildung der Apertura interna der Säugethiere gegenüber der bei *Echidna* ohne weiteres als cänogenetische Abänderungen ergeben. Ich meine daher, dass Keibel (33) mit vollem Recht aussagt, dass der secundäre Durchbruch der Apertura interna bei den höheren Säugethieren ein Vorgang von untergeordneter Bedeutung sei. Jedenfalls geht aus den Beobachtungen von Hochstetter, Keibel und Tiemann mit Sicherheit hervor, dass der primitive Boden der Nasenhöhle (vor der Apertura interna) in der gleichen Weise wie bei *Echidna* durch Verschmelzung der unteren Ränder des äusseren und des inneren Nasenfortsatzes, also ohne jede Betheiligung des Oberkieferfortsatzes gebildet wird.

Was die Anlage der Schlussplatte bei den höheren Säugethieren anlangt, so geben die eben citirten Arbeiten über die Entwickelung derselben keinen Aufschluss. Doch sei auf die Angabe von Dursy (5, p. 155) verwiesen, nach welcher bei *Bos taurus* die Anlage der Lamina terminalis durch eine Verlegung des hinteren Endes der Apertura nasalis interna zu Stande kommt.

Nach den Beobachtungen von Born, denen sich auch Keibel anschliesst, und die ich gleichfalls bestätigen kann, erhält bei Sauriern (*Lacerta*, 5) und Ophidiern (*Tropidonotus*, 6) die taschenförmig eingesenkte Riechgrube einen Boden gleichfalls durch Verschmelzung der unteren Ränder des äusseren und inneren Nasenfortsatzes; das hintere Ende des spaltförmigen Zuganges bleibt als Apertura nasalis interna erhalten, an deren lateraler Begrenzung der Oberkieferfortsatz betheiligt ist. Zu der Bildung einer Schlussplatte kommt es bei den Reptilien nicht; der Boden für das hintere nischenförmige Ende der Nasenhöhle wird durch eine nach hinten gerichtete Ausbuchtung des Cavum nasale gebildet. Der hintere Rand der Apertura interna der Embryonen entspricht bei erwachsenen Sauriern und Ophidiern dem vorderen freien Rande des Bodens der hinteren Nasennische; er entspricht ferner dem hinteren Rande der Amphibienchoane. Da bei Mammaliern die Schlussplattenanlage durch eine partielle Verlegung der Apertura nasalis interna entsteht, so ergiebt sich, dass der vordere freie Rand der Schlussplatte nicht der hinteren Umrandung der Apertura nasalis interna der Reptilien und Amphibien homolog ist. Demgemäss entspricht auch die Oeffnung im Boden der Nasenhöhle, wie sie *Echidna*-Embryo 42, zeigt nicht genau der Apertura nasalis interna, wie sie in der Ontogenie der Saurier und Ophidier, ferner der Anuren und Urodelen auftritt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Relief, welches am Vorderkopfe von *Echidna*-Embryonen durch die Verschmelzung des inneren und äusseren Nasenfortsatzes entstand, verwischt sich nun schnell, und zwar wirken zwei Factoren dabei zusammen. Einmal schiebt sich der Oberkieferfortsatz so weit vor, dass er schliesslich fast die ganze laterale Wand der Apertura interna bildet. Der andere Factor ist die Ausbildung des Zwischenkieferwulstes. Letzterer entsteht im Bereiche des mittleren Stirnfortsatzes, an der Grenze zwischen Gaumen und Gesichtsfläche desselben. Er dehnt sich so weit lateralwärts aus, dass der gerade vor der Apertura interna gelegene Theil des inneren Nasenfortsatzes in ihn aufgenommen wird. Oben drückte ich dies Verhältniss so aus, dass der mediale Nasenfortsatz durch den Zwischenkieferwulst in zwei Theile, einen extra- und einen intraoralen, zerlegt werde. Die lateralen Enden des Zwischenkieferwulstes und die Spitzen der Oberkieferfortsätze rücken nun gegen einander bis zur Berührung und drängen so den äusseren Nasenfortsatz von der Apertura nasalis interna ab. Letzterer verbleibt der Gesichtsfläche. Untersucht man ein solches Entwickelungsstadium, ohne die jüngeren zu kennen, so erhält man in der That den Eindruck, dass der primäre Nasenboden durch Verschmelzung des Oberkieferfortsatzes mit dem medialen Nasenfortsatz gebildet werde. Den gleichen Vorgang, wie ich ihn für *Echidna* beschrieben, beobachtete Keibel (33) an seinem Material; man wird also wohl nicht mit der Annahme fehl gehen, dass sich allenthalben in der Säugethierreihe die gleichen Umgestaltungen am Mundhöhlendache abspielen. — Wie die folgenden Beobachtungen an Embryonen von *Echidna* lehren, lässt der Zwischenkieferwulst im Verein mit den vorderen Enden der Oberkieferfortsätze die obere Begrenzung des Mundspaltes hervorgehen. Nach den Angaben von Born (5, 6) und Keibel (33) besteht auch in dieser Beziehung eine Uebereinstimmung zwischen Mammaliern und Saurier-Ophidiern.

Das primäre Cavum nasale der *Echidna*-Embryonen im Vergleich zur Nasenhöhle der Amphibien. Das Entwickelungsstadium der Nasenhöhle, welches *Echidna*-Embryo 42 bietet, ist insofern von Interesse, als das Cavum nasale und das Mundhöhlendach in den Grundzügen ihres Verhaltens mit den Zuständen bei den niederen Amphibien übereinstimmen. An dem gesammten Cavum nasale lässt sich das Atrium und die eigentliche Nasenhöhle unterscheiden. Ersteres ist nur kurz und öffnet sich mit dem äusseren Nasenloch an der Seite des Vorderkopfes nach unten und lateral, in ähnlicher Weise wie bei *Proteus* und *Siren*. Die eigentliche Nasenhöhle geht nach vorn allmählich in das Atrium über, ist nach hinten nischenförmig ausgebuchtet und besitzt einen Boden, der sie von der Mundhöhle scheidet. Eine schlitzförmige Oeffnung im Boden, die dicht vor dem hinteren Ende des Geruchssackes liegt, bedingt die Verbindung mit dem Cavum oris. Im eigentlichen Cavum nasale lässt sich die Regio olfactoria, die Regio respiratoria und das Jacobson'sche Organ unterscheiden. Erstgenannte nimmt den oberen Theil des Geruchssackes für sich in Anspruch; der untere Theil desselben fällt der Regio respiratoria zu. Das Jacobson'sche Organ bildet ein grubenförmiges Divertikel der Nasenhöhle. Es liegt vor der Apertura nasalis interna und besitzt noch keine Beziehung zu derselben; es gehört bei seiner Lage dicht über dem Nasenboden bereits der Regio respiratoria an. In allen diesen Punkten stimmt das Cavum nasale von *Echidna*-Embryo 42 mit dem der niederen Amphibien überein (*Siren*, *Siredon*, Larven von Urodelen). Doch machen sich auf der anderen Seite schon in diesem frühen Entwickelungsstadium von *Echidna* ganz charakteristische Eigenthümlichkeiten in der Form der Nasenhöhle geltend. Bei *Proteus*, *Menobranchus*, *Siren* und einigen Larven von Urodelen bildet die Nasenhöhle einen ungefähr cylindrischen Schlauch; bereits bei *Siredon* und älteren Urodelenlarven nimmt sie die Form eines im Allgemeinen quergestellten Spaltraumes an. Demgegenüber tritt das Cavum nasale von *Echidna* von vornherein als ein im Allgemeinen vertical gestellter Spaltraum auf, dessen querer Durchmesser gegen den senkrechten erheblich zurücktritt. Auch in dieser Hinsicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stimmt die embryonale Nasenhöhle der Säugethiere mit der der Reptilien überein. Mit der Form der embryonalen Nasenhöhle bringe ich nun die weitere Thatsache in ursächlichen Zusammenhang, dass bei Säugethieren der mediale untere Rand der Regio olfactoria und dementsprechend auch die Anlage des JACOBSON'schen Organes von vornherein an der medialen Wand des Cavum gelegen ist. Bei *Proteus, Menobranchus, Siren* und ebenso bei jungen Larven von Urodelen liegt der mediale untere Rand der Riechschleimhaut am Boden der Nasenhöhle; dementsprechend ist die Oeffnung des JACOBSON'schen Organes bei *Siren*, ferner die Anlage desselben bei Urodelenlarven gleichfalls bodenständig. Aus der Lage des Organes am Septum bei Säugethieren, ferner aus dem Ort der Entstehung desselben bei letzteren und Reptilien leitet sich die gewohnheitsmässige Vorstellung her, dass auch in der phylogenetischen Entwickelung das Organ an der medialen Nasenwand entstanden sei. Zieht man aber die eben erwähnten Verhältnisse in der Nasenhöhle der niederen Amphibien in Betracht, so kann man den Gedanken nicht von der Hand weisen, dass in der Phylogenie die erste Anlage des Organes am Boden des Cavum nasale erfolgt sei, und dass sich von dieser indifferenten Lage aus durch Verschiebungen, die in engem Verbande stehen mit der Art und Weise der Ausgestaltung des Cavum nasale, die verschiedenen extremen Lagen des Organes bei den Wirbelthieren entwickelt haben. Der mittlere Stirnfortsatz kann ja in der Ontogenie der Amphibien sehr wohl an der Bildung des Nasenhöhlenbodens betheiligt sein. Ein Blick auf die Textfiguren 5 und 7 zeigt, dass das auch bei *Echidna*, allerdings in sehr geringem Grade, für den primären Boden der Fall ist. Wenn nun bei Reptilien und Mammaliern die Anlage des Organes von vornherein an der septalen Wand erfolgt, so erklärt sich das durch die von Beginn an auftretende Entfaltung des Geruchsorganes im verticalen Durchmesser, durch welche der untere Randdistrict der Regio olfactoria an der medialen Wand verbleibt.

Bereits bei Amphibien dehnt sich in ähnlicher Weise, wie bei den in Rede stehenden *Echidna*-Embryonen, die Nasenhöhle hinter der Apertura interna nischenförmig aus. Der Boden dieser Nische kann als erste Andeutung einer Lamina terminalis aufgefasst werden. Aber während bei Amphibien der vordere freie Rand dieses Bodens dem hinteren Rande der Apertura interna entspricht, ist das bei Säugethieren nicht der Fall; vielmehr vergrössert sich hier der Boden auf Kosten der Apertura interna. — Von der partiellen Verlegung abgesehen, verhalten sich die inneren Nasenöffnungen bei *Echidna*-Embryo 42 wie bei niederen Amphibien; wie bei diesen stellen sie sich als kleine, längliche Oeffnungen dar, die am Mundhöhlendach weit vorn und in grossem Abstande von einander liegen.

Man könnte das Entwickelungsstadium der Nasenhöhle, welches bei *Echidna*-Embryo 42 erreicht ist, füglich als Perennibranchiatenstadium bezeichnen; wobei indessen festzuhalten ist, dass jetzt schon in der Form des Cavum nasale als vertical gestellter Spalt, in der medialen Lagerung des JACOBSON'schen Organes und in der partiellen Verlegung der Apertura interna charakteristische Abweichungen bestehen.

II. Die Entwickelung des secundären Gaumens.

Echidna-Embryo 43*. Der nächst ältere Embryo, den ich untersuchte, ist im SEMON'schen Werk nicht abgebildet; die Schnittserie trägt die Signatur: „älter als Embryo 43". Ich bezeichne diesen Embryo im Folgenden als Embryo 43*.

Das Relief des Gaumens ist hier, dem letztbesprochenen Embryo gegenüber, erheblich weiter ausgestaltet. Die wichtigste Veränderung die sich vollzogen hat, besteht darin, dass sich die Theile, welche den Kieferrand bilden, stark nach abwärts entfaltet haben. Betrachtet man das Mundhöhlendach von unten,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wie es in Fig. 4, Taf. XV, dargestellt ist, so erscheint das Gaumenfeld eingesenkt und von den Prominenzen der Oberkieferfortsätze und des Zwischenkieferwulstes wallartig umgeben. Die inneren Nasenöffnungen haben an Umfang gewonnen. Das Abwärtswachsen des Gaumenrandes führt zu einer Veränderung der Stellung und Form der Oeffnungen. Hand in Hand hiermit gehen weitere Differenzirungen am primitiven Mundhöhlendach.

Die Oberkieferfortsätze sind in ihrer ganzen Breite abwärts gewachsen und überragen im vorliegenden Stadium das Gaumenfeld, welches sie zwischen sich fassen, um ein Erhebliches. Durch diese abwärts gerichtete Entfaltung der Oberkieferfortsätze bildet sich an jedem derselben eine medianwärts sehende Fläche aus, welche ungefähr senkrecht auf dem Gaumenfelde steht. An jedem Oberkieferfortsatz lassen sich nunmehr 3 Flächen unterscheiden: eine laterale, die in die Gesichtsbildung einbezogen wird; eine mediale, die jetzt noch der primitiven Mundhöhle angehört, später die laterale Wand des Ductus nasopharyngeus bildet; endlich eine abwärts gerichtete, die als orale Fläche bezeichnet wurde. An letzterer lassen sich wiederum zwei Abschnitte unterscheiden. Der am weitesten lateral und vorn gelegene bildet eine leichte wulstige Erhebung und formirt einen Theil der oberen Begrenzung des Mundspaltes. An ihn schliesst der Zwischenkieferwulst an. Der andere Abschnitt der oralen Fläche schliesst median- und rückwärts an den ersteren an; er ist leicht muldenförmig gegen die Verbindung mit dem Unterkiefer vertieft und wird in das definitive Dach der Mundhöhle mit einbezogen (Gaumentheil der oralen Fläche). — Die medianwärts sehende Fläche des Oberkieferfortsatzes ist leicht rinnenartig vertieft und stösst mit dem Gaumentheil der oralen Fläche in einer leichten, medianwärts firstartig vorspringenden Kante zusammen. In dieser Kante ist die erste Andeutung der Platte des secundären Gaumens (Anlage der Gaumenplatte) gegeben.

Zwischen die abgerundeten vorderen Enden der Oberkieferfortsätze schiebt sich der Zwischenkieferwulst ein; leichte Furchen markiren die Grenzen zwischen dem letzteren und den Oberkieferfortsätzen. Der Zwischenkieferwulst ist jetzt schärfer ausgeprägt. Er bildet eine von vorn nach hinten abgerundete Erhebung von sichelförmiger Gestalt, deren Concavität nach hinten gerichtet ist. Auf der gegen die Mundhöhle gerichteten, sanft abgedachten Fläche erhebt sich genau in der Medianebene ein conischer Zapfen, die Anlage des Eizahnes. Die freie Fläche des Zwischenkieferwulstes liegt in einem Niveau mit der oralen Fläche der Oberkieferfortsätze.

Das Prominentwerden des Gaumenrandes geht Hand in Hand mit Veränderungen an dem primitiven Gaumenfelde und den inneren Nasenöffnungen. Die Aperturae internae haben sich in allen Durchmessern vergrössert und stellen nunmehr weite, längsovale Oeffnungen dar, deren längster Durchmesser annähernd sagittal gestellt ist. Der Abstand der beiden Oeffnungen von einander hat sich verringert. — Der hintere Rand der Apertur, wie früher von der Anlage der Schlussplatte gebildet, hat seine ursprüngliche Lage behalten, findet sich also im Niveau des Gaumenfeldes. Der vordere Rand der Apertura interna wird von dem seitlichen Ende des Zwischenkieferwulstes gebildet, und es geht die oralwärts gerichtete Fläche desselben in einer abgerundeten Kante in den primitiven Nasenboden über (vergl. Taf. XV, Fig. 4 und 5). Der primäre Nasenboden (*Zwk*) ist der Abwärtsbewegung des Zwischenkieferwulstes gefolgt und liegt jetzt in einem tieferen Niveau als die Anlage der Schlussplatte. Dementsprechend liegt auch der vordere Rand der Apertur tiefer als der hintere. Mit anderen Worten, das innere Nasenloch hat sich schräg in die Richtung von hinten-oben nach vorn-unten eingestellt. Diese Schrägstellung betrifft nun nicht allein die Aperturae internae, sondern auch den Theil des primitiven Gaumenfeldes, der zwischen ihnen liegt. Wenig scharf von der gegen das Cavum oris gerichteten Fläche des Zwischenkieferwulstes abgesetzt, steigt derselbe nach hinten und oben an und stösst in stumpfem Winkel mit dem hinter den inneren Nasenlöchern gelegenen Theil des primitiven Gaumenfeldes zusammen. Letzterer ist, wie früher das ganze Gaumenfeld, horizontal

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gestellt; eine leichte mediane Erhebung halbirt die Fläche. Der vordere, zwischen den inneren Nasenlöchern gelegene Theil des primitiven Gaumenfeldes ist durch ein besonderes Relief ausgezeichnet. Ein medianer Wulst wird jederseits von einem etwas breiteren flankirt, so dass diese 3 neben einander gelegenen Erhebungen die ganze schräg gestellte Fläche beanspruchen. Die schräge Einstellung und die Verlängerung der Aperturae internae führt so zu einer Differenzirung am primitiven Gaumenfeld. Dem vorderen, schräg gestellten Abschnitt desselben entspricht, wie aus seiner Lage zwischen den inneren Nasenöffnungen hervorgeht, die Nasenscheidewand, und ich bezeichne ihn deshalb als orale Fläche des Septum narium. Der hintere, horizontal gestellte Abschnitt lässt später das Dach für die Ductus naso-pharyngei und für das Cavum pharyngo-nasale hervorgehen; er sei als primäres Rachendach bezeichnet. — Die orale Fläche des Septums biegt in abgerundeter Kante in die mediale Nasenwand um. Betrachtet man die letztere an einem Sagittalschnitt durch das Cavum nasale (Taf. XV, Fig. 5b), so erkennt man eine lateralwärts vorspringende Wulstung ihres unteren Randes (*W*), die an der Schlussplattenanlage (*Schl*) beginnt und gegen den vorderen Rand der Apertura interna ausläuft (Randwulst des Septums). Diese Wulstung bildet die mediale Umrandung der Apertura interna, deren Schrägstellung aus Fig. 5b, Taf. XV, deutlich ersichtlich ist. Dieser Randwulst des Septums ist, wie ein Blick auf Textfigur 5 und 7 zeigt, bereits bei den jüngeren, Embryonen vorhanden. Dursy bezeichnet denselben als Seitenflügel der Nasenscheidewand. — Die hintere mediale und vordere Umrahmung der Apertura interna bleibt also wie früher deutlich markirt. Etwas complicirter liegen die Verhältnisse an der lateralen Seite der Oeffnung.

Die laterale Begrenzung der Apertur wird vorn vom Ende des Zwischenkieferwulstes gebildet, an welches sich rückwärts der Oberkieferfortsatz anschliesst. Letzterem fällt der Hauptantheil an der Begrenzung des Loches zu. Mit dem Abwärtswachsen des Gaumenrandes und der Senkung des vorderen Randes der Oeffnung wächst nun der seitliche Rand der Apertura interna flächenartig aus, und zwar entsprechend der schrägen Einstellung des Loches von vorn nach hinten in zunehmendem Maasse. Es setzt sich nunmehr die mediale Fläche des Oberkieferfortsatzes durch die Apertur nach vorn in die laterale Wand des primären Cavum nasale fort. Doch markirt sich in diesem Entwickelungsstadium die Grenze zwischen beiden durch einen leichten Wulst, welcher vom vorderen Rande der Schlussplattenanlage schräg nach vorn abwärts zieht und gegen den vorderen Rand der Apertur ausläuft (*w* Taf. XV, Fig. 5a). In Lage und Stellung würde dieser Wulst, der übrigens in der Zeichnung stärker hervortritt, als es an dem Modelle der Falle ist, mit dem seitlichen Rande der Apertura interna übereinstimmen. Es ist das wohl dieselbe Erhebung, welche Dursy bei Säugethier-Embryonen als primäre Gaumenleiste bezeichnete, und die auch Mihalkovics (50) erwähnt. Sie stellt sich als eine schnell vorübergehende Bildung dar, und ich lasse es dahingestellt, ob ihr eine besondere morphologische Bedeutung zuzumessen sei. — Da sich nun der Oberkieferfortsatz bis in die Nähe des vorderen Randes der Apertura nach vorn erstreckt, reicht auch die Anlage der Gaumenplatte so weit nach vorn, und man gewinnt bei der Betrachtung des Mundhöhlendaches den Eindruck, als setzte sich der vordere Rand der Apertur in die Anlage der Gaumenplatte fort.

In diesem Entwickelungsstadium bestehen am Mundhöhlendach von *Echidna* Anklänge an definitive Zustände bei den höheren Amphibien. Hier wie dort liegen die Aperturae internae in weitem Abstande von einander, dem Kieferrande genähert. Ferner ist bei dem *Echidna*-Embryo wie bei Urodelen und Anuren der hintere, der mediale und der vordere Rand der Apertura interna scharf bestimmt; die vordere Umrahmung erscheint nach lateral und hinten in den Gaumenfortsatz bezw. seine Anlage fortgesetzt; dagegen erleidet die seitliche Umrandung eine Modification bei Amphibien dadurch, dass die seitliche Nasenrinne sich durch die Apertur auf das Mundhöhlendach fortsetzt, bei dem *Echidna*-Embryo durch das Prominentwerden des Oberkieferfortsatzes. Bei dem *Echidna*-Embryo bildet die median gerichtete Fläche des Oberkieferfortsatzes eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seichte Rinne, für welche das von der Basis cranii gebildete Gaumenfeld das Dach, die Anlage der Gaumenplatte den Boden abgiebt; ganz ebenso verhält sich der Theil der seitlichen Nasenrinne der Amphibien, welcher hinter dem inneren Nasenloch am Dache der Mundhöhle verläuft. Aber während sich die seitliche Nasenrinne der Amphibien nach vorn continuirlich in das Cavum nasale fortsetzt, trifft das für die Rinne an der medialen Fläche des Oberkieferfortsatzes bei dem *Echidna*-Embryo nicht zu. Letztere erhält vielmehr durch den Wulst *w* eine vordere Abgrenzung und setzt sich nicht durch die Apertura interna hindurch in das Bereich des Cavum nasale fort. — Die Schrägstellung der Apertura interna fehlt den Amphibien, sie ist höchstens in Andeutung vorhanden, während sie bei dem *Echidna*-Embryo sehr markant in die Erscheinung tritt. Im Verhältniss zur gesammten Nasenhöhle sind die Aperturae internae der Amphibien klein; der zwischen ihnen gelegene Theil des Mundhöhlendaches zeigt keine besonderen Merkmale; dagegen sind die Aperturae internae bei dem *Echidna*-Embryo verhältnissmässig gross, und die orale Fläche des Septum narium bildet durch ihre schräge Stellung und ihr Relief einen besonderen Abschnitt des primären Mundhöhlendaches. In diesem Entwickelungsstadium von *Echidna*, welches die Einleitung für die Bildung des secundären Gaumens bildet, treten also am Mundhöhlendache gleichfalls Zustände auf, die zwar im Allgemeinen die Vergleichung mit Amphibien erlauben, im Besonderen aber doch schon charakteristische Abweichungen von diesen zeigen.

In Fig. 5a und b, Taf. XV, gebe ich eine Ansicht der lateralen (a) und medialen (b) Wand der Nasenhöhle von *Echidna*-Embryo 43* nach einem Plattenmodell. Die Zeichnungen mussten halbschematisch gehalten werden. Das spaltförmige Lumen der Nasenhöhle ist in seinem oberen Theil schräg zur Medianebene, und zwar von vorn und medial nach hinten und lateral gestellt; dagegen haben die Aperturae internae eine ziemlich genau sagittale Richtung ihres Längsdurchmessers. Infolgedessen gelang es nicht, einen für die Darstellung geeigneten Sagittalschnitt durch das Modell anzufertigen. Die Zeichnungen sind combinirt, und das eben erwähnte Verhalten der Nasenhöhle ist unberücksichtigt gelassen. Doch sind im Uebrigen die räumlichen Verhältnisse des Modelles möglichst genau wiedergegeben worden.

Die Nasenhöhle bildet einen engen, im Allgemeinen verticalen Spaltraum; der Längsdurchmesser überwiegt etwas gegen den verticalen. Daß in dieser Hinsicht eine ausgesprochene Divergenz gegen die Amphibien zum Ausdruck kommt, wurde bereits oben erwähnt. Ein weiterer wichtiger Unterschied zwischen der Nasenhöhle des in Rede stehenden *Echidna*-Embryos und der der Amphibien ist im Verhalten des primären Bodens der Nasenhöhle gegeben. Bei allen Amphibien wird das Cavum nasale vom Cavum oris durch den primären Boden der Nasenhöhle getrennt, der natürlich dem primären Mundhöhlendach als ein Theil desselben angehört. Die Apertura nasalis interna ist im Vergleich zur Längsausdehnung des Bodens der Nasenhöhle klein. — Bei *Echidna*-Embryo 42, bei dem die Bildung des primären Nasenhöhlenbodens eben vollendet ist, übertrifft der letztere noch die Apertura interna an Länge. Mit dem Längenwachsthum der Nasenhöhle ändert sich aber dieses Verhältniss zu Gunsten der Apertura interna. Bei Embryo 43* ist die letztere mehr als doppelt so lang als der primäre Boden des Cavum nasale (ausschliesslich des Atrium). Hierin ist ein für *Echidna* und für die Säugethiere überhaupt charakteristisches Moment in Betreff der Ausgestaltung der Nasenhöhle gegeben. An dem Längenwachsthum derselben participirt wesentlich der Theil, welcher der Apertura interna entspricht, während der vordere Theil, der oberhalb des primären Bodens liegt, im Wachsthum ebenso zurückbleibt wie der primäre Boden selbst.

Mit dieser Thatsache bringe ich nun wiederum eine Lageveränderung des Jacobson'schen Organes in Verband. Bei Embryo 42 lag das Organ noch oberhalb des primitiven Nasenbodens, also, ebenso wie bei Amphibien, im Bereiche des primären Cavum nasale. Bei Embryo 43* hat es eine Rückwärtsverlagerung erfahren. Wie Fig. 5b, Taf. XV, zeigt, liegt es nunmehr an der Stelle, wo der primäre Boden der Nasen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

höhle in den vorderen Rand der Apertura nasalis interna umbiegt, und es ist somit in den Bereich dieser Oeffnung gelangt. Diese Verschiebung des Organes, welches hierdurch neue topographische Beziehungen erlangt, erklärt sich aus der Art der Ausgestaltung des Cavum nasale. — Das JACOBSON'sche Organ ist in diesen Entwickelungsstadien noch grubenförmig, aber es ist im Verhältniss zur Vergrösserung der gesammten Nasenhöhle im Wachsthum erheblich zurückgeblieben. Eine leichte wallartige Erhebung der Schleimhaut umzieht die Grube.

Echidna-Embryo 44. Bei Embryo 44 hat sich das vordere Kopfende stark nach vorn entfaltet, und es hat sich damit das Mundhöhlendach erheblich in die Länge gestreckt (Taf. XV, Fig. 6). Die Grenzen zwischen Oberkieferfortsätzen und Zwischenkieferwulst sind verschwunden. Nach vorn wird das Mundhöhlendach nunmehr durch einen einheitlichen sichelförmigen Wulst begrenzt, welcher die obere Begrenzung des Mundspaltes bildet. An den rückwärts gerichteten Enden der Sichel erfolgt die Verbindung mit dem Unterkiefer. Dieser Lippenrand des Mundhöhlendaches trägt in der Medianebene auf der gegen das Mundhöhlendach abfallenden Fläche den conischen Eizahn. An der Bildung des Lippenrandes betheiligen sich der Zwischenkieferwulst und die Oberkieferfortsätze; letztere mit dem lateralen Randabschnitt ihrer oralen Fläche, welcher schon bei Embryo 43* wulstig vorspringt. Am Zwischenkieferwulst lassen sich jetzt deutlich zwei Abschnitte unterscheiden; der vordere bildet den mittleren Theil des Lippenrandes. Der hintere ist bis zum vorderen Ende der Aperturae internae hin sanft abgedacht und wird später in das definitive Mundhöhlendach aufgenommen. Diese Fläche des Zwischenkieferwulstes setzt sich nach hinten beiderseits von den vorderen Enden der inneren Nasenlöcher in eine breite, fast plane und horizontal gestellte Fläche fort (Taf. XV, Fig. 6, *G*), die dem Gaumentheil der oralen Fläche des Oberkieferfortsatzes entspricht. Wie der Vergleich mit Fig. 4 zeigt, haben diese Flächen an Breite und ganz erheblich an Länge gewonnen. Medianwärts enden diese Flächen mit freiem Rande. Verfolgt man die Ränder von hinten nach vorn, so nähern sich dieselben in schwach gekrümmtem Bogen und enden am vorderen Ende der Apertura interna in geringem Abstande von einander. Zwischen ihren vorderen Enden stösst die Gaumenfläche des Zwischenkieferwulstes mit der oralen Fläche des Septum narium zusammen.

Durch den Vergleich der Fig. 3, 4 und 6, Taf. XV, kommt man zu folgender Vorstellung über die Differenzirung des Gaumenrandes. Bei Embryo 42 wird derselbe von den Oberkieferfortsätzen und vom Zwischenkieferwulst gebildet, die noch mit dem primitiven Gaumenfeld so ziemlich in einem Niveau liegen. Der Gaumenrand wächst abwärts, und das Gaumenfeld erscheint dem ersteren gegenüber eingesenkt. An der oralen Fläche des Oberkieferfortsatzes sondert sich der periphere Abschnitt durch stärkere Prominenz von dem grösseren hinteren und medialen Abschnitt; ähnlich sondert sich der Zwischenkieferwulst in einen vorderen am stärksten vorspringenden Theil, an den sich rückwärts der zweite Abschnitt als eine sanft abgedachte Fläche anschliesst. Indem sich die anfänglich scharf markirten Grenzen zwischen Oberkieferfortsätzen und Zwischenkieferwulst ausgleichen, vereinigen sich die am stärksten vorspringenden lateralen bezw. vorderen Abschnitte beider zu dem einheitlichen Lippenrand, und ebenso fliessen die hinteren bezw. medialen Flächenabschnitte beider zu einer einheitlichen Fläche zusammen, welche nunmehr hufeisenförmig die am Mundhöhlendach entstandene Einsenkung umzieht und später in das definitive Dach der Mundhöhle als wesentlicher Bestandtheil desselben übernommen wird.

Betrachtet man das eingesenkte Gaumenfeld von *Echidna* 44, so verhält sich der hinter den Aperturae internae gelegene Theil, in Fig. 6 als primäres Rachendach bezeichnet, wie früher. Wichtige Veränderungen haben sich dagegen an den inneren Nasenlöchern und an der oralen Fläche des Septums vollzogen.

Die Aperturae internae haben sich ganz erheblich in die Länge gestreckt und stellen sich nunmehr als langgezogene, spaltförmige Oeffnungen dar. Die Lage ihres hinteren Randes im eingesenkten Gaumen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

feld, die des vorderen im Niveau des definitiven Mundhöhlendaches besteht wie früher, und da der Gaumenrand noch weiter abwärts gewachsen ist, ist auch die Differenz in der Lage des eingesenkten Gaumenfeldes und des definitiven Mundhöhlendaches grösser geworden; damit ist auch die Schrägstellung der inneren Nasenlöcher noch ausgeprägter geworden als früher. In Folge einer Verschmälerung des Septum narium sind die vorderen Enden der Aperturen einander näher gerückt; während die Längsdurchmesser der Oeffnungen, der Hauptsache nach, die sagittale Richtung beibehalten haben, convergiren die vorderen Enden beider in leichtem Bogen gegen einander.

Entsprechend dem Verhalten der Aperturae internae hat sich auch die orale Fläche des Septums in die Länge gestreckt. Die Fläche ist gegen früher schmäler geworden, in besonders hohem Maasse in ihrem vordersten, an das definitive Mundhöhlendach anschliessenden Theil. Die Breite der Fläche beträgt hier beinahe nur ein Drittel von der bei Embryo 43. Hierdurch ist die Annäherung der Vorderenden der inneren Nasenlöcher an einander bedingt. Nach hinten gewinnt die Fläche schnell an Breite, weiterhin ziehen dann ihre seitlichen Ränder in gleich bleibendem Abstande von einander in sagittaler Richtung nach hinten. An das definitive Mundhöhlendach anschliessend, steigt die orale Fläche zunächst schräg nach hinten und oben

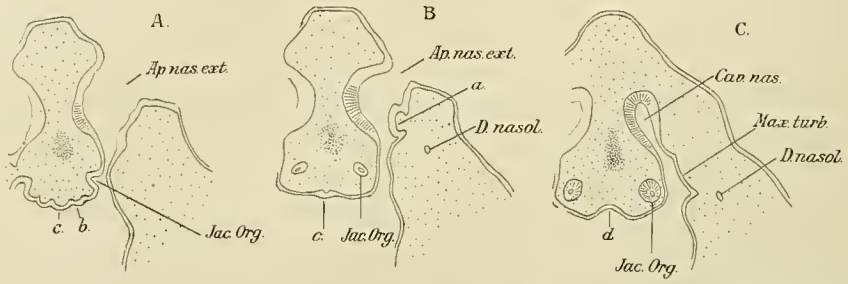


Fig. 8. Schnitte durch die Nasenhöhle von Embryo 44. Die Schnitte verlaufen schräg von vorn und oben nach hinten und unten. Vergl. Textfigur 30. Die Lage der Schnitte ist auf der Figur 7 der Tafel XV durch die mit α (= Schnitt A) β, γ bezeichneten Linien angegeben. Die Knorpelanlagen sind durch enge Punktirung bezeichnet.

an, um dann in ihrem hinteren Theil allmählich in die horizontale Stellung überzugehen. (Vergl. Taf. XV, Fig. 6 und 7 a). In Rücksicht hierauf kann man an der oralen Fläche einen hinteren horizontal und einen grösseren vorderen, schräg gestellten Abschnitt unterscheiden. Letzterer gliedert sich wiederum in zwei Theile; der vorderste entspricht dem schmälsten, vordersten Ende der oralen Fläche des Septums. Ein medianer längsovaler Wulst zeichnet dasselbe aus (Taf. XV, Fig. 6 *Pap. pal.* Textfigur 8 A, *c*); der Wulst wird rechts und links von einer leichten wulstartigen Erbung flankirt (Textfigur 8 A, *b*), welche in dem Maasse, als die sagittale Fläche sich verbreitert, gleichfalls an Breite gewinnt, aber auch undeutlicher wird. Den hinteren breiten Theil des schräg gestellten Abschnittes der oralen Fläche zeichnet eine mediane Rinne aus (Textfigur 8 C, *d*), während der horizontal gestellte hinterste Theil eine mediane leichte Erhebung trägt. Dieses Verhalten der oralen Fläche des Septums bringe ich mit dem Zustande derselben bei dem jüngeren Embryo in der Weise in Verband, dass bei dem Längenwachsthum des Septums die dreifache Wulstung, welche sich anfänglich über dessen ganze orale Fläche ausdehnte, mehr und mehr auf deren vordersten Abschnitt beschränkt bleibt.

Die Umrahmung der Apertura interna verhält sich hinten, medial und vorn ebenso wie früher. An der lateralen Seite ist der Wulst *w* nur noch in Andeutungen erhalten, und es erscheint nunmehr die medianwärts gerichtete Fläche des Oberkieferfortsatzes direct in die laterale Nasenhöhlenwand fortgesetzt. Die inzwischen aufgetretene Anlage des Maxilloturbinale, dessen vorderstes, wenig prominentes Ende auf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dem Schnitt der Textfigur 8 C getroffen ist, und welche mit dem Wulst *w* des jüngeren Embryos nichts zu thun hat, lässt diesen Uebergang nicht so deutlich zur Anschauung kommen.

Die Oeffnungen des JACOBSON'schen Organes, die bei dem jüngeren Embryo gerade lateralwärts gerichtet waren, sind nunmehr etwas nach abwärts gerückt, so dass sie bei der Betrachtung der Gaumenfläche von unten her sichtbar geworden sind, eine Lageveränderung, welche wohl mit der Verschmälerung des vordersten Endes des Septums in Verbindung zu bringen ist. Sie finden sich als ganz enge Oeffnungen dicht hinter dem vorderen Ende der Aperturae internae an der seitlichen Fläche des Septums und sind schräg nach vorn, lateral und unten gerichtet. In der Fig. 6 und 7 der Taf. XV, ferner in Textfigur 8 A sind die Oeffnungen mit *Jac. Org.* bezeichnet. Bei der Herstellung des Plattenmodelles, nach welchem die Tafelfiguren gezeichnet wurden, blieb die Schleimhaut unberücksichtigt, die Oeffnungen erscheinen daher zu gross. Die JACOBSON'schen Organe haben die Form kurzer, enger Schläuche angenommen, welche, in den Randwulst des Septums eingelagert, nach hinten und aufwärts verlaufen. Die Lichtung des Schlauches ist äusserst eng und annähernd cylindrisch. An dem Organ sind zwei Abschnitte unterscheidbar, die allmählich in einander übergehen. Das vordere, ganz kurze Ende des Schlauches ist mit indifferentem Epithel ausgekleidet, und sein Lumen liegt central; an dem grösseren hinteren Abschnitt zieht ein schmaler Streifen indifferenten Epithels an dem nach unten und lateral liegenden Theil der Wandung hin; im Uebrigen wird das Rohr von Sinnesepithel gebildet; das enge Lumen liegt excentrisch (Textfigur 8 C). Es lässt sich demnach an dem JACOBSON'schen Organ ein kurzer Einführungsgang von dem sensoriellen, hinteren Abschnitt unterscheiden. — Die Frage, auf welche Weise das grubenförmige Organ des Embryo 43 in das schlauchförmige von Embryo 44 umgewandelt wird, kann ich an dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht mit Sicherheit entscheiden. Ich gewann den Eindruck, dass die Grube sich vertieft und nach hinten und oben blindsackartig auswächst, während sich gleichzeitig die Umrandung der Grube zu dem kurzen Mündungsstück verengt. Doch kann ich die andere Möglichkeit, dass die Grube sich in die Länge streckt und durch eine von hinten nach vorn fortschreitende Verklebung der Ränder zum Kanal abgeschlossen wird, nicht ausschliessen.

Embryo 46, Beuteljunges 47. Bei *Echidna*-Embryo 46 ist die Bildung des secundären Gaumens fast vollendet. Die Gaumenplatten sind medianwärts vorgewachsen und haben sich unterhalb des Septum narium in medianer Naht vereinigt. Eine leichte mediane Rinne, welche an der oralen Fläche des Gaumens verläuft, bezeichnet noch die Nahtstelle. An den Frontalschnitten ist letztere hier und da auch noch durch Epithelreste gekennzeichnet. Die erste Andeutung der Gaumenplatten trat schon bei Embryo 43* auf, und zwar in Form einer leichten medianwärts vorspringenden Kante an der Stelle, an welcher die orale Fläche des Oberkieferfortsatzes in die mediale umbiegt. Ich gewann die Vorstellung, dass diese Kante von vornherein medianwärts in der horizontalen Richtung vorwächst. Ich habe bei den untersuchten *Echidna*-Embryonen keinen Anhaltspunkt dafür gewonnen, dass die Gaumenplatten als solche erst nach abwärts wachsen, um sich erst später in die horizontale Richtung einzustellen, wie das von anderen Autoren für die höheren Säugethiere angegeben wird.

Bei der Verschmelzung der Gaumenplatten in der Medianlinie bleibt vorn ein medianes, unpaares Loch ausgespart (Taf. XV, Fig. 8 *Gaumenloch*). Die Form desselben entspricht einem gleichschenkligen Dreieck, dessen Spitze nach hinten gerichtet ist. Die Basis des Dreieckes ist dem Lippenrande parallel gestellt und wird durch den Uebergang der Gaumenfläche der Zwischenkiefergegend in die orale Fläche des Septum narium gebildet. Die beiden übrigen Seiten des Dreieckes werden durch den freien Rand der Gaumenplatten hergestellt und vereinigen sich nach hinten in abgerundetem Winkel. In der Tiefe dieses

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Loches erblickt man den vordersten Theil der oralen Fläche des Septums, welche nach vorn in leichtem, rückwärts offenen Bogen von der Gaumenfläche der Zwischenkieferregion abgegrenzt ist. Ein Vergleich der Fig. 6 und 8, Taf. XV, zeigt, dass der Lippenrand sich bei Embryo 46 scharf gegen das Mundhöhlendach abgegrenzt hat; er trägt an seiner hinteren Fläche den Eizahn. Die Gaumenfläche der Zwischenkieferregion hat sich mit der Verlängerung des Vorderkopfes vergrössert. Die vorderen, lateralen Ecken des dreieckigen Gaumenloches bei Embryo 46 entsprechen den vorderen Enden der Gaumenplatten, mit anderen Worten den vorderen Enden der Aperturae nasales internae bei Embryo 44; der Abstand derselben von einander hat sich kaum verändert. — Der im Gaumenloch sichtbare Abschnitt der oralen Fläche des Septum narium ist mit einem längs-ovalen, schwach prominenten, medianen Wulst (*Pap.* Taf. XV, Fig. 8) ausgestattet, welcher rechts und links durch eine leichte wulstige Erhebung flankirt wird. Durch das unpaare Gaumenloch communiciren beide Nasenhöhlen mit der Mundhöhle. Der laterale Rand des Gaumenloches ist in seiner vorderen Hälfte leicht seitwärts ausgebuchtet, so dass sich jetzt schon die spätere Oeffnung des Canalis naso-palatinus erkennen lässt.

Die orale Fläche des Septums ist, abgesehen von dem kleinen, dem Gaumenloch entsprechenden Theil, von der Platte des secundären Gaumens unterlagert. Im hinteren Drittel der Apertura interna, welche sich im Vergleich zu Embryo 44 noch weiter verlängert hat, beginnt die Verschmelzung des Septums mit dem secundären Boden der Nasenhöhle. Eine leichte mediane Erhebung des letzteren ist mit einem medianen, leistenförmigen Vorsprung der oralen Fläche des Septums verschmolzen, und damit die Scheidung der beiden Nasenhöhlen von einander eingeleitet. Bei Embryo 46 beschränkt sich dieser Vorgang nur auf eine ganz kurze Strecke (Textfigur 9C). Vor der bezeichneten Stelle hängen die beiden Nasenhöhlen noch durch einen schmalen Spalt mit einander zusammen, und es setzt sich das Septum nach vorn mit freier, abwärts gerichteter Oberfläche bis in den Bereich des Gaumenloches fort (Textfigur 9A und B).

Bei dem Beuteljungen 47 ist die Verschmelzung zwischen Septum und secundärem Boden der Nasenhöhle von der Stelle, an welcher sich dieselbe bei Embryo 46 einleitete, sowohl nach hinten als auch nach vorn fortgeschritten. Der vorderste Theil der oralen Fläche des Septums, welcher bei Embryo 46 dem Gaumenloch entspricht, hat sich abwärts in das Niveau der oralen Fläche des secundären Gaumens gesenkt, er verschmilzt mit der hinteren Umrandung des Gaumenloches und verschliesst letzteres bis auf die Oeffnungen der beiden Canales naso-palatini. Die mediane Wulstung wird zur Papilla palatina; die Erhebungen, welche dieselbe bei Embryo 46 rechts und links flankirten, gehen in die mediale Umrandung der Gaumenöffnungen der Canales naso-palatini über. Im Anschluss an die Einsenkung der Papilla palatina in den secundären Gaumen schreitet nun auch die Verschmelzung zwischen oraler Fläche des Septums und dem Nasenboden von vorn nach hinten fort, so dass der Communicationsspalt zwischen den beiden Nasenhöhlen mehr und mehr verlegt wird. Indes besteht ein Rest desselben noch bei dem Beuteljungen 51; Parker (54) beobachtete eine spaltförmige Verbindung der beiden Nasenhöhlen zwischen unterem Rand des Septums und dem Boden hinter dem Jacobson'schen Organ noch bei einer jungen *Echidna* von 21,5 cm Länge. Vielleicht erhält sich diese Communication auch noch bei der erwachsenen *Echidna*.

Durch die Ausbildung des secundären Gaumens wird bei *Echidna* und — wie längst bekannt — bei den Säugethieren überhaupt ein Theil der primären Mundhöhle in die Nasenhöhle einbezogen. Es ist also an dem definitiven Cavum nasale der primäre Antheil, welcher sich aus der Riechgrube hervorbildet und welcher der Nasenhöhle der niederen Amphibien homolog ist, zu scheiden von dem secundären Antheil, welcher mit der Ausbildung des secundären Gaumens sich dem ersteren angliedert. Um in der definitiven Nasenhöhle den secundären Antheil zu bestimmen, geht man am besten von der Apertura interna aus, welche von dem secundären Gaumen unterlagert und somit in die bleibende Nasenhöhle aufgenommen wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Apertura interna hat sich bei den Embryonen 46 und 47 erheblich in die Länge gestreckt, entsprechend dem Längenwachsthum der Nasenhöhle. Ihre Beziehung zur Mundhöhle ist durch die mediane Verschmelzung der Gaumenplatten aufgehoben worden; letztere bilden jetzt, soweit sie die Oeffnungen unterlagern, den Boden für das Cavum nasale (secundärer Nasenboden). Zwar hat bei den zuletzt berücksichtigten Embryonen auch der primäre Boden des Cavum nasale noch an Länge gewonnen (vergl. Fig. 5, 7 und 9, Taf. XV), doch bilden die Gaumenplatten jetzt schon den grösseren Theil des definitiven Nasenbodens, ein Verhältniss, welches mit der fortschreitenden Entwickelung immer stärker zum Ausdruck kommt. — Der secundäre Gaumen dehnt sich über die inneren Nasenöffnungen hinaus rückwärts aus und bildet so den Boden für die Ductus naso-pharyngei.

Der vordere freie Rand der Schlussplatte entspricht dem hinteren Rande der Apertura interna; der Randwulst des Septums markirt ihren medialen Rand. Letzterer zieht von der Schlussplatte an nach vorn und läuft gegen den primären Boden der Nasenhöhle aus (Taf. XV, Fig. 9a, *W*). Dieser Randwulst des Septums (inferior septal ridge der englischen Autoren) erhält sich in gleicher Anordnung auch bei der erwachsenen *Echidna*. Der vordere Rand der Apertura interna ist in die vordere Wand des Canalis nasopalatinus aufgenommen. — Die Niveaudifferenz zwischen vorderem und hinterem Rande der Apertura interna ist noch deutlich (vergl. Fig. 9, Taf. XV), aber sie beginnt weniger auffällig zu werden als früher, weil das Längenwachsthum der Nasenhöhle gegenüber dem Abwärtswachsen des Gaumenrandes bedeutend überwiegt. Der Abschnitt der medialen Wand der definitiven Nasenhöhle, welcher unterhalb der eben besprochenen Grenze liegt, entspricht dem secundären Antheil des Cavum nasale.

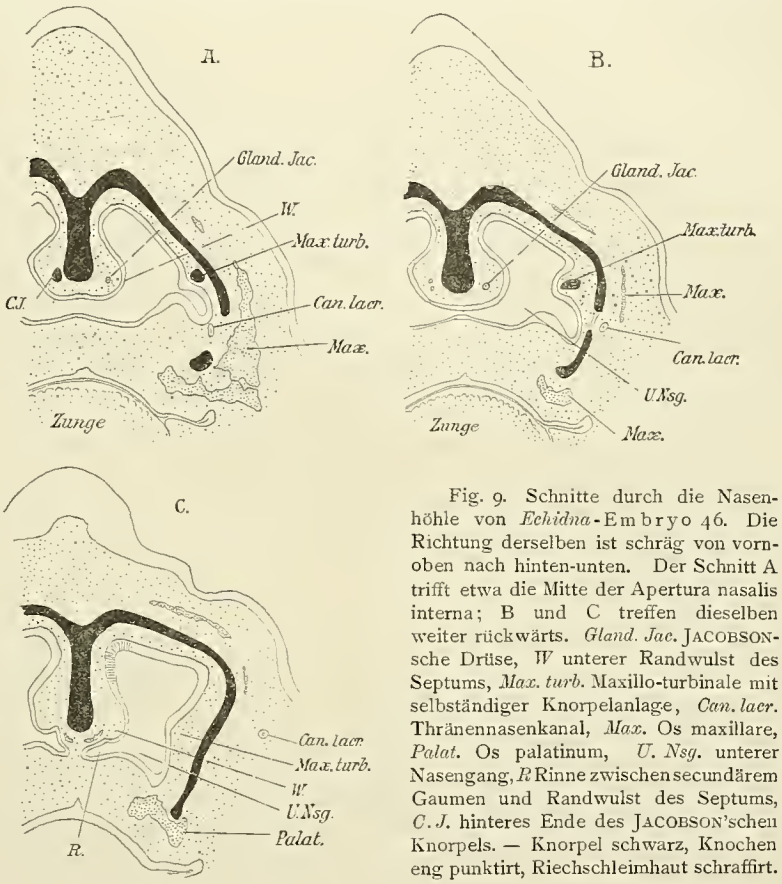


Fig. 9. Schnitte durch die Nasenhöhle von *Echidna*-Embryo 46. Die Richtung derselben ist schräg von vorn-oben nach hinten-unten. Der Schnitt A trifft etwa die Mitte der Apertura nasalis interna; B und C treffen dieselben weiter rückwärts. *Gland. Jac.* JACOBSON-sche Drüse, *W* unterer Randwulst des Septums, *Max. turb.* Maxillo-turbinale mit selbständiger Knorpelanlage, *Can. lacr.* Thränennasenkanal, *Max.* Os maxillare, *Palat.* Os palatinum, *U. Nsg.* unterer Nasengang, *R* Rinne zwischen secundärem Gaumen und Randwulst des Septums, *C. J.* hinteres Ende des JACOBSON'schen Knorpels. — Knorpel schwarz, Knochen eng punktirt, Riechschleimhaut schraffirt.

Bei der Verschmelzung des Septum nasale mit dem secundären Boden der Nasenhöhle entsteht an der medialen Nasenwand eine Rinne, welche unter der Schlussplatte und dem Randwulst des Septums nach vorn bis zur nasalen Oeffnung des Canalis incisivus verläuft (Taf. XV, Fig. 9a, *U. Nsg.*, Textfig. 9 C, *R*). Die orale Fläche des Septums verschmilzt nämlich nicht in ihrer ganzen Breite mit dem secundären Nasenboden, sondern nur in einem schmalen medianen Streifen. Zu beiden Seiten desselben bleibt ein Rest der oralen Fläche als freie Oberfläche erhalten und bildet das Dach der eben erwähnten Rinne, deren Boden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von den Gaumenplatten hergestellt wird. Der Randwulst des Septum, der die obere Begrenzung der Rinne markirt, liegt nun schon bei Embryo 46 (vergl. Textfig. 9) und ebenso bei der erwachsenen *Echidna* dem Maxilloturbinale gegenüber und bildet mit diesem zusammen die obere Abgrenzung des unteren Nasenganges (*U. Nsg.*). Die Wandung der bei dem Beuteljungen 47 noch sehr niedrigen Rinne zwischen Randwulst des Septums und secundärem Nasenboden lässt demnach die mediale Wandung des unteren Nasenganges hervorgehen. Da der laterale Streifen der oralen Fläche des Septums, welcher in das Dach der Rinne übergeht, bei jüngeren Embryonen dem primären Mundhöhlendach angehörte, so ergiebt sich, dass bei der Bildung des secundären Gaumens nicht nur ein Theil des primären Cavum oris in die Nasenhöhlen aufgenommen wird, es geht vielmehr auch ein Theil des primären Mundhöhlendaches in die Wandung der definitiven Nasenhöhle über.

Der laterale Rand der Apertura nasalis interna war schon bei Embryo 44 verwischt worden, und es setzte sich hier die medianwärts sehende Fläche des Kieferrandes continuirlich in die Wandung der Nasenhöhle fort. So kann man auch bei den älteren Embryonen keine scharfe Markirung des lateralen Randes der Apertura interna erwarten, und damit ist auch eine scharfe Abgrenzung des primären und secundären Antheiles an der lateralen Wand des Cavum nasale unmöglich. Es lässt sich nur so viel aussagen, dass der laterale Rand der Apertur in die laterale Wandung des unteren Nasenganges aufgenommen werde; die Grenze zwischen primärem und secundärem Anteil der lateralen Nasenwand würde durch eine Linie bezeichnet, welche den vorderen Rand der Schlussplatte mit der vorderen Umwandung der nasalen Oeffnung des Canalis incisivus verbindet. Einen Punkt möchte ich besonders hervorheben. Das Maxilloturbinale entsteht nicht an der Grenze zwischen primärem und secundärem Antheil der lateralen Nasenwand, es markirt also auch nicht den lateralen Rand der Apertura nasalis interna; seine Anlage entsteht vielmehr — wie das weiter unten noch weiter berücksichtigt wird — in dem primären Antheil des Cavum nasale.

Es ergiebt sich also, dass die mediale Wand des unteren Nasenganges unterhalb des Randwulstes des Septums, ferner die laterale Wand des unteren Nasenganges, soweit sie unterhalb einer Linie liegt, welche den vorderen Rand der Schlussplatte mit dem vorderen Rande der nasalen Oeffnung des Canalis naso-palatinus verbindet, endlich der ganze Ductus naso-pharyngeus dem secundären Antheil des definitiven Cavum nasale entsprechen. Alle Theile, welche oberhalb der bezeichneten Grenze liegen, gehören dem primären Antheil derselben an. Hinten (vorderer Rand der Schlussplatte), medial (Randwulst des Septums) und vorn (vordere Wand des Canalis naso-palatinus) erhält sich dauernd die Umrahmung der Apertura nasalis interna; an der lateralen Seite ist sie verwischt. — Die Grenze zwischen primärem und secundärem Antheil der Nasenhöhle liegt durchaus im Bereiche der Regio respiratoria, und zwar gehört ein nicht unerheblicher Antheil der letzteren dem primären Theil des Cavum nasale an.

Nach den Literaturangaben vollzieht sich die Bildung der definitiven Nasenhöhlen bei den höheren Säugethieren in der gleichen Weise, wie ich es eben für *Echidna* beschrieb. Die Aufnahme der Apertura interna in die Lichtung der Nasenhöhle wird allgemein zugegeben. Differenzen ergeben sich nur bei der Construction der Grenze zwischen primärem und secundärem Antheil der Nasenhöhle an der seitlichen Wand derselben. Dursy (15) giebt ganz richtig an, dass das Maxilloturbinale im Bereich des primären Antheiles der Nasenhöhle entsteht, und folgert daraus, dass dasselbe nicht den lateralen Rand des inneren Nasenloches bezeichnen kann. Auch Schwalbe (71) beurtheilt die untere Muschel richtig und spricht sich dahin aus,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass die Grenze zwischen primärer und secundärer Nasenhöhle durch eine Linie bezeichnet werde, welche man durch die untere vordere Ecke des Keilbeinkörpers und den vorderen Rand der Apertura interna gelegt denkt. Dagegen nimmt Kölliker (40) u. A. an, dass der Spalt zwischen unterer Muschel und Septum die Apertura interna darstelle. Mihalkovics (50) beobachtete ganz richtig die Anlage des Maxilloturbinale im Bereiche der primären Nasenhöhle, sagt aber später aus, dass die Insertionslinie dieser Muschel mit der Grenze zwischen primärem und secundärem Antheil des Cavum nasale zusammenfalle.

Papilla palatina und Canalis naso-palatinus. Mit der Einsenkung der Gaumenpapille in das Gaumenloch ist die Bildung des secundären Gaumens und damit auch die der Canales naso-palatini (Stenson'scher Gänge) beendet.

In Fig. 10 der Taf. XV gebe ich eine Darstellung des vorderen Theiles des Mundhöhlendaches von der erwachsenen *Echidna*. Die Gaumenfläche wird von der Wulstung des Kieferrandes umzogen, welche sich scharf gegen die erstere absetzt. Der vordere Theil des Mundhöhlendaches ist fast plan. In geringem Abstand vom Kieferrande finden sich die beiden Oeffnungen der Canales naso-palatini (*C. n. p.*). Die Löcher sind, im Vergleich zu dem Befunde bei den höheren Säugethieren, verhältnissmässig gross und von nierenförmiger Gestalt; der Hilus der Niere sieht medianwärts und etwas nach hinten. Dicht hinter den Oeffnungen findet sich jederseits eine flache Erhebung der Schleimhaut, welche nach vorn und nach den Seiten allmählich verstreicht, nach hinten etwas schärfer abgesetzt ist ($G.\ l._1$). Beide Erhebungen sind in der Medianebene durch eine Einsenkung von einander getrennt. Diese paarige Erhebung, welche übrigens bereits bei Embryo 46 angedeutet ist (Taf. XV, Fig. 8), hat wohl die Bedeutung einer vordersten, unvollkommen entwickelten Gaumenleiste. In Taf. XV, Fig. 10 sind weiter rückwärts am Mundhöhlendach zwei weitere Gaumenleisten ($G.\ l._2$, $G.\ l._3$) zu erkennen. — In dem Felde, welches zwischen den Oeffnungen der Canales naso-palatini und den beiden vordersten Gaumenleisten liegt, erhebt sich eine kleine, längsovale, deutlich vorspringende Wulstung, die Papilla palatina (*Pap. pal.*).

Den oben gegebenen Ausführungen gemäss entwickelt sich die Papilla palatina aus dem vordersten Theil der oralen Fläche des Septum narium, welcher mit der Ausbildung des secundären Gaumens in die Fläche des definitiven Mundhöhlendaches einbezogen wird. Auffallend an der Entwickelung bleibt, dass in einem frühen Entwickelungsstadium die ganze orale Fläche mit 3 Längswülsten ausgestattet ist, dass dieses Relief bei der Streckung des Septums auf den vordersten Abschnitt der oralen Fläche beschränkt bleibt, im Verhältniss zur gesammten Ausdehnung derselben immer unscheinbarer wird, um schliesslich in die kleine Gaumenpapille überzugehen.

Den Bau der fertigen Papille habe ich nicht untersucht. Bei dem Beuteljungen 51 besteht ihre Grundlage aus Bindegewebe, welches sich durch etwas grösseren Zellreichthum auszeichnet. An dem Epithelüberzug habe ich Besonderheiten nicht erkennen können.

Die Papilla palatina besteht wohl bei allen Säugethieren. Angaben über ihre Form, Grösse und Lage bei einer grossen Zahl von Säugethieren findet man z. B. bei Jungersen (32). Da die Papille allenthalben, wie bei *Echidna*, vorn am Mundhöhlendache in geringer Entfernung vom Kieferrande und eingeschoben zwischen die Oeffnungen der Canales naso-palatini liegt, so darf man wohl auch annehmen, dass sich ihre Entwickelung überall in gleicher Weise vollziehen wird wie bei *Echidna*. Die Angaben in der Literatur sind mit dieser Annahme in Uebereinstimmung. Im Speciellen hat Dursy (15) die einschlägigen Verhältnisse an Embryonen vom Schwein, Schaf und Rind, ferner vom Menschen beobachtet. Dursy bezeichnet den Spalt, den die auf einander zu wachsenden Gaumenplatten zwischen sich fassen, als secundäre

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gaumenspalte (als primäre Gaumenspalte bezeichnet er die Apertura interna). Auch DURSY beobachtete, dass bei der Verschmelzung der Gaumenplatten vorn zunächst ein Loch ausgespart bleibe, welches er als „Zwischenkiefertheil der secundären Gaumenspalte" unterscheidet (15, p. 172 ff.). Er sagt ferner aus, dass in dieser Lücke das vordere in den Zwischenkiefer übergehende Ende des unteren Nasenscheidewandrandes liege, aus welchem der „Gaumentheil des Zwischenkiefers" hervorgehe. Letzterer füge sich beim Verschluss des Zwischenkiefertheiles der secundären Gaumenspalte in das Mundhöhlendach ein und könne auch mit einem warzenförmigen Vorsprung ausgestattet sein. Auf Tafel VI, Fig. 15 (15) giebt er eine Abbildung vom Gaumen eines menschlichen Embryos, an welchem man den vorderen erweiterten Theil der Gaumenspalte erkennt, in welchen der „Gaumentheil des Zwischenkiefers" (*d*), d. h. der vorderste Theil der oralen Fläche des Septums, einragt. Unklar bleibt bei den Darlegungen DURSY's die Art und Weise, wie sich der Ductus naso-palatinus bildet, dessen Entstehung ja in enger Beziehung zu der der Papilla palatina steht. — Auch R. FLEISCHER (17), dessen detaillirte Angaben sich wesentlich auf Schweine-Embryonen beziehen, sind diese Vorgänge am vorderen Ende des secundären Gaumens nicht entgangen. Von neueren Untersuchungen über die hier berücksichtigten Entwickelungsvorgänge ist mir nur die Arbeit von NUSSBAUM (53) bekannt geworden. Nach dessen Beobachtungen an Embryonen von *Canis familiaris* fügt sich das Septum narium gleichfalls in das vordere Ende der secundären Gaumenspalte ein.

Den Bau der Papille bei der erwachsenen *Echidna* habe ich nicht untersucht, habe auch in der Literatur specielle Angaben über denselben nicht gefunden. Bei den höheren Säugethieren ist bei verschiedenen Formen (Marsupialier, BROOM [11], *Miniopterus*, BROOM [7], *Cavia*, KLEIN [35]) ein knorpeliger Kern der Papille beobachtet worden, der keinen Zusammenhang mit der knorpeligen Nasenkapsel besitzt. Eine morphologische Deutung desselben versucht BROOM (7). Reste dieses Knorpelkernes der Gaumenpapille sah MERKEL (49) beim Menschen.

Hinsichtlich des feineren Baues der fertigen Papille bei den Säugethieren sind mir nur die Untersuchungen von MERKEL bekannt, die sich auf den Menschen beziehen. Bei *Homo* ist die Papille rudimentär im Vergleich zu ihrer scharfen formalen Ausprägung bei den übrigen Säugethieren; trotzdem ist sie nach MERKEL's Beobachtungen durch den Reichthum an Nervenfasern und an Tastkörperchen ausgezeichnet. Wenn die Gaumenpapille der Säuger allgemein eine ähnliche Ausstattung mit nervösen Apparaten aufwiese, könnte man sie in functioneller Hinsicht als ein Tastorgan des Gaumens auffassen, welches vielleicht irgendwie die aufgenommene Nahrung controliren hilft.

Mit der Einfügung der Gaumenpapille in das Mundhöhlendach empfängt die Bildung der Canales naso-palatini ihren Abschluss. Nach den Beobachtungen an dem Material von *Echidna*-Embryonen, welches mir zur Verfügung stand, gewann ich den Eindruck, dass bei der Bildung des secundären Gaumens das vorderste Ende der Apertura nasalis interna als ein kurzer Kanal, eben der Canalis naso-palatinus, erhalten bleibt. Fassen wir die diesbezüglichen Vorgänge zu einer kurzen Uebersicht zusammen, so ergiebt sich Folgendes. Bei Embryo 43* liegen die vorderen Enden der inneren Nasenlöcher in weitem Abstande von einander; der primitive Boden des Cavum nasale und mit ihm der vordere Rand der Apertura interna hat sich entsprechend dem Abwärtswachsen des Gaumenrandes gesenkt; die eben angedeuteten Anlagen der Gaumenplatten beginnen am vorderen Rande der Aperturae nasales internae. Bei Embryo 44 nähern sich die vorderen Enden der inneren Nasenlöcher einander, eine Verschiebung, die durch die Verschmälerung des Septum narium bedingt ist. Die Gaumenplatten beginnen wie früher an der vorderen Umrahmung der Aperturae internae, sind aber namentlich in ihrem vorderen Theile deutlicher prominent geworden, so dass sie hier die Aperturae internae zu überlagern beginnen. Oberhalb jeder Gaumenplatte setzt sich die median-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wärts sehende Fläche des Kieferrandes in die laterale Nasenwand fort. Schon bei Embryo 43* findet sich die Oeffnung des JACOBSON'schen Organes im Bereich der Apertura interna, liegt aber noch bei Embryo 44 im gleichen Niveau mit dem primären Nasenboden. Bei Embryo 46 haben sich die Gaumenplatten in medianer Naht unter dem Septum narium vereinigt, dabei wird vorn das unpaare Gaumenloch ausgespart. Die seit- und rückwärts liegende Begrenzung desselben bildet der freie Rand der Gaumenplatte, die sich wie früher vorn mit dem vorderen Rande der Apertura interna verbindet. Der letztere setzt sich medianwärts wie früher in den unteren Randwulst des Septums fort. Die Oeffnung des JACOBSON'schen Organes liegt jetzt schon etwas tiefer, als dem Niveau des primären Nasenbodens entspricht, hat also eine nach unten gerichtete Verschiebung erfahren. Bei dem Beuteljungen 47 endlich hat sich die Gaumenpapille in das Gaumenloch eingefügt. Von dem unpaaren Gaumenloch bleibt rechts und links die Lichtung der Canales naso-palatini erhalten. Die Umgrenzung derselben wird nunmehr hinten und lateral von der Gaumenplatte, vorn von der Verbindung der letzteren mit dem vorderen Rande der Apertura interna, medial von dem zur Gaumenpapille umgewandelten vorderen Ende des Septum narium gebildet. Die Oeffnung des JACOBSON'schen Organes hat ihre Lage nicht mehr verändert und liegt nunmehr an der medialen Wand des Canalis naso-palatinus, in der Nähe dessen nasaler Mündung (Taf. XV, Fig. 9a, *J. O.*). Letzterer bildet bei dem Beuteljungen 47 einen kurzen Kanal, der das Mundhöhlendach in verticaler Richtung durchsetzt. In Figur 9a der Tafel XV ist derselbe durch punktirte Linien angedeutet (*C. n. p.*). Der primitive Boden der Nasenhöhle — an dessen hinterem Ende nach Obigem der Canalis naso-palatinus liegen muss — biegt ziemlich scharf in die vordere Wand des Kanales um, während sich der secundäre Boden der Nasenhöhle von hinten und von der Seite her allmählich gegen die nasale Oeffnung desselben einsenkt (vergl. Fig. 9, Taf. XV). — Diese Verhältnisse erfahren weiterhin keine nennenswerthen Veränderungen mehr.

Von grosser Wichtigkeit erscheint mir die Thatsache, dass bei der Bildung des Canalis incisivus von *Echidna* die Oeffnung des JACOBSON'schen Organes in dessen Wandung aufgenommen wird. Diese Beobachtung bestätigt die bereits von anderer Seite vertretene Anschauung, dass der Canalis naso-palatinus der Mammalier dem JACOBSON'schen Organ seine Entstehung verdanke. Ich möchte meine Anschauung in folgender Weise präcisiren. Das JACOBSON'sche Organ, welches bereits bei Amphibien eine functionelle Beziehung zur Mundhöhle besitzt, erfährt bei Säugethieren eine rückwärts gerichtete Verschiebung seiner Oeffnung, durch welche die letztere in den Bereich der Apertura nasalis interna gelangt. Diese Lageveränderung ist dadurch bedingt, dass bei der zunehmenden Längsausdehnung des Cavum nasale der vorderste Abschnitt des letzteren und mit ihm der primäre Nasenboden ganz erheblich zurückbleibt. Die Einbeziehung der Oeffnung des JACOBSON'schen Organes in das vordere Ende der Apertura nasalis interna ist weiter die Ursache dafür, dass bei der Bildung des secundären Gaumens das vordere Ende der Apertur als Canalis naso-palatinus erhalten bleibt.

Nach den Angaben in der Literatur scheint sich auch bei den höheren Säugethieren der Canalis naso-palatinus im Princip nach dem gleichen Modus zu bilden wie bei *Echidna*. Die kurze Angabe, dass in dem Kanal das vordere Ende der Apertura interna erhalten sei, findet sich wiederholt. DURSY geht bei seinen Untersuchungen auf die Bildung des Kanales im Besonderen nicht ein, erwähnt aber für *Bos* und für *Homo*, dass die STENSON'schen Gänge den Gaumentheil des Zwischenkiefers durchsetzen, welcher in das vordere Ende der noch offenen secundären Gaumenspalte einragt. Demnach kann DURSY nicht die Vorstellung gehabt haben, dass die STENSON'schen Gänge bei der Bildung des secundären Gaumens ausgespart

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

werden. Dem gegenüber berichtet SCHWINK (72), der gleichfalls Embryonen vom Rind untersuchte, dass der STENSON'sche Gang bei der Schliessung des secundären Gaumens zwischen diesem und dem primären Gaumen zunächst als ein spaltartiger Raum, der Mund- und Nasenhöhle mit einander verbindet, erhalten bleibe (p. 56). Bei älteren Embryonen werde das orale Ende des Ganges temporär durch Epithelmassen verschlossen. SCHWINK geht auf die Bildung der Papilla palatina nicht näher ein. Man wird die Angaben von SCHWINK und DURSY combiniren müssen, um eine richtige Vorstellung über die in Rede stehenden Entwickelungsvorgänge beim Rinde zu gewinnen. Jedenfalls bieten dieselben im Vergleich zu *Echidna* Besonderheiten. SCHWINK giebt von einem 28 mm langen Rindsembryo an, dass die offene Mündung des bereits schlauchförmigen JACOBSON'schen Organes an der oralen Fläche des primitiven Nasenbodens liegt, so dass das Organ in das Cavum oris mündet; er illustrirt dieses Verhalten durch die Figur 14 auf Tafel I seiner citirten Arbeit. Nach allem, was wir über die Entwickelung des JACOBSON'schen Organes der Säugethiere wissen, kann diese auffällige Lage der Mündung desselben nur in der Weise zu Stande gekommen sein, dass sich die Oeffnung des Organes um den vorderen Rand der Apertura nasalis interna herum abwärts verschoben hat und so an die orale Fläche des primitiven Nasenbodens, d. h. an das primitive Dach der Mundhöhle gelangt ist. Diese abwärts gerichtete Verlagerung der Oeffnung im Bereiche der Apertura interna tritt ja auch bei *Echidna*-Embryonen, allerdings in sehr viel geringerem Maasse, in die Erscheinung. — DURSY (15) giebt auf Tafel III, Figur 13 die Abbildung vom Mundhöhlendach eines 45 mm langen Rindsembryos. An der Figur fällt auf, dass die Anlagen der Gaumenplatten sich über die Enden der schlitzförmigen inneren Nasenlöcher hinaus nach vorn erstrecken, und dass sich ihre vorderen Enden einander bis zur Berührung nähern. An dem eben erwähnten Frontalschnitt, welchen SCHWINK abbildet, ist die Anlage der Gaumenplatten (*Gf*) gleichfalls zu erkennen. Man hat sich demnach vorzustellen, dass die Oeffnung des JACOBSON'schen Organes am primären Mundhöhlendach zwischen dem vorderen Ende des Gaumenfortsatzes und dem vorderen Ende der Apertura nasalis interna liege. Kommt es nun zur Bildung des secundären Gaumens, wobei sich die Papilla palatina in das definitive Mundhöhlendach einfügt, so wird die Lichtung des Canalis naso-palatinus zwischen primärem und secundärem Gaumen ausgespart und die Mündung des JACOBSON'schen Organes in die Wandung desselben einbezogen. Der Canalis naso-palatinus von *Bos* ist nicht kurz und vertical gestellt, die Oeffnung des JACOBSON'schen Organes liegt nicht in der Nähe seines nasalen Endes wie bei *Echidna*; der Kanal ist vielmehr lang gestreckt, steigt schräg nach hinten und oben auf, und das JACOBSON'sche Organ öffnet sich in sein orales Ende. So erscheint die Bildung des Canalis naso-palatinus beim Rinde im Vergleich zu *Echidna* modificirt, und ich halte es für sehr wohl möglich, dass diese Modificationen bedingt sind durch die starke Verlagerung der Mündung des JACOBSON'schen Organes. Jedenfalls gewann ich den Eindruck, dass diese Entwickelungsvorgänge bei Rindsembryonen principiell nicht von denen bei *Echidna* verschieden sind. — Bei *Canis familiaris* geht nach den Untersuchungen von NUSSBAUM (53) das vordere Ende der Apertura interna in den STENSON'schen Gang über, wobei die Mündung des JACOBSON'schen Organes in dessen Wandung aufgenommen wird. Das unterste Ende des bei der Bildung des secundären Gaumens ausgesparten Ganges wird durch Wucherung des Epithels verlegt. Vor dieser Stelle bildet sich dann am Mundhöhlendach eine Einsenkung, welche sich mit dem oberen, offen gebliebenen Theile des Ganges secundär verbindet. Demnach ginge beim Hunde nur der grössere obere Abschnitt des Canalis naso-palatinus, der auch die Mündung des JACOBSON'schen Organes enthält, aus dem vorderen Ende der Apertura interna hervor.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

III. Zur Morphologie des Jacobson'schen Organes der Monotremen und der übrigen Säugethiere.

A. Jacobson'sches Organ und Canalis naso-palatinus.

Aus den ontogenetischen Vorgängen bei *Echidna*, Ungulaten und Carnivoren ergiebt sich als gemeinsame Thatsache, dass die Oeffnung des Jacobson'schen Organes bereits in der Apertura interna liegt, bevor der Canalis naso-palatinus entsteht, dass ferner der vordere Theil der Apertur, der eben die Oeffnung des Organes enthält, bei der Bildung des secundären Gaumens zum Canalis naso-palatinus wird. Das Jacobson'sche Organ entsteht unabhängig vom Stenson'schen Gang; aber man kann nicht sagen, dass die Bildung des letzteren unabhängig vom Jacobson'schen Organ erfolge. Das vordere Ende der Apertura nasalis interna wird zu einem die Nasen- und Mundhöhle mit einander verbindenden Gang abgeschlossen, weil das Jacobson'sche Organ mit seiner Mündung bei der Ausgestaltung der Nasenhöhle die Lage im vorderen Ende der Apertur erlangt hat. — Mit dieser aus der Ontogenie von *Echidna* und anderer Säugethiere gewonnenen Vorstellung ist die Thatsache in gutem Einklang, dass wir bei der grössten Mehrzahl der Mammalier das Jacobson'sche Organ in den Canalis naso-palatinus einmünden sehen, so dass man dies Verhalten als das typische bezeichnen darf.

Das Jacobson'sche Organ öffnet sich in den Canalis naso-palatinus bei beiden Monotremen, bei allen Marsupialiern (Röse [64], Symington [81], Broom [11]); ferner bei Edentaten (*Manis tricuspis*, M. Weber [85]), Artiodactylen (*Sus, Cervus, Ovis, Bos*, Herzfeld [24], Schwink [72]), bei Insectivoren (*Talpa*, Herzfeld [24], ausserdem *Sorex, Erinaceus*, Jungersen [32]), bei Carnivoren (*Canis, Felis*, Herzfeld [24], Jungersen [32], Schwink [72]), bei einigen Arten der Chiroptera (*Vesperugo pipistrellus*, Duval et Garnauld [16], *Miniopterus*, Broom [8]), bei Prosimiern (*Lemur*, Herzfeld [24], und *Tarsius* [eigene Beobachtung]), endlich bei Arctopithecen (*Hapale*, Herzfeld [24]). Die Mündung des Organes liegt entweder wie bei *Echidna* im nasalen Ende des Canalis naso-palatinus oder sie rückt mehr oder weniger weit abwärts. Diese Verschiebung tritt nach den ausführlichen Darstellungen Broom's (11) schon bei Marsupialiern in die Erscheinung. Bei einigen derselben liegt die Oeffnung direct am nasalen Ende des Stenson'schen Ganges im Niveau des primären Nasenbodens, bei anderen rückt sie mehr oder weniger weit abwärts. Am stärksten ist die Verschiebung der Mündung wohl bei Ungulaten (*Bos*), wo wir dieselbe in der Nähe des Gaumenendes des Ganges finden. Mit der Senkung, welche die Oeffnung des Organes an der Wandung des Canalis naso-palatinus erfährt, gehen Umgestaltungen am vorderen Ende des Jacobson'schen Knorpels Hand in Hand. Auch der Canalis naso-palatinus zeigt bei den höheren Säugethieren hinsichtlich der Länge und der Richtung, in welcher er das Mundhöhlendach durchsetzt, in den einzelnen Gruppen Besonderheiten.

Auf diese speciellen Verhältnisse brauche ich hier nicht einzugehen. Die Thatsache, dass sich die Verbindung des Organes mit dem Canalis naso-palatinus in der Mammalierreihe so häufig findet, spricht entschieden für eine enge morphologische Beziehung zwischen beiden in dem Sinne, wie es oben ausgeführt wurde. Doch bestehen bei Säugethieren auch verschiedene Abweichungen von diesem typischen Verhalten, die in Kürze zu berücksichtigen sind.

Bei einer Reihe von Formen ist das Jacobson'sche Organ rückgebildet und fehlt dem Erwachsenen vollständig (von Resten des Jacobson'schen Knorpels abgesehen). Die Reduction des Jacobson'schen Organes combinirt sich in einigen dieser Fälle mit dem Verschluss der Lichtung des Canalis naso-palatinus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

also mit einer Rückbildung desselben. Das trifft zu für Pinnipedier (*Phoca,* HERZFELD [24], JUNGERSEN [32]) und Cetaceen (*Phocaena,* JUNGERSEN [32]); ferner für *Molossus obscurus* (JUNGERSEN [32]), für einige Chiropteren (*Vespertilio murinus, Rhinolophus ferrum equinum,* DUVAL et GARNAULD [16]) und endlich als Regel für den erwachsenen Menschen. Das Fehlen des JACOBSON'schen Organes und der gleichzeitige Verschluss des Canalis naso-palatinus ist natürlich zu Gunsten der Auffassung verwerthbar, dass die Entstehung des Gaumenganges durch das JACOBSON'sche Organ veranlasst sei. Hieran wird nichts geändert, wenn bei Embryonen von *Phoca* (12 cm Länge) zwar die rudimentäre Anlage des JACOBSON'schen Organes noch besteht, die Lichtung des Canalis naso-palatinus dagegen bereits verlegt ist (JUNGERSEN).

In anderen Fällen, wo gleichfalls das JACOBSON'sche Organ bis zum völligen Schwunde rückgebildet ist, bleibt der Canalis naso-palatinus erhalten. Dieser Zustand besteht bei den Affen der alten Welt (*Cercopithecus, Inuus,* HERZFELD [24]), ferner bei einzelnen Chiroptera[1]) (*Pteropus,* HERZFELD [24]). Die Thatsache, dass hier ein durchgängiger Canalis naso-palatinus besteht, während das JACOBSON'sche Organ fehlt, scheint mir darauf hinzuweisen, dass dem STENSON'schen Gang eine gewisse Selbständigkeit zukommt. Wenn auch in der Säugethierreihe der Anlass zu seiner Bildung durch das JACOBSON'sche Organ gegeben wird, so bleibt er doch nach Rückbildung des letzteren, also nach Elimination des Momentes, welches seine Entstehung veranlasste, gelegentlich als selbständige Bildung erhalten. Diese Thatsache wird nun wichtig für die Beurtheilung jener Fälle, wo ein gut entwickeltes JACOBSON'sches Organ und ein durchgängiger Canalis naso-palatinus bestehen, ohne dass eine Beziehung zwischen beiden erkennbar wäre. So liegt bei den Nagethieren (*Lepus, Mus, Cavia,* KLEIN, HERZFELD, SCHWINK, JUNGERSEN u. A.) die Mündung des JACOBSON-schen Organes vor der nasalen Oeffnung des Canalis naso-palatinus, also oberhalb des primären Bodens der Nasenhöhle. Eine Erklärung für dieses Verhalten ergiebt sich wohl aus folgenden Ueberlegungen. Wir sahen, dass die Anlage des JACOBSON'schen Organes bei *Echidna*-Embryonen zunächst vor der Apertura interna und oberhalb des primären Bodens der Nasenhöhle liegt; dass seine Oeffnung sich später rückwärts verschiebt und in den Bereich des inneren Nasenloches gelangt, und dass sie bei der Schliessung des secundären Gaumens schliesslich in den Canalis naso-palatinus aufgenommen wird. Die Verlagerung der Organöffnung nach hinten brachte ich mit der Thatsache in Verbindung, dass bei dem Längenwachsthum der Nasenhöhle der vordere Abschnitt derselben und mit diesem der primäre Nasenboden erheblich zurückbleibt. Treten nun Umstände ein, durch welche die Verkürzung des primitiven Nasenbodens hintangehalten wird, so könnte sehr wohl die relative Rückverschiebung der Oeffnung des JACOBSON'schen Organes ausbleiben oder doch nicht ausreichen, um dieselbe in den Bereich der Apertura interna gelangen zu lassen. Ein Moment, welches bei Nagern in dieser Richtung wirksam sein könnte, besteht in der mächtigen Entfaltung der Alveolen der Nagezähne. Ich erkläre mir demnach die Lage der Oeffnung des JACOBSON'schen Organes vor der Apertura interna bezw. vor der nasalen Mündung des Canalis naso-palatinus bei den Nagethieren in der Weise, dass als Folge der starken Entwickelung der Nagezahnalveolen der primitive Boden des Cavum nasale verhältnissmässig lang bleibt und so die rückwärts gerichtete Verschiebung des JACOBSON-schen Organes beeinträchtigt wird. Wenn sich nun trotzdem der Canalis naso-palatinus ausbildet, so dürfte derselbe in ähnlicher Weise wie bei den Formen, die das JACOBSON'sche Organ verloren haben, als selbständig gewordene Einrichtung vererbt worden sein.

Auch bei menschlichen Embryonen hat das rudimentäre JACOBSON'sche Organ keine Beziehung zu dem noch durchgängigen Canalis incisivus. In diesem Falle erklärt sich die Lage der Oeffnung des Organes

---

1) Im Gegensatz zu den Angaben von DUVAL und GARNAULD giebt JUNGERSEN (32) für *Vesperugo pipistrellus* und SCHWINK (72) für *Vespertilio murinus* an, dass das JACOBSON'sche Organ fehle und die Lichtung des Canalis naso-palatinus durchgängig sei.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

am Septum in ziemlichem Abstande vom Boden der Nasenhöhle wohl durch die Höhenzunahme des Cavum nasale, die ihrerseits wieder durch die Prognathie des Schädels bedingt sein mag.

Ich gelange also zu der Anschauung, dass die von dem gewöhnlichen Verhalten abweichende Lage der Oeffnung des JACOBSON'schen Organes bei Rodentiern und bei menschlichen Embryonen durch specielle Verhältnisse im Bau des Cavum nasale bedingt ist.

Beim Pferd besteht nach den Angaben von HERZFELD (24) und BROOM (10) ein wohl entwickeltes JACOBSON'sches Organ; dasselbe öffnet sich an der medialen Wand einer tiefen, trichterförmigen Einsenkung am Boden der Nasenhöhle, welche dem oberen Theil des Canalis naso-palatinus entspricht. Das orale Ende des Kanales ist verschlossen; nach GRATIOLET (22) findet sich der gleiche Zustand beim Kameel und der Giraffe. — Meine Auffassung über die genetische Beziehung zwischen JACOBSON'schem Organ und Canalis naso-palatinus basirt darauf, dass die functionelle Beziehung des JACOBSON'schen Organes zur Mundhöhle, die als eine Grundeigenschaft desselben erscheint, bei Säugethieren dadurch gewahrt bleibt, dass bei der Bildung des secundären Gaumens der Canalis naso-palatinus ausgespart wird. Bei den in Rede stehenden Formen ist die physiologische Beziehung des JACOBSON'schen Organes zum Cavum oris durch den Verschluss des Canalis naso-palatinus aufgehoben, doch besteht ein grosser Theil des letzteren in der tiefen, trichterförmigen Einsenkung des Nasenbodens. Dieses Verhalten ist daher mit meiner Auffassung nicht gut in Einklang zu bringen, es müsste denn sein, dass das JACOBSON'sche Organ bei den genannten Thieren seine Function bereits eingebüsst hat; dann würde der Verschluss des oralen Endes des Canalis naso-palatinus als das erste Zeichen der beginnenden Reduction des Organes aufzufassen sein. Doch habe ich aus den Literaturangaben keine Anhaltspunkte gewonnen, die diese Meinung stützen könnten. Eine befriedigende Erklärung der Befunde bei *Equus* u. s. w. vermag ich demnach nicht zu geben. Immerhin habe ich die Ueberzeugung, dass dieses, von den typischen Verhältnissen abweichende Verhalten des Canalis naso-palatinus meine oben ausführlich dargelegten Anschauungen nicht zu beeinflussen braucht. Denn einmal sind es verschwindend wenig Formen, bei denen dasselbe beobachtet wurde, und ferner geht aus der Thatsache, dass nur das orale Ende des Nasengaumenganges verlegt ist, mit Sicherheit hervor, dass die in Rede stehenden Formen von solchen abzuleiten sind, die einen durchgängigen Canalis naso-palatinus besessen haben. Der partielle Verschluss des STENSON'schen Ganges bei *Equus* erscheint als secundärer Zustand.

Fassen wir in Kürze die Anschauungen zusammen, welche sich aus den obigen Ausführungen ergeben. Die Mündung des JACOBSON'schen Organes, welche ursprünglich (bei Amphibien und Cheloniern) über dem primitiven Nasenboden und vor der Apertura nasalis interna liegt, erfährt bei Säugethieren eine rückwärts gerichtete Verschiebung, durch welche sie hinter den primitiven Nasenboden in den Bereich des vorderen Endes der Apertura interna gelangt. Diese Verlagerung ist dadurch bedingt, dass der vordere Abschnitt des Cavum nasale, welcher bei Amphibien und Cheloniern den grössten Theil der Nasenhöhle bildet, bei der Ausgestaltung der Nasenhöhle der Säugethiere in der Entwickelung ganz erheblich zurückbleibt; die relative Verkürzung des primitiven Nasenbodens ist eine Theilerscheinung dieses Vorganges. Bei der Ausbildung des secundären Gaumens bleibt das vordere Ende der Apertura interna, welches die Mündung des JACOBSON'schen Organes enthält, als Canalis naso-palatinus erhalten. Auf diese Weise wird die functionelle Beziehung zur Mundhöhle gewahrt, welche das JACOBSON'sche Organ von vornherein besitzt. Die Entstehung des Ductus naso-palatinus ist eine Consequenz der Lageveränderung des JACOBSON'schen Organes. — Die Einmündung des JACOBSON'schen Organes in den Canalis naso-palatinus kann als typisches Verhalten für die Säugethiere hingestellt werden. Durch specielle Umstände kann dieses Verhalten abgeändert werden. Bei den Nagethieren hat die mächtige Entfaltung der Alveolen der Nagezähne eine verhältnissmässig grosse Länge des primitiven Nasenbodens zur Folge. Die Oeffnung des JACOBSON'schen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Organes verbleibt vor der Apertura interna, ohne Beziehung zum Canalis naso-palatinus. Bei menschlichen Embryonen wird die Verbindung des rudimentären JACOBSON'schen Organes mit dem Canalis naso-palatinus dadurch aufgehoben, dass sich ersteres bei der Höhenzunahme des Cavum nasale am Septum aufwärts verschiebt. — Die Reduction des JACOBSON'schen Organes kann sich mit einem Verschluss des Canalis naso-palatinus combiniren (Cetaceen, Primipedier, Mensch), oder es bleibt dabei die Lichtung des STENSON'schen Ganges erhalten (catarrhine Affen, einzelne Chiroptera).

Meiner Auffassung steht die von JUNGERSEN und SCHWINK vertretene gegenüber; beide Autoren sind der Ansicht, dass Canalis naso-palatinus und JACOBSON'sches Organ unabhängig von einander gebildet werden und secundär mit einander in Verbindung treten. SCHWINK (72) stützt sich dabei zunächst auf die oben berücksichtigten Entwickelungsvorgänge bei *Bos* und zwar im Besonderen auf die Thatsache, dass der STENSON'sche Gang später entsteht als das JACOBSON'sche Organ. Hierbei lässt SCHWINK aber unberücksichtigt, dass der STENSON'sche Gang aus dem vorderen Ende der Apertura interna hervorgeht, in welchem die Mündung des JACOBSON'schen Organes liegt. Ich meine, dass gerade hierin der Einfluss, den das JACOBSON'sche Organ auf die Genese des Canalis naso-palatinus ausübt, zum Ausdruck kommt. Dass der Kanal später entsteht als das JACOBSON'sche Organ, kann nicht auffallen, wenn man bedenkt, dass das letztere eine alte, von den Amphibien übernommene Einrichtung ist, während der Canalis naso-palatinus erst in der Säugethierreihe selbst mit der Ausbildung des secundären Gaumens entstanden sein kann. Man könnte nur dann behaupten, dass in der Ontogenie die Bildung des Canalis naso-palatinus unabhängig vom JACOBSON'schen Organ erfolgt, wenn man nachwiese, dass die Mündung des letzteren secundär in den fertig gebildeten Kanal einrückte. Ein derartiger Vorgang kommt aber, soviel wir wissen, nicht vor.

Ausserdem stützt SCHWINK und ferner JUNGERSEN (32) seine Auffassung auf die Thatsache, dass bei den Nagethieren die Oeffnung des JACOBSON'schen Organes vor dem Canalis naso-palatinus liegt, beide Einrichtungen in der That also unabhängig von einander bestehen. Wenn man berücksichtigt, dass bei Amphibien und Cheloniern das JACOBSON'sche Organ gleichfalls vor dem inneren Nasenloch und über dem primitiven Boden der Nasenhöhle liegt, so kann es berechtigt erscheinen, auch die Lage der Organmündung bei den Rodentia als einen primitiven Zustand aufzufassen. Ich schliesse mich dieser Ansicht deshalb nicht an, weil bereits bei Monotremen und bei Marsupialiern die Beziehung des JACOBSON'schen Organes zum Canalis naso-palatinus in der Ontogenie wie in den fertigen Zuständen so deutlich zum Ausdruck kommt, ferner weil bei den Rodentia in der Entfaltung der Nagezahnalveolen Verhältnisse bestehen, die nicht ohne Einfluss auf das Verhalten des primitiven Nasenbodens bleiben können.

Eine andere Anschauung scheint mir GEGENBAUR (21, p. 974) zu vertreten, indem er den STENSON'schen Gang als Ausführungsgang des JACOBSON'schen Organes bezeichnet. Ich meine, dass GEGENBAUR mit dieser Auffassung etwas zu weit geht. Ich möchte dagegen einwenden, dass bei den *Echidna*-Embryonen, in ganz der gleichen Weise aber auch bei Embryonen der höheren Säugethiere, vor der Schliessung des secundären Gaumens, also auch vor der Bildung des Canalis naso-palatinus am JACOBSON'schen Organ eine Sonderung in den mit indifferentem Epithel ausgekleideten „Einführungsgang" und den sensoriellen Hauptabschnitt des Organes vollzogen ist. Kommt es nun mit dem Abschluss der Gaumenbildung zur Entstehung des Canalis naso-palatinus, so liegt die scharf umgrenzte Oeffnung des Einführungsganges des JACOBSON'schen Organes im Bereiche des letzteren. Der Canalis naso-palatinus stellt einen Verbindungsgang zwischen Mund- und Nasenhöhle dar, in dessen Wandung die Mündung des JACOBSON'schen Organes liegt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

B. Das Jacobson'sche Organ der Monotremen und der Säugethiere überhaupt.

1. Das Jacobson'sche Organ der Monotremen.

Echidna. Bei *Echidna*-Embryo 46 und 47 zeigt das JACOBSON'sche Organ noch einfache Verhältnisse. Der enge Einführungsgang steigt schräg nach hinten und oben auf, während sich der weitere, sensorielle

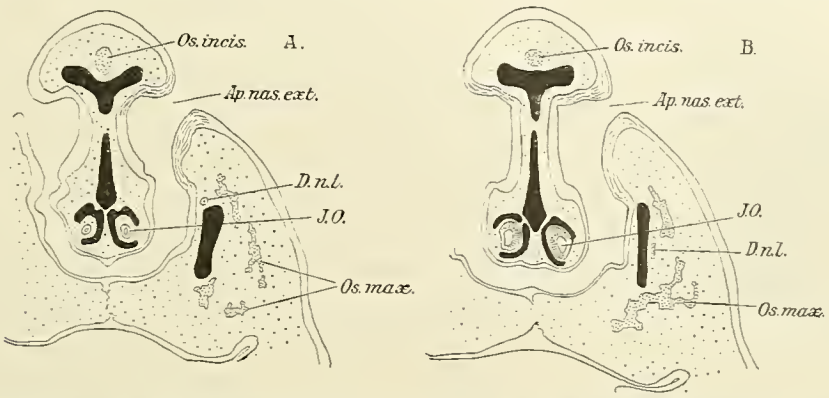


Fig. 10. Schnitte durch die Nasenhöhle von *Echidna*-Embryo 46. Die Richtung derselben ist schräg von vorn-oben nach hinten-unten. Schnitt A trifft den Einführungsgang des JACOBSON'schen Organes (*J. O.*), Schnitt B den sensoriellen Theil desselben; *Os incis.* unpaarer Fortsatz beider Zwischenkiefer, *Ap. nas. ext.* äusseres Nasenloch. Das Plattenepithel des Atriums ist durch die der Contour parallele Strichelung angegeben. *D. n. l.* Ductus naso-lacrymalis, in Schnitt A dicht vor der Mündung, *Os max.* Os maxillare.

Theil desselben in den unteren Randwulst des Septums einbettet. Textfig. 10 A zeigt einen Schnitt durch den cylindrischen und mit indifferentem Epithel ausgekleideten Einführungsgang bei Embryo 46; in Fig. B

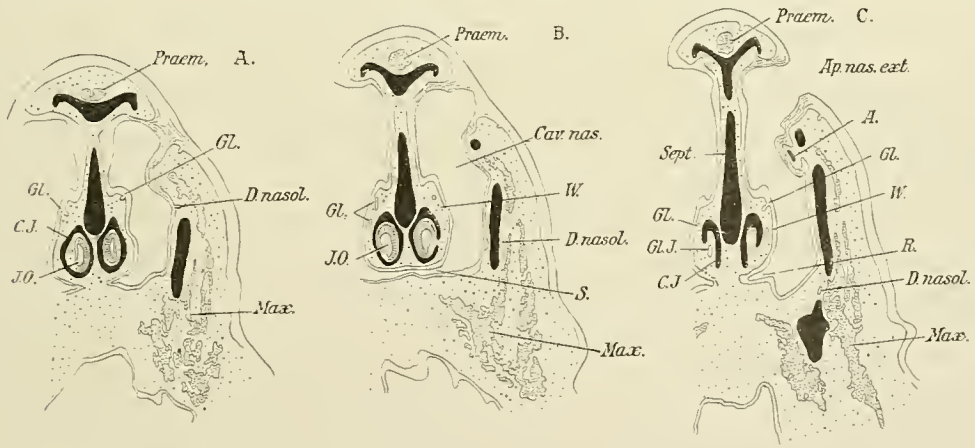


Fig. 11. Schnitte durch die Nasenhöhle von *Echidna*, Beuteljunges 47. Schnittrichtung fast horizontal, wenig nach hinten und unten geneigt. Schnitt A liegt am tiefsten und trifft den vorderen Theil des JACOBSON'schen Organes (*J. O.*); die Schnitte B und C liegen höher und treffen das JACOBSON'sche Organ weiter hinten. *Praem.* Os praemaxillare, *Gl.* Drüsenanlagen, *D. nasol* Thränenkanal, dessen Mündung in Fig. A getroffen ist, *Max.* Oberkieferknochen, *C. J.* JACOBSON'scher Knorpel, *W.* unterer Randwulst des Septums, *S.* verbindender Spalt zwischen beiden Nasenhöhlen, *R.* Rinne zwischen Randwulst des Septums und secundärem Nasenboden, *Gl. J.* JACOBSON'sche Drüse. Knorpel schwarz, Knochen eng punktirt. Das Plattenepithel des Atriums ist durch Strichelung angegeben. Der mit *A* bezeichnete Vorsprung entspricht der ebenso bezeichneten Wulstung der Taf. XV, Fig. 9b.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist der sensorielle Abschnitt des Organes getroffen. Der Uebergang zwischen beiden Abschnitten erfolgt ganz allmählich. An dem sensoriellen Theile des Organes ist die Sonderung zwischen Sinnesepithel und indifferentem Epithel jetzt scharf ausgeprägt. Die äussere Form des Organes kann man etwa mit einem Halbcylinder vergleichen. Seine laterale Wand erscheint ziemlich plan und geht in einer oberen und unteren abgerundeten Kante in die stark gebogene mediale Wand über. Letztere trägt das Sinnesepithel. Bei dem Beuteljungen 47 (vergl. Textfig. 11) ist der sensorielle Theil des Organes grösser geworden; die laterale Wand des Schlauches erscheint leicht gegen das Lumen eingebuchtet, so dass letzteres bereits, wenn auch nur in Andeutung, auf den Schnitten eine Sichelform zeigt. Der hintere Theil des sensoriellen Abschnittes zeigt eine stärkere Entfaltung (vergl. Textfig. 11 A und B).

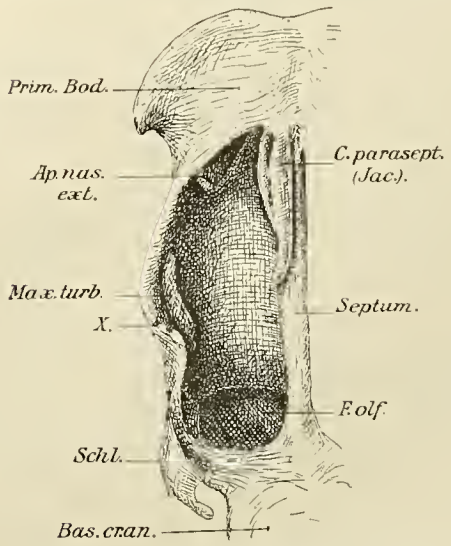


Fig. 12. Knorpelige Nasenkapsel von *Echidna*-Embryo 46 in ventraler Ansicht. Nach einem Plattenmodell. Erklärung siehe im nebenstehenden Text und später in dem über das Maxillo-turbinale handelnden Abschnitt.

Das hintere zugespitzte Ende des Jacobson'schen Organes nimmt die Anlage einer Drüse auf, die sich als ein einfacher, nur an seinem Ende spärlich verzweigter Schlauch ziemlich weit rückwärts verfolgen lässt; sie ist gleichfalls in den unteren Randwulst des Septums eingelagert. Bei Embryo 46 ist die Glandula Jacobsonii (*Gl. J.*) die einzige angelegte Drüse. Bei dem Beuteljungen 47 treten im Bereich der Pars respiratoria der Nasenhöhle und zwar am unteren Randwulst des Septums weitere Drüsenanlagen auf (Textfig. 11 *Gl.*). — Ueber das Verhalten des Jacobson'schen Knorpels bei *Echidna*-Embryo 46 giebt die Textfig. 12 eine Vorstellung. Die Figur zeigt die untere Ansicht der knorpeligen Nasenkapsel nach einem Plattenmodell. Vorn bildet die Kapsel einen geschlossenen Boden (*Prim. Bod.*), auf dem in der Medianebene der vorderste Theil des Septum nasale fusst, und der dem primitiven Boden des Cavum nasale eingelagert ist. Der hintere freie Rand dieser Fläche setzt sich lateralwärts und nach hinten in den unteren freien Rand der seitlichen Wand der Kapsel fort; er entspricht dem vorderen Rande der Apertura nasalis interna. Der freie untere Rand des knorpeligen Septums hängt hinten continuirlich mit der Anlage der knorpeligen Schlussplatte (*Schl.*) zusammen, mit der auch von der Seite her der freie untere Rand der lateralen Wand der Kapsel sich verbindet. — Die Cartilago paraseptalis (Jacobson'scher Knorpel) geht vorn, rechts und links von der Medianebene von dem geschlossenen Boden der Kapsel aus und erstreckt sich, dem unteren Rande des Septums von unten und von der Seite her angelagert, nach hinten; seine Länge entspricht nicht ganz der Hälfte des freien unteren Randes des Septums. Der Knorpel ist in seinen vorderen zwei Dritteln rinnenförmig gestaltet; die Rinne öffnet sich nach seitwärts und unten (vergl. Textfig. 10). An der hinteren Grenze des zweiten Drittels nimmt der Knorpel in allmählichem Uebergange die Form eines rundlichen, von den Seiten her comprimirten Stabes an, um dann mit abgerundeter Spitze zu enden. In den rinnenförmigen Theil ist das Jacobson'sche Organ eingelagert, welches, wie Textfig. 10 zeigt, die Lichtung der Rinne ziemlich genau ausfüllt. — Bei Embryo 47 schliesst sich, wie aus Textfig. 11 zu ersehen ist, die knorpelige Rinne zu einem Rohre ab, in dessen Wandungen natürlich vorn für den Einführungsgang, hinten für Drüse, Gefässe und Nerven Oeffnungen ausgespart bleiben; in allen wesentlichen Punkten bleibt das Verhalten der Knorpelkapsel zunächst unverändert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein Vergleich der Textfigur 12 mit der Figur 30 auf p. 463 meines Aufsatzes in der Festschrift für Gegenbaur zeigt, dass bei *Echidna*-Embryonen die Cartilago paraseptalis eine geringere Entwickelung besitzt als bei dem *Halmaturus*-Embryo (und auch bei anderen Beutelthier-Embryonen). Bei letzterem steht dieselbe in continuirlicher Verbindung mit der knorpeligen Anlage der Schlussplatte, während sie bei *Echidna*-Embryonen in weitem Abstande von derselben endet. In dieser Hinsicht zeigen die Beutelthier-Embryonen primitivere Verhältnisse als *Echidna*, und ich suche die Ursache für die Thatsache, dass bei letzterer die Verbindung zwischen Cartilago paraseptalis und knorpeliger Schlussplatte überhaupt nicht in die Erscheinung tritt, in der so ausgesprochenen Verlängerung der Schnauze. Die Lösung der Verbindung zwischen Cartilago paraseptalis und Schlussplatte mag auch veranlassen, dass letztere bei *Echidna* nicht, wie bei dem *Halmaturus*-Embryo, durch einen Spalt vom Septum cartilagineum getrennt ist.

Das Jacobson'sche Organ von dem Beuteljungen 47 zeigt in allen wesentlichen Punkten hinsichtlich seines Baues und seiner Lage dieselben charakteristischen Merkmale, wie das Jacobson'sche Organ der überwiegenden Mehrzahl der Mammalier. Es bildet einen nach hinten geschlossenen Schlauch, der dem unteren Theil des Septum narium eingelagert ist und der sich vorn mit einem kurzen und engen Einführungsgang in den Canalis naso-palatinus öffnet. Die mediale Wand des Lumens ist concav und trägt das Sinnesepithel, die laterale Wand ist gegen das Lumen vorgebuchtet, also convex gekrümmt und mit indifferentem Epithel überzogen. Das Organ ist in eine Knorpelkapsel eingelagert, die dem unteren Rande des Septums angelagert ist und nach vorn continuirlich mit dem Boden der knorpeligen Nasenkapsel zusammenhängt. In das hintere Ende des Organes mündet eine dem unteren Rande des Septums eingelagerte Drüse.

Ich habe die weitere Entwickelung des Organes bei *Echidna* nicht verfolgt. Aus den Untersuchungen von Parker (54), Symington (80) und Broom (9) geht hervor, dass sich dasselbe noch über diesen „Placentalier-Typus" hinaus weiter entwickelt. Doch handelt es sich bei dieser weitergeführten Differenzirung nur um eine speciellere Ausgestaltung des bereits bei Embryo 47 Angelegten. Jedenfalls treten keine neuen, den übrigen Säugethieren fremden Einrichtungen hinzu.

Ehe ich auf die weitere Ausgestaltung des Jacobson'schen Organes eingehe, ist kurz eine Veränderung im Verhalten der knorpeligen Nasenkapsel zu berücksichtigen. Bei älteren Echidnen sind die beiden Jacobson'schen Organe von einer medianen unpaaren Knorpelplatte unterlagert, die sich seitwärts bis in den Bereich des Bodens der Nasenhöhle erstreckt. Diese Platte hängt jederseits, lateral vom Canalis naso-palatinus mit dem Boden der Knorpelkapsel, wie er sich in Textfigur 12 darstellt, zusammen; sie entsteht, wie aus den Angaben von W. N. Parker (54, p. 8) zu schliessen ist, in der Weise, dass der knorpelige Boden des Embryo 46 seitlich vom Canalis naso-palatinus nach hinten und medianwärts auswächst; die so gebildeten Platten lagern sich in den secundären Nasenboden ein und verschmelzen in der Medianebene (vergl. Textfigur 13 *pl*). Es handelt sich also hier um eine secundäre Ausdehnung des Bodens der knorpeligen Nasenkapsel in den Bereich des secundären Gaumens. Die weite Oeffnung im Boden der Knorpelkapsel, die Embryo 46 zeigt und die der Apertura nasalis interna entspricht, wird bei den älteren Thieren durch die Knorpelplatte in ihren vorderen Theil verlegt.

Die weitere Ausgestaltung des Jacobson'schen Organes — ich benutze hierbei die Arbeiten von Parker, Broom und Symington — bezieht sich wesentlich auf den hinteren Abschnitt des Schlauches, der schon bei Embryo 47 sich durch etwas grösseren Umfang auszeichnete. Von der ganzen Länge des Schlauches ist es das zweite und dritte Viertel, welches die folgenden Veränderungen erfährt. Der Umfang des Organes vergrössert sich, und seine laterale Wand buchtet sich stärker in das Lumen vor. Diese Einbuchtung der lateralen Wand nimmt die Form einer Platte an, welche die Lichtung des Organes bis auf einen schmalen Spalt verdrängt. Nach vorn und nach hinten nimmt diese Platte (turbinal of Jacobson's

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

organ, turbinated process) allmählich an Höhe ab; sie erhält endlich eine Stütze durch eine von der Innenfläche des JACOBSON'schen Knorpels ausgehende knorpelige Leiste. Der ganze concav geformte Theil der Wandung trägt das Sinnesepithel, während die plattenförmige Einragung mit indifferentem Epithel überzogen ist. Dass diese plattenförmige Einragung principiell nicht verschieden ist von der leichten Einbiegung, wie sie die Seitenwand des JACOBSON'schen Organes in ihrer ganzen Länge bei vielen anderen Säugethieren aufweist, hebt SYMINGTON mit Recht hervor und wird auch von BROOM erwähnt. — Die in das hintere Ende des Organes mündende Drüse (septal gland, PARKER) erfährt eine weitere Ausgestaltung; ihre Verästelungen liegen in dem hinteren Theile des unteren Randwulstes des Septums; ausserdem treten kleine Drüsen an der Seitenwand des Organes auf, und zwar in seiner ganzen Länge; dieselben münden im Bereiche des indifferenten Epithels in das Lumen des Schlauches. Aus Gründen der Bequemlichkeit füge ich in Textfigur 13 die Copie einer Zeichnung von W. N. PARKER hinzu (54, Taf. III, Fig. 14), welche einen Durchschnitt durch die Nasenhöhle in der Mitte des JACOBSON'schen Organes von einer jugendlichen *Echidna aculeata* (von 21,5 cm Länge) zur Anschauung bringt.

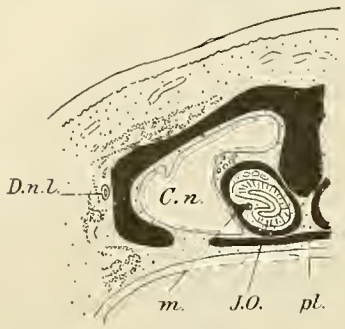


Fig. 13. *Echidna aculeata.* Junges Thier von 21,5 cm Länge. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle in der Mitte des JACOBSON'schen Organes. Copie nach W. N. PARKER, Proc. Zool. Soc., 1894, Taf. 3, Fig. 14. — *C.n.* Cavum nasale, *D. n. l.* Ductus naso-lacrymalis, *pl* Knorpelplatte im secundären Nasenboden, *J. O.* JACOBSON'sches Organ, *m* muschelförmige Einragung im JACOBSON-schen Organ.

Ornithorhynchus. Ueber das JACOBSON'sche Organ von *Ornithorhynchus* verdanken wir BROOM (9) und SYMINGTON (80) werthvolle Mittheilungen, die eine klare Vorstellung von dem Bau desselben geben. Trotz der Besonderheiten, die das Organ beim Schnabelthier aufweist, findet sich dasselbe doch in den wichtigsten Punkten in Uebereinstimmung mit dem von *Echidna* und den übrigen Säugethieren. Das Organ dehnt sich

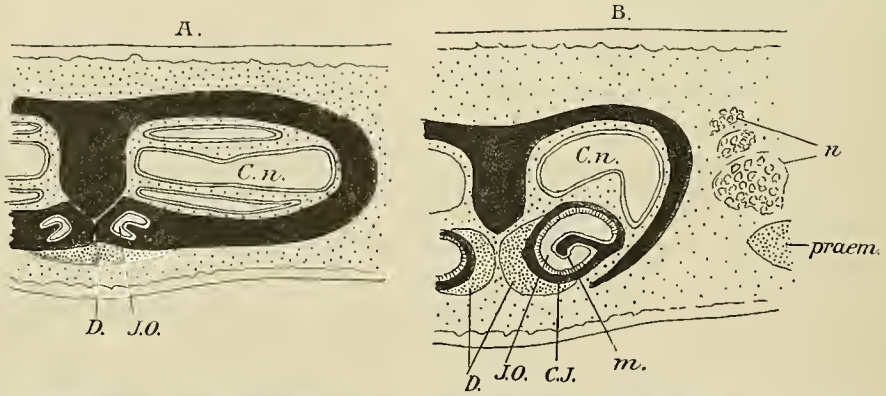


Fig. 14. *Ornithorhynchus*; zwei Frontalschnitte durch die Nasenhöhle. A zwischen Apertura externa und Canalis naso-palatinus; B hinter dem letzteren. Copie nach SYMINGTON, Proc. Zool. Soc., 1891, Taf. XLIII, Fig. 1 und 2. *C.n.* Nasenhöhle, in Fig. A in drei über einander liegende Abschnitte getheilt. *J. O.* JACOBSON'sches Organ, *C.J.* JACOBSON'scher Knorpel, *m.* muschelförmiger Vorsprung im JACOBSON'schen Organ, *D.* hantelförmiger Knochen, *n.* Nerv, *praem.* Os praemaxillare.

längs des unteren Randes des Septum narium von vorn nach hinten aus; sein Lumen öffnet sich mit einer engen Mündung an der medialen Wand des Canalis incisivus; es wird von einem röhrenförmigen Knorpel umgeben, der nach vorn in continuirlicher Verbindung mit dem Boden der knorpeligen Nasenkapsel steht. Die mediale Wand des Lumens ist concav gewölbt und trägt das Sinnesepithel; die laterale Wand ist in das Lumen vorgebuchtet und bildet ähnlich wie bei *Echidna* eine plattenförmige, die Lichtung des Organes erfüllende Einragung. Dieser Vorsprung ist viel stärker entwickelt als bei *Echidna*; er erstreckt sich durch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die ganze Länge des Organes; er bildet im vorderen Theile des Organes eine schmale, horizontal gestellte Platte, welche weiter rückwärts, wo auch das Organ selbst umfänglicher wird, stärker vorspringt und mit ihrem freien Ende nach unten umgebogen und leicht eingerollt ist. Man kann diesen Vorsprung ganz wohl als muschelförmig bezeichnen (turbinal of JACOBSON's organ, turbinated process), doch darf man dabei, wie WIEDERSHEIM (87) mit Recht hervorhebt, nicht an die Riechmuscheln denken, da derselbe in seiner ganzen Länge mit indifferentem Epithel überzogen ist. Schon PARKER (54, p. 11) betont, dass die Function des „JACOBSON's turbinal" keine sensorielle, sondern eine rein mechanische sein müsse. Der Vorsprung erhält auch bei *Ornithorhynchus*, und zwar in seiner ganzen Länge, eine Stütze durch ein Knorpelblatt, welches von der Innenfläche der knorpeligen Scheide des Organes ausgeht. Die Form dieser Einragung bringt es mit sich, dass das Lumen des Organes auf dem Frontalschnitt nicht wie bei *Echidna* die Gestalt einer schmalen Sichel oder eines Hufeisens zeigt, sondern mit dem Anfangstheil einer Spirale oder der Krümmung eines Bischofsstabes (BROOM, 9) verglichen werden kann. Der muschelförmige Vorsprung im JACOBSON'schen Organ von *Ornithorhynchus* wird natürlich in der gleichen Weise zu beurtheilen sein wie der von *Echidna*; er ist bei ersterem nur noch stärker entwickelt als bei letzterer. — Wie bei *Echidna* mündet auch bei *Ornithorhynchus* in das hintere Ende des Organes eine Drüse (septal gland, PARKER), ferner liegen zahlreiche kleine acinöse Drüsen in der Schleimhaut der muschelförmigen Einragung. In allen diesen Punkten zeigt das JACOBSON'sche Organ von *Ornithorhynchus* entweder volle Uebereinstimmung mit dem der Mammalier oder nur graduelle Verschiedenheiten gegen dasselbe. Nur in einer Hinsicht weicht es von dem Placentaliertypus entschieden ab. Allenthalben liegt die Oeffnung des JACOBSON'schen Organes an dessen vorderem Ende, oder mit anderen Worten, von der Mündung an dehnt sich das schlauchförmige Organ ausschliesslich nach hinten aus. Das trifft auch für *Echidna* nach den Beobachtungen von PARKER (54) und SYMINGTON (81) zu. Bei den Embryonen von *Echidna* habe ich auf diesen Punkt nicht besonders geachtet; jedenfalls ist mir eine Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten nicht aufgefallen. Dagegen erwähnt BROOM (9, p. 71/72) ein „extreme anterior end of JACOBSON's organ", welches vor der Oeffnung des Organes in den Canalis naso-palatinus liegt und auf dem Frontalschnitt ein unbedeutendes, von oben nach unten abgeplattetes Lumen zeigt. Auf der Tafel II, Fig. 2 der citirten Abhandlung von BROOM ist indessen dies Lumen mit *a. n. p. c.* bezeichnet, was nach der Tafelerklärung auf p. 79 bedeutet: „naso-palatine canal, anterior curve at entrance to JACOBSON's organ". Bei diesem Widerspruch sehe ich von einer Verwerthung der Angaben ab. Dagegen erwähnt BROOM (11) ausdrücklich, dass das JACOBSON'sche Organ von *Perameles* einen kurzen, nach vorn gerichteten Blindsack bilde, der vor der Oeffnung des Organes liegt und nach der Zeichnung an seiner medialen Wand sogar Sinnesepithel trägt. Auch bei *Trichosurus vulpecula* besteht ein vorderer Recessus am JACOBSON'schen Organ. — Soweit wir über diese Verhältnisse unterrichtet sind, können wir für *Echidna* wie für die meisten höheren Säugethiere annehmen, dass die Mündung des JACOBSON'schen Organes dessen vorderem Ende entspricht. Bei *Ornithorhynchus* dagegen dehnt sich das Organ blindsackartig über die Mündung desselben hinaus nach vorn aus; nach ELLIOT SMITH (78), der junge *Ornithorhynchus* untersuchte, liegt die Mündung in den Canalis naso-palatinus gerade in der Mitte der Länge des Organes, was auch nach BROOM (9) für den erwachsenen *Ornithorhynchus* ungefähr zuzutreffen scheint. Dieser vor der Mündung liegende Theil des JACOBSON'schen Organes ist nach SYMINGTON und BROOM mit indifferentem Epithel ausgekleidet; das Sinnesepithel beginnt an der medialen Wand erst in der Gegend, die der Mündung ungefähr gegenüberliegt. Der vordere Theil des Organes ist in den Boden der knorpeligen Nasenkapsel eingelassen, und der muschelförmige Fortsatz ist bis in denselben hinein verfolgbar; die Mündung des Organes liegt unter dem Fortsatz.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2. Zur Genese des Jacobson'schen Organes der Säugethiere.

In dem Verhalten des JACOBSON'schen Organes bei *Ornithorhynchus* ist nun, wie ich glaube, ein Fingerzeig dafür gegeben, auf welche Weise das schlauchförmige Organ der Placentalier mit seinem engen Einführgang entstanden ist. Zunächst gewinnt man den Eindruck, dass der vordere Theil des JACOBSON'schen Organes von *Ornithorhynchus*, dessen Wandung indifferentes Epithel trägt und in dessen Bereich sich der muschelförmige Fortsatz unter Abnahme seiner Grösse fortsetzt, einen in der Reduction begriffenen Theil des Organes darstelle, der bei den Vorfahren dieses Thieres einen ähnlichen Bau besessen haben mag wie der hintere Theil des Organes. Diese Vorstellung würde eine Stütze erhalten, wenn sich bei Embryonen von *Ornithorhynchus* nachweisen liesse, dass auch der vordere Abschnitt an seiner medialen Wand Sinnesepithel trägt, welches sich im Laufe der Entwickelung rückbildet. Ich schliesse mich der Meinung von BROOM an, nach welcher der vordere Recessus im JACOBSON'schen Organ von *Perameles* einen Rest des vorderen Abschnittes des Organes vom Schnabelthier darstellt. — Bei *Echidna* wie bei allen daraufhin untersuchten Säugethieren legt sich das Organ in der Ontogenie als eine flache, längliche Grube an, die von einer wallartigen Erhebung der Schleimhaut umgeben wird. Man wird nicht fehlgehen, wenn man auch in der phylogenetischen Entwickelung des JACOBSON'schen Organes in der Mammalierreihe diese Form desselben als Ausgangspunkt annimmt. Ein JACOBSON'sches Organ von so einfacher Form findet sich bei niederen Wirbelthieren, soweit bekannt, nur bei *Testudo*; doch kehrt die einfache, grubenförmige Anlage in der Ontogenie nicht nur bei Cheloniern, sondern auch bei Sauriern und Ophidiern wieder. Ferner lässt die erste Anlage des Organes bei Amphibien (*Triton*) gleichfalls die Grubenform erkennen, auf welche sich die Zustände des Organes bei erwachsenen Amphibien — mit Ausnahme der Gymnophionen — in der Weise beziehen lassen, dass die Grube zu einem Blindsack oder zu einer Rinne umgestaltet wird. Demnach können wir wohl annehmen, dass die einfache grubige Einsenkung allgemein den Ausgangspunkt abgebe für die verschiedene formale Ausgestaltung des Organes.

Was nun die Ueberführung der grubigen Anlage in das schlauchförmige fertige Organ der Mammalier anlangt, so gewann ich aus meinen eigenen Beobachtungen an *Echidna*, ferner aus den in der Literatur niedergelegten Angaben anderer Autoren, die sich auf eine grosse Zahl verschiedener Säugethiere beziehen, den Eindruck, dass die Grube sich vertieft, sich dabei in der Richtung nach hinten tiefer und tiefer einsenkt und so in die Schlauchform übergeht; die anfänglich weite Oeffnung der Grube verengert sich und lässt den Einführungsgang hervorgehen[1]). Theoretisch besteht noch die zweite Möglichkeit, dass die grubenförmige Anlage zunächst in eine längs verlaufende Rinne übergeführt wird, deren Lichtung dann durch Verschmelzung der Ränder zu einem Schlauch abgeschlossen wird. Ich suchte wahrscheinlich zu machen, dass sich das schlauchförmige JACOBSON'sche Organ der Gymnophionen nach diesem Typus entwickelt. Die Ergebnisse der ontogenetischen Untersuchungen geben keinen Anhaltspunkt dafür, dass das Organ der Mammalier auf diesem letzteren Wege in die Schlauchform übergeführt sei. Der Befund bei *Ornithorhynchus*

1) Mit dieser Auffassung steht allerdings die sehr bestimmte Angabe von GARNAULT (18) in Widerspruch, dass bei der Ratte die grubenförmige Anlage des JACOBSON'schen Organes in der Weise in die Schlauchform übergeführt wird, dass sich die Ränder der Grube von hinten nach vorn fortschreitend mit einander vereinigen. „La tube de JACOBSON ne se développe donc pas par une invagination tubulaire à la façon des glandes.“ Wenn sich diese bis jetzt vereinzelt stehende Beobachtung auch für andere Mammalier als zutreffend erweisen sollte, so müsste meine Auffassung über die Genese des schlauchförmigen Organes der Säugethiere in entsprechender Weise modificirt werden. Das Wesentliche meiner Auffassung liegt darin, dass für das grubenförmige Organ, welches als Ausgangspunkt angenommen werden muss, eine laterale Wand gebildet wird, und zwar von der Umrandung der Grube aus und unter Einbeziehung von indifferentem Epithel in die Wandung des Organes.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erweckt in mir den Gedanken, dass die phylogenetische Entwickelung des Organes der Säugethiere nicht so einfach verlaufen ist, wie sie sich in der Ontogenie darstellt, und ich habe hierüber die folgende Vorstellung gewonnen, die durch das nebenstehende Schema illustrirt wird (Textfigur 15). Wir gehen von einer flachen, grubenförmigen Einsenkung aus, die von einer leichten wallartigen Erhebung umgeben ist; der Boden der Grube trägt Sinnesepithel, ihr Rand indifferentes Epithel (Textfigur 15 Schema A). Stellt man sich nun vor, dass der Rand der Grube sich stärker entwickelt, sich über ihre Lichtung hinweglegt und von allen Seiten her gleichmässig gegen das Centrum vorwächst, so schliesst sich die Grube zu einem länglichen Säckchen ab, und ihre anfänglich weite Oeffnung wird zu einem engen Kanal, dem Einführungsgang (Schema B). Die mediale Wand des Säckchens entspricht dem Boden der Grube und trägt Sinnesepithel, dagegen ist die laterale Wand, die sich aus dem Rande der Grube entwickelt, wie diese mit indifferentem Epithel überzogen. Ein derartiger Zustand des JACOBSON'schen Organes ist nicht bekannt. Wir nehmen weiter an, dass die laterale Wand des Säckchens in ihrer ganzen Länge gegen das Lumen eingestülpt und eventuell zu einem muschelförmigen Vorsprung ausgestaltet wird (Schema C_2 und C_3); weiter wollen wir uns vorstellen, dass in der vorderen Hälfte des so umgestalteten Säckchens eine Rückbildung des Sinnesepithels an der medialen Wand und auch eine Rückbildung des Lumens sich einleite, um den Zustand des JACOBSON'schen Organes entstehen zu sehen, wie ihn *Ornithorhynchus* thatsächlich bietet (Schema C). Weiterhin verfällt der vordere Abschnitt des Organes einer völligen Reduction, während der hintere Abschnitt erhalten bleibt und sich in die Länge streckt. Auf diese Weise gelangt die Oeffnung, welche anfänglich in der Mitte des Organes lag, an dessen vorderes Ende (Schema D). Damit wäre dann der Zustand des Organes erreicht, wie ihn die meisten Säugethiere aufweisen. — Erkennt man die eben aufgestellte Hypothese über die phylogenetische Entwickelung des JACOBSON'schen Organes als berechtigt an, so muss man die nach vorn gerichtete Ausbuchtung des Organes bei *Ornithorhynchus* als einen primitiven Zustand auffassen; ich halte es keineswegs für unwahrscheinlich, dass sich, wenn nur die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gerichtet wird, wenigstens bei Embryonen der höheren Säugethiere Andeutungen an den Befund beim Schnabelthier in weiterer Verbreitung werden nachweisen lassen. — Ich komme also zu dem Schluss, dass das JACOBSON'sche Organ der Monotremen keineswegs principiell von dem der übrigen Säugethiere unterschieden ist. Wenn sich bei *Ornithorhynchus* die Lichtung des Organes über dessen Einführungsgang hinaus nach vorn fortsetzt, so ist in diesem Zustand eine Phase der phylogenetischen Entwickelung erhalten, welche das Organ bei den Vorfahren sämmtlicher Mammalier durch-

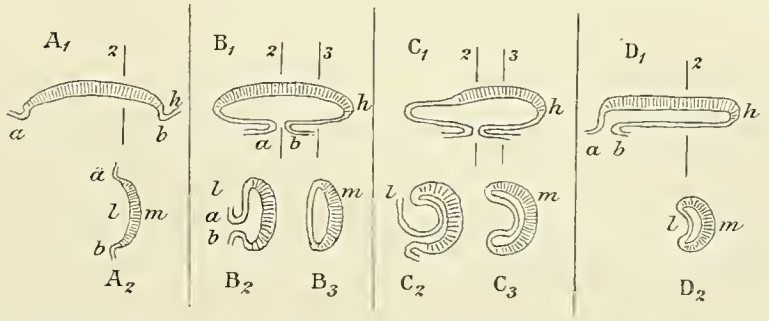


Fig. 15. Schemata zur Darstellung der Entstehung des JACOBSON'schen Organes der Säugethiere. Die Figuren der oberen Reihe A_1 bis D_1 stellen horizontale Längsschnitte durch das Organ dar, die der unteren Reihe frontale Querschnitte. Die Lage der letzteren ist in den Figuren der oberen Reihe durch die verticalen Linien *2* und *3* angedeutet. *h* hinteres Ende des Organes, *l* laterale, *m* mediale Wand desselben. *a* und *b* bezeichnet den Rand der seichten Grube in Fig. A_1 und A_2; in den Figuren B und C ist dieser Rand von allen Seiten centralwärts vorgewachsen und hat eine laterale Wand für das Organ gebildet. Die weite Oeffnung der Grube ist zu dem engen Einführgang geworden. — C_1 zeigt die beginnende Rückbildung des vorderen Endes des Organes, C_2 und C_3 die Einbiegung der lateralen Wand (*Ornithorhynchus*). In Fig. D_1 ist der vordere Theil des Organes völlig geschunden, der hintere schlauchförmig ausgewachsen; der Einführungsgang liegt am vorderen Ende des Schlauches (Placentaliertypus).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

laufen haben dürfte. Der muschelförmige Fortsatz, der den Bau des Organes bei Monotremen complicirt, bildet den übrigen Säugethieren gegenüber nur einen graduellen Unterschied; bei den meisten höher stehenden Mammaliern ist derselbe durch die gegen das Lumen gerichtete Wölbung der lateralen Wand des Organes angedeutet. — Durch den Besitz eines muschelförmigen Vorsprunges, ferner durch die stärkere Entfaltung in querem und verticalem Durchmesser steht das JACOBSON'sche Organ der Monotremen auf einer höheren Stufe der Differenzirung, als das der übrigen Säugethiere. Ich selbst habe keine Anhaltspunkte gewonnen, um die Frage zu entscheiden, ob das Organ der höheren Mammalier aus dem der Monotremen durch Reduction entstanden ist, oder ob von einer Urform aus in divergenter Richtung das Organ der Monotremen sich höher entwickelte, während es bei den übrigen Mammaliern einfachere Verhältnisse bewahrte. Dagegen nimmt BROOM (11) an, dass das JACOBSON'sche Organ der Marsupialier aus dem der Monotremen durch Reduction entstanden sei. Er begründet diese Auffassung in scharfsinniger Weise durch specielle Verhältnisse des JACOBSON'schen Knorpels.

3. Beziehung des Jacobson'schen Organes der Monotremen zu dem der Saurier und Ophidier.

In der Literatur ist vielfach von der Aehnlichkeit die Rede, welche das JACOBSON'sche Organ der Monotremen mit dem der Saurier oder Ophidier besitzt. Bei der principiellen Wichtigkeit dieses Punktes glaube ich hierzu Stellung nehmen zu müssen. — Der eine Punkt, in welchem eine Aehnlichkeit zwischen *Ornithorhynchus* und Sauriern oder Ophidiern zum Ausdruck kommen soll, ist die Ausdehnung des Organes des Schnabelthieres über die Mündung hinaus nach vorn. SYMINGTON (80) begnügt sich mit einem kurzen Hinweis, BROOM (9, p. 76) sagt: „In comparing the organ of *Ornithorhynchus* with that in *Echidna*, the most striking difference is seen in the extension of the organ in front of the naso-palatine foramen in the former. This peculiarity may be connected with the unusual development of the cartilages of the beak, though possibly it is one of the numerous reptilian affinities of the genus, as in the Varanidae and other typical lizards the organ at its anterior part excavates the large lateral cartilages." Meiner Meinung nach handelt es sich hier nur um eine äusserliche Aehnlichkeit. Weiter unten werde ich darlegen, dass sich das complicirt gebaute Organ der Saurier zwar von einer Grundform ableiten lässt, die auch für die Mammalier als Ausgangspunkt angenommen werden kann; dass sich aber in der Art, wie die weitere Ausgestaltung erfolgt, von vorn herein eine ausgesprochene Divergenz zwischen Mammaliern und Sauriern geltend macht. Trotzdem können natürlich im Bau und in der Topographie des Organes zwischen Vertretern der divergenten Reihen Aehnlichkeiten bestehen; es können sogar in den beiden Reihen an dem Organ Differenzirungen entstehen, die sich äusserlich ähnlich verhalten, aber in ihrer Genese scharf unterschieden sind, die demnach auch morphologisch durchaus nichts mit einander zu thun haben. So besitzt das JACOBSON'sche Organ von *Varanus* und von anderen Sauriern einen Einführungsgang, der dem der Mammalier „ähnlich" ist, aber auf ganz andere Weise entstanden und demnach auch ganz anders morphologisch zu beurtheilen ist, als der der Säugethiere. So wenig man die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen verschiedenen Thierformen nach dem Verhalten e i n e s Organes beurtheilen darf, ebenso wenig darf man die Vergleichung von Organen auf einzelne Eigenschaften derselben basiren. Diese Erwägungen finden nun auch auf den weiteren Punkt ihre Anwendung, in welchem nach den in der Literatur ausgesprochenen Ansichten eine Reptilienähnlichkeit des JACOBSON'schen Organes der Monotremen zum Ausdruck kommen soll. Es wird nämlich der muschelförmige Vorsprung, der von der lateralen Seite her in das Lumen des Organes von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Orinthorhynchus und *Echidna* einragt, mit dem pilzförmigen Wulst in dem Organ die Saurier und Ophidier in Parallele gestellt. So sagt PARKER (54, p. 12): *Echidna* stimmt mit *Ornithorhynchus* überein in dem Besitze eines „highly developed JACOBSON's organ, resembling that of Lizards and Snakes". ELLIOT SMITH (78, p. 162) untersucht einen Fötus von *Ornithorhynchus* und äussert sich über das JACOBSON'sche Organ desselben: „In general appearance it presents a considerable resemblance to te adult condition of the organ in *Tropidonotus natrix*, described by Dr. J. BEARD". Auch SYMINGTON (80, p. 579) stellt den Befund bei *Ornithorhynchus* dem Verhalten des Organes bei Sauriern und Ophidiern ohne weiteren morphologischen Commentar gegenüber. Dasselbe thut WIEDERSHEIM (87, p. 322). Sehr viel weiter geht BROOM (9, p. 77). Er äussert sich: „The existence of the turbinal process in the organ in Monotremes is a point of peculiar interest, as no similar process has been detected in any higher mammal, and as it recalls the turbinal process of the organ in Lizards as pointed out by SYMINGTON. Though the organ is clearly not a near relative of that in the Lizards, there is considerable affinity between the organ in *Ornithorhynchus* and that in the Agamidae and the Geckonidae. A transverse section in the organ in a ripe embryo of *Gecko* indeed bears a very close resemblance to the section through te organ in the *Platypus* in the region of the naso-palatine foramen (Figs. 7 and 8)."

Hier ist also klar und deutlich von einer Verwandtschaft zwischen dem Organ von *Ornithorhynchus* und dem von Geckoniden und Agamiden die Rede. Dem Versuche einer eingehenden Vergleichung zwischen dem JACOBSON'schen Organ der Monotremen mit dem der übrigen Mammalier wie mit dem der Reptilien bin ich der Literatur nicht begegnet. Mit der alleinigen Constatirung von Aehnlichkeiten ist für die Beurtheilung nicht viel gewonnen, und dieser Weg führt im vorliegenden Falle ganz entschieden zu falschen Vorstellungen. Was nun den muschelförmigen Vorsprung im JACOBSON'schen Organ der Monotremen anlangt, so unterscheidet er sich nur graduell von der leichten gegen das Lumen gerichteten Einbiegung der lateralen Wand am Organ der übrigen Säugethiere. Er ist grösser und enthält eine knorpelige Grundlage. Letztere wird von der knorpeligen Umhüllung des Organes gebildet Der JACOBSON'sche Knorpel aller Säugethiere ist das vordere Ende der Cartilago paraseptalis, d. h. des Bodentheiles der knorpeligen Nasenkapsel, welcher die Apertura nasalis interna an ihrer medialen Seite begrenzt und der sich bereits bei Reptilien (Sauriern, Ophidiern, auch bei Cheloniern) vom unteren Rande des Septum cartilagineum losgelöst hat. Bei vielen Reptilien und ferner bei Beutelthierembryonen erhält sich die Cartilago paraseptalis in ihrer ganzen Länge und bildet dann einen Knorpelstreifen, der vorn mit dem Boden der knorpeligen Nasenkapsel, rückwärts mit dem Boden der hinteren Nasenniesche, bezw. mit der Anlage der knorpeligen Schlussplatte continuirlich zusammenhängt, und der dem unteren Rande des Septum cartilagineum angelagert ist. Durch partielle Reduction giebt der Knorpelstreifen seine hintere Verbindung schon bei manchen Reptilien und bei den Säugethieren auf. Sein vorderes Ende tritt in Beziehung zum JACOBSON'schen Organ und wird zu einer Umhüllung desselben. In geringem Maasse trifft das für die Reptilien zu, während bei den Säugethieren das JACOBSON'sche Organ in seiner ganzen Länge sich dem Knorpel anlagert. Letzterer passt sich der Form des Organes enge an. Er bildet zunächst eine Rinne, die das Organ von seiner medialen, unteren und lateralen Seite mehr oder weniger weit umfasst; die Rinne schliesst sich gelegentlich zu einem Rohre ab, wie es z. B. bei Monotremen und anderen der Fall ist. In enger Anpassung an die formale Ausgestaltung des JACOBSON'schen Organes selbst lässt bei *Echidna* und bei *Ornithorhynchus* die knorpelige Umhüllung des Organes auch eine stützende Grundlage für den muschelförmigen Vorsprung hervorgehen. Letztere ist ein Differenzirungsproduct der Cartilago paraseptalis und unterscheidet sich dadurch principiell von der knorpeligen Grundlage des pilzförmigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wulstes am Organ der Saurier. Weiter unten komme ich auch auf diesen Punkt zurück. — Wenn ich meinen Standpunkt zu der hier in Rede stehenden Frage formuliren soll, so muss ich sagen: Das JACOBSON'sche Organ der Monotremen unterscheidet sich hinsichtlich seines Baues in keinem principiellen Punkte von dem der übrigen Mammalier; in der Art, wie seine Ausgestaltung erfolgt, ist dasselbe durchaus verschieden von dem der Reptilien. Von einer Verwandtschaft zwischen dem Organ der Monotremen und dem der Reptilien kann nur insofern die Rede sein, als sich das Organ der Mammalier von einer einfachen Grundform ableiten lässt, die auch als Ausgangspunkt für das der Reptilien (Chelonier, Saurier, Ophidier) gedient haben muss; aber auf die gleiche Grundform sind auch die Zustände des Organes bei Amphibien beziehbar.

4. Drüsen des Jacobson'schen Organes.

Bei beiden Monotremen mündet in das hintere Ende des JACOBSON'schen Organes eine Drüse, deren Schläuche dem Randwulst des Septums eingelagert sind, und die sich rückwärts bis fast an das Ende der Nasenhöhle ausdehnen. Nach meinen eigenen Erfahrungen an *Echidna*-Embryonen ist diese Drüse (septal gland der englischen Autoren) die am frühesten im Cavum nasale auftretende. Ausser dieser finden sich bei beiden Monotremen im erwachsenen Zustande noch zahlreiche kleine Drüsen im Bereiche der muschelförmigen Einragung, deren Ausführgänge sich im Bereich des indifferenten Epithels in das Lumen des Organes öffnen. — Was das Verhalten der Drüsen am JACOBSON'schen Organ der höheren Säugethiere anlangt, so muss ich mich, da mir eigene Erfahrungen fehlen, auf die in der Literatur niedergelegten Beobachtungen beziehen. Ich erhielt den Eindruck, dass auf diesen Punkt meist nur nebenbei geachtet wurde, und so glaube ich, dass genauere Untersuchungen Ergänzungen unserer diesbezüglichen Kenntnisse bringen werden. Im Speciellen wird auf Drüsen zu achten sein, die in das hintere Ende des Organes münden. Die Anlage einer solchen beobachtete RÖSE (64) bei *Didelphys* und *Phascolomys*, BROOM (11) bei *Phascogale*; WEBER (85) beobachtete dasselbe bei *Manis*. Nach den Angaben von JUNGERSEN (32) und HERZFELD (24) scheint eine solche auch bei *Talpa* zu bestehen. Dass diese Drüsen, welche in das hintere Ende des JACOBSON'schen Organes münden, mit den entsprechenden Drüsen der Monotremen homologisirt werden dürfen, erscheint wohl zweifellos. Die frühzeitige ontogenetische Anlage nicht minder als ihre mächtige Entfaltung bei *Echidna* lässt die Frage aufwerfen, ob dieselbe nicht von niederen Wirbelthieren ererbt sei. Bei *Siren*, *Siredon*, ferner bei Urodelen und Anuren und endlich bei Cheloniern finden wir mächtig entfaltete Drüsen mit dem JACOBSON'schen Organ in Verbindung; doch ist es hier schon fraglich, ob diese Drüsen bei den verschiedenen Formen unter sich homolog sind. Ich lasse deshalb die Frage unentschieden, ob die in das hintere Ende des Organes mündende Drüse der Säugethiere direct auf die JACOBSON'schen Drüsen der niederen Vertebraten beziehbar ist. Dass die Tendenz zur Bildung secretorischer Apparate im JACOBSON-schen Organ der Mammalier eine grosse ist, beweisen die zahlreichen kleinen Drüsen, die fast überall, über die ganze Länge des Schlauches verstreut, in dessen Lumen münden, und welche für die Mammalier charakteristisch sind. Nur das gleichfalls schlauchförmige JACOBSON'sche Organ der Gymnophionen (*Ichthyophis*, SARASIN, 68) zeigt die gleiche Drüsenanordnung. — Ueber die functionelle Bedeutung des bei den Säugethieren so mächtig entfalteten Drüsenapparates des JACOBSON'schen Organes, habe ich meinen früheren Darlegungen (74, p. 486) nichts hinzuzufügen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

IV. Die Bildung des Gaumens bei Reptilien im Vergleich zu derselben bei den Säugethieren.

In den frühesten Stadien der Gaumenentwickelung von *Echidna* ergaben sich Anklänge an die bleibenden Verhältnisse bei recenten Amphibien. Man könnte das Verhalten des Mundhöhlendaches bei Embryo 42 als das Perennibranchiatenstadium, den Zustand bei Embryo 43* als Caducibranchiatenstadium bezeichnen. Doch treten bereits bei Embryo 43* in der Verlängerung der Apertura interna und im Zurückbleiben des Längenwachsthums des primitiven Nasenbodens die Momente in die Erscheinung, welche einen Gegensatz zu den Verhältnissen bei Amphibien bilden und für die weitere Ausgestaltung des Säugethiergaumens charakteristisch sind.

Es würde die weitere Frage zu berücksichtigen sein, wie sich der Gaumen der Säugethiere zu dem der Reptilien verhält. Für die Gruppe der Saurier und Ophidier verdanken wir Born (5 u. 6) eine genaue Darstellung der Thatsachen; Born führt auch bei der Vergleichung mit den Säugethieren die charakteristischen Unterschiede zwischen beiden Klassen in durchaus zutreffender Weise aus. Bei meinen eigenen Untersuchungen habe ich die Born'schen Beobachtungen allenthalben bestätigen können und trete im Wesentlichen seinen Anschauungen bei. Eigene Untersuchungen über Chelonier (75) gestatten, auch diese zum Vergleich heranzuziehen. Dagegen fehlen über Crocodilier genügend in das Detail eindringende Angaben, so dass diese vielleicht nicht unwichtige Gruppe hier ausser Betracht bleiben muss.

A. Das Mundhöhlendach der Chelonier.

Unter den Cheloniern nimmt hinsichtlich des Baues der Nasenhöhle *Testudo* eine primitive Stellung ein; auch im Verhalten des Mundhöhlendaches kann diese Form als Ausgangspunkt hingestellt werden, von welcher sich andere Chelonier nur graduell unterscheiden.

Bei den Schildkröten bleibt der primäre Nasenboden lang und erfährt eine nicht unbeträchtliche Senkung. Die Apertura nasalis interna bleibt klein und zeigt — als Folge der Verschiebung des Bodens — eine fast verticale Stellung. Ausserdem liegen, bei der Schmalheit des Septum narium, die beiden Oeffnungen in geringem Abstande von einander. Der Senkung des Nasenbodens entspricht eine solche des Mundhöhlendaches. Diese betrifft aber nicht nur den vor den Aperturae internae gelegenen Theil desselben, sondern auch einen breiten Streifen, der sich lateral von der inneren Nasenöffnung über diese hinaus nach hinten fortsetzt (Textfigur 16, *L*). Diesem Theile des Mundhöhlendaches entspricht eine medianwärts sehende Fläche. Endlich betheiligt sich an dem Prominentwerden des Mundhöhlendaches ein medianer Streifen, welcher als ein schmaler Wulst in der Verlängerung der Nasenscheidewand am Mundhöhlendache rückwärts verläuft (Textfigur 16, *W*). Dieser Wulst und die rückwärts von den Aperturae internae gelegenen Seitentheile des Mundhöhlendaches fassen jederseits eine Rinne zwischen sich, die an die senkrecht stehende Apertura interna angeschlossen ist, und welche zum Theil durch den Gaumenfortsatz zu einem Kanal abgeschlossen wird. Der Gaumenfortsatz (gleichgültig, ob er von Weichtheilen oder von knöchernen Theilen gebildet wird) schliesst vorn an den unteren Rand der Apertura interna an, welcher im Niveau des Mundhöhlendaches liegt, und verschmilzt medianwärts mit dem mittleren Wulst. Bei *Testudo* bleibt ein hinterer,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beträchtlicher Rest der oben erwähnten Rinne erhalten und imponirt nun als Choane. — So bildet der secundäre Gaumen der Schildkröten, der sich äusserlich nicht von dem primären Bestandtheil des Mundhöhlendaches abgrenzen lässt, ausschliesslich den Boden für den Ductus naso-pharyngeus und ist in verhältnissmässig geringem Grade an der Bildung des definitiven Mundhöhlendaches betheiligt, dessen Hauptmasse dem nur in ein tieferes Niveau gesenkten Mundhöhlendach der Amphibien entspricht. Aus diesen Verhältnissen erklärt es sich, dass bei manchen Schildkröten (*Chelone*) der Vomer in nicht unbeträchtlicher Weise an der Bildung des knöchernen Mundhöhlendaches betheiligt ist. — Was die knöchernen Bestandtheile des secundären Gaumens anlangt, so sind dieselben bei *Testudo* auf den in den Boden des Ductus naso-pharyngeus einragenden Processus palatinus des Os maxillare beschränkt. Bei den Seeschildkröten ist ausser dem Os maxillare noch das Os palatinum in Verbindung mit dem Vomer an der Bildung eines knöchernen Bodens für den, hier viel längeren Ductus naso-pharyngeus betheiligt.

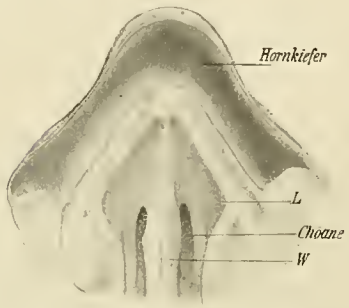


Fig. 16. Mundhöhlendach von *Testudo graeca*; mässig vergrössert.

An der Nasenhöhle von *Testudo* lassen sich zwei über einander liegende Abschnitte unterscheiden: die Pars olfactorica und die Pars respiratoria; die Abgrenzung zwischen beiden wird durch die mediale und laterale Grenzfalte gegeben. Die Pars respiratoria enthält ganz vorn an ihrer medialen Wand das grubenförmige Jacobson'sche Organ und setzt sich rückwärts in den Ductus naso-pharyngeus fort. In einer früheren Arbeit habe ich den Nachweis zu bringen versucht, dass die Pars respiratoria der Nasenhöhle von *Testudo* dem nasalen Abschnitt der seitlichen Nasenrinne der Amphibien homolog ist. Demnach entspricht das Cavum nasale von *Testudo* dem der Amphibien; es liegt in ihm die primäre Nasenhöhle vor. Der Ductus naso-pharyngeus entsteht aus dem Gaumentheil der seitlichen Nasenrinne der Amphibien und zwar in der Weise, dass der freie Rand des zunächst von Weichtheilen gebildeten Gaumenfortsatzes mit einer medianen Wulstung des Mundhöhlendaches verschmilzt.

Die charakteristischsten Merkmale für die Chelonier sind die folgenden. Der primäre Boden bleibt lang; die Apertura nasalis interna bleibt klein und nimmt eine fast verticale Stellung an; der secundäre Gaumen ist in verhältnissmässig geringem Maasse an der Bildung des Mundhöhlendaches betheiligt; er tritt nicht in Beziehung zur Nasenhöhle selbst, sondern lässt ausschliesslich den Boden für den Ductus naso-pharyngeus hervorgehen. — In allen diesen Punkten unterscheiden sich die Chelonier in ausgesprochenster Weise sowohl von den Sauriern und Ophidiern als von den Mammaliern.

B. Das Mundhöhlendach der Saurier und Ophidier.

Das Mundhöhlendach der Saurier ist durch die paarige Gaumenrinne ausgezeichnet, welche in der Nähe des vorderen Endes desselben beginnt und sich über seine ganze Länge nach hinten ausdehnt. Die Rinne enthält die Mündung des Thränenkanals und auch die Oeffnung des Jacobson'schen Organes. Die Genese der Gaumenrinne hängt mit der Bildung des secundären Bodens der Nasenhöhle zusammen. Letzterer entsteht unabhängig vom Gaumenfortsatz, im Anschluss an die Ausgestaltung des Jacobson'schen Organes und liegt im Allgemeinen oberhalb der Apertura nasalis interna, so dass ein Theil des primären Cavum nasale in die Gaumenrinne einbezogen und von der definitiven Nasenhöhle abge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schlossen wird. Hierdurch wird es bedingt, dass das JACOBSON'sche Organ und der Thränenkanal die Verbindung mit der letzteren eingebüsst haben. Der secundäre Nasenboden bildet gleichzeitig den oberen Abschluss für den vorderen Theil der Gaumenrinne; er kann somit nur bedingungsweise, insofern als die letztere einen Theil des definitiven Cavum oris bildet, dem Mundhöhlendache zugerechnet werden. — In allen Hauptpunkten zutreffend sind diese Verhältnisse des Sauriergaumens bereits durch die Arbeit BORN's (5) klargestellt. Doch meine ich, dass die Resultate, zu denen BORN, vorwiegend auf ontogenetische Untersuchungen gestützt, gelangt ist, in mancher Beziehung noch schärfer und präciser gefasst werden können und dass sie in Einzelheiten auch zu modificiren sind. Ich will im Folgenden versuchen, den Befund am Mundhöhlendach der Saurier mit dem Verhalten desselben bei Amphibien und Cheloniern zu vergleichen. Um diesen Vergleich zu ermöglichen, erscheint es mir nothwendig, zunächst auf die betreffenden anatomischen Verhältnisse einzugehen und dieselben aufs neue darzustellen, wennschon meine Beobachtungen sich mit denen BORN's in voller Uebereinstimmung befinden; es differirt nur der Gesichtspunkt, unter welchem die Darstellung erfolgt.

Unter den Sauriern weisen die Ascalaboten auch hinsichtlich des Mundhöhlendaches die primitivsten Verhältnisse auf und ich ziehe daher diese zunächst in den Kreis der Betrachtung.

1. Das Mundhöhlendach der Ascalaboten.

In Textfigur 17 gebe ich eine Ansicht vom Mundhöhlendach von *Platydactylus guttatus*. An demselben fällt das Mittelfeld auf, welches sich nach hinten mit leicht gewulstetem Rande scharf gegen das Rachendach absetzt. Das Mittelfeld wird jederseits begrenzt durch den Zugang zur Gaumenrinne. Diese beginnt in geringem Abstande vom Kieferrande und wird lateralwärts vom Gaumenfortsatz begrenzt. Der freie Rand des letzteren verläuft zunächst gerade nach hinten, biegt dann rückwärts vom hinteren Ende des Mittelfeldes im Winkel lateralwärts um, um schliesslich an der inneren Seite des Kieferrandes auszulaufen. Hinter dem Mittelfelde bildet das Rachendach die obere Begrenzung des Zuganges zur Gaumenrinne. Die von BORN als „innere Choane" bezeichnete Oeffnung, durch welche die Nasenhöhle mit der Lichtung der Gaumenrinne und durch Vermittlung der letzteren auch mit dem Cavum oris zusammenhängt, wird vom Gaumenfortsatz völlig verdeckt. Die Form des Gaumenfortsatzes von *Platydactylus* erinnert an die Form desselben bei Urodelen. Bei letzteren beginnt derselbe am vorderen Rande der Verbindungsöffnung zwischen Nasen- und Mundhöhle; sein freier Rand verläuft zunächst gleichfalls gerade nach hinten, um dann in seitlicher Richtung nach hinten gegen den Kieferrand auszulaufen. (Vergl. Morph. Jahrb., Bd. XXIII, p. 508, Fig. 18.) Die Communicationsöffnung zwischen Mund- und Nasenhöhle wird von ihm nur theilweise verdeckt. Das vordere Ende der Apertura nasalis interna wird auch bei Ascalaboten durch das vordere Ende des Gaumenfortsatzes am Mundhöhlendache markirt; dagegen ist das hintere Ende derselben in der unter dem Gaumenfortsatz versteckten inneren Choane enthalten. Letztere liegt bei *Platydactylus* lateral von dem Mittelfelde und hinter dessen hinterem Rande. In der Textfigur 17 bezeichnet die unterbrochene Linie *a* den Ursprung des Gaumenfortsatzes; unter dem dreieckigen Stück desselben, welches die Linie abschneidet, liegt die innere Choane. Die Länge der Apertura interna im Verhältniss zur Längsausdehnung des gesammten Mundhöhlendaches ist demnach eine sehr beträchtliche. Während bei den Amphibien der vor den Choanen liegende Abschnitt des Mundhöhlendaches dessen wesentlichsten Theil darstellte, hat sich

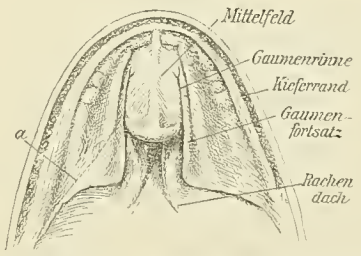


Fig. 17. Mundhöhlendach von *Platydactylus guttatus*. 2 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei Ascalaboten die Region der Aperturae internae ganz bedeutend in die Länge gestreckt, so dass diese jetzt den Hauptantheil des Mundhöhlendaches ausmacht. Im Gegensatz hierzu hat der vor den inneren Nasenlöchern liegende Abschnitt an dieser Entfaltung durchaus keinen Antheil genommen. Hieraus folgt, dass auch der primäre Boden des Cavum nasale nur eine unbedeutende Länge besitzt. Die Kürze des primären Bodens der Nasenhöhle und die erhebliche Länge der Apertura nasalis interna sind charakteristisch für die Ascalaboten und alle übrigen Saurier. Der Streckung der Apertura interna entspricht natürlich eine Längsentfaltung des über ihr liegenden Theiles des Cavum nasale, während mit der Reduction des primären Nasenbodens auch ein Zurückbleiben des vordersten Theiles des Cavum nasale erfolgt. Hält man an diesen Vorstellungen fest, so lassen sich die äusseren Verhältnisse am Mundhöhlendach der Ascalaboten ohne Schwierigkeit mit denen bei Urodelen in Beziehung bringen. Mit der Apertura interna verlängert sich auch der Gaumenfortsatz. Letzterer ist überdies in seinem mittleren Drittel als medianwärts und nach hinten vorspringende Platte stärker entfaltet; immerhin bleibt seine Betheiligung an der Bildung des Mundhöhlendaches in bescheidenen Grenzen. Der ganze Spalt, welcher bei Ascalaboten von der Mundhöhle aus in die Lichtung der Gaumenrinne führt, ist der secundären Choane der höheren Amphibien morphologisch gleichwerthig. Mit der Verlängerung der Aperturae internae gewinnt auch der zwischen diesen gelegene Theil des Mundhöhlendaches eine grössere Ausdehnung und bildet — von weiteren Veränderungen zunächst abgesehen — das zwischen den Rändern der Gaumenfortsätze frei zu Tage liegende Mittelfeld des Gaumens. Schliesslich ist — einer Verschmälerung des Septum nasale entsprechend — der Abstand beider Aperturae internae von einander geringer geworden; dagegen haben die seitwärts von ihnen liegenden Theile an Breite gewonnen. Letztere erfahren eine geringe Vergrösserung durch die Gaumenfortsätze. — Das Mundhöhlendach liegt in einem tieferen Niveau als das Rachendach und ist rückwärts scharf gegen letzteres abgegrenzt.

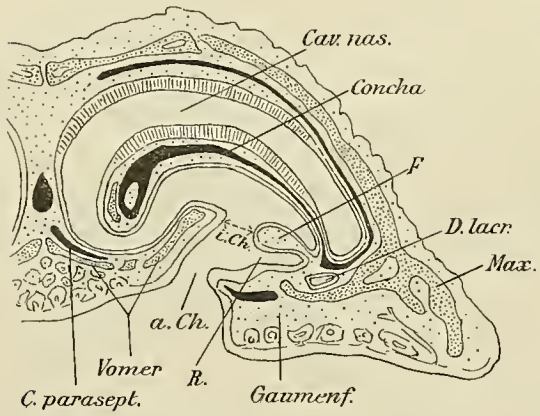


Fig. 18. Frontalschnitt durch die Choane von *Hemidactylus cualensis*. Copie nach Born, Morph. Jahrb., Bd. V, Taf. VIII, Fig. 9. Erklärung s. im Text. *F* Falte, die das Dach der Gaumenrinne *R* bildet, *i. Ch.* innere Choane (Born), *a. Ch.* äussere Choane (Born) und spaltförmiger Zugang zur Gaumenrinne.

Den Boden und die seitliche Wand der Gaumenrinne bildet der Gaumenfortsatz und hierin kommt die Einheitlichkeit der Rinnenbildung zum Ausdruck. Nach dem Verhalten des Daches lassen sich an der Rinne drei hinter einander liegende Theile unterscheiden. Der mittelste enthält die innere Choane. Der hintere Abschnitt bietet keine Besonderheiten und geht unter allmählicher Vertiefung der Rinne in den mittleren Abschnitt über. Hier empfängt der Gaumenfortsatz eine Stütze einmal durch eine Fortsatzbildung des Os maxillare, ferner durch einen Knorpelstreifen; beide Skeletbestandtheile sind nach vorn weiter verfolgbar. — Die innere Choane (Born) bildet ein scharf umrandetes, ovales Loch im Dache der Rinne. In Textfigur 18 gebe ich einen Frontalschnitt durch den Kopf von *Hemidactylus cualensis* wieder; die Figur ist nach Born copirt, aber in der Ausführung schematisch gehalten. Der Schnitt geht durch die innere Choane (*i. Ch.*). Man erkennt, dass die Gaumenrinne (*R*) sich seitlich und unterhalb von dieser Oeffnung fortsetzt. An der lateralen Seite wird die innere Choane von einer Schleimhautfalte (*F*), an der medialen Seite von dem plattenförmig verbreiterten, unteren Rande des Septum narium begrenzt. Die hintere Umrandung der inneren Choane kommt dadurch zu Stande, dass die Kuppe der Falte *F* mit dem Rande der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

basalen Verbreiterung des Septums verschmilzt zur Bildung des Bodens für das hintere nischenförmige Ende der Nasenhöhle. Mit anderen Worten, die hintere Umrandung der inneren Choane wird vom freien Rande dieses Bodens gebildet, und derselbe setzt sich an der medialen Seite in den verbreiterten unteren Rand des Septum narium, an der lateralen in die Falte *F* continuirlich fort, welche das Dach für die Gaumenrinne bildet. Der vordere Rand der inneren Choane wird wiederum durch Verschmelzung der Falte *F* mit dem Rande des Septums erzeugt. Das Cavum nasale empfängt so einen Boden (secundärer Boden der Nasenhöhle), durch welchen der vordere Theil der Gaumenrinne vom Cavum nasale geschieden wird und der gleichzeitig das Dach der Rinne bildet. An Figur 21 D und E kann man sich diese Verhältnisse klar machen. Der secundäre Nasenboden bildet zunächst nur eine dünne bindegewebige Membran, weiter nach vorn gewinnt er durch die Einlagerung des Jacobson'schen Organes an Mächtigkeit (vergl. Textfigur 21 C und Textfigur 19 B und C).

Verfolgt man nun die Gaumenrinne über die innere Choane hinaus nach vorn, so verliert sie allmählich an Tiefe und ihr Lumen, das dicht vor der inneren Choane schräg lateralwärts aufsteigt, nimmt

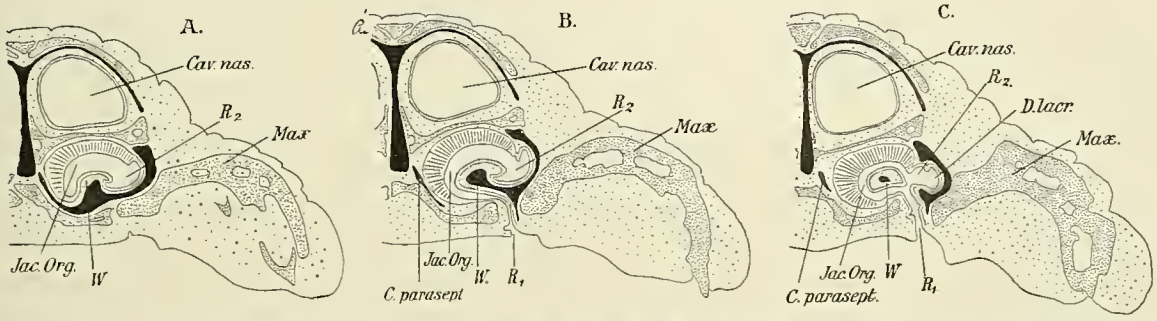


Fig. 19. Drei Frontalschnitte durch das vorderste Ende der Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ von *Platydactylus guttatus*. Erklärung siehe im Text. R_1 und R_2 vorderes Ende der Gaumenrinne, *W* pilzförmiger Wulst des Jacobson'schen Organes.

eine steilere Stellung an, so dass sich eine mediale und laterale Wand unterscheiden lässt (Textfigur 19 B und C). Das vorderste Ende der Rinne zeigt bei Ascalaboten Besonderheiten. In der Tiefe der Rinne und an ihrer medialen Wand findet sich die weite Oeffnung des Jacobson'schen Organes, dessen Sinnesepithel sich deutlich gegen das indifferente Epithel der Wandung der Rinne absetzt (primitive Oeffnung des Jacobson'schen Organes). Man kann sagen, das Jacobson'sche Organ der Ascalaboten bildet einen ziemlich umfänglichen, medianwärts entfalteten Recessus des vorderen Endes der Gaumenrinne. Die Oeffnung des Jacobson'schen Organes wird dadurch complicirt, dass von der lateralen Wand der Gaumenrinne her sich ein pilzförmiger Fortsatz in die Lichtung desselben hinein erstreckt (Textfigur 19 B, *W*). Derselbe empfängt eine Stütze durch einen Vorsprung der knorpeligen Nasenkapsel, welche auch das vordere Ende der Gaumenrinne lateral und unten umfasst. Dieser pilzförmige Wulst bedingt nun weiterhin eine Complication im Verhalten der Gaumenrinne (vergl. Textfigur 19 B und C). Er scheidet dieselbe in einen unteren und einen oberen Abschnitt. Der untere (R_1) steigt vom Mundhöhlendach gerade aufwärts, und man gelangt durch ihn unter dem Wulst *W* hinweg in medianer Richtung in die Lichtung des Jacobson'schen Organes. Der obere Abschnitt (R_2) liegt über der Basis des pilzförmigen Wulstes, und man kann von ihm aus nach unten hin nur durch die Lichtung des Jacobson'schen Organes hindurch in den unteren Abschnitt der Gaumenrinne gelangen. Das vordere Ende des unteren Abschnittes entspricht dem vorderen Ende der am Mundhöhlendach sichtbaren Oeffnung der Gaumenrinne. Dagegen setzt sich der obere Abschnitt gemeinsam mit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dem JACOBSON'schen Organ noch weiter nach vorn fort und bildet einen kurzen, blind endenden Recessus, der lateral vom JACOBSON'schen Organ gelegen und wie dieses vom Boden der knorpeligen Nasenkapsel unterlagert ist (Textfigur 19 A). Der obere Abschnitt der Gaumenrinne nimmt dicht hinter der Basis des pilzförmigen Wulstes, also kurz bevor sich an der Gaumenrinne die Scheidung in den oberen und unteren Abschnitt verwischt, die Mündung des Thränenkanales auf (Textfigur 19 C *D. lacr.*).

2. Die Morphologie der Gaumenrinne der Ascalaboten.

Die Gaumenrinne der Ascalaboten erachte ich der seitlichen Nasenrinne der Urodelen für homolog. Letztere beginnt am vorderen Ende des Cavum nasale, setzt sich durch die ganze Länge desselben rückwärts fort, durchsetzt die Apertura interna, deren seitlicher Rand in ihre Wandung aufgenommen ist, und läuft schliesslich am Mundhöhlendach an der Innenseite des Kieferrandes aus. Man kann demnach an der seitlichen Nasenrinne der Urodelen drei Abschnitte unterscheiden, die aber continuirlich in einander übergehen. Der vorderste liegt oberhalb des Nasenbodens, bildet also einen Theil des primären Cavum nasale (nasaler Abschnitt); der mittlere liegt im Bereiche der Apertura interna (Choanen-Abschnitt); der hintere gehört dem Mundhöhlendach an, seine Lichtung entspricht einem Theil der primären Mund-Rachenhöhle der niederen Amphibien (oraler Abschnitt). Der nasale Abschnitt der seitlichen Nasenrinne nimmt die Mündung des Thränenkanales auf und enthält das JACOBSON'sche Organ. Die obere Begrenzung dieses Theiles der Rinne wird durch eine Schleimhautfalte gebildet, welche sich rückwärts mit dem Boden des hinteren nischenförmigen Endes der Nasenhöhle verbindet und so ihr Ende erreicht. Auch der Choanen-Abschnitt wird durch diese Falte aufwärts begrenzt. Diese Falte sei kurz als die obere Grenzfalte der seitlichen Nasenrinne bezeichnet. Der orale Theil der seitlichen Nasenrinne erhält einen Boden durch den Gaumenfortsatz, welcher am vorderen Rande der Apertura interna beginnt, also auch dem Choanen-Abschnitt der Rinne angehört.

Die Uebereinstimmung zwischen dem oralen Theil der seitlichen Nasenrinne der Urodelen und dem hinter der inneren Choane gelegenen Abschnitt der Gaumenrinne der Ascalaboten ist ohne weiteres ersichtlich. Hier wie dort bildet der hinter der Apertura nasalis interna gelegene Theil des primitiven Mund-Rachendaches die obere, der Gaumenfortsatz die untere Begrenzung, und die Rinne setzt sich nach vorn ohne Unterbrechung in den Bereich des inneren Nasenloches fort.

Die Apertura interna der Ascalaboten hat durch ihre Längsstreckung wie durch die Bildung des secundären Nasenbodens Modificationen erlitten. Dass in der inneren Choane ein Rest der Apertura interna enthalten ist, geht aus ihrer Umrahmung hervor. Dieselbe wird hinten vom freien Rande des Bodens des nischenförmigen Endes der Nasenhöhle, medial durch den verbreiterten unteren Rand des Septums gebildet, in genau der gleichen Weise wie die hintere und mediale Umrandung der Urodelen-Choane. Den lateralen Rand der inneren Choane formirt die mit *F* bezeichnete Schleimhautfalte. Letztere hängt, ebenso wie der verbreiterte Rand des Septums, rückwärts continuirlich mit dem Boden der hinteren Nasennische zusammen und findet sich hierin in voller Uebereinstimmung mit der oberen Begrenzungsfalte der seitlichen Nasenrinne der Urodelen. Die Schleimhautfalte *F* ist bei Ascalaboten nur viel schärfer ausgeprägt als bei Urodelen; es ist ferner der Gaumenfortsatz weiter medianwärts vorgewachsen, so dass er den Rest der Apertura interna von unten her verdeckt. Es ergiebt sich demnach, dass die Gaumenrinne der Ascaloboten sich von hinten her in den Bereich der Apertura interna fortsetzt, gerade so wie die seitliche Nasenrinne der Urodelen, und dass die Rinne im Bereich der Apertura nasalis interna nach oben durch eine Schleimhautfalte abgegrenzt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wird, die sich ebenso verhält wie die obere Begrenzungsfalte der seitlichen Nasenrinne bei Urodelen. Diese Punkte der Uebereinstimmung treten deutlich hervor, wenn man die vorstehende Textfigur 18 mit den Durchschnitten durch die Urodelen-Choane vergleicht, die ich im Morphologischen Jahrbuch, Bd. XXIII, p. 490 und 499 abbildete. — Bei Urodelen liegt, wie aus den citirten Figuren ersichtlich ist, der mediale Rand der Choane im Niveau des Mundhöhlendaches; die horizontal gestellte Fläche des letzteren, welche zwischen den Choanen liegt, biegt direct in den medialen Rand der Choane um. Das trifft nun für die innere Choane der Ascalaboten und der Saurier überhaupt nicht zu; letztere liegt vielmehr in einem höheren Niveau als das Mundhöhlendach. Dieser Unterschied erklärt sich durch Veränderungen, die das Dach des Cavum oris bei Sauriern erlitten hat. Bei niederen Amphibien, aber auch noch bei Urodelen und Anuren setzt sich der vordere Theil des Mundhöhlendaches, welcher die inneren Nasenlöcher enthält, rückwärts ohne scharfe Grenze in das von der Basis cranii gebildete Dach der Rachenhöhle fort. Bei Sauriern dagegen liegt der vordere Abschnitt, das Mundhöhlendach, in einem tieferen Niveau als der hintere, der das Dach der Rachenhöhle darstellt. Die hintere Grenze des „Mundhöhlendaches" bilden die freien Ränder der Gaumenfortsätze, so weit dieselben vom Kieferrande aus von hinten und lateral nach vorn und median ziehen. Zwischen den beiden Gaumenfortsätzen wird die Abgrenzung durch den scharf geschnittenen Rand des Mittelfeldes erzeugt, welches sich gegen das etwas höher liegende Rachendach absetzt. Das einheitliche Mund-Rachendach der Amphibien ist also bei Sauriern durch eine Senkung des vorderen Abschnittes in ein tieferes Niveau in das Mundhöhlendach oder den Gaumen und in das Rachendach geschieden. Die Apertura nasalis interna bleibt mit ihrem hinteren Ende im Niveau des letzteren, behält also die Lage, die sie bei Amphibien hat, während ihr vorderes Ende im Mundhöhlendache verbleibt und sich mit diesem abwärts senkt. — Der zwischen den Aperturae internae gelegene Theil des primitiven Mundhöhlendaches der Amphibien hat sich bei Sauriern mit den inneren Nasenöffnungen in die Länge gestreckt, entsprechend der Senkung des Gaumens hat er sich nach hinten scharf abgegrenzt, gleichzeitig hat sich aber an ihm noch eine weitere regionale Sonderung vollzogen. Ein breiter, bei den einzelnen Sauriern verschieden gestalteter, medianer Streifen verbleibt als Mittelfeld des Gaumens im Mundhöhlendach. Er wird jederseits flankirt durch einen schräg lateralwärts aufsteigenden Theil der ursprünglich dem Mundhöhlendach angehörigen Fläche, welcher sich an der Bildung einer medialen, bezw. oberen Wand der Gaumenrinne betheiligt (vergl. Textfigur 18 und 21 D, E).

Für die Beurtheilung des vor der inneren Choane liegenden Theiles der Gaumenrinne ist zunächst festzuhalten, dass sich der kurze Choanen-Abschnitt der seitlichen Nasenrinne der Urodelen, entsprechend der Verlängerung der Apertura interna bei Ascalaboten, in die Länge gestreckt hat; ferner ist zu berücksichtigen, dass der vorderste Theil des Cavum nasale, der dem primitiven Boden entspricht, sowie dieser selbst, bei den Sauriern an der Längsentfaltung der Nasenhöhle keinen Antheil nimmt, vielmehr reducirt erscheint. Die Folge hiervon ist, dass der nasale Abschnitt der seitlichen Nasenrinne der Urodelen bei den Ascalaboten gleichfalls eine Reduction erfährt. Die Verkürzung des primären Nasenbodens bedingt weiterhin, dass die Oeffnung des Jacobson'schen Organes sowohl wie die des Thränenkanales, welche bei Urodelen oberhalb des primären Nasenbodens liegen, eine rückwärts gerichtete Verschiebung gegen den letzteren erfahren, wodurch sie in den Bereich des vorderen Endes der Apertura nasalis interna gelangen. Die so modificirte seitliche Nasenrinne wird nun durch die Bildung des secundären Nasenbodens vom Cavum nasale abgeschlossen und liegt dann als vorderes Ende der Gaumenrinne am Mundhöhlendach.

Die Bildung des secundären Nasenbodens erfolgt dicht vor der inneren Choane in der Weise, dass die Falte, welche im Bereiche der letzteren die Gaumenrinne nach oben begrenzt, mit dem freien Rande der Basalplatte des Septums verschmilzt. Weiter nach vorn im Bereiche des Jacobson'schen Organes

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ändert sich dieses Verhalten. Textfigur 19 zeigt, dass hier der secundäre Nasenboden sich mit dem Septum oberhalb des unteren Randes desselben verbindet. Der Rand der basalen Platte des Septum narium entspricht dem medialen Rande der Apertura interna. Derselbe bleibt also im Bereiche der inneren Choane als freier Rand erhalten, indem er diese Oeffnung medianwärts begrenzt; weiter nach vorn verschmilzt er mit der Falte *F* zur Bildung des secundären Nasenbodens; im Bereiche des JACOBSON'schen Organes endlich tritt er als mediale Begrenzung des vorderen Endes der Gaumenrinne wieder als freier Rand zu Tage. Das vordere Ende der Apertura nasalis interna findet sich als vorderes Ende des in die Gaumenrinne führenden Spaltes am Dache der Mundhöhle; es ist der Senkung gefolgt, welches das letztere erfahren hat. Da das hintere Ende der Apertura im Niveau des Rachendaches verblieben ist, so ergiebt sich eine schräge Einstellung der Apertura interna von hinten-oben nach vorn und unten. Der laterale Rand der Apertura interna ist auch bei Ascalaboten verwischt. Die Schleimhautfalte *F*, welche die innere Choane seitlich begrenzt und im Bereiche derselben das Dach der Gaumenrinne bildet, erachte ich dem hinteren Theile der oberen Begrenzungsfalte der seitlichen Nasenrinne der Urodelen für homolog. Schon bei Urodelen hängt die Falte zwar mit dem hinteren Rande der Apertura interna zusammen, gehört aber in ihrer ganzen Länge dem Cavum nasale selbst an, während der Rand des inneren Nasenloches in die Wandung des Choanenabschnittes der seitlichen Nasenrinne aufgegangen ist. Demnach liegt auch bei Ascalaboten die Schleimhautfalte *F*, sowie ihre Fortsetzung in den secundären Nasenboden oberhalb der Apertura interna; der laterale Rand der letzteren ist in der seitlichen Wand der Gaumenrinne enthalten. Man kann nach alledem nicht sagen, dass die Apertura interna durch die Bildung des secundären Nasenbodens verlegt werde. Ihr hinterer Rand und ein Stück des medialen Randes bleibt in der Begrenzung der inneren Choane erhalten; ein mittleres Stück des medialen Randes wird bei der Bildung des secundären Nasenbodens verbraucht, während das vordere Ende desselben in die mediale Wand der Gaumenrinne aufgenommen wird; der laterale Rand endlich geht in die Wandung der Gaumenrinne auf.

Das Verhalten des vordersten Endes der Gaumenrinne der Ascalaboten ist nun durch den Vergleich mit Urodelen nicht zu erklären. Die so ausgespochene Entfaltung der Nasenhöhle im queren Durchmesser führt bei diesen Formen dazu, dass die seitliche Nasenrinne und mit ihr das JACOBSON'sche Organ lateral zur Haupthöhle des Cavum nasale gelagert ist. Das ist ein specielles Verhalten, das nicht als Ausgangspunkt für die Beurtheilung der Zustände bei Sauriern dienen kann. Zieht man aber solche Formen zum Vergleich heran, bei denen der Theil der Nasenhöhle, welcher der seitlichen Nasenrinne der Amphibien entspricht, unter dem Haupttheil des Cavum nasale gelagert ist, und bei denen das JACOBSON'sche Organ noch eine primitive Form besitzt, so wird die Beurtheilung der Zustände bei Ascalaboten wesentlich erleichtert. Formen, welche diesen Bedingungen genügen, sind die Schildkröten und unter diesen wiederum *Testudo*. Durch den Vergleich mit dieser Form lässt sich der Befund am vorderen Ende der Gaumenrinne der Ascalaboten dem Verständniss näher bringen, aber es ist damit noch nicht gesagt — was ich wohl kaum zu betonen brauche — dass die Einrichtung der Nasenhöhle der Chersiten eine Vorstufe bilde für die entsprechenden Zustände bei Ascalaboten. Die Pars respiratoria der Nasenhöhle von *Testudo* (vergl. meinen Beitrag zur Festschrift für GEGENBAUR), nach oben von der Pars olfactoria durch die mediale und laterale Grenzfalte geschieden, sowie ihre Verlängerung in den Ductus naso-pharyngeus ist meiner Auffassung nach der seitlichen Nasenrinne der Amphibien homolog. Der Boden der Pars respiratoria, d. h. der Boden der Nasenhöhle, entspricht dem primitiven Boden und besitzt demgemäss eine knorpelige Einlagerung. Das JACOBSON'sche Organ liegt als eine kleine Grube ganz vorn an der medialen Wand der Pars respiratoria. Das Schema der Textfigur 20 A illustrirt dieses Verhalten. Die mit *L* bezeichnete laterale Grenzfalte entspricht der oberen Begrenzungsfalte der seitlichen Nasenrinne der Urodelen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stellt man sich nun vor, dass der Boden des grubenförmigen JACOBSON'schen Organes sich vergrössert und zwar in der Weise, dass der obere Rand der Grube (*m*) mehr und mehr in lateraler Richtung faltenartig vorgetrieben wird, bis er die Kuppe der gegenüberliegenden seitlichen Grenzfalte erreicht, dass schliesslich eine Verschmelzung zwischen der medialen und lateralen Falte erfolgt, so wird das anfänglich einheitliche Lumen der Nasenhöhle (Textfigur 20) in zwei über einander liegende Abschnitte geschieden. Der obere (*I*) enthält (bei *Testudo*) die Pars olfactoria; der untere (*II*) das JACOBSON'sche Organ (*J. O.*) und die zu Gunsten des letzteren verkleinerte Pars respiratoria. Dem so construirten Querschnittsbilde entspricht in allen wesentlichen Punkten die Textfigur 19 A, also ein Frontalschnitt durch den vordersten Theil der Nasenhöhle von *Platydactylus*. Wenn hier der obere Abschnitt, also die Nasenhöhle, kein Riechepithel enthält, wie es bei *Testudo* der Fall ist, wenn die knorpelige Nasenkapsel lateral unvollständig ist und ihr Boden nicht mit dem Septum zusammenhängt, so sind das Unterschiede, die kaum gegen meine Auffassung zu verwerthen und leicht zu erklären sind. Die Scheidung der primitiven Nasenhöhle in eine Pars superior und inferior ist demnach mit der Art und Weise in Verband zu bringen, wie sich das JACOBSON'sche Organ der Ascalaboten ausgestaltet. Die Beobachtungen BORN's über die Ontogenie der Nasenhöhle von *Lacerta* lassen gleichfalls, wie das BORN auch betont, mit Evidenz diesen gestaltenden Einfluss des Organes erkennen.

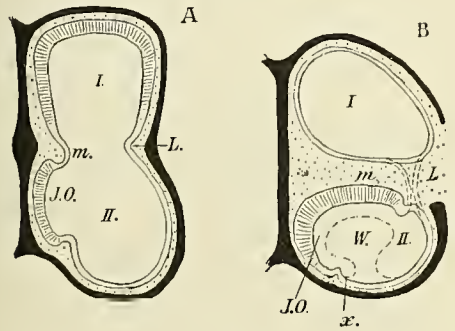


Fig. 20. Schematische Frontalschnitte durch die Nasenhöhle und das JACOBSON'sche Organ, A von *Testudo*, B von einem Ascalaboten. *m* mediale Grenzfalte, *L* laterale Grenzfalte, *I* oberer Theil des Cavum nasale, der bei *Testudo* die Regio olfactoria enthält. *II* unterer Theil desselben mit dem grubenförmigen JACOBSON'schen Organ (*J.O.*), das bei *Testudo* der Pars respiratoria, bei den Ascalaboten dem vorderen Ende der Gaumenrinne angehört. In Fig. B bezeichnen die punktirten Linien zwischen *m* und *L* die Grenzfalten kurz vor ihrer Verschmelzung mit einander. *W* giebt den Wulst an, der sich in das Lumen des JACOBSON-schen Organes hinein entwickelt. *x* bezeichnet die Stelle, an der sich weiter rückwärts die Gaumenrinne gegen die Mundhöhle öffnet.

Die Scheidung des Cavum nasale in zwei über einander liegende Abschnitte complicirt sich nun bei Ascalaboten noch mit der Reduction des vordersten, dem primitiven Boden der Nasenhöhle entsprechenden Theiles derselben. Der untere Abschnitt (*II*) schrumpft zu dem kleinen Recessus zusammen, den das vordere Ende der Gaumenrinne bildet. Dass dieser thatsächlich einem Theil des primären Cavum nasale entspricht, ebenso wie die Pars respiratoria der Chelonier und wie der nasale Theil der seitlichen Nasenrinne der Urodelen, ergiebt sich meiner Meinung nach mit Sicherheit aus der Thatsache, dass er oberhalb des Bodens der knorpeligen Nasenkapsel gelagert ist. Der Boden der Knorpelkapsel entspricht bei Sauriern dem primitiven Boden der Nasenhöhle.

Das JACOBSON'sche Organ, durch die Verkürzung des vordersten Abschnittes der Nasenhöhle rückwärts, bis in den Bereich der Apertura interna verschoben, behält im Allgemeinen seine einfache Form. Es bildet einen medianwärts entfalteten Recessus der Gaumenrinne. Die weite, längsovale Oeffnung dieses Recessus kann als primäre Oeffnung des JACOBSON'schen Organes bezeichnet werden. Ihre Umrandung entspricht dem Schleimhautwall, welcher das Organ bei *Testudo* umgiebt. Ist nun — wie ich bewiesen zu haben glaube — die Gaumenrinne der Ascalaboten der seitlichen Nasenrinne der Amphibien und der Pars respiratoria von *Testudo* homolog, so würde sich für alle drei Fälle ergeben, dass das JACOBSON'sche Organ mit homologen Abschnitten der primären Nasenhöhle in Verbindung steht, gleichgültig, welche Lage und welche Beziehung zur definitiven Nasenhöhle dasselbe besitzt. Die Thatsache, dass der Thränenkanal in das vordere Ende der Gaumenrinne mündet, kann die eben begründete Auffassung nur stützen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das JACOBSON'sehe Organ complicirt sich nun bei Ascalaboten noch durch den pilzförmigen Wulst (*W* der Textfiguren), der von der gegenüberliegenden Wand der Gaumenrinne her in die Lichtung des Organes einragt. Aus dem Befunde bei den in Rede stehenden Formen ist augenscheinlich, dass derselbe secundär mit dem JACOBSON'schen Organ in Beziehung getreten sein muss. Die Ausgestaltung des accessorischen Geruchsorganes führt also nicht allein zum Abschluss der Gaumenrinne von der Nasenhöhle, sondern bedingt auch eine formale Ausgestaltung des vorderen Endes der Rinne. — Der Zustand, der durch die Ausbildung des pilzförmigen Wulstes am JACOBSON'schen Organ und an der Gaumenrinne gegeben ist, ist nun noch in anderer Hinsicht von Wichtigkeit. Das JACOBSON'sche Organ ist bei Ascalaboten von zwei Seiten her zugänglich: einmal vom Rachenraum aus auf dem Wege der Gaumenrinne, also in der Richtung von hinten nach vorn; ausserdem vom vorderen Ende der Mundhöhle aus durch das vorderste Ende der Gaumenrinne, also in der Richtung von unten nach oben. In früheren Arbeiten habe ich darauf hingewiesen, dass bei Amphibien und Cheloniern die sinnliche Erregung des JACOBSON'schen Organes durch Vermittlung des expiratorischen Athmungsstromes zu Stande kommen dürfte. Diese Möglichkeit muss nun auch für die Ascalaboten zugegeben werden. Es ist klar, dass die ausgeathmete Luft durch den hinteren, fast quergestellten Oeffnungsspalt der Gaumenrinne in die letztere eintreten muss; der Expirationsstrom tritt weiterhin zum Theil durch die innere Choane in die Nasenhöhle ein, zum Theil wird er durch die ziemlich weite Gaumenrinne nach vorn geleitet und muss nothwendig das JACOBSON'sche Organ passiren. Unter diesem Gesichtspunkte kann der pilzförmige Wulst in seiner Entstehung von dieser physiologischen Erregungsweise des Organes abhängig gedacht werden. Andererseits besteht aber bei Ascalaboten bereits die Möglichkeit, Ingesta, die sich im vordersten Theil der Mundhöhle befinden, wohl ohne Vermittlung der Athmungsluft, durch das JACOBSON'sche Organ sensoriell zu prüfen. Diese Verhältnisse sind deshalb wichtig, weil sie uns zeigen, auf welche Weise sich das JACOBSON'sche Organ allmählich von dem vermittelnden Einfluss des Expirationsstromes in seiner Function frei macht.

3. Die Reduction der Gaumenrinne bei anderen Sauriern (Anguis).

Die weitere Ausgestaltung des Mundhöhlendaches in der Sauriergruppe im Speciellen will ich nicht weiter verfolgen. Die Arbeit BORN's (5) enthält hierüber erschöpfende Darlegungen. Ich möchte hier nur die Punkte hervorheben, die für meine Zwecke von Bedeutung sind. Bei manchen Sauriern kommt es zu einer Reduction des vorderen Abschnittes der Gaumenrinne. Diese vergesellschaftet sich mit einer Rückwärtsverlagerung der Thränenkanalöffnung. Letztere findet sich schliesslich im Bereiche der inneren Choane in dem bestehen bleibenden Reste der Gaumenrinne. *Anguis fragilis* bietet z. B. dieses Verhalten. Textfigur 21 E giebt die Abbildung eines Schnittes, der durch die innere Choane (*i. Ch.*) gelegt ist. Die Falte *F* grenzt, wie bei Ascalaboten, die Gaumenrinne *R* nach oben ab; im Bereiche der letzteren ist die Mündung des Thränenkanales (*D. lacr.*) getroffen. Die Art und Weise, wie diese Verschiebung der Oeffnung erfolgt, ist von BORN zutreffend geschildert.

Das JACOBSON'sche Organ behält seine Lage, doch vereinfacht sich der Zugang zu demselben. Bestehen bleibt der pilzförmige Wulst, welcher bei Ascalaboten von der lateralen Wand der Gaumenrinne ausgeht, in das Lumen des Organes einragt und die Lichtung der Gaumenrinne in einen oberen und unteren Abschnitt zerlegt. Der obere Abschnitt der Gaumenrinne und damit auch der nach vorn gerichtete Recessus derselben erfährt eine Rückbildung; dagegen bleibt ihr unterer Abschnitt erhalten, soweit er im Bereiche der primären Oeffnung des Organes liegt, und bildet nunmehr den Einführungsgang in das Organ.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hinter dem JACOBSON'schen Organ verfällt die Gaumenrinne der Rückbildung, die allmählich von vorn nach hinten fortschreitet. Das JACOBSON'sche Organ hat damit die Beziehung zur Rachenhöhle, die es bei Ascalaboten durch Vermittlung der Gaumenrinne besitzt, eingebüsst und ist nunmehr ausschliesslich vom vorderen Theile des Mundhöhlendaches aus zugänglich. Dem eben Gesagten entspricht annähernd der Zustand des Mundhöhlendaches bei *Anguis fragilis* (Textfigur 21). Hier besteht der vordere Theil der Gaumenrinne noch fast in ganzer Länge; aber während er dicht vor der inneren Choane eine tiefe, spaltförmige Einsenkung bildet, nimmt er weiter nach vorn mehr und mehr an Tiefe ab, so dass er im Bereiche des JACOBSON'schen Organes nur eine seichte Einsenkung darstellt (Textfigur 21 C, D und E). Vergleicht man Textfigur 19 A—C mit Textfigur 21 A—C, so ergiebt sich, dass der obere Abschnitt der Gaumenrinne der Ascalaboten (R_2)

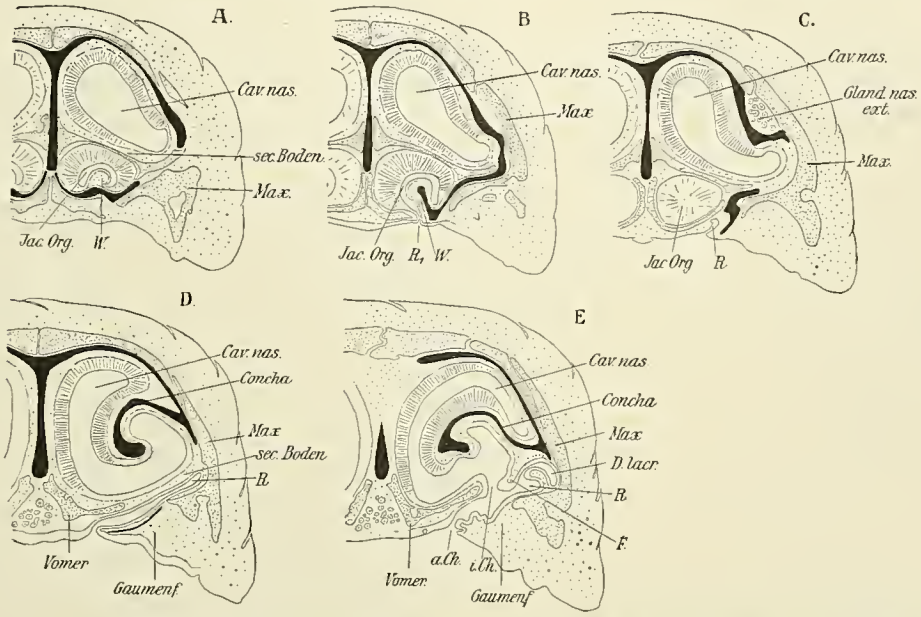


Fig. 21. Frontalschnitte durch die Nasenhöhle von *Anguis fragilis*. *W* pilzförmiger Wulst des JACOBSON'schen Organes (*Jac. Org.*), R_1 Einführungsgang des JACOBSON'schen Organes, *R* Gaumenrinne, *a. Ch.* äussere Choane (BORN), *i. Ch.* innere Choane.

bei *Anguis* verschwunden ist. Mit seiner Reduction hat sich das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organes bis an die Basis des pilzförmigen Wulstes (*W*) ausgedehnt. Der untere Abschnitt des vorderen Gaumenrinnenendes bleibt dagegen bestehen und führt wie bei Ascalaboten an der medialen Seite der Basis des pilzförmigen Wulstes vorbei in die Lichtung des Organes. Um die Verhältnisse bei *Anguis* von denen bei Ascalaboten abzuleiten, braucht man sich nur vorzustellen, dass der in Textfigur 19 mit R_2 bezeichnete Theil der Gaumenrinne unter entsprechender Ausdehnung des Sinnesepithels des JACOBSON'schen Organes mehr und mehr, bis zum völligen Schwinden zusammenschrumpft, und dass — als Fortsetzung dieses Vorganges — auch der in Textfigur 19 C mit R_1 bezeichnete Abschnitt der Gaumenrinne, hinter dem offenbleibenden Einführungsgang, in seinem obersten Theil verlegt wird. — Bei Ascalaboten fällt nun das vorderste Ende des Spaltes, der von der Mundhöhle her in die Lichtung der Gaumenrinne führt, mit dem vorderen Ende der Apertura interna zusammen. Es ergiebt sich demnach, dass bei der Reduction der Gaumenrinne das vorderste Ende der Apertura interna in den Einführungsgang des JACOBSON'schen Organes aufgenommen wird. Letzterer entsteht nicht aus der primären grubenförmigen Anlage des Organes, sondern tritt erst secundär mit demselben in die engste Beziehung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4. Ophidier.

Was die Ophidier betrifft, so fehlen mir eigene Erfahrungen, und es gelang mir nicht, eine genügend klare Vorstellung über die hier in Rede stehenden Verhältnisse aus der Literatur zu gewinnen, um im Speciellen die Vergleichung mit den Sauriern durchführen zu können. Immerhin ist wenigstens im Allgemeinen eine Vergleichung möglich, wobei ich mich wesentlich auf die Beobachtungen von Born (6) und Leydig (44, 45) stütze.

Der primäre Nasenboden ist auch bei Ophidiern kurz, das Gebiet der Apertura nasalis interna dagegen in die Länge gestreckt. Aus den ontogenetischen Vorgängen, ferner aus der Thatsache, dass bei den erwachsenen Thieren der Thränenkanal und das Jacobson'sche Organ am Mundhöhlendach münden, schliesslich aus der Form und Lage des Jacobson'schen Organes scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, dass die Bildung des secundären Nasenbodens und damit auch die Art und Weise, wie sich das Jacobson'sche Organ von der Nasenhöhle abschliesst, sich in ähnlicher Weise vollzieht wie bei Sauriern. Die Reduction des vorderen Theiles der Gaumenrinne, die bei den Sauriern eingeleitet ist, ist aber (nach Born) bei den Schlangen (*Tropidonotus*) vollendet. Der im Bereich und hinter der inneren Choane gelegene Theil ist erhalten und zu einem Ductus naso-pharyngeus abgeschlossen, indem der Gaumenfortsatz mit einem medianen, abwärts prominenten Theil des Mundhöhlendaches verschmilzt, der sich in der Verlängerung der prominenten oralen Fläche des Septums bildet (Born, 6, p. 209). Die Oeffnung für das Jacobson'sche Organ liegt in einigem Abstande vom Kieferrande als ein C-förmiger, kurzer Spalt am Mundhöhlendache; von dieser Oeffnung führt ein gerade aufsteigender Gang in das umfängliche Jacobson'sche Organ. Textfigur 22 zeigt einen frontalen Durchschnitt durch den Einführungsgang bei einem älteren Embryo von *Tropidonotus*. Die Figur ist nach einer Zeichnung Born's copirt; um den Vergleich mit meinen Figuren zu erleichtern, ist sie im Spiegelbild gezeichnet und verkleinert. Die Andeutung des Lumens des in das Jacobson'sche Organ führenden Ganges, dessen Mündung ich mit *a* bezeichnet habe, ist in der Born'schen Zeichnung nicht angegeben. Der in das Jacobson'sche Organ führende Kanal nimmt bei Embryonen an seiner lateralen, beim Erwachsenen an seiner medialen Seite die Mündung des Ductus lacrymalis auf. Ich halte es für wahrscheinlich, dass dieser Einführungsgang des Jacobson'schen Organes von *Tropidonotus* in Parallele gestellt werden darf mit dem bei Sauriern (*Anguis*, *Varanus* u. a.), dass er also in ähnlicher Weise wie bei letzteren aus dem vorderen Ende der Apertura nasalis interna hervorgegangen ist und somit einen secundären Bestandtheil des Jacobson'schen Organes bildet. Hierfür spricht auch die Mündung des Ductus lacrymalis in den Gang. Doch besteht ein auffälliger Unterschied zwischen *Tropidonotus* und den Sauriern. Auch bei *Tropidonotus* findet sich ein pilzförmiger, in das Lumen des Jacobson'schen Organes einragender Wulst (*W* Textfigur 22). Der Einführungsgang steht lateral von demselben mit dem Lumen des Organes in Verbindung, während er sich bei *Anguis* und entsprechend bei Ascalaboten medial von dem Wulst öffnet. Ob dieses Verhalten des Einführungsganges zum pilzförmigen Wulst bei *Tropidonotus* einen principiellen Unterschied im Bau des Organes den Sauriern gegenüber zum Ausdruck bringt, oder ob dasselbe gleichfalls auf die Zustände bei Ascalaboten beziehbar ist, muss ich unentschieden lassen. Zur Entscheidung dieser Frage sind specielle Untersuchungen nöthig.

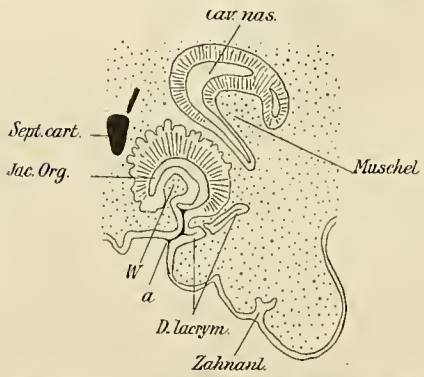


Fig. 22. Frontalschnitt durch Nasenhöhle und Jacobson'sches Organ von einem *Tropidonotus*-Embryo. Nach Born, Morph. Jahrb. 8, Taf. X, Fig. 13. *a* Mündung des Jacobson'schen Organes, *W* pilzförmiger Wulst desselben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

5. (Anhang). Hatteria.

Mit der Untersuchung von *Hatteria* bin ich über die erste flüchtige Orientirung nicht hinausgekommen; aber der Befund bei dieser Form weicht von den bei den übrigen Reptilien bestehenden Verhältnissen so wesentlich ab, dass ich durch die cursorische Mittheilung meiner Beobachtungen wenigstens die Aufmerksamkeit auf diese Form lenken möchte. Ich gebe die folgenden Mittheilungen, indem ich ausdrücklich betone, dass meine Beobachtungen einer Controle bedürfen.

Das Mundhöhlendach von *Hatteria* zeigt folgendes Verhalten, wobei ich von speciellen Eigenthümlichkeiten des Reliefs absehe. Der primitive Nasenboden ist im Vergleich zur Länge der ganzen Nasenhöhle kurz. Die Apertura nasalis interna scheint in ihrer ganzen Länge offen zu sein und bildet einen Spalt, der von unten und von der Seite her durch den Gaumenfortsatz verdeckt wird. Letzterer endet medianwärts mit freiem Rande. Das Jacobson'sche Organ von *Hatteria* ist schlauchförmig und ist dem unteren Rande des Septums eingelagert. Seine Oeffnung liegt in der Nähe des vorderen Randes der Apertura interna; nach hinten endet der Schlauch blind. Das Organ erinnert also in Form und Lage an das der Mammalier; ob sich die Aehnlichkeit auch auf den inneren Bau erstreckt, weiss ich nicht. Jedenfalls ist die Thatsache bedeutungsvoll, dass bei einem recenten Reptil bei verhältnissmässig primitivem Zustande des Gaumens ein den Mammaliern ähnliches Jacobson'sches Organ besteht. — Ich begnüge mich mit diesem Hinweis; eine specielle Verwerthung der Beobachtungen erlaubt deren Oberflächlichkeit nicht.

C. Das Jacobson'sche Organ der Reptilien, verglichen mit dem der Mammalier.

Weiter oben (p. 80) habe ich die Anschauungen dargelegt, welche ich über die phylogenetische Entwickelung des Jacobson'schen Organes der Säugethiere gewonnen habe. Vergleicht man den dort geschilderten Vorgang mit der Art und Weise, wie das Organ bei den Sauriern entstanden ist, so ist ohne weiteres klar, dass die Wege, auf denen sich in beiden genannten Gruppen die Differenzirung vollzieht, von Anfang an auseinandergehen. Hierbei ist es sicherlich von Interesse, dass das Jacobson'sche Organ von *Testudo* durch seine indifferente Form und Lage einen Zustand zeigt, der für die Entstehung des Organes der Saurier und der Mammalier als Ausgangspunkt angenommen werden kann.

Der Zustand bei *Testudo* bildet weiterhin auch den Ausgangspunkt für die Differenzirung des Jacobson'schen Organes in der Cheloniergruppe, in welcher die Ausgestaltung desselben in einer eigenthümlichen und von den übrigen Reptilien, sowie den Säugethieren durchaus verschiedenen Weise erfolgt. Bezüglich dieser Verhältnisse verweise ich auf meine frühere Arbeit (75). Das Wichtigste ist Folgendes. Bei *Testudo* bildet das Jacobson'sche Organ eine kleine flache Grube an der medialen Wand der Pars respiratoria. Bei *Emys* dehnt sich der Sinnesepithel desselben über die Wandung fast der ganzen Pars respiratoria aus. Aehnlich verhalten sich die Trionyciden, nur ist hier die Pars respiratoria und mit ihr das Jacobson'sche Organ auf Kosten der Pars olfactoria vergrössert. Bei Thalassiten endlich bildet das Jacobson'sche Organ einen nach oben und unten entfalteten Recessus der Nasenhöhle, welcher nach vorn und unten von der Pars olfactoria liegt und von letzterer durch einen stark entwickelten faltenartigen Vorsprung der Wand abgegrenzt ist. In allen Fällen bildet das Jacobson'sche Organ einen Theil der definitiven Nasenhöhle selbst.

Das Jacobson'sche Organ der Saurier zeigt als hervortretendstes Merkmal den completen Abschluss von der Nasenhöhle und die Mündung in das Cavum oris. Dieser Zustand ist durch die Art und Weise

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Ausgestaltung des Organes selbst bedingt. Der Boden des grubenförmigen und an der medialen Nasenwand gelagerten Organes, welches wir als Ausgangspunkt annehmen, gewinnt an Ausdehnung; hierdurch wird der obere, anfänglich wallartige Rand der Grube faltenartig in lateraler Richtung vorgetrieben und verschmilzt schliesslich mit der seitlichen Wand der Nasenhöhle. Auf diese Weise wird nicht nur das Jacobson'sche Organ, sondern zugleich ein Theil der primären Nasenhöhle vom Cavum nasale abgeschnürt. Der letztere wird zum vorderen Ende der Gaumenrinne. Die primäre Oeffnung des Jacobson'schen Organes, welche dem wallartigen Rande des grubenförmigen Ausgangsstadiums entspricht, liegt nunmehr im Bereiche der Gaumenrinne; sie wird dadurch complicirt, dass eine Wulstung, die sich vom Boden und der Seitenwand der Gaumenrinne aus entwickelt, in die Lichtung des kugelförmigen Organes einragt (Ascalaboten). Mit der Reduction der Gaumenrinne verwischt sich die primäre Oeffnung des Jacobson'schen Organes; als Einführungsgang des letzteren bleibt das kurze vordere Ende des Spaltes erhalten, welcher von der Mundhöhle aus in die Lichtung der Gaumenrinne führt, und welcher das vordere Ende der Apertura nasalis interna enthält. Die Oeffnung des Jacobson'schen Organes am Mundhöhlendache selbst, wie sie sich bei *Anguis* u. a. findet, ist also eine secundäre; ebenso ist der Einführungsgang, als Rest der Gaumenrinne, der durch seine Beziehung zum Jacobson'schen Organ erhalten bleibt, secundär mit dem Organ in Verbindung getreten. — Im Allgemeinen sind wohl die Zustände des Jacobson'schen Organes der Ophidier in gleicher Weise zu beurtheilen.

Bei den Säugethieren schliesst sich (in der Phylogenie) das grubenförmige Jacobson'sche Organ dadurch zu einem Säckchen ab, dass der Rand der Grube von allen Seiten her über den zunächst unverändert bleibenden Boden derselben hinweg vorwächst. Die weite Oeffnung der Grube verengert sich zu dem Einführungsgang, und es entsteht eine laterale, mit indifferentem Epithel überzogene Wand des Organes. Letztere wird gegen das Lumen des Organes eingestülpt. Der vor dem Einführungsgang liegende Theil des Organes verliert zunächst sein Sinnesepithel, schrumpft weiterhin mehr und mehr bis zum völligen Schwunde zusammen, während der hintere Theil sich schlauchförmig verlängert. Der Einführungsgang des Jacobson'schen Organes der Säugethiere geht demnach direct aus der Umrandung der grubenförmigen Organanlage hervor; er ist homolog der primären Oeffnung des Organes bei Ascalaboten und der wallartigen Umgrenzung desselben bei *Testudo*.

Der pilzförmige Wulst, der bei Ascalaboten in die Lichtung des Organes einragt, entsteht aus dem Boden und der Seitenwand der Gaumenrinne; er documentirt sich damit als eine Differenzirung der Gaumenrinne, die secundär mit dem Jacobson'schen Organ in engste Beziehung getreten ist. Die leistenförmige oder muschelförmige Einragung am Jacobson'schen Organ der Säugethiere wird dagegen von der Wandung des Organes selbst gebildet. Die knorpelige Stütze, welche der pilzförmige Wulst bei Ascalaboten erhält, geht vom Boden der knorpeligen Nasenkapsel und von dem Theil derselben aus, welcher der lateralen Wand der Gaumenrinne angehört. Der letztere Abschnitt liegt lateral zur Apertura interna, bildet also einen Theil der Seitenwand der knorpeligen Nasenkapsel. Der knorpelige „turbinated process" von *Echidna* und der grösste Theil desselben bei *Ornithorhynchus* wird dagegen von der Cartilago paraseptalis gebildet, geht also aus dem Theile des Bodens der knorpeligen Nasenkapsel hervor, welcher medial von der Apertura interna liegt. Hieraus ergeben sich principielle Unterschiede zwischen dem pilzförmigen Wulst im Jacobson-schen Organ der Ascalaboten und damit der Saurier überhaupt und der leisten- oder muschelförmigen Einragung an dem Organ der Säugethiere. Hieran wird auch durch die Thatsache nichts geändert, dass sich beim Schnabelthier der Boden der knorpeligen Nasenkapsel an dem Aufbau des turbinated process betheiligt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es ergiebt sich also, dass von einer Grundform aus, die sich am getreuesten bei *Testudo* erhalten hat, das JACOBSON'sche Organ 1) der Chelonier, 2) der Saurier und Ophidier, endlich 3) der Mammalier in Richtungen entwickelt hat, die von der Wurzel an divergiren. Will man diese Thatsache für die Phylogenie des Säugethierstammes verwerthen, so muss dabei berücksichtigt werden, dass ein einfaches grubenförmiges Divertikel der Nasenhöhle auch für das JACOBSON'sche Organ der Amphibien in seinem verschiedenen und für die einzelnen Gruppen charakteristischen Verhalten als Ausgangspunkt angenommen werden muss.

D. Das Mundhöhlendach und der Nasenboden bei Amphibien, Reptilien und Säugethieren (Uebersicht).

Stellen wir die Ergebnisse über die Gaumenbildung bei Amphibien, Reptilien und Mammaliern einander gegenüber, so ist auf folgende Punkte Rücksicht zu nehmen: primärer Boden der Nasenhöhle, Apertura nasalis interna, seitliche Nasenrinne und ihre Derivate, secundärer Boden der Nasenhöhle.

Bei Amphibien besteht ausschliesslich der primitive Boden der Nasenhöhle, der einen Theil des primären Mundhöhlendaches darstellt. Das Dach der Mundhöhle und der Rachenhöhle liegen in dem

Fig. 23.

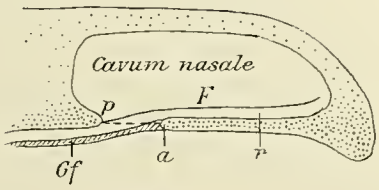


Fig. 24.

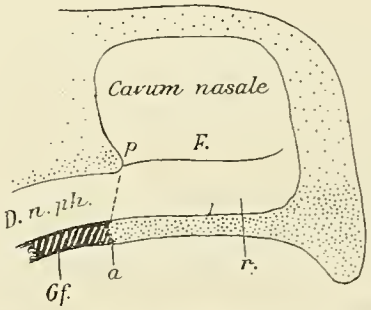


Fig. 23. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle eines Urodels. Schema. *pa* Apertura nasalis interna, *r.* seitliche Nasenrinne, *F.* obere Begrenzungsfalte derselben, *Gf.* Gaumenfortsatz.

Fig. 24. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle von *Testudo*. Schema. *p. a.* Apertura nasalis interna, *r* Pars respiratoria des Cavum nasale, *F* laterale Grenzfalte, *Gf.* Gaumenfortsatz, *D. n. ph.* Ductus naso-pharyngeus.

gleichen Niveau. Bei niederen Amphibien stellen sich die Aperturae nasales internae als einfache, im Boden der Nasenhöhle gelegene, längsovale Oeffnungen dar. — Die seitliche Nasenrinne tritt bei *Siren* und *Siredon* als rinnenförmige Verlängerung des JACOBSON'schen Organes auf; sie bleibt hier auf das Cavum nasale selbst beschränkt und dient als Zuleitungsapparat für das JACOBSON'sche Organ. Bei Urodelen und Anuren hat sich die seitliche Nasenrinne mächtiger entfaltet und setzt sich durch die Apertura interna hindurch auf das Mundhöhlendach fort; ihren Boden bildet im Bereiche des letzteren der Gaumenfortsatz. Die Apertura interna erfährt hierdurch eine Modification; ihr vorderer, medialer und hinterer Rand bleibt bestehen, ihr lateraler Rand geht in die Wandung der seitlichen Nasenrinne auf. Die Apertura wird zum Theil durch den Gaumenfortsatz von unten her verdeckt. Im Bereiche des Cavum nasale wird die seitliche Nasenrinne aufwärts durch eine Schleimhautfalte begrenzt, die am hinteren Rande der Apertura interna beginnt und sich durch die Länge der Nasenhöhle nach vorn fortsetzt. Hinter der Apertura interna bildet das primäre Rachendach das Dach, der Gaumenfortsatz den Boden für die seitliche Nasenrinne. Man vergleiche hierzu die Textfigur 23, in welcher ein schematischer Längsschnitt durch die Nasenhöhle eines Urodels dargestellt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist. In dieser und in den folgenden Figuren ist der primäre Boden des Cavum nasale bezw. das primäre Mundhöhlendach durch enge Punktirung angegeben. Die Lage der Apertura nasalis interna bezeichnet die unterbrochene Linie *pa*; der nasale Abschnitt der seitlichen Nasenrinne und dessen Derivate sind mit *r.*, der Gaumenfortsatz ist mit *Gf.* bezeichnet; letzterer ist schraffirt gehalten, wo er medianwärts mit freiem Rande endet. Die mit *F.* bezeichnete Linie giebt die obere Begrenzungsfalte der seitlichen Nasenrinne und ihre Derivate an.

Bei Cheloniern (*Testudo*, Textfigur 24) empfängt die Nasenhöhle ihren unteren Abschluss ausschliesslich durch den primären Boden. Der vordere und seitliche Theil des Mund-Rachendaches hat eine Senkung erfahren und liegt als Dach der Mundhöhle in einem tieferen Niveau als das Dach der Rachenhöhle. An dieser Senkung hat der Nasenboden Antheil; der vordere Rand der Apertura nasalis interna ist dieser Bewegung gefolgt und liegt unter dem ursprünglich hinteren Rande, der seine Lage im Niveau des Rachendaches behalten hat; die Apertura interna hat sich in die fast senkrechte Richtung eingestellt. Das Cavum nasale der Chelonier geht direct aus der Nasenhöhle der Amphibien hervor. Die Pars respiratoria entspricht dem nasalen Abschnitt der seitlichen Nasenrinne der Urodelen, der Ductus naso-pharyngeus (*D. n. ph.*) dem Gaumentheil derselben, welcher durch die Verschmelzung des medialen Randes des Gaumenfortsatzes mit einer medianen Wulstung des Rachendaches theilweise zu einem Kanal abgeschlossen ist. Der secundäre Gaumen bildet einen relativ kleinen Theil des ganzen Mundhöhlendaches, und zwar ausschliesslich im Bereiche des Ductus naso-pharyngeus. Die laterale Grenzfalte der Schildkröten entspricht der oberen Begrenzungsfalte der seitlichen Nasenrinne der Urodelen; wie diese beginnt sie am hinteren Rande der Apertura interna und setzt sich nach vorn als Schleimhautfalte durch die Länge der Nasenhöhle fort.

Bei Sauriern (Textfigur 25 und 26) hat der primäre Boden und mit ihm der vorderste Theil des primären Cavum nasale eine Reduction erfahren; dagegen hat sich die Apertura interna und der ihr entsprechende Abschnitt der primären Nasenhöhle erheblich in die Länge gestreckt. Das primäre Mundhöhlendach erscheint gegen das Rachendach gesenkt. Der vordere Rand der Apertura interna ist dieser Bewegung gefolgt; die Oeffnung hat eine schräge, von hinten-oben nach vorn-unten gerichtete Stellung angenommen. Mit der Apertura interna verlängert sich auch der Gaumenfortsatz, welcher ausserdem, namenlich in seinem mittleren Theile, weiter medianwärts vorwächst, so dass er die Apertura interna von unten her verdeckt. Die Streckung der Aperturae internae führt zu einer Ausgestaltung des zwischen ihnen liegenden Theiles des primären Mundhöhlendaches. Ein grösserer medianer Abschnitt dieser „oralen Fläche des Septum narium" verharrt als Mittelfeld des Gaumens im Dache des Cavum oris, während ein lateraler Streifen jederseits in die Wandung der Gaumenrinne einbezogen wird. — Der Gaumenfortsatz als secundärer Bestandtheil des Mundhöhlendaches bildet den Boden für die Gaumenrinne und hat keine directe Beziehung zur Begrenzung des definitiven Cavum nasale. — Die Ausgestaltung des Jacobson'schen Organes führt zur Bildung des secundären Bodens der Nasenhöhle, welche in der Weise erfolgt, dass die Lichtung der seitlichen Nasenrinne vom primären Cavum nasale abgeschlossen und als Gaumenrinne in die Mundhöhle einbezogen wird. Die Oeffnung des Jacobson'schen Organes sowie die Mündung des Thränenkanales verlieren damit die Beziehung zur definitiven Nasenhöhle. Letztere ist gleich der Nasenhöhle der Amphibien vermindert um die seitliche Nasenrinne, und entspricht der Pars olfactoria der Chersiten und Emyden. — Der nasale Abschnitt der seitlichen Nasenrinne der Urodelen schrumpft mit der Reduction des primären Nasenbodens bei Ascalaboten zu einem kurzen vorderen Recessus der Gaumenrinne (*r* der Fig. 25) zusammen; dagegen verlängert sich der bei Urodelen nur kurze Choanenabschnitt. Der Gaumenabschnitt der seitlichen Nasenrinne entspricht dem hinter der inneren Choane liegenden Theil der Gaumenrinne und zeigt keine wesentliche Umgestaltung bei Ascalaboten. Die Verkürzung des primären

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nasenbodens bedingt endlich eine rückwärts gerichtete Verschiebung der primären Oeffnung des JACOBSON-schen Organes und der Thränenkanalmündung, wodurch diese in den Bereich der Apertura interna gelangen. — Der hintere Rand und ein kurzes Stück des medialen Randes der letzteren erhalten sich in der Umgrenzung der inneren Choane; ein mittlerer Theil des medialen Randes wird zur Bildung des secundären Nasenbodens verbraucht; das vordere Ende bleibt in der medialen Begrenzung des in die Gaumenrinne führenden Spaltes erhalten. Die Schleimhautfalte (Textfigur 25, *F*), welche die laterale Begrenzung der inneren Choane und im Bereiche der letzteren das Dach der Gaumenrinne bildet und rückwärts mit dem hinteren Rande der Apertura interna in Verbindung steht, entspricht einem Theile der oberen Begrenzungsfalte der seitlichen Nasenrinne der Urodelen; der grössere vordere Abschnitt derselben ist in dem secundären Nasenboden enthalten. Der laterale Rand der Apertura interna ist in die laterale Wand der Gaumenrinne aufgegangen. — Bei vielen Sauriern verschiebt sich die Thränenkanalmündung in der Gaumenrinne rückwärts, so dass dieselbe schliesslich unter der inneren Choane liegt. Ferner verfällt der vordere Abschnitt der Gaumenrinne der Reduction (Textfigur 26); nur ihr vorderes Ende, welches das

Fig. 25.

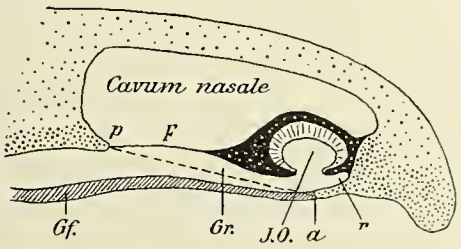


Fig. 26.

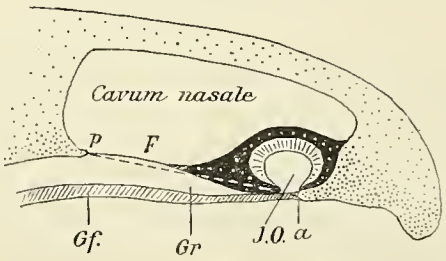


Fig. 25. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle von einem Ascalaboten. Schema. *p a* Apertura nasalis interna, *r* vorderes Ende der Gaumenrinne (*Gr.*), *Gf.* Gaumenfortsatz, *J. O.* JACOBSON'sches Organ, *F* Schleimhautfalte, die die innere Choane lateralwärts begrenzt und sich nach vorn in den secundären Nasenboden fortsetzt; letzterer ist schwarz mit weisser Punktirung angegeben.

Fig. 26. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle von *Anguis*. Schema. Bezeichnung wie Textfigur 24.

vordere Ende der Apertura nasalis interna enthält, bleibt als Einführgang für das JACOBSON'sche Organ bestehen. Letzteres öffnet sich dann mit einem kurzen Schlitz direct am Mundhöhlendach (secundäre Oeffnung).

Bei Ophidiern vollzieht sich die Bildung des secundären Nasenbodens in der gleichen Weise wie bei Sauriern. Die Gaumenrinne wird aber hier bis zur inneren Choane hin verlegt; nur ihr vorderes Ende bleibt als Einführgang für das JACOBSON'sche Organ, welcher auch noch die Mündung des Thränenkanales aufnimmt, erhalten. Ferner kommt es durch Verschmelzung des Gaumenfortsatzes mit einer medianen Wulstung des Mundhöhlendaches zur Bildung eines kurzen Ductus naso-pharyngeus. — Mit der Reduction der Gaumenrinne, die bei Sauriern eingeleitet, bei Ophidiern vollendet ist, wird der Theil des primären Cavum nasale, der in der seitlichen Nasenrinne der Urodelen enthalten war, fast völlig eliminirt; ferner wird die Apertura nasalis interna fast vollständig verlegt. Nur ihr vorderes Ende bleibt als Einführgang in das JACOBSON'sche Organ und ihr hinteres Ende als innere Choane erhalten. Erst nach Reduction der Gaumenrinne fällt das definitive Mundhöhlendach mit dem secundären Nasenboden zusammen.

Bei Mammaliern bleibt bei der Entfaltung des Cavum nasale im Längsdurchmesser der primäre Boden und der ihm entsprechende vorderste Abschnitt der Nasenhöhle erheblich zurück, während sich die Apertura interna in die Länge streckt (Textfigur 27). Das hintere Ende der Apertura interna wird durch die Schlussplatte (*Schl.*) verlegt; der grössere vordere Theil bleibt erhalten und wird in das definitive Cavum nasale aufgenommen. Der Senkung des primären Mundhöhlendaches, an welcher auch der primäre

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nasenboden Theil nimmt, folgt der vordere Rand der Apertur, während der hintere im Niveau des Rachendaches verbleibt. Die schräge Einstellung der Apertura ist die Folge. Ihr medialer Rand wird durch den unteren Randwulst des Septums markirt; ihr vorderer Rand geht in die vordere Wand des Canalis incisivus über, während der laterale Rand zur Bildung der Seitenwand des unteren Nasenganges verbraucht wird. Die Gaumenfortsätze erfahren eine mächtige Ausbildung und vereinigen sich in medianer Naht, wobei sie die Apertura interna und einen erheblichen Theil des primären Rachendaches unterlagern; secundärer Nasenboden und secundärer Bestandtheil des Mundhöhlendaches sind congruent. Die orale Fläche des Septums wird auf diese Weise dem Mundhöhlendache entzogen; ein mittlerer Streifen desselben verschmilzt mit dem secundären Nasenboden, ein lateraler Streifen jederseits wird in die mediale Wandung des unteren Nasenganges aufgenommen. Nur ein unbedeutender vorderster Theil der oralen Fläche des Septums fügt sich als Papilla palatina in das Mundhöhlendach ein. Letztere entspricht daher nur einem kleinen Theil des Mittelfeldes am Saurier-Gaumen. Die Oeffnung des Jacobson'schen Organes erfährt in Folge der Reduction des primären Nasenbodens eine rückwärts gerichtete Verschiebung, wodurch sie in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle in den Bereich der Apertura interna gelangt. Als Folge hiervon erhält sich bei der Bildung des secundären Gaumens das vorderste Ende des inneren Nasenloches als Canalis naso-palatinus (Stenson'scher Gang). — Im Gegensatz zu den Sauriern und Ophidiern, in Uebereinstimmung mit den Amphibien, behält bei *Echidna*-Embryonen und ebenso bei allen daraufhin untersuchten Säugethier-Embryonen (Schwink, 72, Legal, 43) die nasale Mündung des Thränenkanales ihre Lage im vordersten Theil des Cavum nasale, d. h. hinter der Apertura externa oberhalb des primären Bodens der Nasenhöhle; ein Verhalten, welches nach Walzberg (83) auch für die erwachsenen Formen der meisten Säugethiere als Regel hingestellt werden darf. — Auf die Frage, ob die seitliche Nasenrinne der Amphibien, deren Umbildung bei Cheloniern, Sauriern und Ophidiern wir verfolgt haben, als solche auch bei den Säugethieren nachweislich ist, komme ich später zurück.

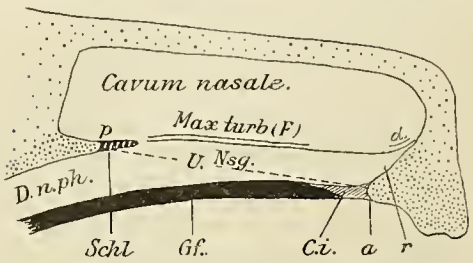


Fig. 27. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle von einem Säugethiere. Schema. *p a* Apertura nasalis interna, *Schl.* Schlussplatte, *C. i.* Canalis naso-palatinus, *Gf.* secundärer Gaumen, *U. Nsg.* unterer Nasengang, *D. n. ph.* Nasenrachengang, *Max. turb.* Maxilloturbinale, *a* vordere faltige Verlängerung desselben.

Am Mundhöhlendache aller Reptilien und der Säugethiere ist die Abgrenzung desselben gegen das Rachendach durch ein Herabtreten des ersteren in ein tieferes Niveau vollzogen. Unter den Reptilien zeigt sich die Sonderstellung der Chelonier durch die relative Grösse des primären Nasenbodens, durch die fast verticale Einstellung der Apertura interna und durch die ausschliessliche Beziehung des secundären Gaumens zum Ductus naso-pharyngeus. Die Gruppe der Saurier und Ophidier zeigt als Merkmale, welche ihnen mit den Mammaliern gemeinsam sind, die Verkürzung des primären Nasenbodens, die Verlängerung der Aperturae nasales internae und die schräge Einstellung der letzteren von hinten-oben nach vorn-unten. Für die Saurier und für die Ophidier ist weiterhin charakteristisch, dass sich im Anschluss an die Entfaltung des Jacobson'schen Organes ein secundärer Nasenboden bildet, welcher oberhalb der Apertura interna liegt und durch welchen der Theil des primären Cavum nasale, welcher der seitlichen Nasenrinne der Urodelen entspricht, als Gaumenrinne in die Mundhöhle einbezogen wird, wodurch gleichzeitig die Oeffnung des Jacobson'schen Organes und der Thränenkanal die Beziehung zur Nasenhöhle verlieren. Die Gaumenfortsätze sind von der Bildung des secundären Nasenbodens ausgeschlossen. Bei den Mammaliern dagegen übernehmen gerade diese die Bildung des letzteren. Die Apertura interna wird in das definitive Cavum nasale einbezogen, bis auf das vorderste Ende, welches in den Canalis naso-palatinus aufgenommen wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Thränenkanalmündung verbleibt in der Nasenhöhle. Das JACOBSON'sche Organ übt nur insofern einen Einfluss auf die Gestaltung des Mundhöhlendaches aus, als es den Anlass zur Entstehung des Canalis nasopalatinus giebt.

Es bewegt sich also die Ausgestaltung des Mundhöhlendaches und damit auch die Bildung des Nasenhöhlenbodens bei den Amphibien, bei den Cheloniern, bei den Sauriern und den Ophidiern und bei den Mammaliern in divergenten Bahnen. Auf die principiell wichtige Frage, wie sich diese divergenten Reihen hinsichtlich ihrer Ausgangspunkte zu einander verhalten, gehe ich nicht ein, weil sie meines Erachtens nur mit Vermuthungen beantwortet werden könnte.

V. Die Differenzirung der lateralen Nasenwand bei Echidna-Embryonen und ihre Bedeutung für die Morphologie der Nasenmuscheln der Säugethiere.

A. Die erste Anlage der Nasenmuscheln bei Echidna und ihre Bedeutung.

1. Befund bei Embryo 43* und 44.

Die laterale Wand der Nasenhöhle bei *Echidna*-Embryo 43* und 44. In den jüngsten Entwickelungsstadien von *Echidna* vollzieht sich das Wachsthum an der Nasenhöhle ziemlich gleichmässig im verticalen und sagittalen Durchmesser. Das Lumen des Cavum nasale stellt sich dann, wie das oben schon erwähnt wurde, als ein annähernd sagittal gestellter Spaltraum dar. Bei älteren Embryonen, von dem Stadium 43* an, prävalirt aber das Längenwachsthum, welches mit dem Auswachsen des Schnauzentheiles des Kopfes nach vorn Hand in Hand geht. Die Sagittalschnitte durch die Nasenhöhle von Embryo 43*, 44, 46, welche ich in Fig. 5, 7 und 9 der Tafel XV abbilde, geben eine Vorstellung über die Ausgestaltung der Nasenhöhle. Bei dem Längenwachsthum wird der primitive Boden der Nasenhöhle, welcher sich nur in sehr geringem Grade verlängert, mehr und mehr nach vorn geschoben und entfernt sich vom vorderen Rande der Schlussplatte. Das Längenwachsthum betrifft also — wie das aus dem Vergleich der genannten Figuren mit Evidenz hervorgeht — wesentlich den mittleren, der Apertura interna entsprechenden Abschnitt der Nasenhöhle.

Die Differenzirungen an der seitlichen Wand der Nasenhöhle, welche zur Bildung der Muschelanlage führen, leiten sich ziemlich früh ein, doch erscheinen sie zuerst bei Embryo 44 (Taf. XV, Fig. 7b) als scharf begrenzte Bildungen. Taf. XV, Fig. 7b zeigt, dass bei Embryo 44 an der lateralen Wand der Nasenhöhle zwei in das Lumen vorspringende Erhebungen bestehen. Die eine liegt im oberen hinteren Theile der Nasenhöhle; an das Dach und die hintere Wand angeschlossen, springt sie als ein breiter, flacher Hügel vor; in der Figur 7b ist sie als Muschelwulst bezeichnet. Vor demselben weist die Nasenwand eine nischenförmige Vertiefung auf; in Folge dessen erscheint der vordere Rand des Wulstes stärker prominent als der untere. Den Muschelwulst fasse ich als die Anlage der späteren eigentlichen Riechmuscheln auf. Er tritt als eine leichte, gegen das Lumen gerichtete Vorwölbung der seitlichen Nasenwand schon bei jüngeren Embryonen in die Erscheinung.

Die zweite Erhebung ist durch ihre Anordnung als Anlage der Maxilloturbinale gekennzeichnet. (*Max. turb.*) Sie stellt sich als langgestreckte, annähernd horizontal gestellte, faltenartige Bildung dar; ihr

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

medianwärts sehender freier Rand ist abgerundet. Die Falte beginnt hinten niedrig, gewinnt nach vorn an Höhe, um dann wieder niedriger zu werden. Eine leichte rinnenförmige Vertiefung grenzt das hintere Ende des Maxilloturbinale vom Muschelwulst ab. Diese Rinne setzt sich nach vorn in jene vor dem Muschelwulst gelegene nischenförmige Vertiefung fort; das Maxilloturbinale bildet mit seinem mittleren Theile die untere Begrenzung jener Nische.

Das hintere Ende des Maxilloturbinale liegt an dem abgebildeten Modell etwas höher als die Verbindung der Schlussplatte (*Schl.*) mit der seitlichen Nasenwand. In der Verlängerung des Maxilloturbinale nach vorn findet sich eine weitere kleinere Erhabenheit der seitlichen Wand (*a* in Fig. 7 b). Dieselbe springt als eine von der Seite her abgeplattete Kuppe nach unten vor und liegt an der Grenze des Atriums gegen die eigentliche Nasenhöhle. In der Furche, die der untere Rand dieses Vorsprunges mit der Nasenhöhlenwand bildet, liegt die nasale Oeffnung des Thränenkanales.

Das Maxilloturbinale ist schon bei Embryo 43* angedeutet. Vergl. Taf. XV, Fig. 5 *a*. An der lateralen Wand des Cavum nasale verläuft hier eine leichte Falte der Schleimhaut in horizontaler Richtung (in der Figur mit *x* bezeichnet). Sie beginnt hinten oberhalb der Schlussplattenanlage, verläuft — mit dem Wulst *w* divergirend — gerade nach vorn und findet unter leichter Verbreiterung ihr Ende an der vorderen Wand des Cavum nasale in der Höhe der oberen Umwandung des Atriums. Der Vergleich der Fig. 5 a und 7 b, Taf. XV zeigt, dass mit der zunehmenden Verlängerung der Nasenhöhle diese Falte sich in die Länge streckt und dabei in zwei Theile sondert. Der vordere bleibt klein und dem Atrium angeschlossen (*a* der Fig. 7 b, Taf. XV); der grössere hintere Theil bildet die Anlage des Maxilloturbinale. Das hintere Ende desselben reicht bei Embryo 43* noch bis an die hintere Wand der Nasenhöhle heran; bei Embryo 44 ist das nicht mehr der Fall, aber das Ende der Muschelanlage liegt noch oberhalb der Schlussplatte. Bei dem nicht abgebildeten Embryo 45 ist das Muschelende etwas tiefer gerückt, so dass es sich in gleichem Niveau mit der Schlussplattenanlage findet.

2. Beurtheilung der Muschelanlagen der Echidna-Embryonen.

a) Der Muschelwulst. Es bilden sich nach den oben mitgetheilten Beobachtungen bei *Echidna* ziemlich gleichzeitig in frühen Entwickelungsstadien zwei Erhebungen an der seitlichen Nasenwand aus, die als Muschelanlagen zu betrachten sind. Es erhebt sich nun die Frage, wie dieselben mit den Vorsprüngen der lateralen Nasenwand, welche bei tiefer stehenden Wirbelthieren auftreten, in Beziehung zu bringen sind. Nach der von Gegenbaur in seinem Aufsatz über die Nasenmuscheln der Vögel (19) zuerst ausgesprochenen Ansicht, welche dann später von anderen Autoren (Born 5, v. Mihálcovics 50) und auch von mir acceptirt wurde, ist in der unteren Muschel der Säugethiere (Maxilloturbinale) das Homologon der Muschel der Reptilien zu sehen.

Die Befunde bei *Echidna*-Embryonen erwecken mir Zweifel an der Richtigkeit dieser Hypothese. Die als Muschelwulst bezeichnete Erhebung der Nasenwand von Embryo 44 verhält sich in ihrer Lage ganz ähnlich wie die Anlage der Muschel bei Saurier-Embryonen (*Lacerta*, vergl. Born, Morph. Jahrb., Bd. V, p. 78). Sie stimmt ausserdem in allen wesentlichen Punkten mit dem Muschelwulst der erwachsenen *Testudo* überein. Wie dieser liegt sie im Bereiche der Regio olfactoria, dem Dache und der hinteren Wand des Cavum nasale angeschlossen, oberhalb des Bodens des hinteren nischenförmigen Endes der Nasenhöhle. Dass die Beziehung der Glandula nasalis externa zum Muschelwulst, die bei *Testudo* so ausgesprochen ist, bei *Echidna* vermisst wird, kann hierbei wohl als minder wichtig unberücksichtigt bleiben. Bei *Testudo* ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der formbildende Einfluss der Glandula externa auf den Muschelwulst sehr deutlich; die Vorstellung ist berechtigt, dass der functionell bedeutungsvoll gewordene Muschelwulst selbständig vererbt und weiter ausgebildet wird und in der Ontogenie der höheren Formen in die Erscheinung tritt zwar in seiner einfachen, ursprünglichen Form, aber ohne das ursächliche Moment erkennen zu lassen, welches letztere bedingte. — Der Muschelwulst von *Testudo* ist ableitbar von den Einbiegungen der seitlichen Nasenwand, wie sie bei Amphibien auftreten. Ebenso sind die Muschelbildungen der Saurier und Ophidier, wie Born zuerst nachwies, auf jene Bildungen bei Amphibien zurückführbar. Hierauf gründet sich die Annahme, dass im Muschelwulst von *Testudo* ein Zwischenglied zwischen den einfachen Einbiegungen der seitlichen Nasenwand der Amphibien und den complizirteren Muschelbildungen der Saurier und Ophidier erhalten sei.

Bei *Echidna*-Embryonen tritt demnach eine gegen das Lumen der Nasenhöhle gerichtete Vorwölbung der seitlichen Nasenwand auf, welche sich als die erste Anlage der Siebbeinmuscheln erweist, und welche in allen wesentlichen Punkten mit dem Muschelwulst der erwachsenen Landschildkröte übereinstimmt, welche sich ferner ähnlich verhält wie embryonale Entwickelungsstadien der Muschel bei Sauriern. Aus diesen Thatsachen ziehe ich den Schluss, dass die als Muschelwulst bezeichnete Erhebung, wie sie bei *Echidna*-Embryo 44 auftritt, homolog sei dem Muschelwulst der Land- und Sumpfschildkröten und den Muscheln der Saurier und Ophidier.

b) Das Maxilloturbinale. In der Entwickelung des Maxilloturbinale, wie es sich bei Embryo 43* und 44 darstellt, vermag ich keinerlei Momente zu finden, die einen Anschluss dieser Muschel an die echten Muschelbildungen der Reptilien gestatten könnten. Die faltenartige Form, die horizontale Stellung und die Ausdehnung durch die ganze Länge der Nasenhöhle vom inneren Ende des Atriums an bis zur hinteren Wand (bei Embryo 43*), alles das sind Verhältnisse, welche die Anlage des Maxilloturbinale in Gegensatz zu den Muschelbildungen der in Rede stehenden Reptilien bringen. Auch dass die Falte (x bei Embryo 43*) von vornherein unterhalb der Grenze der Riechschleimhaut gegen das indifferente Epithel liegt, fällt ins Gewicht. Ich komme somit zu dem Schluss, dass die Anlage des Maxilloturbinale, wie sie sich bei Embryo 43* darstellt, nicht homolog sein kann den Muschelbildungen der Chelonier, Saurier und Ophidier. Es erhebt sich nun die weitere Frage, ob das Maxilloturbinale eine den Säugethieren eigenthümliche, im Mammalierstamme neu aufgetretene Bildung ist, oder ob dasselbe bereits bei tiefer stehenden Wirbelthieren einen Vorläufer besitzt.

Alle die Punkte, durch welche sich die noch einheitliche Anlage des Maxilloturbinale von den Muschelbildungen der berücksichtigten Reptilien unterscheidet, sind andererseits Punkte, in denen dieselbe mit den faltenartigen Bildungen übereinstimmt, welche in der Nasenhöhle niederer Wirbelthiere als Vorrichtungen zur Regulirung des Athmungsstromes auftreten. So stellt sich in der Nasenhöhle von *Testudo* und *Emys* die laterale Grenzfalte als eine einfache Erhebung der Schleimhaut dar, welche an dem inneren Ende des Atriums beginnt, sich an der lateralen Nasenwand, an der Grenze zwischen Regio olfactoria und respiratoria, in ungefähr horizontaler Stellung durch die ganze Länge der Nasenhöhle hinzieht. Die laterale Grenzfalte scheidet im Verein mit der medialen — für die ein Homologon bei *Echidna* bei der Kürze des primären Nasenbodens nicht zu erwarten ist — die Pars olfactoria des Cavum nasale von der Pars respiratoria. Diesen Punkten der Uebereinstimmung stehen allerdings auch Unterschiede gegenüber, welche indes eine befriedigende Erklärung finden, wenn man die Ausgestaltung der gesammten Nasenhöhle berücksichtigt. Bei *Echidna* ist der primäre Nasenboden kurz, die Apertura interna lang gestreckt und schräg von hinten und oben nach vorn und unten gestellt; bei *Testudo* dagegen ist der primäre Boden lang, das innere Nasenloch klein und vertical gestellt. Aus diesen Verhältnissen wird es verständlich, dass die faltenartige Anlage des Maxilloturbinale bei den *Echidna*-Embryonen nur mit einem unbedeutenden vorderen Theil oberhalb des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

primitiven Nasenbodens, mit ihrem bei weitem grösseren Abschnitt oberhalb der Apertura nasalis interna liegt, während die laterale Grenzfalte von *Testudo* in ihrer ganzen Länge oberhalb des Nasenbodens hinzieht. Dass die Anlage des Maxilloturbinale ebenso wie die laterale Grenzfalte von *Testudo* der Wandung des primären Cavum nasale angehört, geht mit Sicherheit aus dem Befunde bei Embryo 43* hervor. Hier ist der laterale Rand der Apertura interna noch durch den Wulst *w* (Taf. XV, Fig. 5a) markirt, welcher vom Schlussplattenrande zum vorderen Rande der Apertura interna verläuft. Die Anlage des Maxilloturbinale liegt oberhalb dieses Wulstes, also oberhalb der Apertura interna im Gebiet des primären Cavum nasale. Das hintere Ende der Muschelanlage findet sich sogar oberhalb der Schlussplatte, und es bedarf dieser Punkt noch der Berücksichtigung. Bei *Testudo* und *Emys* hängt die laterale Grenzfalte continuirlich mit dem Boden des hinteren, nischenförmigen Endes der Nasenhöhle zusammen; der freie Rand des letzteren setzt sich in den der Falte fort. Das Verhalten der Muschelanlage zu dem Boden der hinteren Nasennische ist bei Embryo 43* demnach ein anderes als das Verhalten der lateralen Grenzfalte zu dem letzteren bei *Testudo*. Dieser Unterschied erklärt sich indes durch die Thatsache, dass die Schlussplattenanlage durch eine streckenweise Verklebung der Ränder der Apertura interna zu Stande kommt, dass also ihr vorderer Rand nicht dem hinteren Rand der Apertura interna und somit auch nicht dem freien Rande des Bodens für die hintere Nasennische bei Cheloniern entspricht. Unter Berücksichtigung dieses Verhaltens erklärt sich zur Genüge die Lage des hinteren Endes der Muschelanlage über der Schlussplatte. Im Laufe der weiteren Entwickelung verschiebt sich übrigens das Maxilloturbinale in der Weise, dass seine Anheftung an der seitlichen Nasenwand vor der Lamina terminalis und im gleichen Niveau mit ihr liegt.

Dass sich nun die einheitliche Muschelanlage, wie sie Embryo 43* zeigt, sehr bald in zwei Abschnitte teilt, die sich in ihrer weiteren Entwickelung sehr verschieden verhalten, kann kaum als Einwand gegen die eben begründete Auffassung geltend gemacht werden. Bei Embryo 44 ist die Scheidung des Wulstes *a* von der eigentlichen Muschelanlage eingeleitet. Bei dem Beuteljungen 47 (Taf. XV, Fig. 9b) sind beide Theile weit auseinander gerückt und scheinbar ohne Beziehung zu einander. Dagegen besteht bei der erwachsenen *Echidna* eine faltenartige Erhebung der lateralen Nasenwand, welche sich an das vordere Ende des Maxilloturbinale, gewissermaassen als Verlängerung desselben, anschliesst und sich bis zur Apertura externa fortsetzt. Aehnliche Befunde ergeben sich bei manchen anderen Säugethieren, so bei Nagethieren, Carnivoren, Ungulaten, Prosimiern und Affen der neuen Welt. Man gelangt so zu der Vorstellung, dass die einheitliche Anlage, wie sie Embryo 43* zeigt, sich im Laufe der weiteren Entwickelung in einen hinteren Theil, welcher sich zum Maxilloturbinale entfaltet und einen vorderen sondert, welcher in der Entwickelung mehr oder weniger zurückbleibt.

Die laterale Grenzfalte von *Testudo* und *Emys* ist meiner Meinung nach abzuleiten von der oberen Begrenzungsfalte der seitlichen Nasenrinne der Urodelen. Sind meine Schlussfolgerungen richtig, so würde weiterhin auch die einheitliche Anlage des Maxilloturbinale bei *Echidna*-Embryonen mit jener Faltenbildung in der Urodelennasenhöhle zu homologisiren sein. Als nothwendige Consequenz hiervon wäre dann der unterhalb der Muschelanlage liegende Theil des Cavum nasale von *Echidna*-Embryonen als der seitlichen Nasenrinne der Urodelen gleichwertig zu beurteilen sein. Ich glaube, dass in der That alle einschlägigen Verhältnisse sich ohne Zwang dieser Auffassung fügen. Bei *Echidna*-Embryo 44 setzt sich die rinnenförmig vertiefte, medianwärts sehende Fläche des Gaumenrandes nach vorn unter der Falte des Maxilloturbinale und unter dem Wulste *a* bis an die Apertura externa hin ohne Unterbrechung fort (Taf. XV, Fig. 7b). Zieht man die Verkürzung des primären Nasenbodens und die Verlängerung der Apertura nasalis interna in Rechnung, so liegt die Uebereinstimmung dieser Fläche mit der seitlichen Nasenrinne der Urodelen auf der Hand. Bei letzteren liegt die Mündung des Thränenkanals im vorderen Ende der seitlichen Nasenrinne. Es ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit der eben begründeten Auffassung in vollem Einklange, wenn wir bei *Echidna*-Embryonen die Mündung des Thränenkanals ganz vorn, über dem primären Nasenboden und unter dem Wulst *a* finden. Auch bei vielen höheren Säugethieren öffnet sich der Thränenkanal in die Nasenhöhle dicht hinter dem äusseren Nasenloch unterhalb der faltenförmigen Verlängerung des Maxilloturbinale (Walzberg, 83). Bei Urodelen gehört das Jacobson'sche Organ der seitlichen Nasenrinne an; bei *Testudo* findet es sich an der medialen Wand der Pars respiratoria, welch letztere dem nasalen Theil der seitlichen Nasenrinne homolog ist. Bei *Echidna*-Embryo 44 liegt es gleichfalls an der medialen Wand der Nasenhöhle und zwar an der Stelle, wo der primitive Boden in den vorderen Rand der Apertura interna umbiegt. Jedenfalls gehört es auch hier dem unteren Abschnitt des Cavum nasale an, welcher an der seitlichen Wand durch die Anlage des Maxilloturbinale nach oben begrenzt wird. Nur ist als Folge der Verkürzung des primären Nasenbodens und der Reduction des nasalen Abschnittes der seitlichen Nasenrinne bei *Echidna* die Oeffnung des Organes rückwärts bis zum vorderen Rande des inneren Nasenloches verschoben. — Sieht man von den Verschiedenheiten ab, welche durch die specielle Art und Weise der Ausgestaltung des Cavum nasale bedingt sind, so lässt sich in der That der unterhalb der einheitlichen Anlage des Maxilloturbinale gelegene Theil des Cavum nasale der *Echidna*-Embryonen mit der seitlichen Nasenrinne der Urodelen vergleichen, wodurch die Auffassung der einheitlichen Anlage des Maxilloturbinale als Homologon der oberen Begrenzungsfalte der seitlichen Nasenrinne der Urodelen und der lateralen Grenzfalte der Schildkröten eine weitere Stütze empfängt. Man vergleiche hierzu die Textfiguren 23—27, p. 501—504.

Die Auffassung des Maxilloturbinale, zu der ich auf Grund meiner Beobachtungen und Schlussfolgerungen gelangt bin, formulire ich in folgender Weise. Das Maxilloturbinale (untere Muschel) der Säugethiere kann nicht homolog sein dem Muschelwulst der Chelonier, sowie den echten Muschelbildungen bei Sauriern und Ophidiern. — Das Maxilloturbinale und seine faltenförmige Verlängerung, die sich nach vorn bis zur Apertura nasalis externa fortsetzt, gehen aus einer einheitlichen Anlage hervor. Letztere ist homolog der Schleimhautfalte, welche bei *Testudo* und Emyden als laterale Grenzfalte die Pars olfactoria von der Pars respiratoria, bei den Urodelen (und Anuren) als obere Begrenzungsfalte die seitliche Nasenrinne vom Cavum nasale abgrenzt. Das Maxilloturbinale der Säugethiere wäre demnach aus der Gruppe der echten Muscheln zu streichen. Es entsteht in der Wirbelthierreihe, ohne jemals eine Beziehung zur Endausbreitung des N. olfactorius zu haben, und charakterisirt sich hierdurch als unechte Muschel, in dem Sinne, wie ich diese Unterscheidung in meinem Beitrag zur Festschrift für Gegenbaur ausgeführt habe (75, p. 424).

B. Die weitere Differenzirung an der lateralen Nasenwand. — Die Entwickelung und morphologische Bedeutung des unteren Nasenganges.

Bei Embryo 44 ist mit dem Deutlicherwerden der Muschelanlagen an der lateralen Wand der Nasenhöhle eine Sonderung in einen oberen und unteren Abschnitt eingetreten, deren Grenze die Anlage des Maxilloturbinale und der Wulst *a* bildet. Der unterhalb derselben gelegene Abschnitt gehört der Pars respiratoria an; die medianwärts sehende Fläche des Gaumenrandes setzt sich von hinten her ohne Unterbrechung in diesen Abschnitt der Nasenhöhle fort. — Der obere Abschnitt des Cavum nasale enthält die Regio olfactoria. Er gliedert sich wiederum in zwei hintereinander liegende Theile. Der hintere enthält

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Muschelwulst und die vor demselben gelegene nischenförmige Ausbuchtung der Wand. In diesem Theile steht das Dach ungefähr horizontal. Im vorderen Theile fällt es schräg nach vorn ab; hier ist die Seitenwand weniger stark lateralwärts ausgebuchtet. Rückwärts geht dieser Theil der Wand ziemlich plötzlich in die stark seitwärts ausgebuchtete Nische über, so dass die Grenze zwischen vorderen und hinteren Theil des oberen Abschnittes mit einiger Deutlichkeit markirt ist. Der vordere Theil läuft gegen das Atrium zu oberhalb des Wulstes *a* aus. — Die Regio olfactoria nimmt nur den hinteren Theil des oberen Abschnittes für sich in Anspruch. Die Grenze der Riechschleimhaut gegen das respiratorische Epithel liegt dicht oberhalb des Maxilloturbinale und fällt nach vorn ungefähr mit dem Uebergang der Nische in den vorderen Theil zusammen. Der vordere Theil des oberen Abschnittes der seitlichen Nasenwand, sowie das Maxilloturbinale gehören also bereits der Regio respiratoria an. Am Septum nasale erstreckt sich das Riechepithel abwärts bis zu der Stelle, wo sich der untere Randwulst abzuheben beginnt.

Bei Embryo 47 sind die eben unterschiedenen Abschnitte der lateralen Nasenwand gleichfalls erkennbar, doch verwischen sich hier und da die Grenzen (Taf. XV, Fig. 9b). Der untere Abschnitt hat durch den fertig gebildeten Gaumen einen Boden erhalten und bildet nunmehr den unteren Nasengang (*U. Nsg.*), der sich rückwärts in den Ductus naso-pharyngeus (*Duct. n. ph.*) fortsetzt. Die geringe Höhe dieser Theile bei dem Beuteljungen 47 fällt auf. Das Maxilloturbinale springt noch immer als eine einfache faltenartige Erhebung vor; sein hinteres Ende liegt jetzt im gleichen Niveau mit der Schlussplatte (*Schl.*). Nach vorn läuft die Muschelanlage allmählich aus; in ziemlicher Entfernung von ihrem vorderen Ende, dem Atrium angeschlossen, findet sich der Wulst *a*, unter dem die Thränenkanalmündung liegt. — Im oberen Abschnitt der seitlichen Wand ist der hintere Theil, in dessen Bereich das Dach der Nasenhöhle horizontal gestellt ist, deutlich. Das Maxilloturbinale bildet seine untere Begrenzung. Der Muschelwulst hat sich vergrössert und erfüllt zum Theil die Lichtung der vor ihm gelegenen Nische. Der Uebergang der letzteren in den vorderen Theil erfolgt mehr allmählich als bei Embryo 44. Da das Maxilloturbinale und der Wulst *a* sich mit der Verlängerung der Nasenhöhle von einander entfernt haben, hat sich im vorderen Theil der Nasenwand die Abgrenzung zwischen oberen und unteren Abschnitt streckenweise verwischt.

Der freie Rand des Maxilloturbinale liegt dem unteren Längswulst des Septum (*W* Taf. XV, Fig. 9a) gerade gegenüber. Beide Erhebungen zusammen bilden so eine unvollkommene Abgrenzung des unteren Nasenganges gegen den oberen geräumigeren Abschnitt des Cavum nasale. Der untere Nasengang erscheint nunmehr als die directe Fortsetzung des Ductus naso-pharyngeus nach vorn. Aus diesen Verhältnissen lässt sich folgern, dass der exspirirten Athmungsluft der Weg durch den unteren Nasengang zugewiesen ist; sie wird so unter der Regio olfactoria hinweg in den vorderen Theil des Cavum und zur äusseren Oeffnung geleitet. Der inspirirten Luft dagegen steht, wie ein Blick auf Fig. 9 lehrt, kein Hinderniss entgegen, auch durch den oberen Abschnitt des Cavum zu circuliren. Ich glaube nicht, dass man sagen darf, der untere Nasengang diene als Weg für die Athmungsluft im allgemeinen. Vielmehr circulirt die Luft im Cavum nasale bei der Inspiration auf einem anderen Wege als bei der Exspiration; die eingeathmete Luft kommt jedesmal mit der Riechschleimhaut in Berührung, wird jedesmal sensoriell geprüft, während die ausgeathmete Luft unter den nervösen Apparaten hinweggeführt wird. Vielleicht ist die Bedeutung dieser Einrichtung, welche ja in Andeutungen bereits bei Amphibien auftritt und auch bei Reptilien nachweisbar ist, in einer Entlastung der nervösen Apparate der Regio olfactoria zu suchen, und zwar in der Weise, dass die nervöse Erregung der Endapparate des Olfactorius, die bei jeder Inspiration ausgelöst wird, während der Exspiration abzuklingen vermag.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Bedeutung eines so einfach gestalteten Maxilloturbinale, wie es Embryo 47 aufweist, kann wesentlich nur in seinem Einfluss auf die Regulirung des Stromes der Athmungsluft liegen. Es lässt sich also die einfache Muschelanlage auch in functioneller Hinsicht mit den Faltenbildungen in der Nasenhöhle niederer Wirbelthiere in Beziehung bringen. Dass die einfache Form des Maxilloturbinale, wie sie in der Ontogenie von *Echidna* auftritt, auch einem phylogenetischen Entwickelungsstadium desselben in der Säugethierreihe entspricht, halte ich für sehr wahrscheinlich. Die weitere Ausgestaltung der Falte, deren Aufgabe zunächst nur darin bestand, den Strom der Athmungsluft zu reguliren, denke ich mir dadurch veranlasst, dass die Muschel allmählich neue Beziehungen einging, indem sie die Rolle eines Filters für die eingeathmete Luft übernahm. Durch diese Erweiterung der Leistung wird dann die bei vielen Säugethieren so mächtige Ausgestaltung der Muschel bedingt. — In der Ontogenie von *Echidna* tritt nach Parker (54) die erste Andeutung von längsverlaufenden faltigen Erhebungen am Maxilloturbinale bei einem Jungen von 12,5 cm Länge auf; bei einem Thiere von 21,5 cm Länge ist diese Complizirung des Baues verhältnissmässig wenig gefördert.

Eine knorpelige Stütze tritt im Maxilloturbinale schon bei Embryo 46 auf in Form eines Streifens, der in die Basis der Falte eingelagert ist. Derselbe entsteht unabhängig von der knorpeligen Nasenkapsel und liegt der Innenfläche der seitlichen Wand der Knorpelkapsel an. (Vergl. Textfigur 9A und B, p. 467, *Max. turb.*) Die laterale Wand der Kapsel dehnt sich als dünne Knorpellamelle noch weiter abwärts aus, als dem Knorpelstreifen des Maxilloturbinale entspricht, und lagert sich in die seitliche Wand des unteren Nasenganges ein. Bei Embryo 47 beginnt die Verschmelzung der Knorpelplatte mit der Nasenkapsel (vergl. Textfigur 28).

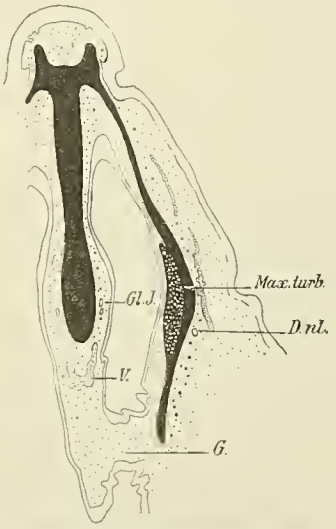


Fig. 28. Horizontalschnitt durch das Cavum nasale von *Echidna*-Embryo 47. Der Schnitt geht durch das Maxilloturbinale; die Abgrenzung desselben nach vorn ist an der Figur nicht möglich, das hintere Ende ist nur angedeutet. Knorpelige Grundlage des Maxilloturbinale weiss punktirt. Knorpel im übrigen schwarz; Knochen eng punktirt. *Gl. J.* Glandula Jacobsonii, *D. nl.* Thränenkanal, *V.* Vomer, *G.* Gaumen. Vergr. 33 : 1.

Wenn auch die Anlage der knorpeligen Muschel in der Ontogenie von *Echidna* selbständig auftritt, so werden wir dieselbe doch wohl als ein Derivat der knorpeligen Nasenkapsel aufzufassen haben. Auch die Anlagen der Siebbeinmuscheln scheinen sich bei *Echidna* selbständig zu bilden, um erst später mit der Knorpelkapsel zu verschmelzen. — Der Umstand, dass das Maxilloturbinale eine vom Nasenskelet gebildete Grundlage empfängt, ist nicht gegen die oben ausgeführte Auffassung von der Entstehung dieser Muschel geltend zu machen. Als Analogon wäre die mediale Grenzfalte der Chelonier zu erwähnen, die gleichfalls eine knorpelige Stütze empfängt in Form einer vom Septum ausgehenden Leiste.

In der in Textfigur 12 auf p. 478 gegebenen Darstellung der knorpeligen Nasenkapsel von *Echidna*-Embryo 46 ist die erste Anlage des knorpeligen Maxilloturbinale in Form und Lage zu erkennen (*Max. turb.*). Der untere freie Rand der lateralen Wand der Kapsel geht vorn vom primitiven Boden aus und verläuft schräg nach hinten und lateralwärts zunächst in horizontaler Richtung. Ungefähr in der Mitte seiner Länge springt dann der Rand plötzlich etwas stärker abwärts vor (bei *x*), um dann zunächst wiederum horizontal nach hinten zu verlaufen und sich schliesslich, allmählich ansteigend, mit der Schlussplatte (*Schl.*) zu verbinden. An der Innenseite der lateralen Wand, etwa dem mittleren Drittel der Länge der Apertura interna entsprechend und oberhalb des freien unteren Randes der lateralen Wand, liegt die horizontal gegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das Lumen vorspringende Knorpelplatte des Maxilloturbinale. Vergleicht man die ventrale Ansicht der Knorpelkapsel des *Echidna*-Embryo 46, wie sie in Textfigur 12 dargestellt wurde, mit der Abbildung, die ich in der Festschrift für GEGENBAUR, Bd. II, p. 462, Fig. 30 gegeben habe, und die die Nasenkapsel eines *Halmaturus*-Embryo zur Ansicht bringt, so fallen auch im Verhalten des unteren Randes der lateralen Wand der Kapsel und der Anlage des Maxilloturbinale ganz erhebliche Unterschiede in die Augen. Wenn der dort verwerthete *Halmaturus*-Embryo auch älter ist als der hier in Rede stehende *Echidna*-Embryo, so scheinen mir die Differenzen in beiden Befunden doch zu weitgehend, als dass sie durch den Altersunterschied allein erklärt werden könnten. Die verschiedenen Zustände zu analysiren und in Verband mit einander zu bringen, muss ich mir versagen. Um das zu ermöglichen, sind vor allem eingehendere ontogenetische Studien an Beutelthieren nothwendig. Ich begnüge mich hier mit der Feststellung der Thatsache. —

Der Theil der lateralen Wand der knorpeligen Nasenkapsel, welcher sich bei den *Echidna*-Embryonen unterhalb des Maxilloturbinale ausdehnt, lagert sich in die Seitenwand des unteren Nasenganges ein. Auch diese Thatsache lässt sich als Beweis dafür verwerthen, dass das Maxilloturbinale oberhalb des seitlichen Randes der Apertura interna entsteht, und dass ein Theil des primären Cavum nasale im unteren Nasengange enthalten sei. Fassen wir nun in kurzen Worten die Entstehung des unteren Nasenganges zusammen, wie sie sich nach den obigen Ausführungen darstellt (vergl. Textfigur 23—27). Die laterale Wand des unteren Nasenganges und des Ductus nasopharyngeus ist der seitlichen Nasenrinne der Amphibien, der Pars respiratoria + Ductus nasopharyngeus der Chelonier (*Testudo*, *Emys*) und damit auch der Gaumenrinne der Ascalaboten homolog. Der nasale Abschnitt der seitlichen Nasenrinne ist bei Säugethieren verkürzt, entsprechend der relativen Verkürzung des primären Nasenbodens; der der Apertura interna entsprechende Theil ist ganz erheblich in die Länge gestreckt. Die Falte, welche bei Urodelen die obere Begrenzung der seitlichen Nasenrinne bildet, die sich bei Cheloniern als laterale Grenzfalte erhält, bei Ascalaboten in ihrem hinteren Theil als laterale Begrenzung der inneren Choane erhalten bleibt, während ihr grösserer vorderer Abschnitt in den secundären Nasenboden übergeht, entfaltet sich bei Mammaliern mit ihrem grösseren hinteren Theil zum Maxilloturbinale, während ein kleinerer vorderer Theil als unbedeutende Falte in der Verlängerung der unteren Muschel nach vorn ganz oder nur theilweise erhalten bleibt. Vom vorderen Rande der Apertura interna an nach rückwärts wird bei Amphibien, Ascalaboten und Säugethieren der Boden für die seitliche Nasenrinne, beziehungsweise die Gaumenrinne und den unteren Nasengang vom Gaumenfortsatz gebildet. Bei Säugethieren wird durch die mediane Verschmelzung der Gaumenfortsätze unter einander und mit der oralen Fläche des Septums die Rinne zu einem Kanal abgeschlossen. Eine mediale Wand für den Gang wird dadurch gebildet, dass ein lateraler Streifen der oralen Fläche des Septums bei der Gaumenbildung in die Nasenhöhle aufgenommen wird. In analoger Weise wird bei Ascalaboten ein lateraler Streifen der oralen Fläche des Septums als mediale Wand in die Gaumenrinne einbezogen. — Die Mündung des Thränenkanales liegt bei Amphibien im vorderen Ende der seitlichen Nasenrinne, bei Ascalaboten im vorderen Ende der Gaumenrinne, bei den meisten Säugethieren unterhalb des vordersten Endes der faltenförmigen Verlängerung des Maxilloturbinale dicht hinter der Apertura externa, also im vordersten Ende des unteren Nasenganges. Bei manchen Sauriern erfährt die Mündung eine rückwärts gerichtete Verlagerung innerhalb der Gaumenrinne und gelangt schliesslich unter die persistirende Falte, welche im Bereiche der inneren Choane die Gaumenrinne nach oben begrenzt. Auch bei Säugethieren kommt gelegentlich eine solche rückwärts gerichtete Verschiebung der Oeffnung innerhalb des unteren Nasenganges vor, wodurch dieselbe unter das Maxilloturbinale zu liegen kommt. Beim Menschen ist dieses Verhalten die Regel; nach den Beobachtungen von WALZBERG (83) tritt dasselbe als Variation bei *Canis* auf, während

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

es bei *Sus* die Regel bildet. — Der seitlichen Nasenrinne der Amphibien gehört das Jacobson'sche Organ an; dasselbe liegt bei Cheloniern an der medialen Wand der Pars respiratoria, öffnet sich bei Ascalaboten an der medialen Wand in das vordere Ende der Gaumenrinne. Bei Mammaliern liegt seine Oeffnung gleichfalls an der medialen Wand, wird aber in den Canalis nasopalatinus aufgenommen. Berücksichtigt man, dass die obere Oeffnung des letzteren am Boden des unteren Nasenganges, dass ferner die Mündung des Jacobson'schen Organes in den einfachsten Fällen im Bereiche dieser nasalen Oeffnung des Kanales liegt, so kann man wohl sagen, dass der Canalis nasopalatinus und damit auch das Jacobson'sche Organ mit seiner Mündung dem Gebiet des unteren Nasenganges angehöre. Es lässt sich also die seitliche Nasenrinne der höheren Amphibien, deren Entstehung in der Amphibienreihe ich in früheren Untersuchungen (74) verfolgt habe, bei den in Betracht gezogenen Reptilien und bei den Mammaliern in ihrer verschiedenen Ausgestaltung und Umbildung weiter verfolgen, und allenthalben bleibt das Jacobson'sche Organ, welches nach meiner Meinung den Anstoss zur Bildung der seitlichen Nasenrinne bei den niederen Amphibien gab, und ferner auch die nasale Mündung des Thränenkanales, in Beziehung zu Derivaten der seitlichen Nasenrinne.

C. Die Anlage einzelner Siebbeinmuscheln bei Echidna und ihre Bedeutung für die Auffassung des Siebbeinlabyrinthes der Säugethiere.

1. Befund bei dem Beuteljungen 47 und seine Beurtheilung.

Ich kehre zu Embryo 47 zurück, um die Ausgestaltung, welche der Muschelwulst erfahren hat, zu besprechen. Im Vergleich zu Embryo 44 hat sich der Muschelwulst bei dem Beuteljungen 47 vergrössert und weiter differenzirt. Mit dem Längenwachsthum der ganzen Nasenhöhle hat auch der Muschelwulst an Länge gewonnen. Wie früher schliesst er an das Dach und die hintere Wand der Nasenhöhle an und ist gegen das Maxilloturbinale durch eine rinnenförmige Vertiefung abgegrenzt. Sein vorderster Theil hat sich stark entfaltet und bildet nun eine vertical gestellte Platte, die frei nach vorn vorspringt und die Lichtung der Nische, die bei Embryo 44 vor dem Muschelwulst lag, theilweise ausfüllt. Der abgerundete freie Rand dieser Platte verläuft vom Dache der Nasenhöhle zunächst gerade abwärts, biegt dann nach unten und hinten um, um schliesslich in die untere, horizontal verlaufende Begrenzung des Wulstes überzugehen. Die bisher berücksichtigten Veränderungen des Muschelwulstes finden sich auch bei Embryo 46. Das nach der entsprechenden Serie gefertigte Modell habe ich nicht abgebildet; die medianwärts sehende freie Fläche des Muschelwulstes ist hier noch glatt. Bei Embryo 47 dagegen ist diese Fläche durch zwei von oben nach unten verlaufende Furchen in drei hinter einander angeordnete Abschnitte gegliedert, die als Muschelanlagen bezeichnet seien (Taf. XV, Fig. 9b). Die Furchen beginnen am Nasendach und verlaufen abwärts und etwas nach hinten; sie verstreichen in geringem Abstande vom unteren Rande des Wulstes. — Die vorderste Muschelanlage ist die grösste und enthält den nach vorn frei vorspringenden, plattenförmigen Theil des Muschelwulstes. Der hinterste Abschnitt (3.) ist der kleinste von allen, er erreicht nicht ganz die hintere Wand der Nasenhöhle und ist nach hinten wenig scharf abgegrenzt. Die Riechschleimhaut dehnt sich vom Dache der Nasenhöhle nur auf einen kleinen, obersten Abschnitt der lateralen Nasenwand aus; es ist ungefähr die obere Hälfte der Muschelanlagen von ihr überzogen, während die untere Hälfte mit indifferentem Epithel bekleidet ist. Demgemäss lässt sich an jeder der drei Muschelanlagen eine obere Pars olfactoria und eine untere Pars respiratoria unterscheiden. Am Septum dehnt sich die Riechschleimhaut weiter abwärts aus als

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

an der lateralen Wand; die Grenze gegen das indifferente Epithel liegt hier dicht oberhalb des unteren Randwulstes (*W*, Taf. XV, Fig. 9a). — Die vorderste Muschelanlage (1.) erhält eine Stütze durch einen Fortsatz der knorpeligen Nasenkapsel. Auch in der zweiten ist eine knorpelige Stütze vorhanden in Form eines rundlichen Knorpelstabes, der der Nasenkapsel direct anliegt, aber deutlich von ihr gesondert ist. Man erhält den Eindruck, als sei er selbständig angelegt und stehe im Begriff, mit der knorpeligen Nasenkapsel zu verschmelzen. In der hinteren (3.) Muschelanlage fehlt noch eine knorpelige Stütze (Textfigur 29).

Es ist wohl nicht zweifelhaft, dass diese Muschelanlagen wirklich die ersten Anlagen der späteren Siebbeinmuscheln darstellen. Wichtig erscheint mir, dass dieselben aus einer einheitlichen Anlage, dem Muschelwulst von Embryo 44, hervorgehen, welcher sich vergrössert und gliedert. Ich habe ältere Embryonen von *Echidna* nicht untersucht, und bin mir sehr wohl bewusst, dass ich mich auf unsicheres Terrain begebe, wenn ich versuche, den einfachen Zustand der Riechmuschelanlagen, wie ihn das Beuteljunge 47 bietet, mit dem complicirten Bau des Siebbeinlabyrinthes bei der erwachsenen *Echidna* in Beziehung zu bringen. Ich unternehme den Versuch auf die Gefahr hin, dass sich meine Auffassungen späterhin als irrthümliche erweisen. Mich leitet dabei wesentlich der Wunsch, andere Forscher auf dieses interessante, wenn auch schwierige Gebiet der Morphologie aufmerksam zu machen, ferner auch der Wunsch, die Gesichtspunkte darzulegen, unter denen nach meiner Meinung dieses Thema aufzufassen ist, wenn seine Bearbeitung Erfolg versprechen soll.

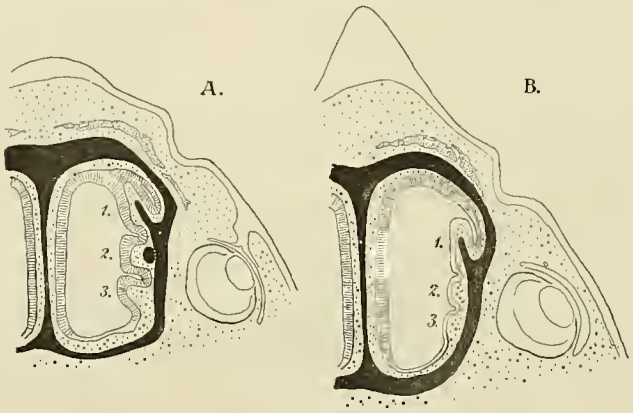


Fig. 29. Horizontalschnitte durch den obersten Theil der Nasenhöhle von *Echidna*-Embryo 47. Lage und Richtung der Schnitte ist auf Taf. XV, Fig. 9 durch die Linien α und β angegeben. An der lateralen Nasenhöhlenwand ist der Muschelwulst getroffen; die Zahlen *1—3* bezeichnen die Muschelanlagen. Riechschleimhaut schraffirt, Knorpel schwarz, Knochen eng punktirt. Vergr. 33 : 1.

Bei der Beurtheilung des Befundes an Embryo 47 wäre zunächst die Frage zu erledigen, ob in dem dreifach gegliederten Muschelwulst die Anlage des Nasoturbinale enthalten sei oder nicht. Die erwachsene *Echidna* besitzt wie alle Mammalier auch ein Nasoturbinale; dasselbe ist zwar nur unscheinbar, besitzt aber alle für dasselbe charakteristischen Merkmale, also auch den nach abwärts gerichteten Processus uncinatus. Wäre das Nasoturbinale in dem gegliederten Muschelwulst von *Echidna*-Embryo 47 enthalten, so könnte es nur in dem mit *1.* bezeichneten Abschnitt desselben zu suchen sein, und es müsste dann der mit *2.* bezeichnete die erste echte Siebbeinmuschel hervorgehen lassen. Ich neige einer anderen Auffassung zu, die ich allerdings nicht durch die directe Beobachtung zu stützen vermag. Bei allen Säugethieren nimmt das Nasoturbinale in Form und Lage den übrigen echten Siebbeinmuscheln gegenüber eine Sonderstellung ein. Es findet sich als ein Längswulst, gerade an der Stelle, wo die seitliche Wand der Nasenhöhle in das Dach umbiegt, und erstreckt sich in Form einer wulstigen Hervorragung der Nasenwand weit nach vorn, oft bis dicht an das äussere Nasenloch heran. Dagegen entspringen die übrigen Siebbeinmuscheln vom hinteren Theil der lateralen Nasenhöhlenwand und ragen als freie lamellöse Fortsätze, die im speciellen sehr complicirt gebaut sein können, medianwärts und nach vorn vor. Das Nasoturbinale ist weiter, auch bei *Echidna*, durch den abwärts gerichteten Processus uncinatus ausgezeichnet, der seinerseits die Beziehung der Muschel zum Sinus maxillaris, wo ein solcher vorhanden ist, vermittelt. In vielen Fällen bildet dieser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Theil des Nasoturbinale eine mediale Wand für den Sinus, während sein hinterer freier Rand den Zugang zu der Lichtung desselben begrenzt. Da nun der Muschelwulst von *Echidna*-Embryo 46 und 47 den hinteren Theil der lateralen Nasenwand einnimmt, sein vorderes Ende plattenartig nach vorn in die Lichtung der Nasenhöhle vorspringt, die drei Muschelanlagen sich, von dem Grössenunterschiede abgesehen, unter einander gleichartig verhalten, so glaube ich nicht, dass das Nasoturbinale in dem gegliederten Muschelwulst von Embryo 47 enthalten ist. Ich fasse demnach den in Taf. XV, Fig. 9b mit 1 bezeichneten, vordersten Theil des Muschelwulstes als die Anlage der ersten echten Siebbeinmuschel auf. Dann wäre die Anlage des Nasoturbinale in diesem Stadium der Entwickelung von *Echidna* noch nicht vorhanden. Die Sonderstellung, die das Nasoturbinale in der ganzen Säugethierreihe durch seine Lage und Form den übrigen Siebbeinmuscheln gegenüber einnimmt, rechtfertigt die Annahme, dass es auch genetisch anders aufzufassen ist, als die letzteren. Der Muschelwulst, der die echten Siebbeinmuscheln hervorgehen lässt, ist auf die echten Muschelbildungen der Reptilien beziehbar, während das Nasoturbinale erst in der Säugethierreihe zu entstehen scheint. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass die Entstehungsgeschichte dieser Muschel in engem Verbande steht mit der des Sinus maxillaris.

Der ungegliederte Muschelwulst von Embryo 46 besitzt ungefähr die gleiche Grösse wie der in drei Theile gegliederte des Beuteljungen 47. Man gewinnt hieraus den Eindruck, dass die gesammte medianwärts sehende Fläche des Wulstes bei Embryo 46 durch die beiden Furchen gegliedert wird. Demnach wären die Muschelanlagen bei dem Beuteljungen 47 alle drei als Theile des einheitlichen Muschelwulstes unter sich gleichwerthig. Hieran wird durch die Thatsache nichts geändert, dass die vorderste Muschelanlage in ihrer Grösse und in der Entwickelung ihres Knorpelskeletes der zweiten, und diese wieder der dritten voraus ist. — Wie sich die weitere Vermehrung der Muschelanlagen bei *Echidna* vollzieht, lasse ich unentschieden. Mir fehlen eigene Erfahrungen hierüber; in der Literatur bin ich nur den Angaben von Parker (54) begegnet, welcher bei einem Jungen von *Echidna* 6 mediale Riechwülste beobachtete; bei einem älteren Thier, von dem er die Nasenhöhle auch abbildet, fand er deren 8. Der siebente ist kleiner als der sechste und der achte ist nur eben angedeutet; das spricht mit Sicherheit für ein successives Auftreten von neuen Wülsten hinter den zuerst gebildeten vorderen. Ich habe Grund zu der Vermuthung, dass die Vermehrung der Riechwülste von dem Stadium aus, wie es das Beuteljunge 47 bietet, nicht nur durch eine Neubildung von Muschelanlagen, sondern auch durch eine Theilung der zuerst gebildeten zu Stande kommt. Da der einheitliche Muschelwulst von Embryo 46 durch die drei Muschelanlagen bei Embryo 47 aufgebraucht ist, so dürften Muschelanlagen, die später hinter der 3. Anlage von Embryo 47 auftreten, in ihrer Genese anders aufzufassen sein, als die Anlagen 1—3; sie stellen sich nicht wie diese als Derivate des einheitlichen Muschelwulstes dar. — Unter diesem Gesichtspunkt scheint mir die primäre dreifache Gliederung des Muschelwulstes eine grössere Bedeutung zu gewinnen, dies um so mehr, wenn sich nachweisen lässt, dass bei einer grossen Zahl von Mammaliern in dem complicirt gebauten Siebbeinlabyrinth eine Dreizahl der Muscheln besteht.

2. Bemerkungen über den allgemeinen Bau des Siebbeinlabyrinthes der Mammalier.

Das periphere Geruchsorgan von *Ornithorhynchus* zeigt einen einfachen Bau. Es bestehen hier neben einem gering entfalteten Nasoturbinale nach Zuckerkandl (90) 3 Riechwülste. Jeder derselben entspringt selbständig von der Seitenwand der Nasenhöhle und ihre formale Ausgestaltung ist einfach. — Bei höher stehenden Säugethieren mit gut entwickeltem Geruchsorgan ist die Uebersicht über die einschlägigen Ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hältnisse sehr durch die complicirte Gestaltung der Muscheln erschwert. Nach dem Vorgange von SCHWALBE (71), vor Allem aber im Anschluss an die grundlegende Arbeit von ZUCKERKANDL (90) pflegt man bei der Betrachtung des Siebbeines der Säugethiere von den Riechwülsten auszugehen, die ja in der That auf den ersten Blick als Einheiten imponiren; man bezeichnet als mediale Riechwülste solche, die mit einem Theile ihrer Oberfläche dem Septum benachbart sind, also bei einem paraseptalen Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle frei zu Tage treten, während man als laterale Riechwülste solche bezeichnet, die seitwärts von den medialen, zwischen der Reihe dieser und der lateralen Wand der Nasenhöhle versteckt liegen. Ohne Zweifel genügt diese Darstellungsweise für descriptive und systematische, ferner auch für manche wichtige vergleichend-anatomische Zwecke; sie hat auch den grossen Vorzug bequemer Handlichkeit. Aber sie genügt nicht, wenn es sich um eine feinere Analyse des Baues des Siebbeinlabyrinthes handelt. Um eine solche zu ermöglichen, ist es absolutes Erforderniss, den Zusammenhang der Riechwülste unter einander und mit der lateralen Nasenwand festzustellen. Hierbei ergiebt sich, dass eine kleinere oder grössere Zahl von Riechwülsten mit einander und durch eine gemeinsame „Ursprungslamelle" mit der lateralen Nasenwand in Verbindung steht. Eine solche oft sehr complicirt gebaute Bildung muss als Einheit aufgefasst werden, und ich schlug für dieselbe in einer früheren Arbeit (73) die Bezeichnung Muschel vor. Bei osmotischen Säugethieren lassen sich zwei Arten von Muscheln unterscheiden. Die eine Art enthält die am stärksten entfalteten Elemente; diese Muscheln ragen medianwärts bis an das Septum heran, und neben einer kleineren oder grösseren Zahl von lateralen Riechwülsten gehören jeder von ihnen ein oder zwei mediale an. Die zweite Art von Muscheln ist geringer entwickelt, sie erreichen nicht das Septum, die ihnen zugehörigen Riechwülste sind ausschliesslich laterale. Ich bezeichnete die erste Art als Hauptmuscheln, die zweite als Nebenmuscheln.

Die Nebenmuscheln besitzen nicht nur eine geringere Entfaltung, sie sind auch in ihrer formalen Ausgestaltung einfacher als die Hauptmuscheln. Ferner verfallen sie bei der Reduction des Geruchsorganes, wie sie bei Prosimiern und Primaten auftritt, am frühesten der Rückbildung. Dagegen zeigen die Hauptmuscheln die stärkste Entfaltung; ihre medialen Riechwülste zeigen häufig einen äusserst complizirten Bau und bedingen allenthalben durch ihre Form den für Arten, Gattungen oder selbst grössere Gruppen charakteristischen Habitus des Siebbeins; bei der Rückbildung des Geruchsorganes bei Prosimiern und Primaten bleiben sie am längsten erhalten. So erscheinen die Hauptmuscheln als der wesentliche, der charakteristische, die Nebenmuscheln als ein accidenteller Bestandtheil des Siebbeinlabyrinthes; und man darf wohl dem Gedanken Raum geben, dass die Nebenmuscheln in der progressiven Phase der phylogenetischen Entwickelung später entstanden sind als die Hauptmuscheln, und dass sie deshalb als spätere Errungenschaften auch bei der retrograden Entwickelung des peripheren Geruchsorganes in der Prosimier-Primatenreihe am frühesten wieder schwinden. Nach alledem wäre der Schwerpunkt bei der vergleichend-anatomischen Analyse des Siebbeins auf das Verhalten der Hauptmuscheln zu legen.

Eine sehr grosse Anzahl von Säugethieren zeigt nun bei der Eröffnung der Nasenhöhle durch einen paraseptalen Sagittalschnitt 4 mediale Riechwülste, die sich in der Richtung von vorn nach hinten an das Nasoturbinale anschliessen. Das trifft nach ZUCKERKANDL zu für die Marsupialier, Rodentier, Insectivoren, Prosimier, einzelne Chiropteren, unter den Carnivoren für *Canis* und *Felis*, unter den Artiodactylen allein für *Rupicapra*. Im Folgenden bezeichne ich den vordersten derselben, der dem Nasoturbinale benachbart ist, als den ersten und zähle von diesem aus die rückwärts anschliessenden. Ich habe viele Säugethiere aus verschiedenen Ordnungen geprüft und allenthalben — auch bei Thieren mit mehr als 4 medialen Riechwülsten und auch bei *Echidna* — fand sich, dass der erste und zweite Riechwulst durch eine gemeinsame Ursprungslamelle mit der lateralen Nasenwand in Verbindung stehen. Beide gehören also (mit keinem oder einer kleineren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oder grösseren Zahl lateraler Riechwülste zusammen) einer Muschel an. Der dritte und der vierte mediale Riechwulst dagegen bilden jeder für sich Theile einer weiteren Muschel. Das heisst also, bei den Mammaliern, die neben dem Nasoturbinale vier dem Septum benachbarte Riechwülste besitzen, bestehen drei Hauptmuscheln (man vergleiche hierzu SEYDEL (73) Taf. IV, Fig. 1). Diese Dreizahl findet sich am Anfange des Säugethierstammes bei *Ornithorhynchus* mit aller nur wünschens werthen Deutlichkeit; sie kehrt in der Primatenreihe, wo die Rückbildung des peripheren Geruchsorganes am weitesten vorgeschritten ist, gelegentlich wieder, obwohl hier in der Regel die dritte und nicht selten auch die zweite Hauptmuschel der völligen Rückbildung anheim gefallen ist.

Diese Thatsachen machen es mir sehr wahrscheinlich, dass in der dreifachen Gliederung des Muschelwulstes bei dem Beuteljungen *Echidna* 47 ein für die phylogenetische Entwickelung des gesammten Säugethierstammes wichtiges Stadium in die Erscheinung tritt. Ich zweifele nicht daran, dass die drei, durch Gliederung des einheitlichen Muschelwulstes entstandenen Muschelanlagen des *Echidna*-Embryo 47 den drei Riechwülsten von *Ornithorhynchus* und den drei Hauptmuscheln der Mammalier entsprechen.

Um diese Behauptung noch weiter zu begründen, ist es nothwendig die Thierformen zu berücksichtigen, bei denen die Zahl der medialen Riechwülste, die sich an das Nasoturbinale anschliessen, grösser ist als vier. Durch specielle Untersuchungen wird die Art festzustellen sein, wie diese Vermehrung zu Stande kommt. Theoretisch bestehen mehrere Möglichkeiten. In derselben Weise wie die erste Hauptmuschel zwei mediale Riechwülste hervorgehen lässt, könnte das auch für die zweite und eventuell auch für die dritte zutreffen. Eine Vermehrung der medialen Riechwülste ohne Vermehrung der Hauptmuscheln wäre die Folge. Eine andere Möglichkeit knüpft an die Existenz der Nebenmuscheln an. Dieselben treten zwischen den Hauptmuscheln auf; dass eine solche zwischen zwei Hauptmuscheln versteckte Nebenmuschel gelegentlich eine stärkere Entfaltung erfährt und sich mit einem endständigen Riechwulst in die Reihe der medialen einschiebt, wäre sehr wohl denkbar, doch halte ich es nicht für wahrscheinlich und habe keine Anhaltspunkte für einen solchen Vorgang. Ebensogut wie zwischen zwei Hauptmuscheln treten nun Nebenmuscheln auch zwischen dem Nasoturbinale und der ersten Hauptmuschel auf; für solche Nebenmuscheln wird durch die Ausbuchtung des Cavum nasale zum Sinus frontalis besonders Raum geschaffen. Auch die „frontalen Muscheln" dokumentiren sich durch ihre versteckte Lage, durch ihre wenig charakteristische Form, sowie durch ihre frühzeitige Reduction als Nebenmuscheln. Endlich können auch Nebenmuscheln hinter der dritten Hauptmuschel angelegt werden. Bereits durch die Entfaltung der dritten Hauptmuschel wird eine rückwärts gerichtete Ausbuchtung der Nasenhöhle hervorgerufen, die sich als Sinus sphenoidalis in den Keilbeinkörper hineinerstreckt. Wie der Sinus frontalis kann auch der Sinus sphenoidalis für die Aufnahme von Nebenmuscheln angelegt, oder seine bereits bestehende Anlage vergrössert werden. Nun erscheint bei der Lage der Keilbeinhöhlen die Scheidewand zwischen den beiderseitigen Sinus als eine Verlängerung des Septum nasale. Die von der lateralen Wand des Sinus entspringenden Nebenmuscheln dehnen sich medianwärts bis an diese Scheidewand heran aus und vermehren so die Zahl der medialen Riechwülste. Auch diese Muscheln werden daher durch einen paraseptalen Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle frei gelegt und imponiren deshalb scheinbar als Hauptmuscheln. Ihr Charakter als Nebenmuscheln dürfte aber in der ontogenetischen Entwickelung dadurch zum Ausdruck kommen, dass ihre Anlagen später als die der Hauptmuscheln und ferner ausserhalb des primären Muschelwulstes auftreten. Durch diesen letztgenannten Vorgang eventuell mit Theilungen an den medialen Riechwülsten, die den Hauptmuscheln zugehören, erkläre ich mir das Auftreten extremer Zahlen medialer Riechwülste. Nur eine bestimmte Zahl derselben ist auf die drei Hauptmuscheln beziehbar, die am weitesten rückwärts gelegenen sind als die medialen Enden von Nebenmuscheln zu beurtheilen. — Mit dieser Auffassung scheint mir die Thatsache im

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Einklang zu stehen, dass bei der erwachsenen *Echidna* die hintersten vier Riechwülste weniger weit medianwärts vorragen als die vor ihnen liegenden; dass ferner das hintere Ende des Septum, welches auch der Scheidewand zwischen den beiderseitigen Sinus sphenoidales entspricht, gleichfalls mit Riechwülsten ausgestattet ist. Hier sind also die hinteren Muscheln thatsächlich von den vorderen verschieden, ausserdem prägt sich durch die septalen Wulstungen sehr deutlich die Tendenz zur Muschelbildung überhaupt gerade im hintersten Ende der Nasenhöhle aus. Septale Riechwülste kommen in ähnlicher Weise wie bei *Echidna* nach M. Weber (85) auch bei *Dasypus villosus* vor.

Auf Grund dieser Ausführungen, deren hypothetischen Charakter ich nochmals betone, würde man zu folgenden Vorstellungen über die Genese des hochentwickelten Siebbeinlabyrinthes der Mammalier gelangen. Das Nasoturbinale einschliesslich seines Processus uncinatus ist von den übrigen echten Siebbeinmuscheln scharf zu trennen. Wie in Form und Lage im erwachsenen Zustande, so ist es auch in seiner ontogenetischen Entwickelung von diesen verschieden. Es stellt sich als eine erst im Säugethierstamme selbst entstandene Bildung dar, deren Genese, ebenso wie die des Sinus maxillaris noch durch specielle Untersuchungen aufgeklärt werden muss. Was die übrigen Siebbeinmuscheln anlangt, so knüpft ihre Differenzirung an eine einfache, wulstförmige Hervorragung der lateralen Wand der Nasenhöhle an, welche als solche in aller Schärfe in der Ontogenie von *Echidna* in die Erscheinung tritt und mit Sicherheit den echten Muschelbildungen der niederen Wirbelthiere homologisirt werden kann. Dieser Muschelwulst erfährt mit der zunehmenden Dignität des Geruchsorganes eine Vergrösserung und weitere Ausgestaltung, welche im Prinzip auf eine Oberflächenvergrösserung hinausläuft. Nach den Beobachtungen an *Echidna*-Embryonen ist der Muschelwulst nur in seinem oberen Abschnitt von Riechschleimhaut, im übrigen von indifferentem Epithel überkleidet. An der Oberflächenvergrösserung participirt sowohl der sensorielle als der respiratorische Theil desselben.

An der freien medianwärts gerichteten Fläche des vergrösserten Muschelwulstes bilden sich 3 faltenartige Erhebungen aus, die durch enge rinnenförmige Einsenkungen von einander getrennt sind. Die Falten verlaufen von oben nach unten mit geringer Neigung nach hinten, und es wird für sie sehr bald von seiten der knorpligen Nasenkapsel eine Stütze gebildet. So gliedert sich der einheitliche Muschelwulst in 3 Muschelanlagen, an deren jeder die obere Pars olfactoria von der Pars respiratoria zu trennen ist. Diese Muschelanlagen erfahren nun, immer nach dem Princip der Oberflächenvergrösserung, eine Complicirung ihres Baues. An jeder Muschelanlage bilden sich Falten aus, die über die ganze Länge derselben hinziehen und durch rinnenartige Vertiefungen von einander geschieden sind. Jede dieser Falten vergrössert sich, ihr freies Ende rollt sich ein, und es entstehen so die tütenförmigen Riechwülste, welche die Muscheln der höheren Säugethiere auszeichnen. Bei *Ornithorhynchus* ist an jedem der 3 bestehenden Riechwülste eine Faltung der Oberfläche eben angedeutet; an den zahlreichen Muscheln von *Echidna* ist sie sehr viel stärker ausgeprägt; die einzelnen Falten sind breit, und es fehlt hier noch nach meinen Erfahrungen vollständig eine Einrollung derselben. Erst bei den höheren Mammaliern (schon bei den Marsupialiern) lassen die Falten die typische Aufrollung erkennen. Bei ihrer Entfaltung nehmen die 3 Muschelanlagen den ganzen verfügbaren Raum zwischen der lateralen Wand der Nasenhöhle und dem Septum für sich in Anspruch. Ihre am weitesten medianwärts vorspringenden Enden lassen die medialen Riechwülste hervorgehen; ausser diesen können sich an jeder Muschelanlage noch laterale entwickeln. Als allgemein gültig glaube ich aussagen zu können, dass die erste Muschelanlage zwei mediale Riechwülste entstehen lässt, während in vielen Fällen die zweite und dritte Muschelanlage nur je einen bildet. Aus den 3 Theilen, in welche sich der Muschelwulst gliedert, gehen die 3 Hauptmuscheln hervor.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Tendenz zur Oberflächenvergrösserung, welche zur Entstehung und Ausgestaltung der 3 Hauptmuscheln führt, macht sich nun noch weiter an der lateralen Nasenwand geltend. Zwischen den zuerst angelegten Muscheln treten weitere Faltenbildungen auf, welche eine ähnliche aber minder weitgehende Entwickelung erfahren wie jene. Sie werden zu den zwischen den Hauptmuscheln versteckt liegenden Nebenmuscheln. In noch viel eclatanterer Weise kommt aber die Intensität dieses Processes zum Ausdruck, indem nach vorn und oben von der ersten Hauptmuschel, zwischen dieser und dem Nasoturbinale Raum für weitere Faltungen der Oberfläche geschaffen wird durch Ausbuchtung des Lumens der Nasenhöhle. Es entsteht der Sinus frontalis mit seinen Muschelbildungen. Durch die Entfaltung der dritten Hauptmuschel kann schon eine Ausbuchtung der Nasenhöhle nach hinten in den Keilbeinkörper hinein, und damit die Anlage des Sinus sphenoidalis bedingt sein.

Auf dieser Entwickelungsstufe stehen diejenigen osmotischen Säugethiere, welche an einem paraseptalen Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle vier auf das Nasoturbinale folgende mediale Riechwülste erkennen lassen. Eine Vermehrung der letzteren kann nun zunächst dadurch herbeigeführt werden, dass in ähnlicher Weise wie die erste Hauptmuschel, so auch die zweite, eventuell auch die dritte zwei mediale Riechwülste erzeugt. Ausserdem können aber gerade so gut wie vor der ersten Hauptmuschel auch hinter der dritten Nebenmuscheln gebildet werden; Raum für solche wird durch die Entfaltung des hinteren Endes der Nasenhöhle oder des Sinus sphenoidalis geschaffen. Da diese nun mit ihren medianwärts gerichteten Enden bis an das Septum bezw. bis an dessen continuirliche Fortsetzung in die Scheidewand zwischen den beiden Keilbeinhöhlen heranragen, so imponiren diese secundär entstandenen Muscheln scheinbar als Hauptmuscheln.

Unter diesem Gesichtspunkt lässt sich das Siebbeinlabyrinth der Säugethiere von einem einfachen Zustande ableiten, in welchem neben dem Nasoturbinale 3 einfach gestaltete Muscheln bestanden haben. Es ist sicher bedeutungsvoll, dass der Befund bei *Ornithorhynchus*, wo sich neben einem gering entwickelten Nasoturbinale (welches übrigens Zuckerkandl an seinem Exemplar nicht beobachtet hat), 3 einfach gebaute Muscheln finden, jenem hypothetisch construirtem Ausgangsstadium genau entspricht. Die Bedeutung dieser Thatsache würde, wie ich glaube, auch kaum durch den, übrigens noch zu erbringenden Nachweis herabgemindert werden, dass das periphere Geruchsorgan von *Ornithorhynchus* durch Reduction von einem höher entwickelten abzuleiten sei. In welcher Weise nun die speciellen Verhältnisse der Siebbeinmuscheln der höheren Säugethiere mit den weit auseinander liegenden Zuständen bei den beiden Monotremen zu verknüpfen sind, darüber müssen weitere Untersuchungen Aufschluss geben.

VI. Der Eizahn von Echidna, seine Entwickelung und sein Bau.

(Tafel XVI.)

A. Befunde.

Während des Eilebens kommt es bei den Embryonen von *Echidna* zur Entwickelung eines zahnartigen Gebildes am Oberkiefer, dessen Aufgabe darin bestehen dürfte, die Eischale zu eröffnen. Dieser Eizahn ist an den Semon'schen Abbildungen auf Taf. X des 2. Bandes der Forschungsreisen in Fig. 44 und 45 zu erkennen. Er erscheint bei diesen Embryonen als ein kurzer conischer Zapfen, der in der Medianebene aus dem Rande des Oberkiefers gerade noch abwärts vorspringt und dabei vor dem freien Rande des Unterkiefers liegt. Ein weiterer Embryo, der in seiner Entwickelung zwischen den in Fig. 45

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und 46 abgebildeten steht, und den ich in toto untersuchen konnte, zeigt den Eizahn in gleicher Form und Lage wie die von SEMON abgebildeten, nur erscheint seine Spitze schärfer, das ganze Gebilde etwas schlanker als in den SEMON'schen Figuren. Seine Farbe ist weisslich-glänzend, seine Consistenz hart. Wahrscheinlich bricht der Eizahn bei der Eröffnung der Eischale oder gleich darauf an seiner Wurzel ab, da sich bei Beuteljungen, welche eben das Ei verlassen haben, von den Zahn selbst keine Spuren mehr nachweisen lassen. In seiner Entwickelung und seinem Bau weist dieser Eizahn Eigenthümlichkeiten auf, welche ihn von typischen Zahnbildungen der Säugethiere und niederer Wirbelthiere fundamental unterscheiden.

Embryo 43. Die erste Anlage dieses Eizahnes findet sich bei Embryo 43. Bei demselben ist der Gaumenrand schon deutlich prominent geworden und es grenzen sich die beiden Oberkieferfortsätze gegen den Zwischenkieferwulst durch leichte Furchen ab (vergl. Taf. XV, Fig. 4). Der letztere bildet eine abgerundete Wulstung, deren gegen die Mundhöhle gerichtete Fläche sich gegen die inneren Nasenöffnungen und die zwischen diesen gelegene orale Fläche des Septum nasale sanft abdacht. Auf dieser Fläche liegt genau in der Medianebene und dem erhabensten Theile des Randes genähert ein conischer Zapfen, der gerade nach unten vorspringt; er hebt sich mit breiter Basis aus jener Fläche heraus und verjüngt sich allmählich zu einer Spitze. Der Zapfen besteht aus mesodermalem Gewebe, das sich ebenso wie die mesodermale Grundlage des Zwischenkieferwulstes aus dicht gedrängt liegenden Zellen aufbaut. Das Epithel ist von der Oberfläche abgelöst, und der bindegewebige Theil des Zapfens ist auf 9 Schnitten (à 10 μ) nachweislich. — An dem in continuo abgelösten Epithel der Kopfoberfläche lässt sich eine conische Ausstülpung erkennen, welche jenem Mesodermzapfen entspricht. Das Epithel im Bereiche dieser Ausstülpung erweist sich in völliger Uebereinstimmung mit dem der benachbarten Strecken der Epidermis. Es wird also anzunehmen sein, dass am lebenden Object das Epithel der Körperoberfläche vom Zwischenkieferwulst her continuirlich auf den mesodermalen Zapfen überging und dessen gesammte Oberfläche überkleidete. Das Epithel hat dabei dem mesodermalen Gewebe direct aufgelegen, wenigstens ist von irgend welcher Substanz die zwischen beiden eingelagert gewesen sein könnte, noch nichts nachweislich.

In diesem jüngsten von mir beobachteten Stadium besteht also die Anlage des Eizahnes aus einer unpaaren, medianen conischen Papille. Die Grundlage derselben bildet mesodermales Gewebe, welches in continuirlichem Zusammenhange mit dem zellreichen mesodermalen Gewebe des Zwischenkieferwulstes steht, und genetisch von diesem abzuleiten ist. Die bindegewebige Papille erhält einen Ueberzug vom Epithel der Körperoberfläche.

Embryo 44. Bei Embryo 44 ist der Eizahn länger geworden; er ist an der SEMON'schen Abbildung deutlich als ein kleiner conischer Zapfen erkennbar, welcher von der oberen Umrandung der Mundöffnung ausgeht und mit nach unten gerichteter Spitze frei vorragt, so dass er vor dem vorderen Rande des Unterkiefers liegt. Vergl. die nebenstehende Kopie der SEMON'schen Abbildung (Textfigur 30). Aus den Schnitten berechnet, ergiebt sich eine Länge des frei vorragenden Zahnes von 0,25 mm.

Was den Bau des Zahnes anlangt, so ist der centrale Bindegewebskern, ferner der epitheliale Ueberzug, schliesslich die Hartsubstanz zu unterscheiden. In Fig. 1 auf Taf. XVI ist ein Schnitt durch die Basis des Zahnes dargestellt. Die Hartsubstanz bildet in dem frei vorragenden Zahn einen dünnwandigen Hohlkegel, welcher die äussere Form des Zahnes wiederholt und an der Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe eingeschoben ist. Sie erscheint an den mit Karmin gefärbten und in Canadabalsam eingeschlossenen Präparaten nach aussen gegen das Epithel und nach innen gegen das Bindegewebe scharf contourirt, von schwach gelblicher Färbung und ganz homogen. An der Basis des Zahnes ist ihre Lage ein wenig dünner als mehr nach der Spitze zu; die freie Spitze ist scharf. Die äussere Fläche des Hart-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

substanzkegels ist glatt, wenn man von den leichten Biegungen absieht, welche die Contour auf dem Querschnitt erkennen lässt. In dem nicht gezeichneten Abschnitte des Schnittes, den die Taf. XVI, Fig. 1 darstellt, war die Hartsubstanz von dem bindegewebigen Kern des Zahnes abgehoben und in Falten gelegt; in geringerem Grade ist das auch bei a der Figur der Fall. Das sind natürlich Erscheinungen, die als Kunstprodukte aufzufassen sind. — Die innere Fläche des Hohlkegels erscheint etwas weniger eben, als die äussere; sie zeigt hier und da in unregelmässiger Vertheilung schwach vorspringende leistenförmige Erhebungen, die auf dem Querschnitte als leichte gegen das Centrum gerichtete Verdickungen der Hartsubstanz erscheinen. Gesetzmässiges in der Vertheilung derselben konnte ich nicht erkennen; gegen die Spitze des Zahnes zu werden sie undeutlicher, während sie an der Basis am stärksten sind.

Der Hartsubstanzkegel des Eizahnes steht in continuirlicher Verbindung mit der Anlage der Ossa incisiva. Der Zwischenkiefer erscheint bei seiner Anlage paarig und ist der zuerst auftretende Deckknochen der Nasenregion. Das frühe Erscheinen des Knochenpaares erklärt sich wohl durch die Beziehung zum Eizahn, für den es gewissermaassen ein Widerlager abgiebt.

Jedes Incisivum bildet in der bekannten Weise ein spongiöses Gerüstwerk von Knochenbälkchen dessen Form etwa einer dreiseitigen Pyramide entspricht. Die Spitze derselben ist aufwärts gerichtet, eine Seite sieht medianwärts, eine zweite, die kleinste, gerade nach hinten, die dritte, längste, nach vorn und lateral. Vergl. die in Textfigur 31 abgebildeten Schnitte durch die Knochenanlagen eines älteren Embryos. An die Basis dieser beiden Pyramiden schliesst sich continuirlich der Hartsubstanzkegel des Eizahnes an. Die medianwärts und nach hinten gerichteten Ecken beider Basalflächen setzen sich durch eine zarte Knochenspange in Verbindung, welche sich dem Epithel des Kieferrandes direct anlagert und nach vorn leicht concav gebogen ist. Eine zweite Verbindung zwischen den beiden Zwischenkieferanlagen erfolgt weiter nach vorn, von den medialen Seiten der Basis aus vermittelst einer, aus unregelmässigen Knochenbälkchen gebildeten und nach hinten concav gebogenen Spange. Die vordere und die hintere Spange umschliessen ein annähernd kreisförmiges Feld, welches mit embryonalem Bindegewebe ausgefüllt ist. Die Verbindung zwischen den lateralen Enden der beiden Spangen wird durch die Ossa incisiva hergestellt. Abwärts setzen sich die Spangen in den geschlossenen Hartsubstanzkegel des Eizahnes fort.

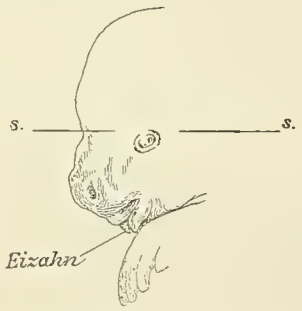


Fig. 30. Kopf von *Echidna*-Embryo 44. Kopie nach R. Semon. *ss* Schnittrichtung.

Der continuirliche Uebergang der spongiös angeordneten Knochenbälkchen der Zwischenkiefer in die geschlossene Lage von Hartsubstanz des Eizahnes ist bei sorgfältiger Verfolgung der Serie unschwer nachzuweisen. Das embryonale Knochengewebe lässt eine Structur der Intercellularsubstanz nicht erkennen und zeigt die gleiche schwach gelbliche Färbung wie die Hartsubstanz des Zahnes.

Die Gewebsmasse, welche den Hohlkegel von Hartsubstanz ausfüllt, und welche kurz als die Pulpa des Eizahnes bezeichnet sei, trägt im wesentlichen noch den Charakter des embryonalen Bindegewebes, wie es sich überall da findet, wo sich lebhaftere Bildungsvorgänge abspielen. Es besteht aus dicht aneinander gedrängt liegenden Zellen mit kugeligem oder ovalem Kern und spärlichem feinkörnigen Protoplasma; Zellgrenzen sind nicht erkennbar. Zwischen diesen Zellen finden sich aber schon vereinzelte, echte Bindegewebszellen (*b*), die sich durch ihren kleinen längsovalen Kern auszeichnen. Das Chromatingerüst an diesen Kernen ist viel compacter, die Tinction in Folge dessen eine viel intensivere als bei den erst erwähnten Elementen. Das Gewebe der Pulpa liegt der Innenfläche der Hartsubstanz direct an, abgesehen von den Stellen, an welchen durch Quellung und Faltung der letzteren eine künstliche Abhebung statt-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gefunden hat. Hier und da erkennt man nun an den Zellen, welche der Hartsubstanz anliegen, mehr oder weniger deutlich Zellgrenzen, die senkrecht oder schräg zur Innenfläche der Hartsubstanz gestellt sind. Die Zellen erscheinen dann als niedrige, cylindrische, oder mehr cubische Elemente, die in Kern und Plasma sich nicht von den mehr centralen Zellen unterscheiden. Eine Abgrenzung jener peripheren Elemente gegen die letzteren ist nur hier und da undeutlich erkennbar. Man gewinnt so den Eindruck, als besässen die Zellen, welche die Hauptmasse der Pulpa ausmachen, an der Innenfläche der Hartsubstanz eine epithelartige Anordnung (Taf. XVI, Fig. 1, c).

Der oberflächliche Epithelüberzug ist auch bei diesem Embryo vom Eizahn abgelöst, doch lässt sich trotzdem feststellen, dass der Eizahn bis zur Spitze hin einen epithelialen Ueberzug besessen hat. Im Bereiche desselben besteht das Epithel aus einer mehrschichtigen Zelllage; die basalen Zellen sind cubisch, nach der freien Oberfläche hin treten erst spindelförmige und dann stark abgeplattete Elemente auf. Die Ablösung des Epithels von der Oberfläche der Hartsubstanz vollzog sich streckenweise an der Grenze zwischen beiden, so dass letztere nackt zu Tage liegt; an anderen umfänglicheren Stellen erfolgte jedoch die Lösung im Bereiche der basalen Zelllage, so dass nicht unbedeutende Zellreste an der Hartsubstanz haften blieben (Fig. 1, *d*).

Embryo 45 und 45*. Bei dem Embryo, der in Fig. 45 der Semon'schen Arbeit abgebildet ist und einem wenig älteren, der als 45* bezeichnet sei, ist die Entwickelung des Eizahnes etwas weiter

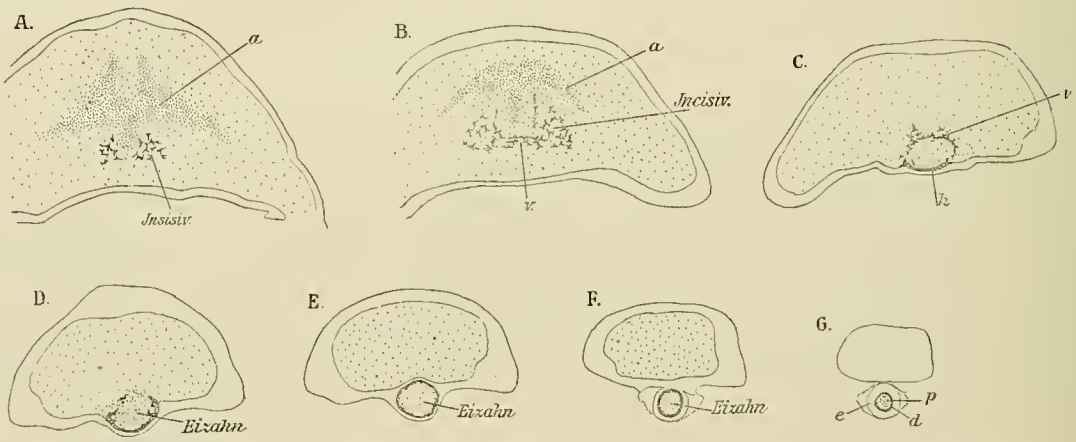


Fig. 31. Schnitte durch die Schnauzenspitze und den Eizahn von *Echidna*-Embryo 45*. Schnittrichtung ähnlich wie in Textfigur 30 *ss*. *a* Knorpelige Nasenkapsel (Bodentheil), *v* vordere, *h* hintere Spange, die die Verbindung der Zwischenkieferknochen (*Incisiv.*) herstellen, *e* Epithelscheide, *d* Hartsubstanz, *p* Pulpa des Eizahnes.

gefördert als bei Embryo 44. Embryo 45* zeichnet sich durch seinen guten Erhaltungszustand aus. Die Ossa incisiva sind hier noch kleiner als bei Embryo 44, aber ihre Verbindung mit dem Eizahn lässt die gleichen Zustände wie bei jenem erkennen. Textfigur 31, A zeigt einen Schnitt durch das obere Ende der beiden Zischenkiefer (Incisiv.), welche sich von hinten her an den Bodentheil der knorpeligen Nasenkapsel (*a*) anlegen. Fig. B zeigt die vordere Verbindung (*v*) der beiden Zwischenkiefer, Fig. C diese und die hintere (*h*), welche dem Epithel des Kieferrandes angelagert ist. Der Schnitt der Fig. D ist durch die Basis des Zahnes gelegt; die folgenden Figuren demonstriren den Durchtritt des Zahnes durch die Epidermis und schliesslich den frei hervorragenden Theil des Zahnes, der von einer Epithelscheide bis zur Spitze hin überzogen ist. Fig. 2 auf Taf. XVI stellt den in Textfigur 31 F abgebildeten Schnitt durch den basalen Zahntheil bei stärkerer Vergrösserung dar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Epithelscheide des Zahnes baut sich aus mehrfachen Zelllagen auf. Die basalen Zellen sind cubisch bis cylindrisch und lagern der Oberfläche der Hartsubstanz direct an. Nach der freien Oberfläche folgen spindelförmige Elemente in concentrischer, mehrfacher Schichtung; eine oberflächlichste Lage stark abgeplatteter Zellen ist abgehoben. Die basalen Zellen der Epithelscheide sind grösser und protoplasmareicher als die basalen Zellen der Epidermis; ihr Protoplasma ist feinkörnig. Der Epithelbelag des Zahnes übertrifft die Epidermis an Dicke.

Die Hartsubstanz ist sowohl gegen das Epithel wie nach innen gegen die Pulpa mit scharfen Contouren abgegrenzt; auch bei diesem Embryo erscheint sie durchaus homogen. Im Vergleich zu Embryo 44 hat sie an Dicke gewonnen. Die äussere Oberfläche des Hohlkegels ist ziemlich glatt, während die der Pulpa zugekehrte Fläche mit unregelmässigen leistenförmigen Vorsprüngen ausgestattet ist. Fig. 2, Taf. XVI zeigt, dass die Dickenzunahme der Hartsubstanz in der ganzen Peripherie nicht ganz gleichmässig erfolgte.

Das Gewebe der Pulpa hat Veränderungen erlitten, die im Wesentlichen in einer Auflockerung bestehen. Die typischen Bindegewebselemente (*b*) sind reichlicher geworden und sind stellenweise sehr deutlich in Zügen angeordnet, die sich unregelmässig durchflechten. Zwischen diesen finden sich unregelmässige Gewebslücken (*g*), und ferner Zellen mit grossen kugeligen oder ovalen Kern. Letztere gleichen den Zellen, welche bei Embryo 44 die Hauptmasse der Pulpa ausmachten, sind aber am jetzt vorliegenden Object an Zahl ganz erheblich vermindert. An verschiedenen Stellen beobachtet man auch bei diesem Embryo Zellen, deren Körper sich mehr oder weniger deutlich gegen die Nachbarschaft abgrenzen lässt, und die der Innenfläche der Hartsubstanz direct angelagert sind. Dieselben liegen bald vereinzelt (Fig. 2, *a*) bald zu mehreren nebeneinander. — Capillaren durchsetzen die Masse der Pulpa.

In der Dickenzunahme der Hartsubstanz, sowie in der Auflockerung der Pulpa macht sich ein deutlicher Entwickelungsfortschritt des Embryo 45* gegenüber Embryo 44 am Eizahn geltend; trotzdem hat die Länge des frei hervorragenden Theiles des Eizahnes nicht zugenommen. Aus der Schnittzahl berechnet ergiebt sich für Embryo 45* eine Länge von 0,21 mm.

Embryo 46. Embryo 46, der kurz vor dem Verlassen des Eies steht, zeigt den reifen Eizahn. An der Abbildung des Embryos, welche Semon unter Fig. 46 giebt, ist der Zahn nicht zu erkennen; an dem zur Schnittserie verwendeten Object ist er thatsächlich vorhanden und zwar in ähnlicher Lage zum Kieferrande wie bei Embryo 45* (vergl. Taf. XV, Fig. 8). Wenn sich nun auch bei Embryo 46 der Kieferrand stärker entwickelt hat und mehr prominent geworden ist, als früher, so ist der Eizahn doch lang genug, so dass er mit seiner freien Spitze über denselben hervorragt. Der äussere Epithelüberzug fehlt jetzt dem Eizahn vollständig; von der Basis bis zu der ganz feinen Spitze ist an dem frei vorragenden Zahntheil die Hartsubstanz nackt. Der Hartsubstanzkegel ist wie früher mit seiner Basis im continuirlichen Zusammenhang mit den beiden Zwischenkiefern und schiebt sich glatt durch die Epidermis hindurch. Die Ossa incisiva haben sich weiter ausgebildet; sie lagern sich jetzt breit dem Bodentheil der knorpeligen Nasenkapsel an; jedes derselben entwickelt einen nach vorn aufsteigenden Fortsatz; dieser lagert sich in die mediane Furche der knorpeligen Nasenkapsel ein, durch welche die Scheidung derselben in eine rechte und linke Hälfte angedeutet ist. Nach oben verschmelzen diese Fortsätze zu einer einheitlichen Masse, die ziemlich weit aufwärts zu verfolgen ist (vergl. Textfigur 10, p. 477).

Was den Bau des Eizahnes anlangt, so zeigt die Hartsubstanz keine Veränderungen gegen früher. Eine Dickenzunahme hat wohl nicht mehr stattgefunden. Bei dem Vergleich der Figuren 1—3 auf Tafel XVI ist die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verschiedene Vergrösserung zu berücksichtigen. Eine Structur irgendwelcher Art vermag ich auch jetzt nicht an ihr zu erkennen. In Figur 3 der Tafel XVI ist ein Schnitt durch die Basis des Zahnes abgebildet. An der Pulpa ist die Auflockerung des Gewebes weiter geführt. Man erkennt zahlreiche echte Bindegewebskörperchen, die in unregelmässig sich durchflechtenden Zügen angeordnet scheinen. Die Gewebslücken (*g*) sind zahlreicher geworden und erreichen hier und dort die innere Fläche der Hartsubstanz. An anderen Stellen sind solche Lücken zwischen der letzteren und dem Gewebe der Pulpa entstanden. Capillaren (*c*) durchziehen in reichlicher Weise die Pulpa. Die grosskernigen Zellen (*a*) sind spärlich geworden, sie finden sich vereinzelt oder in kleinen Gruppen verstreut. Kleinere und grössere, unregelmässig geformte Chromatinschollen (*s*), die sich namentlich in der Peripherie der Pulpa finden, weisen auf ein Zugrundegehen von solchen Elementen hin.

Mit Epithel kommt die äussere Fläche des Eizahnes nur an der Stelle in Berührung, wo er die Epidermis durchbricht. Figur 3 der Tafel XVI zeigt, dass das Epithel zwar noch in directer Berührung mit dem Eizahn ist, aber die ihm anlagernden Zellen sind stark abgeplattet, an ihren Kernen macht sich durch die Zusammenballung des Chromatins eine beginnende Reduction geltend, unregelmässig geformte Chromatinbrocken und Pigmentschollen sind hier und da zwischen die Hartsubstanz und das Epithel eingelagert.

So machen sich am reifen Eizahn eine Reihe degenerativer Vorgänge bemerkbar. An der Pulpa ist es die starke Auflockerung des Gewebes und das Zugrundegehen der grosskernigen Zellen sowohl im Centrum der Pulpa, wie in der Peripherie in der Nachbarschaft der Hartsubstanz. Die ganze äussere Epithelscheide des Zahnes ist abgestossen und an seiner Basis, wo er durch die Epidermis tritt, zeigen deren Zellen in seiner Nachbarschaft deutlich die Zeichen des Zugrundegehens. Alles das weist daraufhin, dass die Bildungsvorgänge am Zahne zum Stillstand gekommen sind. Zugleich hat sich aber auch die Lösung des Zahnes vorbereitet.

An den Knochenbälkchen der Zwischenkiefer, welche die Verbindung des Zahnkegels mit den ersteren herstellen, sind in einer breiten Zone zahlreiche Riesenzellen aufgetreten. Dieselben lagern allenthalben den Knochenbälkchen direct an und fallen durch ihr trübkörniges, dunkel tingirtes Plasma und die zahlreichen Kerne direct auf. Sie sind fraglos als Ostoklasten thätig und führen eine Lockerung des Zahnes dadurch herbei, dass sie die Knochentheile zerstören, welche den Zahnkegel mit der Hauptmasse der Zwischenkiefer verbinden.

Figur 4 der Tafel XVI bringt dies zur Anschauung. Der Schnitt geht durch die Verbindung zwischen Zahn und den beiden Zwischenkieferknochen. Bedeckt von der, der Mundhöhle zugekehrten Epidermislage des Kieferrandes erkennt man die dem Eizahn angehörige Knochenspange (*sp.*), welche die beiden Ossa incisiva verbindet. Chromatinschollen und abgestorbene Zellen (*a*), die zwischen Epidermis und dieser Spange liegen, beweisen, dass eine engere Beziehung zwischen Epithel und Hartsubstanz auch hier nicht mehr besteht. Die Knochenbälkchen der Ossa incisiva umschliessen einen Raum, der mit einem ähnlichen lockeren, gefässreichen Gewebe erfüllt ist, wie die Höhlung des Zahnkegels. Den Knochenbälkchen direct angelagert sind mächtige Riesenzellen (*R*).

Der frei hervorragende Theil des Zahnes besitzt nur eine Länge von 0,15 mm, aus der Schnittzahl berechnet; er erscheint also kürzer als bei den jüngeren Embryonen.

Bei den von Semon in Fig. 47 abgebildeten Embryo, der das Ei bereits verlassen hat, ist der Eizahn selbst völlig geschwunden; das Epithel der Körperoberfläche hat sich an der Stelle, wo er gestanden hat,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

völlig geschlossen. Unterhalb der Zwischenkiefer bezeichnet ein im Bindegewebe liegendes Extravasat die Stelle des Zahnes. Vereinzelte Ostoklasten an der Unterfläche der Zwischenkiefer vollenden die Abglättung des Knochens.

Der Eizahn bricht also entweder bei seiner Verwendung zur Eröffnung der Eischale ab, oder er wird abgeworfen, gleich nachdem der Embryo ausgeschlüpft ist.

B. Beurtheilung der Befunde.

Im Vorhergehenden habe ich die Befunde dargestellt, die der Eizahn bei Embryonen verschiedenen Alters darbietet. Es erwächst weiter die Aufgabe, aus denselben eine Uebersicht über den Entwickelungsgang des Eizahnes zu gewinnen.

Die Entwickelung beginnt mit der Bildung eines medianen, unpaaren, zapfenartigen Vorsprunges an der gegen die Mundhöhle gerichteten Fläche des Oberkieferrandes. Dieser Vorsprung oder diese Papille besteht aus zellreichem embryonalen Bindegewebe und besitzt einen Ueberzug von Epithelgewebe, welches die continuirliche Fortsetzung der Epidermis bildet und sich zunächst von dieser nicht unterscheidet.

An der Grenze zwischen dem epithelialen Ueberzug und der bindegewebigen Grundlage des Vorsprunges tritt anfangs in dünner Lage Hartsubstanz auf, welche entsprechend der conischen Form der Papille die Form eines Hohlkegels annimmt. Gleichzeitig oder doch ziemlich gleichzeitig tritt in der Tiefe des Kieferrandes die erste Anlage des paarigen Zwischenkiefers auf, welche entweder von vornherein mit der Hartsubstanz des Eizahnes in Verbindung ist, oder doch sehr bald nach ihrem ersten Erscheinen diese Verbindung eingeht.

Ferner sind Veränderungen am Epithelüberzug und an der mesodermalen Grundlage des Eizahnes aufgetreten. Ersteres ist drei- bis vierschichtig geworden und die Zellen der basalen Lage, die der sich bildenden Hartsubstanz direct anlagern, haben sich vergrössert und eine cubische bis cylindrische Form angenommen. Die Hauptmasse der Pulpa wird aus Zellen gebildet, die einen grossen kugeligen oder ovalen Kern und feinkörniges Protoplasma besitzen. An die Innenfläche des Hartsubstanzkegels haben sich solche, protoplasmareiche Zellen in epithelartiger Anordnung angelagert. Im Gewebe der Pulpa sind endlich Bindegewebszellen in reticulärer Anordnung aufgetreten. Die Hartsubstanz selbst erscheint an den in Canadabalsam eingeschlossenen Präparaten homogen.

Die Art und Weise, auf welche die Hartsubstanz sich bildet, ist nicht direct aus den Präparaten zu erschliessen. Die schwach gelbliche Färbung sowie die homogene Structur, soweit sich diese an den in Canadabalsam eingeschlossenen Schnitten feststellen lässt, hat die Hartsubstanz des Eizahnes mit der Knochensubstanz der Ossa incisiva gemeinsam. Das spricht wohl für eine Gleichartigkeit oder mindestens Verwandtschaft beider Substanzen. Dazu kommt der continuirliche Zusammenhang des Hartsubstanzkegels mit den Knochenbälkchen der Zwischenkiefer und schliesslich auch die unregelmässigen Knochenleisten, die an der Innenfläche des Hohlkegels auftreten. Alles das rechtfertigt die Annahme, dass die Bildung der Knochenbälkchen der Zwischenkiefer, sowie die Bildung des Hartsubstanzkegels des Eizahnes sich in ähnlicher Weise vollzieht. Die Hauptmasse des Zahnkegels dürfte demnach von den Zellen des embryonalen Bildungsgewebes geliefert werden, welches in den frühesten Stadien der Entwickelung den papillenartigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vorsprung aufbaut. Die Andeutung von epithelartiger Anordnung grosser, plasmareicher Zellen an der Innenfläche der Hartsubstanz erinnert an das Auftreten von Osteoblasten an den Knochenbälkchen und spricht entschieden zu Gunsten der Annahme, dass diese Zellen an der Bildung der Hartsubstanz betheiligt sind. Auch der Umstand, dass die grosskernigen Zellen der Pulpa in den frühesten Entwickelungsstadien des Zahnes am reichlichsten sind, ja die Hauptmasse derselben ausmachen, dass ihre Zahl sich mit der vorrückenden Ausbildung des Zahnes verringert, so dass sie im reifen Eizahn auf ein Minimum reduzirt erscheinen, und dass schliesslich ihr Verschwinden durch Zugrundegehen also durch einen Verbrauch zu Stande kommt, alles das spricht gleichfalls dafür, dass diese Zellen der Pulpa für die Bildung der Hartsubstanz verantwortlich zu machen sind.

Nach alledem wird die Hauptmasse der Hartsubstanz des Zahnes als dem Knochengewebe verwandt aufzufassen sein. Da sie in einem Zahn auftritt, kann sie wohl als Dentin bezeichnet werden. Um diese Bezeichnung als berechtigt anerkennen zu können, bedürfte es des Nachweises von Dentinröhrchen. Es gelang mir nicht dieselben zu erkennen, und ich muss es unentschieden lassen, ob dieselben thatsächlich fehlen, was ich nicht für ausgeschlossen halte, oder ob sie sich an den in Canadabalsam eingeschlossenen Präparaten der Beobachtung entziehen.

Eine weitere Frage ist, ob sich auch das Epithel an der Zahnbildung betheiligt. An den Präparaten vermochte ich zwar nicht eine Zusammensetzung der Hartsubstanz aus verschiedenen Componenten zu erkennen. Vergebens habe ich mich bemüht, etwas von einer oberflächlichen Schmelzlage zu sehen. Trotzdem darf, wie ich glaube, die Betheiligung des Epithels an der Zahnbildung doch nicht von der Hand gewiesen werden. Im jüngsten Entwickelungsstadium verhielt sich der Epithelüberzug der Papille genau so wie die übrige Epidermis. Beim Beginn der Hartsubstanzbildung wird das Epithel im Bereiche des Zahnes vielschichtig und die Zellen der basalen Lage nehmen die cubische bis cylindrische Form an. Dieser Zustand erhält sich bis zur Reife des Zahnes. Dass in diesen Stadien der Entwickelung ein inniger Connex zwischen Hartsubstanz und Epithel besteht, kann vielleicht aus dem Umstande gefolgert werden, dass bei der Ablösung der Epithelscheide von dem Hartsubstanzkegel, wie sie Embryo 44 zeigte, nicht unerhebliche Zellbestandtheile an der Zahnoberfläche haften blieben. Am reifen Eizahn ist der Epithelüberzug abgeworfen; an der Stelle, an welcher der Zahn die Epidermis durchbricht, sind die anliegenden Zellen des Epithels stark abgeplattet, ihre Kerne weisen Anzeichen der Reduction auf. Chromatin- und Pigmentschollen, die zwischen Epithel und Hartsubstanz eingepresst liegen, weisen auch hier auf eine Zerstörung von Zellen hin. — Die Ausbildung des Epithels über dem Hartsubstanzkegel während der Entwickelungsperiode des Zahnes, seine Reduction am reifen Zahn deutet mit Wahrscheinlichkeit auf eine Betheiligung des Epithels am Aufbau desselben hin. Aus der Thatsache, dass an den Canada-Präparaten von Schmelz nichts zu erkennen ist, wage ich nicht zu schliessen, dass derselbe thatsächlich nicht vorhanden ist. Eine sehr dünne Schmelzlage könnte sich der Beobachtung wohl entziehen. Der eigenthümliche, weissliche Glanz, den der Eizahn an einem mir zur Verfügung gestellten Spiritusobjecte darbietet, spricht gleichfalls für die Anwesenheit von einer oberflächlichen Schmelzschicht.

Die Anschauung, die ich über die Entwickelung der Hartsubstanz gewonnen habe, lässt sich wie folgt formuliren. Die Hauptmasse des Zahnkegels wird von Zellen der Pulpa geliefert und ist als Dentin oder doch wenigstens als dem Dentin verwandt aufzufassen. Wahrscheinlich kommt ein dünner, oberflächlicher Ueberzug von Schmelz hinzu, der von Seiten des Epithels geliefert wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein Längenwachsthum des Eizahnes, etwa in der Weise, dass derselbe aus der Tiefe des Kieferrandes vorgeschoben wird, findet nicht statt. Bei Embryo 44, wo augenscheinlich die Bildung der Hartsubstanz eben erst begonnen hat, ist der frei vorragende Theil des Eizahnes am längsten; bei Embryo 45 und 45* ist er um Weniges kürzer; die geringste Länge weist er bei Embryo 46 auf. — Es ist möglich, dass die Länge individuell variirt; wenn sich aber in einem Entwickelungsstadium, wo die Hartsubstanzbildung eben erst begonnen hat, die grösste Länge des Zahnes findet, so ergiebt sich daraus mit ziemlicher Sicherheit, dass ein Vorschieben desselben nicht statthaben wird. Bei dem ganzen Verlauf der Entwickelung ist auch nicht recht einzusehen, wie ein solches Vorschieben sich vollziehen sollte. Durch die Verbindung mit den Zwischenkiefern ist die Basis des Zahnes in ihrer Lage fixirt. — So gelangt man zu der Vorstellung, dass sich zunächst die bindegewebige Papille ausbildet und auf dieser der Hartsubstanzkegel entsteht. Die Grösse des letzteren ist abhängig von der Grösse der Papille. Abgesehen von der geringen Verlängerung, die durch die Bildung der äussersten Spitze des Hartsubstanzkegels erzielt wird, findet bei der Entwickelung des Zahnes ein Längenwachsthum nicht statt.

Es vollzieht sich also die Entwickelung des Eizahnes von *Echidna* in durchaus anderer Weise als die typische Zahnbildung der Wirbelthiere. In den Grundzügen erinnert der Vorgang an die Bildung der Hautzähne der Selachier, wo gleichfalls zuerst die Bindegewebspapille gebildet wird, dann erst an der Grenze zwischen Epidermis und Bindegewebe die Hartsubstanz entsteht, und zwar Dentin von der Odontoblastenschicht aus, Schmelz von den basalen Zellen des Epithels aus; schliesslich kommt durch Verknöcherung des Bindegewebes die Bildung des Zahnsockels hinzu. Bei *Echidna* könnte wohl das frühzeitig mit dem Hartsubstanzkegel in Verbindung tretende Incisivum mit letzterem in Parallele gestellt werden. Der Eizahn von *Echidna* entwickelt sich also nach einem sehr einfachen, primitiven Modus.

Nach W. N. Parker (54) soll bei *Echidna*-Embryonen eine Eischwiele vorkommen. Von einem 12,5 cm langen Embryo berichtet er: „Between the nostrils a distinct caruncle or „egg-breaker" like that of the young *Ornithorhynchus* can be seen." Ferner: „The caruncle is formed by a ridge of the epidermis on which the horn is especially thick." Diese Carunkel ist auch an den von Semon abgebildeten Beuteljungen 50 und 51 zu erkennen. Bezüglich *Ornithorhynchus* kann auf die Abbildung von Poulton (57, Taf. XV, A) verwiesen werden. Ueber die Bedeutung dieser Bildung kann ich nichts Positives aussagen. Dass die Carunkel von *Echidna* nichts mit einer Eischwiele, wie sie die Crocodile, Chelonier und Vögel besitzen, zu thun haben kann, geht daraus hervor, dass sie sich erst ausbildet, nachdem der Embryo das Ei längst verlassen hat, während sich doch die wirkliche Eischwiele während des Eilebens entwickelt und abgeworfen wird, nachdem sie beim Durchbrechen des Eies ihre Aufgabe erfüllt hat. Auch der von Poulton abgebildete Embryo vom Schnabelthier hat längst das Ei verlassen, so dass mir im Zusammenhalt mit den Befunden bei *Echidna* auch in diesem Falle die Deutung jener Carunkel als Eischwiele fraglich erscheint.

Echte Eizähne kommen auch bei Sauriern und Ophidiern vor. Hier handelt es sich um lanzettförmige Zähne, welche vom Rande des Zwischenkiefers in etwa horizontaler Stellung nach vorn vorspringen. Der Eizahn kann unpaar sein und liegt dann in der Medianebene, oder er ist paarig, und die beiden Zähne liegen dann symmetrisch rechts und links dicht neben der Medianebene, so dass die beiden Zähne zusammen eine lanzettförmige Spitze bilden. Nach Sluiter (77) ist der paarige Eizahn der Saurier der primitive Zustand; durch Unterdrückung des einen und stärkere Ausbildung des anderen leitet sich von dem paarigen der unpaare Eizahn ab. In der Ontogenie wird der Eizahn auch bei den Formen paarig angelegt, bei denen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

er schliesslich unpaar wird. Schon in den bis jetzt berücksichtigten Verhältnissen ergeben sich Unterschiede zwischen *Echidna* und den Sauriern. Der Eizahn von *Echidna* ist konisch und ragt gerade nach unten vor, er ist von Anfang der Entwickelung an unpaar. Bei Sauriern springt der lanzettförmige Zahn gerade nach vorn vor; er legt sich paarig an und bildet sich auch in dieser Weise aus, oder es entwickelt sich nur die eine Anlage zu einem unpaaren Zahn. Die Unterschiede zwischen Sauriern und *Echidna* treten noch schärfer hervor, wenn man den Entwickelungsmodus in Betracht zieht. Die Eizähne der Saurier entwickeln sich in der für das Wirbelthiergebiss typischen Weise in der Tiefe des Kieferrandes mit Schmelzorgan und Dentinkeim und werden mit ihrem Wachsthum allmählich aus der Tiefe zur Oberfläche vorgeschoben; bei *Echidna* dagegen verläuft die Entwickelung in der geschilderten primitiven Weise.

Aus alledem ergiebt sich mit Sicherheit, dass der Eizahn von *Echidna* und die Eizähne der Saurier keine homologen Bildungen sind; dass der erstere mit den letzteren zwar die gleiche Function theilt, dass es sich aber morphologisch um grundverschiedene Dinge handelt.

Es fragt sich nun weiter, wie der Eizahn von *Echidna* morphologisch aufzufassen sei. In dieser Hinsicht ist die von C. Röse (62) beobachtete Thatsache wichtig, dass bei Crocodiliern die zu allererst auftretenden Zahnanlagen als frei vorspringende, mit Epithel überzogene Papillen angelegt werden. Diese erste Anlage eines Gebisses bleibt rudimentär und geht noch während des Eilebens zu Grunde; sie wird ersetzt durch die in der Tiefe der Kiefer von einer Schmelzleiste aus entstehenden Zahnanlagen des definitiven Gebisses. Ist diese Beobachtung Röse's zutreffend, so liegt darin der Schlüssel für das Verständniss des Eizahnes von *Echidna*. Das embryonale Gebiss der Crocodilier documentirt sich gerade durch den Entwickelungsmodus als ein sehr altes Erbstück, und es wird anzunehmen sein, dass dasselbe bei den Vorfahren der Crocodilier in voller Ausbildung und Functionsfähigkeit bestanden hat. Warum dasselbe unterdrückt wird, so dass es nur als eine vorübergehende Erscheinung während des Eilebens auftritt, braucht hier nicht discutirt zu werden. Es scheint mir verständlich, dass von einem derartigen rudimentären Gebiss eine Zahnanlage sich wieder stärker ausbilden kann unter der Anpassung an die Aufgabe, als Eröffner der Eischale zu wirken. Für die Crocodilier trifft dieser Fall nicht zu; bei ihnen besteht die Eischwiele als Apparat zur Durchbrechung der Eischale, und so kommt es nicht zur Ausbildung einer der embryonalen Zahnanlagen zum Eizahn.

Die Vorstellung macht nun, glaube ich, keine Schwierigkeiten, dass bei den Vorfahren von *Echidna* ein ähnliches embryonales, rudimentär bleibendes Gebiss bestanden habe, wie es heute noch bei Crocodiliern auftritt. Eine solche Vorstellung ist möglich, ohne dass man engere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Vorfahren von *Echidna* und den Vorfahren der jetzt lebenden Crocodile anzunehmen braucht, da jenes embryonale Gebiss durch seinen primitiven Entwickelungsmodus auf eine sehr weit zurückliegende phylogenetische Etappe hinweist, von der aus eine Uebertragung in verschiedene Zweige des Wirbelthierstammes denkbar ist. Entwickeln sich doch bereits bei Selachiern die Zahnanlagen der Kieferränder von einer Schmelzleiste aus in der Tiefe der Kiefer. Wird die Annahme eines solchen embryonalen, rudimentären Gebisses für die Vorfahren von *Echidna* zugegeben, so wäre der Eizahn als ein Residuum desselben aufzufassen, welches sich durch die ihm zufallende Function erhalten und weiter ausgebildet hat, während die übrigen Anlagen des Gebisses völlig verschwunden sind. Schliesst man sich dieser Auffassung an, so lässt sich auch der Unterschied zwischen dem Eizahn von *Echidna* und den Eizähnen der Saurier schärfer formuliren. Letztere entwickeln sich von der Schmelzleiste aus, von der aus auch die Entwickelung der ersten, bleibenden Zähne erfolgt. Andeutungen einer Schmelzleiste, selbst Andeutungen von Zahnanlagen an derselben treten auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei *Echidna* auf, bleiben aber auf einer niedrigen Stufe der Ausbildung stehen, um dann zu schwinden. Die Eizähne der Saurier könnten allein mit solchen Zahnanlagen von *Echidna* homologisirt werden, welche an der Schmelzleiste gebildet werden; aber gerade vorn, in der Nähe der Medianlinie fehlen bei *Echidna* Anlagen einzelner Zähne. Mit anderen Worten heisst das: das Homologon des Eizahnes der Saurier fehlt völlig bei *Echidna*. Jenes embryonale rudimentäre Gebiss, von welchem der Eizahn von *Echidna* einen Rest darstellt, kommt bei Sauriern überhaupt nicht mehr zur Anlage; folglich fehlt auch ihnen das Homologon des Eizahnes von *Echidna*.

Ich fasse demnach den Eizahn von *Echidna* als den Rest einer alten, im Allgemeinen längst unterdrückten Zahngeneration auf, während die Eizähne der Saurier von jüngeren Zahngenerationen aus entstanden sind.

Literatur-Verzeichniss.

1) Allen, H., On a revision of the ethmoid bone in the Mammalia. Bull. Mus. Comparat. Zoolog., Vol. X.
2) Balogh, C., Das Jacobson'sche Organ des Schafes. Sitzungsber. der math.-naturw. Classe der Kaiserl. Akad. Wien, Bd. XLII, 1860.
3) Beard, J., Morphological studies. 4. The nose and Jacobson's organ. Zoolog. Jahrb., Abth. f. Anatom. u. Ontog., Bd III, 1889.
4) Born, G., Ueber die Nasenhöhlen und den Thränenuasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. II, 1876.
5) Derselbe, Die Naseuhöhlen und der Thränennasengang der amnioteu Wirbelthiere. Morphol. Jahrb., Bd. V, 1878.
6) Derselbe, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. III. Morphol. Jahrb., Bd. VIII, 1883.
7) Broom, R., On some developments in the mammalian prenasal cartilage. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 2. Series, Vol. X, 1895.
8) Derselbe, On the organ of Jacobson in an Australian Bat (*Miniopterus*). Proc. Linn. Soc. New South Wales, Vol. XX, 1895.
9) Derselbe, On the organ of Jacobson in the Monotremata. Journ. Anatomy and Physiol., Vol. XXX, N. S. Vol. X, 1896.
10) Derselbe, Observations of the relations of the organ of Jacobson in the Horse. Proc. Linn. Soc. New South Wales, Vol. XXI, 1896.
11) Derselbe, On the comparative anatomy of the organ of Jacobson in the Marsupials. Proc. Linn. Soc. New South Wales, Vol. XXI, 1896.
12) Derselbe, A contribution to the comparative anatomy of the mammalian organ of Jacobson. Proc. R. Soc. Edinburgh, Vol. XXI, 1897.
13) Burckhardt, P., Untersuchungen am Gehirn und Geruchsorgan von *Triton* und *Ichthyophis*. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LII, 1891.
14) Cuvier, Rapport fait à l'Institut, sur une mémoire de M. Jacobson, intitulé: „Description anatomique d'un organ observé dans les mammifères." Aunal. Mus. Histoire naturelle, Tome XVIII, Paris 1811.
15) Dursy, E., Zur Entwickeluugsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869.
16) Duval, M. et Garnauld, P., L'organ de Jacobson des Chiroptères. Compt. rend. hebdom. des scéances et mémoires Soc. Biolog., Tome XII, Serie 10, 1895.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

17) Fleischer, R., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Jacobson'schen Organes und zur Anatomie der Nasenhöhle Sitzungsber. physik.-medic. Soc. Erlangen, Heft 10, 1875.

18) Garnauld, P., Contribution à l'étude de la morphologie des fosses nasales. L'organ de Jacobson. Compt. rend. hebdom. des séances et mémoires Soc. Biolog., Tome XII, Série 10, 1895.

19) Geoenbaur, C, Ueber die Nasenmuscheln der Vögel. Jen. Zeitschr., Bd. VII, 1871.

20) Derselbe, Ueber das Rudiment einer septalen Nasendrüse beim Menschen. Morphol. Jahrb., Bd. XI, 1886.

21) Derselbe, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I, Leipzig 1898.

22) † Gratiolet, Recherches sur l'organ de Jacobson. Paris, Rignoux; Thèse, 1845.

23) Harvey, Reuben T., Note on the organ of Jacobson. Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. XXII, 1882.

24) Herzfeld, P., Ueber das Jacobson'sche Organ des Menschen und der Säugethiere. Zoolog. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. III, 1889.

25) † Heymann, Handbuch der Laryngologie und Rhinologie. Wien 1896.

26) His, W., Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880.

27) Derselbe, Die Entwickelungsgeschichte der menschlichen und thierischen Physiognomien. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Jahrg. 1892.

28) Hochstetter, F., Ueber die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verh. Anatom. Gesellsch. zu München, 1891.

29) Derselbe, Ueber die Bildung der primitiven Choanen beim Menschen. Verhandl. Anatom. Gesellsch. zu Wien, 1892.

30) Howes, G. K., On the probable existence of a Jacobson's organ in the Crocodilia. Proc. Zoolog. Soc. London, 1890.

31) † Jacobson, Anatomisk beskrivelse over det nyt Organ i Huusdyrenes Naese. Veterinaer Selskabets Skrifter, 2. Deel, 1813.

32) Jungersen, H. F. E., Bidrag til kuudskaben om det Jacobsouske orgau hos Hvirweldyrene. Metropolitanskolens Indbydelseskrift for 1881.

33) Keibel, F., Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes der Vertebraten. Anat. Anz., Jahrg. VIII, 1893.

34) Klein, E., Contributions to the minute anatomy of the nasal mucous membran. The organ of Jacobson in the adult Guinea-pig. Quart. Journ. Microsc. Sc., N. S. 1881.

35) Derselbe, A further contribution to the minute anatomy of the organ of Jacobson in the Guinea-pig. Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. XXI, 1881.

36) Derselbe, The organ of Jacobson in the Rabbit. Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. XXI, 1881.

37) Derselbe, A contribution to the minute anatomy of the organ of Jacobson. Bartholom. Hospital Reports, Vol. XVI, 1881.

38) Derselbe, The organ of Jacobson in the Dog. Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. XXII, 1882.

39) Kölliker, A. von, Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen. Gratulationsschrift der Würzburger med. Fac. für Rinecker, 1877.

40) Derselbe, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl., Leipzig 1879.

41) Derselbe, Zur Entwickelung des Auges und des Geruchsorganes menschlicher Embryonen. Verh. Physik.-medicin. Gesellsch. Würzburg, N. F. Bd. XVII, 1883.

42) Lebouco, Le canal naso-palatin chez l'homme. Arch. Biologie, T. II, 1881.

43) Legal, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrb., Bd. VIII, 1883.

44) Leydig, F, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

45) Derselbe, Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VIII, 1872.

46) Derselbe, Zirbel und Jacobson'sches Organ einiger Reptilien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L, 1897.

47) Löwe, L., Beitrag zur Anatomie der Nase und Mundhöhle. Leipzig 1883.

48) Meek, A., On the occurrence of a Jacobson's organ in *Crocodilus porosus*. Journ. Anatom. Physiol., Vol. XXVII, N. S. Vol. VII, 1893.

49) Merkel, F., Ueber das Jacobson'sche Organ und die Papilla palatina beim Menschen. Anatom. Hefte, Bd. I, 1892.

50) Mihalkovics, Géza, Bau und Entwickelung der pneumatischen Gesichtshöhlen. Verh. Anatom. Gesellsch. zu Berlin, 1896.

51) † Derselbe, Anatomie und Entwickelung der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Heymann's Handbuch der Laryngologie und Rhinologie, Wien 1896.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

52) † Mihalkovics, Géza, A Jacobson-féle szerv (Organum vomeronasale Jacobsoni). Mathematekai Természettudomànyi Értesitö. A M. tud Akadémia III Osztályának Folyóirata, Budapest 1898.

53) † Nussbaum, J., Zur Entwickelungsgeschichte des Gaumens, der Stenson'schen und Jacobson'schen Canäle und der Hypophyse beim Hunde. Anz. Akad. Krakau f. 1895.

54) Parker, W. N., On some points in the structure of the young of *Echidna aculeata*. Proc. Zoolog. Soc. London, 1894.

55) Piana, G. P., Contribuzione alla connoscenza della struttura e della funzione dell' organo di Jacobson. Rendic. Academ. Scienze Bologna, 1879/80.

56) Derselbe, Dei denti incisivi e canini superiori nei bovini e negli ovini e dell' organo di Jacobson dell' uomo. Monitore Zoolog. Ital., Anno 2, 1891.

57) Poulton, E. B., The structure of the bill and hairs of *Ornithorhynchus paradoxus*; with a discussion of the homologies and origine of mammalian hairs. Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. XXXVI, N. S., London 1894.

58) Ramsay-Wright, R., On the organ of Jacobson in the Ophidia. Zoolog. Anz., 1883.

59) Rathke, H., Entwickelungsgeschichte der Natter (*Coluber natrix*). Königsberg 1839.

60) † Raugé, P., Anatomie microscopique de l'organ de Jacobson chez le boeuf et le mouton. Arch. internat. de Laryngologie, Année 6, 1893.

61) † Derselbe, Le canal incisif et l'organ de Jacobson. Arch. internat. de Laryngologie, 1894.

62) Röse, C., Ueber die Zahnentwickelung der Crocodile. Verh. Anatom. Gesellsch. zu Wien, 1892.

63) Derselbe, Ueber die Zahnleiste und die Eischwiele der Sauropsiden. Anat. Anz., Jahrg. VII, 1892.

64) Derselbe, Ueber das Jacobson'sche Organ vom Wombat und Opossum. Anat. Anz., Jahrg. VIII, 1893.

65) Derselbe, Ueber das rudimentäre Jacobson'sche Organ der Crocodile und des Menschen. Anat. Anz., Jahrg. VIII, 1893.

66) Romiti, G., Rudimenti di organo di Jacobson nelle uomo adulto. Bull. Soc. Scienze mediche Siena, 1884.

67) Rosenthal, Ueber das von Jacobson in der Nasenhöhle entdeckte Organ. Zeitschr. f. Physiol., 1826.

68) Sarasin, P. und F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. II. Wiesbaden 1887—1893.

69) † Schiefferdecker, T., Das Jacobson'sche Organ. Heymann's Handbuch der Laryngologie und Rhinologie, Wien 1896.

70) † Schmidt, E., Ueber das postembryonale Weiterbestehen des Jacobson'schen Organes und Knorpels beim Menschen und die Beziehungen derselben zu einander. Dissert. Berlin 1896.

71) Schwalbe, Ueber die Nasenmuscheln der Säugethiere und des Menschen. Sitzungsber. Physik.-ökonom. Gesellsch. Königsberg, Jahrg. XXIII, 1882.

72) Schwink, F., Ueber den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugethieren. München 1888.

73) Seydel, O., Ueber die Nasenhöhle der höheren Säugethiere und des Menschen. Morphol. Jahrb., Bd. XVII, 1891.

74) Derselbe, Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. XXIII, 1895.

75) Derselbe, Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Festschrift zum 70. Geburtstag von C. Gegenbaur, Bd. II, 1896.

76) Sluiter, C. Ph., Das Jacobson'sche Organ von *Crocodilus porosus* (Schn.). Anat. Anz., Jahrg. VII, 1892.

77) Derselbe, Ueber den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. XX, 1893.

78) Smith, Elliot G., Jacobson's organ and the olfactory bulb in *Ornithorhynchus*. Anat. Anz., Bd. XI, 1895.

79) Solger, B., Beiträge zur Kenntniss der Nasenwandung und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd I.

80) Symington, J., On the nose, the organ of Jacobson and the dumbbell-shaped bone in the *Ornithorhynchus*. Proc. Zoolog. Soc. London, 1891.

81) Derselbe, On the organ of Jacobson in the Kangaroo and Rock Wallaby (*Macropus giganteus* and *Petrogale penicillata*). Journ. Anatom. Physiol., Vol. XXVI, N. S. Vol. VI, 1892.

82) Tiemann, H., Ueber die Bildung der primitiven Choanen bei Säugethieren. Inaug.-Diss. Würzburg 1896.

83) Walzberg, Th., Ueber den Bau der Thränenwege der Haussäugethiere und des Menschen. Gekrönte Preisschrift, Rostock 1876.

84) Weber, M., Ueber die Nebenorgane des Auges der Reptilien. Arch. f. Naturgesch., Bd. XLIII.

85) Derselbe, Beiträge zur Anatomie und Entwickelung des Genus *Manis*. Zoolog. Ergebn. einer Reise in Niederländisch-Ostindien, Bd. II, Leiden 1894.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

86) Wiedersheim, R., Die Stammesentwickelung des Jacobson'schen Organes. Tagebl. der 54. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Salzburg, 1881.

87) Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl., Jena 1893.

88) Wilson, J. T., and Martin, C. J., Observations upon the anatomy of the muzzle of the *Ornithorhynchus*. Macley Memorial Vol. Linn. Soc. New South Wales, 1893.

89) Zuckerkandl, E., Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere. Stuttgart 1887.

90) Derselbe, Die Entwickelung des Siebbeines. Verhandl. der Anatom. Gesellsch. zu Wien, 1892.

Anm. Die mit † bezeichneten Arbeiten blieben mir unzugänglich.

Corrigendum.

p. 475 (73) zweite Zeile v. o. lies: Orthognathie statt Prognathie.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1930

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XV.

Fig. 1. Embryo 40. Ansicht des Daches der Mundbucht von unten nach einem Plattenmodell. Vergr. 33 : 1.

„ 2. Embryo 43. Mundhöhlendach nach einem Plattenmodell. Vergr. 33 : 1. Der Zwischenkieferwulst ist nur eben angedeutet. *a* Wulstung des inneren Nasenfortsatzes, welcher das äussere und das innere Nasenloch an der medialen Seite begrenzt. *b* Rinne, die vom äusseren nach dem inneren Nasenloch verläuft und die Nahtstelle des primären Nasenbodens bezeichnet. — Bei der Herstellung des Modelles blieb die Schleimhaut unberücksichtigt.

„ 3. Embryo 42. Mundhöhlendach nach einem Plattenmodell. Vergr. 33 : 1. Der Zwischenkieferwulst ist deutlicher ausgeprägt und bildet mit den Oberkieferfortsätzen zusammen eine Umrahmung (Gaumenrand) für das Gaumenfeld; der innere Nasenfortsatz ist durch ihn in einen extra- und intraoralen Theil zerlegt.

„ 4. Embryo 43*. Mundhöhlendach nach einem Plattenmodell. Vergr 33 : 1. Der Gaumenrand ist prominent geworden; der Zwischenkieferwulst, der an seiner oralen Fläche die Anlage des Eizahnes trägt, ist von den Oberkieferfortsätzen noch deutlich abgegrenzt. Das Gaumenfeld hat sich in die schräg gestellte, zwischen den inneren Nasenlöchern gelegene und durch 3 Längswülste ausgezeichnete orale Fläche des Septums und das primitive Rachendach gesondert. — Bei der Herstellung des Modelles blieb die Schleimhaut unberücksichtigt.

„ 5. Embryo 43*. *A* laterale, *B* mediale Wand der Nasenhöhle nach einem Plattenmodell und ohne Berücksichtigung der Schleimhaut. Vergr. 33 : 1. Etwas schematisch gehalten (vergl. Text p. 462). *x* Anlage des Maxilloturbinale. Die Apertura nasalis interna ist durch Epithelwucherung verlegt. *Zwk.* Durchschnitt des Zwischenkieferwulstes, bezw. des primären Bodens der Nasenhöhle. *w* Wulst, der den lateralen Rand der Apertura nasalis interna markirt. *m* medianwärts sehende Fläche des Gaumenrandes (Oberkieferfortsatzes). *Schl.* Lamina terminalis. — In Fig. *B* erkennt man das grubenförmige Jacobson'sche Organ (*Jac. Org.*) *W* unteren Randwulst des Septums, der den medialen Rand der Apertura interna bildet.

„ 6. Embryo 44. Mundhöhlendach nach einem Plattenmodell, das ohne Berücksichtigung der Schleimhaut hergestellt wurde. Vergr. 33 : 1. Die abwärts gerichtete Fläche des Gaumenrandes ist jetzt deutlich in den Kieferrand (*K*) und die Gaumenfläche (*G*) gesondert; die Grenzen zwischen Oberkieferfortsätzen und Zwischenkieferwulst sind verwischt. Der Eizahn springt scharf hervor. Die inneren Nasenlöcher (*Apert. nas. int.*) haben sich in die Länge gestreckt und werden in ihrem vorderen Theil bereits durch die plattenartig vorspringende Anlage des secundären Gaumens überlagert. An der oralen Fläche des Septums grenzt sich der vorderste, am stärksten verschmälerte Theil (*Pap. pal.*) von einem mittleren nach hinten schräg ansteigenden und durch eine mediane Rinne ausgezeichneten ab; der hinterste Theil der Fläche ist annähernd horizontal gestellt. Die Oeffnungen des Jacobson'schen Organes (*Jac. Org.*) erscheinen zu gross.

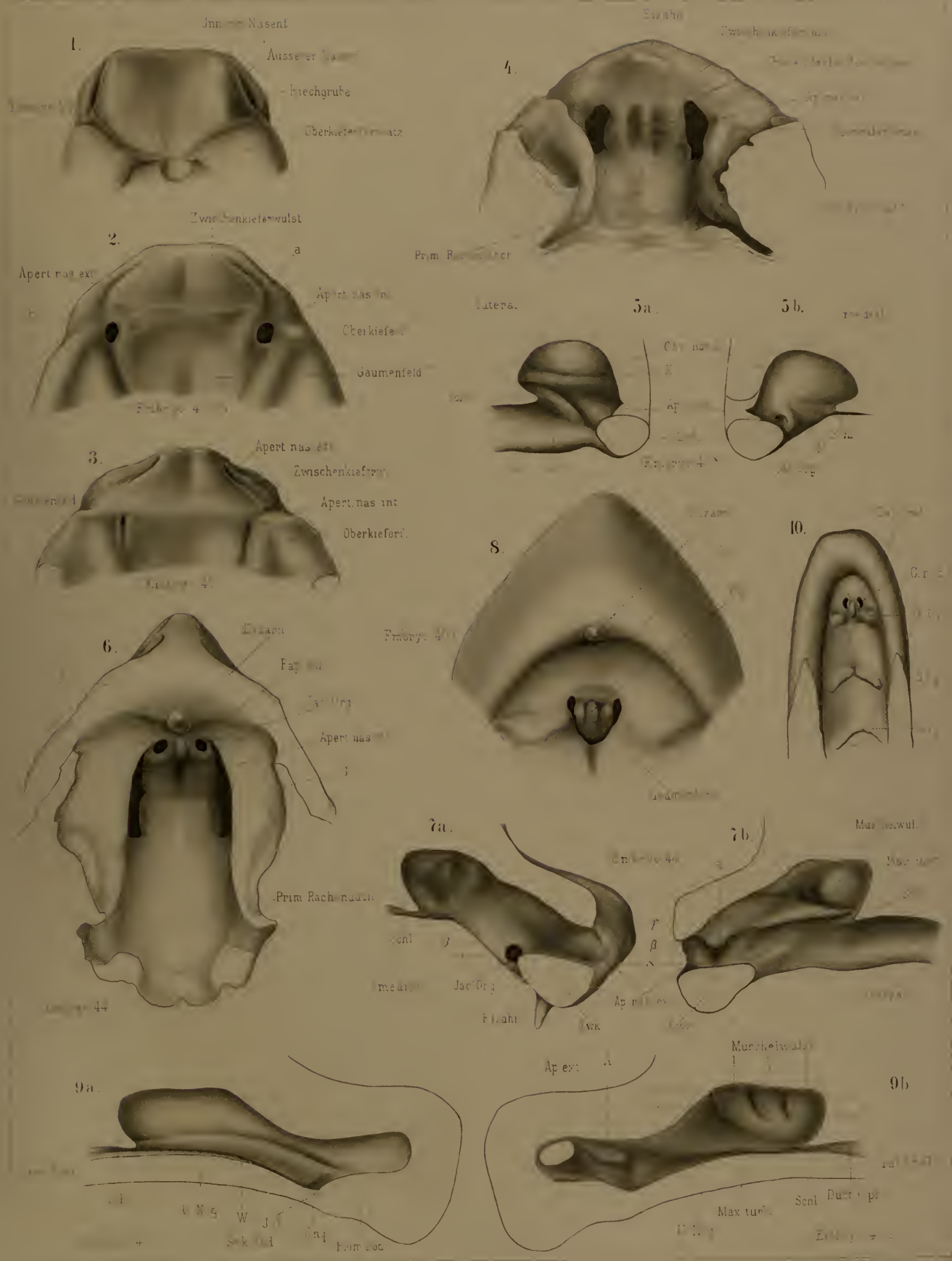
„ 7. Embryo 44. *A* Ansicht der medialen, *B* der lateralen Wand der Nasenhöhle nach einem Plattenmodell in 33-facher Vergrösserung. Die Linien α, β, γ geben die Lage der in Textfigur 8, p. 464 dargestellten Schnitte an. Der primitive Boden der Nasenhöhle, dem Durchschnitt des Zwischenkiefers (*Zwk.*) entsprechend, ist bei der Verlängerung der Nasenhöhle zurückgeblieben. — An der lateralen Wand markirt sich deutlich die Anlage des Muschelwulstes; die einheitliche Falte *x* des Embryo 43* hat sich in die Anlage des Maxilloturbinale (*Max. turb.*) und den Wulst *a*, unter dem sich der Thränenkanal öffnet, gesondert.

„ 8. Embryo 46. Vorderstes Ende des Mundhöhlendaches nach einem Plattenmodell bei einer Vergrösserung von 33 : 1. Der scharf vorspringende Kieferrand (*K*) trägt an seiner rückwärts gekehrten Fläche den Eizahn. Der secundäre Gaumen hat sich unter Aussparung des Gaumenloches geschlossen. In der Tiefe des Gaumenloches erkennt man das vordere Ende der oralen Fläche des Septums als Anlage der Gaumenpapille (*Pap.*).

„ 9. Beuteljunges 47. *A* Ansicht der medialen, *B* der lateralen Wand der Nasenhöhle nach einem Plattenmodell. Vergr. 20 : 1. — Fig. *A*. *Schl.* Lamina terminalis. *W* unterer Randwulst des Septums, welcher dem medialen Rande der Apertura nasalis interna entspricht. *U. Nsg.* unterer Nasengang. *C. n. p.* Canalis naso-palatinus, in welchem bei *J. O.* die Lage der Oeffnung des Jacobson'schen Organes angedeutet ist. *Prim. Bod.* primärer, *Sec. Bod.* secundärer Boden der Nasenhöhle, die Grenze zwischen beiden giebt der Canalis naso-palatinus an. — Fig. *B*. Der Muschelwulst ist in drei, mit *1*, *2* und *3* bezeichnete Muschelanlagen gegliedert Die Linien α, β bezeichnen die Lage der in Textfigur 29, p. 514 abgebildeten Schnitte. *Ap. ext.* äusseres Nasenloch mit dem kurzen Atrium, dem zum Theil der Wulst *a* angehört. *U. Nsg.* unterer Nasengang. *Max. turb.* faltenartig gebildete untere Muschel. *Schl.* Lamina terminalis. *Duct. n. ph.* Nasenrachengang.

„ 10. Erwachsene *Echidna*. Ansicht des vorderen Endes des Mundhöhlendaches. *Pap. pal.* Gaumenpapille. *C. n. p.* Oeffnung des Canalis naso-palatinus. Gl_1, Gl_2, Gl_3 Gaumenleisten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Verl. v. Gustav Fischer in Jena

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XVI.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XVI.

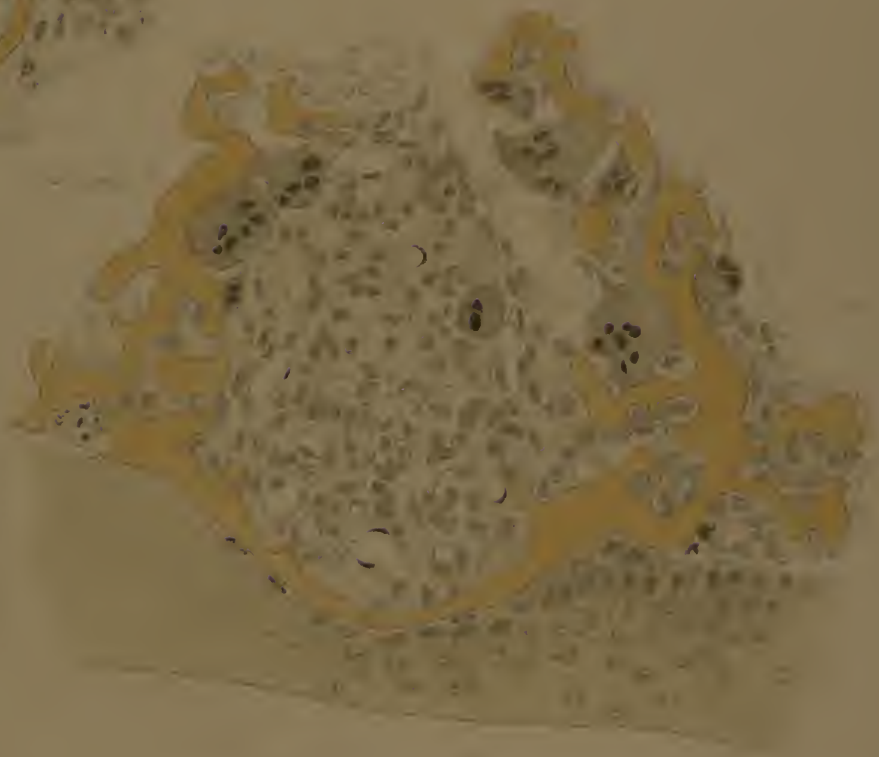
Fig. 1. Schnitt durch den Eizahn von Embryo 44. Hartsubstanz (*h*) gelblich angelegt, bei *a* durch Schrumpfung des Präparates gefaltet. Die Epithelscheide war am Präparat allenthalben abgehoben, mit *d* sind Reste ihrer Zellen bezeichnet, die an der Hartsubstanz haften blieben. *c* epithelartig der Innenfläche der Hartsubstanz angelagerte Zellen (Odontoblasten). Vergr. 500 : 1.

„ 2. Schnitt durch den Eizahn eines Embryos, der etwas älter ist, als der Embryo 45. Die gelblich angelegte Hartsubstanz umschliesst die Pulpa und wird ihrerseits von der Epithelscheide umgeben. Die oberflächlichsten, stark abgeplatteten Zellen der letzteren sind abgehoben. Vergl. auch Textfigur 31 *F*, p. 522. *b* Bindegewebszellen in Zügen angeordnet. *a* Odontoblasten. *g* Gewebslücken. Vergr. 700 : 1.

„ 3. Schnitt durch die Basis des Eizahnes von Embryo 46 an der Stelle, wo er die Epidermis durchbricht. *a* grosskernige Zellen der Pulpa. *c* Capillaren. *g* Gewebslücken. *s* Chromatinschollen. Vergr. 380 : 1.

„ 4. Schnitt durch die Verbindung des Eizahnes mit den Zwischenkieferknochen von Embryo 46. *sp* basaler Theil des Zahnes, der die beiden Ossa incisiva spangenartig verbindet. *a* Chromatinschollen und abgestorbene Zellen der Epidermis. *c* Capillaren. *R* Riesenzellen (Osteoklasten), die die Lösung des Zahnes vorbereiten. Vergr. 350 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena

Jahr/Year: 1897-1901

Band/Volume: 6_1

Autor(en)/Author(s): Seydel Otto

Artikel/Article: Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna 445-532