

Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus.

Studien zur Morphologie des Mittelohres und der benachbarten Kopfregion
der Wirbelthiere.

Von

Dr. Otto Bender,

Privatdocent für Anatomie in Heidelberg.

Mit Tafel XIX—XXVII und 22 Figuren im Text.

Folgenden Untersuchungen liegen Fragen zu Grunde, welche die vergleichende Morphologie des Mittelohres und der ihm entsprechenden Bezirke und Gebilde bei Fischen und Urodelen betreffen. Das Problem ist alt und hat in älterer und neuerer Zeit viele Autoren beschäftigt. Ganz neuerdings ist ihm in einer Reihe vortrefflicher ontogenetischer und vergleichend-anatomischer Untersuchungen wieder mehr Aufmerksamkeit geschenkt worden. Um dem Ziele näher zu kommen, musste ein möglichst zuverlässiger Weg betreten und weit ausgeholt werden. Für diesen Zweck schien die genaue Untersuchung der Schleimhautäste derjenigen Hirnnerven, in deren Bereich und Nachbarschaft sich das Paukenhöhlengebiet der Wirbelthiere erstreckt, einen Erfolg zu versprechen; technisch handelte es sich also darum, Verlauf und terminale Endausbreitung der für die Schleimhaut bestimmten sensiblen Aeste des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus durch die Wirbelthierreihe nach Möglichkeit zu bestimmen und abzugrenzen. Zugleich wurde der Wunsch rege, neben einer zusammenfassenden Beschreibung und Ableitung der Innervationsverhältnisse der Mundhöhle der Wirbelthiere eine möglichst vollständige Reihe von Abbildungen zu geben, um auf diese Weise für das Gebiet der Schleimhautäste genannter Hirnnerven eine Uebersicht zu schaffen, ähnlich, wie sie von RUGE (1896) für das motorische Gebiet des Facialis vorliegt. Wenn die Ausführung dieses Planes hier und da lückenhaft blieb, so liegt das in der Natur der sehr schwierigen, subtilen Untersuchungen begründet, für welche selbst ein selten reichhaltiges Material, wie es mir zur Verfügung stand, doch betreffs einzelner Species stets beschränkt, und für welche man in erhöhtem Maasse vom Conservirungszustand abhängig ist.

Genauer präcisirt, sah ich meine Aufgabe in erster Linie darin, die terminalen Endgebiete der Schleimhautnerven abzugrenzen und auf einander zu beziehen, und nur an die hierüber erhaltenen, als gesicherte Beobachtungsergebnisse angeführten Resultate wollte man den Maassstab der Kritik legen. Ursprung, eventuelle centrale Verbindungen und die feineren Componenten der Nerven mussten unberücksichtigt bleiben. Um hierfür ein Beispiel herauszugreifen, so ist mir wohl bekannt, dass es wahrscheinlich keinen Fisch giebt, bei welchem der Nervus palatinus keine Trigemini-Beimischung neben den Facialisfasern enthält. Dennoch wurden von diesem Aste nur die zum Facialis gehörigen und seine überwiegende Masse bildenden Antheile berücksichtigt, der Nerv als Facialisast besprochen und sein Endgebiet bei den niedersten bekannten Selachiern, den Notidaniden, als annähernd primordial und damit als Ausgangspunkt für höhere Formen verwendet. Nur so schien mir eine gemeinsame Besprechung und Vergleichung der Schleimhautnerven und ihrer Endgebiete Vortheil zu gewähren. Dass die Natur dieses Astes noch keineswegs ganz geklärt ist, dass neben dem Lobus vagi der von ihm an Charakter vielleicht verschiedene Lobus trigemini diesen und anderen Nervenästen Fasern sendet, die zum Theil höheren Vertebraten ganz fehlen, dass es überhaupt noch ein Problem ist, wie im Einzelnen die segmentale Eintheilung der Hirnnerven der landlebenden Wirbelthiere auf diejenige der Fische und Urodelen zu übertragen sei, musste an dieser Stelle ausser Acht bleiben.

In vorliegender Untersuchung wurde besonders auf die schwierigeren dorsalen und lateralen Mundhöhlenpartien geachtet, während die ventralen, welche leichter zu bestimmen und daher in ihren Innervationsverhältnissen besser bekannt sind, mehr cursorisch behandelt wurden. Das Interesse concentrirte sich auf die Gegend, in welcher die Paukenhöhle auftritt; deren Gebiet hoffte ich durch das eingehende

Studium der Rami pharyngei genauer zu umgrenzen. Einer dieser Nerven ist in seiner Bedeutung für die Phylogense des Mittelohres bereits erkannt worden; vornehmlich GAUPP (1888, 1898, 1900, 1904, 1905) hat mehrfach nach eigenen Untersuchungen und den Arbeiten von VERSLUYS (1898, 1903) und DRÜNER (1902, 1903 und 1904) auf die bedeutsame Rolle hingewiesen, welche der Chorda tympani in der vergleichenden Betrachtung des Mittelohres zukommt. Und doch ist die Chorda tympani kein eigentlicher Paukennerv, sie durchzieht die Paukenhöhle nur in ausserordentlich wechselnder Weise, innervirt sie aber niemals. Es mussten also noch andere Kriterien, Herkunft und Verbreitung der für die Paukenschleimhaut selbst bestimmten Nerven herangezogen werden, und es war festzustellen, bei welchen Vertebraten sich die Homologa dieser Nerven in primitivster Anordnung finden. Den Schlüssel zum Verständniss der Paukennerven und damit des Paukengebietes glaube ich in den Innervationsverhältnissen der Selachier gefunden zu haben, die sich zwar auch schon von dem postulirten Urzustand etwas entfernt haben, denselben aber noch deutlich erkennen lassen. Ich halte die bisher in ihren Einzelheiten unbekannte Innervation der Mundhöhle der Selachier für weit primitiver als die der Urodelen, welchen DRÜNER gelegentlich (1904) den Vorzug gab.

Rostral wurde der Bereich des Ramus palatinus abgegrenzt und sein alternirendes Verhalten zu den Trigeminasästen festgelegt, caudal fanden die Schleimhautäste des Vagus Berücksichtigung. Die hintere Grenze der untersuchten Schleimhautpartien bildet bei Fischen und Urodelen der Pharyngeus des dritten Vagusastes, bei terrestren Wirbelthieren der Ramus laryngeus superior.

Eine umfassende vergleichende Untersuchung über die Endgebiete der Schleimhautnerven der Wirbelthiere wird neben interessanten zootomischen Ergebnissen unter Umständen wichtige Homologien enthüllen und ein Eingehen auf eine grosse Zahl stammesgeschichtlicher Fragen nahelegen. So finden sich in folgenden neben der Besprechung des Paukengebietes gelegentlich phylogenetische Erörterungen über den schalleitenden Apparat, das Kiefergelenk der Mammalier und Nonmammalier, über die Entstehung der Deckknochen, des secundären Gaumens, über den Verbleib des primordiales Rachendaches und andere Betrachtungen, welche am Schluss kurz zusammengefasst werden sollen. Diese über die oben präcisirte Fragestellung hinausgehenden allgemeinen Erörterungen tragen nur den Charakter vorläufiger Mittheilung, ein intensiveres Eingehen bleibt späteren Arbeiten vorbehalten, in welchen die hier aufgestellten, auf vergleichendem Wege gewonnenen Hypothesen auch durch das Studium der Ontogenese nachgeprüft werden sollen. Diese musste hier zunächst unberücksichtigt bleiben. Ebenso wurde die Frage nach dem Musculus stapedius nicht berührt.

Die Rami pharyngei der Fische waren bereits den älteren Autoren¹⁾ seit STANNIUS (1849) bekannt, aber erst VAN WIJHE (1882) wies eingehender nach, dass sich die Schleimhautnerven der Fische auf die Rami pharyngei, prae- und posttrematici vertheilen: OSBORN's und STRONG's (1895) Ergebnisse bei Urodelen stehen hiermit im Einklang. Es musste also eine vollständige Präparation aller Zweige der 3 Hirnnerven bei den Fischen und ihrer bei den höheren Formen entsprechenden Bahnen ausgeführt werden. Die Untersuchung der Nervenwurzeln und centralen Verbindungen unterblieb, wie erwähnt, theils wegen mangelhafter Conservirung gerade dieser centralen Partien, theils weil die Hineinziehung auch dieser Verhältnisse die Untersuchung allzusehr complicirt hätte.

Während die Endausbreitung der Pharyngei der Selachier, Crossopterygier und Dipnoer noch so gut wie unbekannt war, konnte ich bei Urodelen vielfach nur DRÜNER's Angaben bestätigen. Immerhin hat DRÜNER eine Abgrenzung der einzelnen Pharyngei und Zurückführung auf die Selachiernerven nicht versucht; hierdurch und durch Abbildungen konnte zu einer gewissen Vervollständigung jener exacten

1) Die diesbezüglichen Arbeiten von MARSHALL und SPENCER, JACKSON und CLARKE u. a. sind im beschreibenden Theil angeführt.

Untersuchungen beigetragen werden. Bezüglich der Anuren war mir GAUPP's Beschreibung von grossem Werth, und man wird in der Abbildung der Mundhöhle von *Rana mugiens* hinsichtlich des Nervus palatinus und Nervus maxillaris trigemini eine grosse Uebereinstimmung mit der Fig. 39 in GAUPP's Anatomie des Frosches (1897) bemerken; doch fehlten bisher genauere Angaben über die Schleimhautnerven der Pauke und der hinter ihr gelegenen Rachengegend. VERSLUYS (1898, 1903) hat die Ohrsphäre der Rhyngocephalen und Lacertilier bereits sehr eingehend geschildert, Befunde, welche hier die Untersuchung ausserordentlich erleichterten und vollauf bestätigt wurden. Für die hier gestellte specielle Aufgabe liessen sich in mancher Beziehung noch neue Einzelheiten beibringen, die die Verzweigung des Palatinus und der anderen Paukenerven betreffen. Fügt man noch die Arbeiten von STANNIUS (1849) und J. G. FISCHER (1852) und gelegentliche Notizen älterer Autoren hinzu, die jedoch in Ermangelung einer verfeinerten Technik über eine gewisse Grenze in der Präparation nicht hinauskommen konnten, so ist die Literatur über den hier interessirenden Gegenstand bereits zusammengestellt. Ein unentbehrliches Hilfsmittel waren mir ferner die vortrefflichen Referate GAUPP's (1898, 1900, 1904) und M. FÜRBRINGER's Abhandlung über die Abstammung der Säugetiere (1904), welche in umfassender Weise alle hierher gehörigen Fragen erörtern und jeden neuen Untersucher auf diesem weiten Arbeitsfeld die vielen noch nicht betretenen Wege weisen, auf welchen er dem Ziele näher kommen kann. Die sonstige umfangreiche Literatur wurde jeweils nach Bedarf herangezogen.

Das der Untersuchung zu Grunde gelegte Material umfasst alle für vergleichend-anatomische Betrachtung wichtigeren Arten und bestand aus:

I. Fische.

1. Selachier.

a) Squaliden:

Heptanchus cinereus

Centrophorus granulosus

Acanthias blainv. (Embryonen).

b) Rajiden:

Raja eglanteria.

Trygon pastinaca.

2. Crossopterygier.

Polypterus bichir

P. palmas.

3. Dipnoer.

Ceratodus forsteri.

II. Amphibien.

1. Urodelen.

a) Perennibranchiaten:

Menobranchnus lateralis.

b) Derotremen:

Menopoma alleghaniense

Cryptobranchnus japonicus.

2. Anuren.

Rana mugiens

Rana catesbyana.

III. Reptilien.

1. Chelonier.

Trionyx ferox

Clemmys caspica

Testudo elegans.

2. Rhyngocephalier.

Hatteria punctata.

3. Lacertilier.

Gecko verticillatus

Uroplates fimbriatus.

4. Crocodilier.

Alligator sclerops.

IV. Vögel.

Anser domesticus

Anas boschas.

V. Säugethiere.

1. Monotremen.

Ornithorhynchus paradoxus

Echidna hystrix.

2. Marsupialier.

Petrogale xanthopus.

3. Homo sapiens (9- und 10-monatiger Embryo).

Von allen Arten wurden mindestens 2 Exemplare untersucht, so dass ich hoffen kann, dass wesentliche Irrthümer vermieden wurden. Mit wenigen Ausnahmen ist das Material Eigenthum meines hochverehrten Chefs, Herrn Geheimrath M. FÜRBRINGER, welchem ich für seine grosse Freigebigkeit, die vielseitige Anregung und das Interesse, welches er meinen Arbeiten stets entgegenbrachte, aufrichtigen und wärmsten Dank sage. Herrn Prof. R. SEMON bin ich für die Benutzung eines sehr wesentlichen Theiles des Materials, nämlich mehrerer Exemplare von *Ceratodus forsteri*, *Ornithorhynchus paradoxus*, *Echidna hystrix* und *Petrogale xanthopus* zu grossem Dank verpflichtet, desgleichen den Herren Proff. GÖPPERT und BRAUS für das freundlichst zur Verfügung gestellte Selachier- und Vögelmaterial.

Die Präparationen wurden mit Hülfe der BRAUS-DRÜNER'schen binocularen Präparirlupe vorgenommen, bei kleineren Thieren unter Wasser; ein kürzlich von mir beschriebener einfacher Beleuchtungsapparat¹⁾ ermöglichte das Arbeiten auch bei Lampenlicht. In wenigen Fällen versuchte ich, die Schleimhautnerven nach M. NUSSBAUM's Methode²⁾ durch Anwendung von 2-proc. Essigsäure und nachfolgender 0,1-proc. Osmiumsäure darzustellen. Die Schwärzung der Markscheiden gelingt aber anscheinend nur an frisch conservirtem Material, und man spart dadurch nicht an Zeit und Mühe, da die Präparation vorhergehen muss. Nur an einem gerade aus Neapel geschickten, in MÜLLER'scher Flüssigkeit fixirten *Trygon*-Kopf erzielte ich eine deutliche Darstellung der Schleimhautnerven bis in ihre kleinsten Verzweigungen, welche das Zeichnen allerdings sehr erleichterte, indem die meist nur bei 20—30-facher Vergrösserung sichtbaren Endästchen nun mit blossem Auge erkennbar waren.

Die Abbildungen fertigte ich mit Hülfe von Herrn A. VIERLING, dem Präparator für mikroskopische Anatomie des Instituts, an; für seine unentbehrliche Unterstützung und manche künstlerische Anregung schulde ich ihm vielen Dank. Wegen der Subtilität der wichtigsten Einzelheiten wurde durchschnittlich eine doppelte Vergrösserung nothwendig. Da das Hauptaugenmerk auf die terminale Ausbreitung der Nerven gelenkt werden sollte, erfolgte die Eintragung derselben in das intacte Schleimhautrelief, um so eine Auffindung derselben möglichst zu erleichtern. Die Schleimhaut ist also überall durchsichtig gedacht; durch Knochen verdeckte Nervenstrecken sind allgemein punktirt angegeben. Die Wiedergabe ist möglichst naturgetreu; ein Schematisiren in Kleinigkeiten liess sich allerdings nicht ganz vermeiden.

Beschreibender Theil.

I. Fische.

1. Selachier.

a) Squaliden.

Heptanchus cinereus (Taf. XIX, Fig. 1). Zuvörderst sei hervorgehoben, dass ich weder bei *Heptanchus* noch den folgenden von mir untersuchten Selachiern eine Betheiligung des Nervus trigeminus an der Innervation der Mundschleimhaut finden konnte. Die Angaben von STANNIUS und GEGENBAUR (1871, *Hexanchus*) über diesen Punkt sind nicht eindeutig; letzterer spricht (1872, p. 286) allerdings von Zweigen des zweiten und dritten Trigeminiastes zur Wand der Schlundhöhle, doch geht daraus nicht deutlich hervor, ob es sich wirklich um Schleimhautäste handelt. Der Nerv wird hier aus diesem Grunde nur gelegentlich Erwähnung finden und ist auch in den Abbildungen, soweit diese die Selachier betreffen, weggelassen worden.

1) Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikrosk. u. mikrosk. Technik, Bd. XXIII, 1906, p. 35—38.

2) Nerv und Muskel, in: Verhandl. d. Anat. Gesellschaft, 1894. Gesprächsweise erfuhr ich von Herrn Prof. M. NUSSBAUM, dass sich seine Methode nur an frischem Material mit Erfolg anwenden lässt, und erklärt sich so mein Misserfolg.

a) Nervus facialis.

Gleich nach Austritt aus dem Schädel bildet der Facialis eine gangliöse Anschwellung, aus welcher der Ramus anterior s. palatinus medial von der Schädelwand und lateral von den Trigeminasästen vor- und abwärts zieht. Etwa 1 cm hinter dem Palato-Basalgelenk erreicht er die Schleimhaut und theilt sich sofort strahlenförmig in eine grosse Anzahl von Aesten. Einige feinere Fäden sondern sich bereits vorher vom Stamm des Palatinus ab und erreichen getrennt die Schleimhautgegend zwischen genanntem Gelenk und der vorderen Spritzlochwand; einer derselben versorgt die rudimentäre Spritzlochkieme. Die grösseren Zweige divergiren vor-, ab- und rückwärts und innerviren den gesammten Schleimhautbezirk, welcher sich dorso-ventral von der Austrittsstelle des Nerven zur Schleimhaut bis zu dem Zahnrand des Palatinus, rostro-caudal von der Medianlinie des Processus palatinus bis zum Mundwinkel und bis zum vorderen Spritzlochrand ausdehnt. Der Nerv beherrscht rostral also auch noch den Schleimhautbereich, welcher die zwischen Basalecke und Palatoquadrat ausgespannte derbe Membran bedeckt; ein caudaler Zweig umgreift das Kiefergelenk und gelangt in die ventrale Hälfte der Mundhöhle, wo er sich über dem Hinterende der Innenfläche des Unterkiefers verbreitet.

Verbindungen mit dem Oberkieferast des Trigemini waren nirgends nachzuweisen. Ueberall blieben die feinen Endverzweigungen beider Nerven durch den palatinalen Knorpel getrennt. Der Nervus palatinus beherrscht also vollständig und ausschliesslich den Theil des Mundhöhlendaches, der vom primordialen Oberkiefer gebildet wird.

Die caudalsten Zweige zur Vorderwand des Spritzloches und zur Innenseite des Unterkiefers sind von Wichtigkeit für die Vergleichung des Palatinus mit anderen Schleimhautnerven; sie stellen die sensiblen Elemente eines prätematischen oder präspiracularen Astes dar, wie sie GEGENBAUR¹⁾ bei *Hexanchus*, JACKSON und CLARKE²⁾ bei *Echinorhinus*, MARSHALL und SPENCER³⁾ bei *Scyllium*, RUGE⁴⁾ für andere Haie angegeben haben. JACKSON und CLARKE beschreiben 2—3 feine Fädchen, welche sich proximal vom Palatinus ablösen und zwischen den rudimentären Radii branchiostegi und der Schleimhaut der vorderen Spritzlochwand enden. Bei *Scyllium* erreicht der präspiracularer Zweig fast die Stärke des Palatinusstammes selbst. Die mehr oder minder starke Ausbildung dieses Palatinusastes wurde von GEGENBAUR auf die Grösse des Spritzloches und der ihm zugehörigen Kiemenblättchenreihe zurückgeführt. RUGE legt dem R. praespiracularis der Haie grössere Selbständigkeit bei, die der Ast bei Haien mit ansehnlichem Spritzloch gewiss auch besitzt, und deutet an, dass dessen Homologon bei höheren Vertebraten entweder mit dem Spritzlochkanal verschwunden oder in Verbindungen des Palatinus mit pharyngealen Elementen des Glossopharyngeus zu finden sei. Die Angaben STANNIUS⁵⁾ decken sich mit denjenigen späterer Autoren; von besonderem Interesse ist seine Beschreibung (p. 57) eines Palatinusastes von *Spinax*, der auch in das ventrale Gebiet zwischen Zungenbein und Unterkiefer vordringe und sogar die ventrale Mittellinie erreiche. Dieser Befund, welchen ich bei *Spinax* bestätigen kann, und welcher sich mit einer gewissen Beschränkung bei *Heptanchus* und unten bei *Centrophorus* wiederfindet, gewinnt im Vergleich mit den Schleimhautnerven des Glossopharyngeus und Vagus der Selachier an Bedeutung, da er zeigt, dass wir in diesen Palatinuszweigen zum vorderen Spritzlochrand und Unterkiefer die Schleimhautnerven eines prätematischen Facialisastes

1) C. GEGENBAUR, Ueber die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels. Jen. Zeitschr., Bd. VI, 1871.

2) JACKSON and CLARKE, The brain and cranial nerves of *Echinorhinus spinosus* etc. Journ. Anat. Physiol. London, 1876.

3) MARSHALL and SPENCER, Observations of the cranial nerves of *Scyllium*. Quarterly Journ. microsc. Science London, 1881.

4) G. RUGE, Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren. Festschr. für C. GEGENBAUR, Bd. III, 1896.

5) STANNIUS, Das peripherische Nervensystem der Fische, Rostock 1849.

vor uns haben. Den Beweis hierfür erbringt nicht nur ihre prärematische Lage, sondern ihr Eindringen in die ventrale Sphäre, denn die typischen Rami pharyngei anderer Hirnnerven überschreiten nie die seitliche Mittellinie, d. h. eine Linie, welche dorsale und ventrale Körperhälften in gleichen Höhen von einander trennen würde, wie weiter unten gezeigt werden wird.

Die Auffassung des Nervus palatinus als einer Combination von Ramus pharyngeus dorsalis und Ramus praetrematicus lässt sich durch die ganze Wirbelthierreihe begründen. Dass er ein rein sensibler Nerv ohne motorische Beimengung ist, erhellt aus seinem Endgebiet.

Der Ramus posterior des Facialis wendet sich nach hinten, bis er die dorsale vordere Kante des Hyomandibulare etwa in dessen Mitte erreicht, und zieht längs derselben abwärts. Im weiteren Verlauf

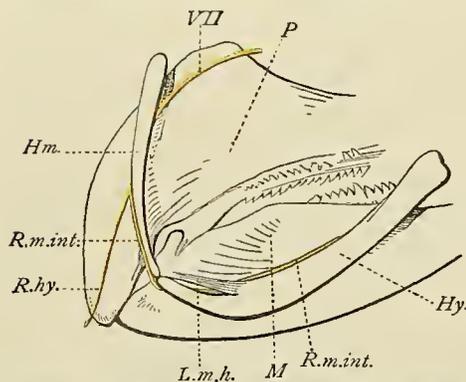


Fig. 1. Kiefer und Hyoidbogen von *Heptanchus*. Linke Seite von innen. P Palatoquadrat; M Mandibel; Hm. Hyomandibulare; Hy. Hyoid; L.m.h. Ligamentum mandibulo-hyoideum internum; VII Facialis; R.m.int. Ramus mandibularis internus; R.h. Ramus hyoideus. (Zum Theil unter Benutzung einer Zeichnung von GADOW.)

kommt der Nervenstamm mehr und mehr an die äussere, dann hintere Seite des distalen Knorpelendes zu liegen, kreuzt das Hyomandibulare also an seiner Aussenseite (vergl. Textfig. 1). An der Stelle, an welcher der Stamm das Hyomandibulare wieder verlässt, etwa $1\frac{1}{2}$ cm oberhalb des Kiefergelenkes, zweigt sich der starke Ramus mandibularis internus (Chorda tympani höherer Formen) ab und verläuft, dem Hyoidbogen weiterhin eng angeschmiegt, ventralwärts. Er passirt dabei nahe an dem lateralen Kiefergelenk vorbei, welches nach GEGENBAUR¹⁾ das ursprünglichere ist; dieses liegt lateral, die Verbindung zwischen den beiden Hyoidbogen theilen medial vom Nerven. Das mediale Kiefergelenk liegt erheblich caudal und wird in Folge dessen zu einem Vergleich mit der Quadrato-Mandibularverbindung höherer Formen nicht herangezogen werden können.

Gleich darauf biegt der Nerv nach vorn um und tritt durch den sehr engen Spalt zwischen dem Unterkieferknorpel und dem dorsalen Ende des Hyoides, an der Aussenseite des von GADOW²⁾ als Ligamentum mandibulo-hyoideum internum bezeichneten Bandes in die Schleimhauttasche zwischen beiden ventralen Bogentheilen, in welchen er sich bis zur Symphyse verzweigt. Zieht man beide Bögen auseinander, so sieht man, dass der Nerv bis zur Hyoidcopula dem Zungenbein dicht angelagert bleibt, also um die ganze Spaltbreite von der Mandibel entfernt ist; er entsendet zahlreiche Zweige zur Schleimhaut am Vorderrande des Hyoides, der Hyoidcopula, der Hyomandibulartasche und Innenseite der Mandibel bis zum Zahnrand.

Der Ramus mandibularis internus verzweigt sich also nur im ventralen Gebiet; vor Passage des Kiefergelenkes giebt er keine Aeste ab. Ueber dem caudalen Unterkiefertheil findet sich noch ein Ast des Palatinus, der Rest eines vor Obliteration der ersten Schlundspalte weiter rostral ausgedehnten R. praetrematicus.

Anastomosen mit dem Unterkieferast des Trigeminus wurden nicht beobachtet, wie überhaupt keinerlei Betheiligung des Quintus an der Innervation der Mundhöhlenscheimhaut nachzuweisen war, wie bereits

1) C. GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Heft, 1872. Das Kopfskelet der Selachier.

2) H. GADOW, On the modifications of the first and second visceral arches etc. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Vol. CLXXIX, 1888.

erwähnt wurde. Diese an ausgebildeten Selachiern erhobene Thatsache deckt sich auch mit VAN WIJHE's¹⁾ u. A. entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen, nach welchen dem Trigeminus der Selachier ein Ramus praetrematicus und R. pharyngeus fehlt.

b) N. glossopharyngeus.

Der Ramus pharyngeus des neunten Hirnnerven löst sich aus dem Ganglion des Stammes ab und nimmt sofort die Richtung zur Schleimhaut hinter dem Dorsalende des Hyomandibulare. Dieser kräftigste Pharyngeus der Vagusgruppe tritt vorwärts auf die Medianseite des genannten Knorpels und geht hier eine für alle Pharyngei typische Theilung in ein dorsal bleibendes und ein ventral auf dem Visceralbogen abwärts steigendes Fädchen ein. Das stärkere dorsale Aestchen setzt die Richtung des Stämmchens nach vorn fort, zieht nahe über dem oberen Spritzlochrand hin, welchem er feinste Fäden sendet, und gelangt unter reicher Verzweigung bis zur Medianlinie des Mundhöhlendaches und seitwärts bis zum Rande der Basalecke. Der Pharyngeus IX. greift dorsal also weit über die Austrittsstelle des Palatinus hinaus; einzelne der lateralen Zweige scheinen mit diesem Facialisast, einzelne der medialen mit solchen der anderen Seite in Verbindung zu stehen, kommen ihnen jedenfalls sehr nahe.

Das auf der Medialseite des Hyomandibulare herabziehende Fädchen ist bei *Heptanchus* sehr dünn; es versorgt die Schleimhaut an der Hinterwand des Spritzloches und auch den Knorpel und ist bis in die Nähe seiner Verbindung mit dem ventralen Bogenstück zu verfolgen. Der Pharyngeus IX. umfasst also das Spritzloch zwingenförmig von oben und hinten, während die vordere und untere Umrahmung dem Palatinus (R. pharyngeus dorsalis + R. praetrem. VII.) angehört. Bei einem Exemplar zeigte sich eine Varietät dergestalt, dass sich ausser diesem Pharyngeus noch ein zweites Schleimhautästchen vom Ramus posttrematicus zur Gegend hinter dem Hyomandibulare und weiter dorsal zum Rachendach fand.

Der vordere und hintere Schlundspaltenzweig des Glossopharyngeus sind in ihrem Abgang und Verlauf bekannt; beide liegen im Dorsalbereich mehr der äusseren, hinteren Kante des betreffenden Visceralbogens an und betheiligen sich hier nur in sehr geringem Maasse an der Innervation der Schleimhaut. Erst in Höhe des oberen Ansatzes der Musculi adductores arc. visc. gewinnen beide mehr die Innenseite ihres Bogens und übernehmen deren Nervenversorgung bis zur ventralen Mittellinie. Der sensible Antheil des Praetrematicus erschöpft sich fast ganz längs der hinteren Kante des Hyoids bis zu dessen Insertion an der Copula, auf und neben welcher er sein Ende findet.

Die posttrematischen Aeste, wesentlich stärker, geben der Schleimhaut am Vorderrande des ersten Kiemenbogens, welche sie vom oberen Rande des mittleren Bogenbeugers an erreichen, zahlreiche feine Zweige und endigen hinter und neben der Hyoidcopula mit noch ansehnlichen Endästen (vergl. Textfig. 2). Ursprung, Verlauf und Endgebiet dieses Nerven legen einen Vergleich mit dem Ramus lingualis IX. höherer Vertebraten nahe.

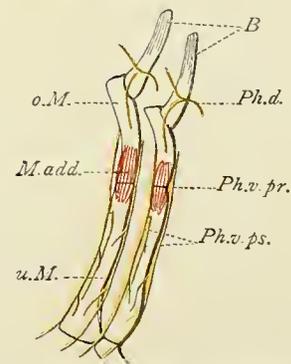


Fig. 2. Zwei Kiemenbögen eines Haies. Innenansicht. Schematische Darstellung der Musculi adductores arc. visc. und der Schleimhautnerven. B Basale; o.M. u.M. oberes, unteres Mittelstück; M.add. Musculus adductor arcuum visceralium; Ph.d. Ramus pharyngeus dorsalis; Ph.v. Ramus pharyngeus ventralis; pr. prä-trematisch; ps. posttrematisch. (Zum Theil unter Benutzung einer Zeichnung von GEGENBAUR.)

1) J. W. VAN WIJHE, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. K. Akad. d. Wiss. in Amsterdam, 1882, p. 39.

c) N. vagus.

Die entsprechenden Zweige der Vagusäste sondern sich in gleicher Weise, nachdem sie, bis dahin vereinigt, die Spitzen ihrer zugehörigen Kiemenspalten erreicht haben. In Lage und Ausbreitung stimmen die Schleimhautnerven der Rr. prae- und postrematici mit denjenigen der Glossopharyngeusäste überein, nur sei auch für sie hervorgehoben, dass sie sich stets vorwiegend von der ventralen Hälfte der Bögen und am Boden des Pharynx verzweigen und weiter dorsal das beschriebene alternirende Verhalten zu den oberen selbständigen Pharyngei beibehalten. Der Schleimhautüberzug eines jeden Kiemenbogens erhält also seine Innervation von jeweils 3 Stämmchen: der R. postrematicus¹⁾ und der praetrematicus des folgenden Vagusastes treten zu beiden Seiten des erwähnten kleinen Muskels zur Schleimhaut der unteren Hälfte, während längs des dorsalen End- und Mittelstückes der obere Schleimhautast sich zwischen sie herabsenkt, um in Höhe des Muskels sein Ende zu finden (Textfig. 2).

Der Pharyngeus des ersten Vagusastes zieht quer über die Aussenseite der beiden Musculi interarcuales in der Richtung auf die Dorsalspitze der zweiten Kiemenpalte, schlingt sich dann um den unteren Rand des untersten (Ia_{III} von VETTER)²⁾ wieder nach vorn und innen, um zwischen den dorsalen Endgliedern des ersten und zweiten Kiemenbogens zur Schleimhaut durchzutreten. Gleich dem Glossopharyngeusast zieht er vorwärts auf die Medialseite des vor ihm liegenden Endgliedes und gabelt sich in zwei Endäste, deren einer vorwiegend dorsal und etwas rostral bis zur Mittellinie des Mundhöhlendaches sich verbreitet, während der andere auf dem dorsalen End- und Mittelglied des ersten Kiemenbogens abwärts steigt und die Schleimhaut bis zum mittleren Bogenbeuger versorgt. Auch dieser Schleimhautast erstreckt sich nicht bis in die ventrale Hälfte der Pharynxwand.

Die caudal folgenden Vagusäste wiederholen das Verhalten des ersten in unveränderter Weise. Hierfür mag ein nochmaliger Hinweis auf Taf. XIX, Fig. 1 und Textfig. 2 genügen.

Centrophorus granulatus (Taf. XX, Fig. 1). Bezüglich des fünften Hirnnerven gilt das bei *Heptanchus* Gesagte auch hier; ausserdem wird der Nerv gelegentlich noch Erwähnung finden.

a) N. facialis.

Der Facialisstamm dieses primitiven Spinaciden theilt sich bereits innerhalb der Schädelwand. Aus einer gangliösen Anschwellung treten der Ramus palatinus nach vorn und abwärts, der Ramus praespiracularis nach aussen, etwas nach hinten und oben, der Ramus hyomandibularis nach hinten durch je einen gesonderten Knorpelkanal aus.

Ersterer bleibt lange im Knorpel eingeschlossen, bis er hinter und über der Palato-Basalverbindung die Seitenfläche des Schädels gewinnt und hinter dem Gelenk, vom lateral vorspringenden Rande der sehr breiten Basalplatte überdacht, zu seinem Schleimhautgebiet gelangt. Rostral, ventral und caudal divergirend, verbreitet sich der Nerv in den gleichen Schleimhautpartien über dem Processus palatinus, wie bei *Heptanchus*; seine Endäste gehen ein reiches Anastomosennetz längs des Zahnrandes des primordialen Oberkiefers ein. Ein starker Zweig wendet sich caudal und abwärts, schlingt sich im Bogen vor dem kräftigen Ligamentum quadrato-mandibulare internum (GADOW) um den Mundwinkel herum zur Innenfläche des Gelenkes der Mandibel. Der Ast ist bei *Centrophorus* kräftiger als bei *Heptanchus*, bildet im Bereich des Gelenkes eine Schlinge und entsendet zahlreiche Zweige zur Schleimhautüberkleidung des Quadrattheiles,

1) Gemeint ist natürlich nur der pharyngeale Antheil dieser Aeste.

2) B. VETTER, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefern-musculatur der Fische. Jen. Zeitschr., 1874.

des Gelenkes und Gelenkfortsatzes des Unterkiefers. Diese letzten Ausläufer verbreiten sich bis in die Nähe der proximalsten Seitenzweige des R. mandibularis internus des Facialis; Anastomosen zwischen beiden konnte ich trotz dessen nicht nachweisen.

Hinter dem Lig. quadrato-mandibulare internum erscheint der durch einen eigenen Kanal ausgetretene, selbständige R. praespiracularis und verzweigt sich, oben bedeckt vom grossen M. constrictor superficialis dorsalis I., an der vorderen und unteren Umrandung des Spritzloches, ohne sich aber weiter ventralwärts zu erstrecken. Dieser Ast ist bei *Centrophorus*, entsprechend seinem grösseren Spritzlochkanal und einer bedeutenderen Kieme daselbst, wesentlich stärker ausgebildet, als bei dem Notidaniden. Zusammen mit den die ventrale Hälfte des Kieferbogens erreichenden Palatinuszweigen ist er den prätre-matischen sensiblen Fasern anderer Kiemernerven zu vergleichen.

Der hintere Hauptstamm des Facialis zieht bis zur Befestigungsstelle des Hyomandibulare am Schädel nach hinten, dann längs der Aussenseite des breiten Knorpelstabes abwärts. Allmählich nähert er sich mehr der Hinterkante des als Kieferstiel fungirenden Knorpels und hat in Höhe von dessen Verbindung mit dem Quadrato-Mandibulargelenk die Aussenseite des Hyomandibulare vollständig gekreuzt. Ueber dem distalen Knorpelende zweigt sich der dicke Ramus mandibularis internus ab und durchsetzt sofort, ventral und medial vom Kiefergelenk, über dem Ligamentum mandibulo-hyoideum internum, nach vorn den engen Spalt zwischen dorsalem Hyoidende und Unterkiefer (Textfig. 3). Sein Endgebiet ist die Schleimhauttasche zwischen genannten ventralen Bögenstücken, welche er, abgesehen von dem kleinen Antheil des Palatinus, vollständig beherrscht. Der Nerv verläuft ziemlich in der Mitte der Tasche, ist anfänglich keiner der beiden Knorpelspannen mehr genähert, weiter distal liegt er der Innenseite der Mandibel näher.

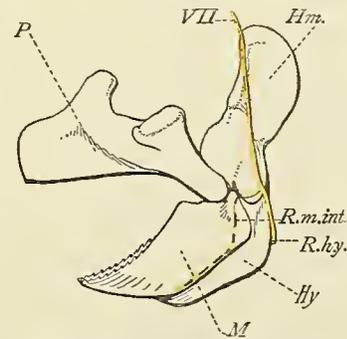


Fig. 3. Kiefer- und Hyoidbogen von *Centrophorus*. Linke Seite von aussen. P. Palatoquadrat; M. Mandibel; Hm. Hyomandibulare; Hy. Hyoid; VII Facialis; R.m.int. Ramus mandibularis internus. Der durch die Mandibel verdeckte Theil dieses Nerven ist punktiert. (Zum Theil nach GEGENBAUR.)

Während dieser Facialisast also bei *Heptanchus* dem Hyoidbogen fast bis zu Ende angeschlossen bleibt und zu dem amphistyl [HUXLEY¹⁾] befestigten Kieferbogen, speciell zum Kiefergelenk nur in Folge der innigen Anlagerung beider Bogen in Beziehung tritt, bewahrt er bei dem hyostylen *Centrophorus* nur bis zum dorsalen Theil des Hyoidbogens seine alte Lage, gewinnt dann aber, offenbar unter dem Einfluss der partiellen Continuitätstrennung innerhalb des Hyoidbogens und der Function des Hyomandibulare als Kieferstiel, schon weiter proximal die Nähe des Kiefergelenkes und Unterkiefers. Als weitere Vorbedingung für diese Abänderung eines primitiven Zustandes wird der Verschluss des ventralen Theiles der ersten Schlundspalte angesehen werden müssen, wie weiter unten besprochen werden soll.

Weder vom zweiten noch vom dritten Trigeminasast liessen sich Zweige zur Mundschleimhaut verfolgen. Facialis- und Trigeminasäste sind überall durch den Ober- resp. Unterkieferknorpel von einander geschieden.

b) N. glossopharyngeus.

Die drei Zweige des Glossopharyngeus treten bereits getrennt aus dem Schädel aus. Der vordere Schlundspaltenast ist entsprechend dem breiten Hyoidbogen des *Centrophorus* besonders kräftig und

1) TH. HUXLEY, Contributions to morphology. On *Ceratodus forsteri* with observations on the classification of fishes. Proc. Zool. Soc. London, 1876.

theilt sich alsbald in seine Zweige, von denen der für die Schleimhaut bestimmte unterhalb der Verbindung beider Hyoidtheile ganz auf die Innenseite des Hyoides gelangt, auf welcher er sich bis zum Mundboden ausbreitet. Die Rami pharyngei des Posttrematicus durchbohren theils das distale Ende des dorsalen, theils das proximale des ventralen Mittelstückes, um so die Schleimhaut der unteren Bogentheile zu erreichen. Wieder verzweigen sich die pharyngealen Fasern dieser Nerven vorwiegend in der unteren Hälfte.

Der Pharyngeus dorsalis dringt hinter dem Hyomandibulare zur Mundhöhle, theilt sich wie bei *Heptanchus* in einen weit rostral ausschweifenden, auf der ganzen Basalplatte und am oberen Spritzlochrand sich verzweigenden Ast und einen feineren, der sich längs des Hyomandibulare und in der Hinterwand des Spirakels auflöst; über das distale Ende des Knorpels geht er nicht hinaus. Einige Male fand sich eine periphere Anastomose mit prätremaischen Zweigen des Glossopharyngeus.

c) N. vagus.

Die Vagusäste sind alle nach dem gleichen Plane angeordnet. Die Rami praetrematici theilen sich gewöhnlich schon am oberen Winkel der Kiemenspalten in zwei Aeste, von denen der stärkere, mehr hinten und aussen gelegen, die Kiemen versorgt, während der feinere, vor jenem verlaufend, am hinteren oberen Rande des mittleren Bogenbeugers die Schleimhautseite des Branchialbogens erreicht. Die posttrematischen verlaufen dagegen theilweise durch den Knorpel am Vorderrande des Muskels (Textfig. 2 und Taf. XX, Fig. 1); gewöhnlich wird entweder das untere Ende des dorsalen oder das obere des ventralen Mittelstückes durchsetzt. — Alle motorischen Zweige blieben unberücksichtigt.

Die dorsalen Schleimhautäste sind stets zwischen den oberen Endstücken der Kiemenbögen zu finden und gabeln sich gleichmässig auf dem vor ihnen gelegenen Basale in ein rostro-medial und ein auf dem betreffenden Bogen ventral verlaufendes Aestchen. Sie sind also den prätremaischen Schleimhautnerven desselben, den posttrematischen des vorhergehenden metameren Nerven benachbart; ihr Endgebiet ist immer medial und etwas rostral vom Haut-Muskelgebiet desselben Nerven gelegen.

Diese topographische Lage der drei Nervenäste, welche die Schleimhaut eines jeden Kiemenbogens versorgen, erklärt gewisse Reductionerscheinungen bei Amphibien, bei welchen, wie gezeigt werden soll, die Rückbildung des Kiemenkorbcs eine Verschmelzung der Rr. praetrematici mit den zugehörigen Pharyngei dorsalis zur Folge gehabt hat. In demselben Sinne kann eine kleine Varietät gedeutet werden, welche ich einmal bei *Centrophorus* fand. Der obere Schleimhautast des ersten Vagus setzte sich fast bis zum Mundhöhlenboden fort, gleichzeitig aber fehlten hier sensible Zweige des Praetrematicus X₁, der erst weiter ventral zur Schleimhaut gelangte, dessen Gebiet war also theilweise von dem nächstbenachbarten Pharyngeus dorsalis compensatorisch übernommen worden.

b) Rajiden.

Raja eglanteria (Taf. XXI, Fig. 1). Wie bei Squaliden, fehlt auch bei Rajiden jeder Anhaltspunkt, welcher auf eine Betheiligung des Trigemini an der Innervation der Mundhöhlenschleimhaut schliessen liesse. Der R. mandibularis int. V. ist überhaupt der schwächste Trigeminiast bei allen Plagiostomen (STANNIUS) und scheint lediglich motorische und für die Haut bestimmte sensible Fasern zu führen, wenigstens gelang es mir nie, Zweige bis zur Schleimhaut zu verfolgen. Die einzigen Stellen, von welchen Trigemini Fasern zur Mucosa gelangen könnten, wären der Mundwinkel und der Kieferrand. Alle hier abgehenden Zweige aber verlieren sich in der Haut des Mundwinkels und der Lippe, nur vereinzelte erreichen von der Aussenseite her die vorderste Zahnreihe. Ueberall trennt die Visceralspange, der Ober- resp. Unterkieferknorpel die Endäste des Facialis und Trigemini, indem erstere an der inneren Schleimhaut-

seite, letztere an der äusseren Hautseite bleiben. Auch STANNIUS und GEGENBAUR (1871) erwähnen dieses Verhalten des V. der Plagiostomen, speciell bei *Hexanchus*, und weisen diesen zwei nur den schmalen Schleimhautstreifen zwischen der vordersten Zahnreihe und der Lippenhaut zu, ohne jedoch auf Einzelheiten in der Verbreitung einzugehen.

Wenn man nun auch wegen der unbedeutenden, aber stets vorhandenen centralen Verbindung des Facialis mit dem Trigenimus eine Betheiligung des letzteren an der Versorgung der Mundschleimhaut der Plagiostomen nicht ganz abstreiten kann, so lassen doch die primitiven Zustände dieser Knorpelfische am ehesten einen sicheren Schluss über die Natur der Nervenfasern der Mundhöhlenschleimhaut zu. Primitiv ist vor allem der Mangel peripherer Anastomosen zwischen Palatinus und zweitem Trigenimusast, welche sich nach STANNIUS bei allen Ganoiden und Teleostiern finden; über derartige Verbindungen bei Selachiern vermag auch dieser Autor keine positiven Angaben zu machen. Diese einfachsten Innervationsverhältnisse dürfen also denjenigen höherer Formen zu Grunde gelegt werden; ob sie uns auch den unveränderten Urzustand vor Augen führen, oder schon aus einer Vereinfachung (Rückbildung eines Schleimhautgebietes des Trigenimus) hervorgegangen sind, bleibt noch unentschieden.

a) N. facialis.

Auch bei *Raja* findet die Theilung des Facialis innerhalb der Schädelwand statt. Der Palatinus erscheint nach ganz kurzem, ventral gerichtetem Verlauf zwischen der lateralen Kante der fast ebenen Basalplatte und dem Rande des breiten Musculus levator maxill. sup. [TIESING¹⁾] am Dach der Mundhöhle und bildet auf der Ventralfläche dieses Muskels einen Plexus, aus welchem sich nach vorn und beiden Seiten zahlreiche Aeste ablösen. Zunächst konnte ich mehrere Aeste in annähernd parallelem Verlauf schräg vorwärts bis zur dorsalen Mediane verfolgen; die gerade vorwärts ziehenden erreichen den Oberkiefer, die lateralen den Winkel zwischen Ober- und Unterkiefer und über diesen hinaus den hinteren Theil des Unterkiefers. Von diesen caudalsten Zweigen gehen 2—3 zum vorderen Spritzlochrand und senken sich theils von oben, theils mehr unten unter die Schleimhaut dieses Kanals und seiner rudimentären Kieme. Die zum Unterkiefer gelangenden Fasern sind unbedeutend im Vergleich zu den entsprechenden bei Squaliden; der Ramus mandibularis int. hat bei *Raja* den Antheil des Palatinus im ventralen Bezirk auf ein Minimum zurückgedrängt. Statt eines besonderen R. praespiracularis haben mehrere feine caudale Zweige des Palatinus die Innervation der vorderen Spritzlochwandung übernommen.

Der hintere Facialisast wendet sich am Vorderrande des Hyomandibulare nach aussen, überschreitet die Oberfläche desselben und des Musculus levator hyomandibularis dicht hinter dessen Insertion, und wird selbst von der über ihm liegenden langen, dünnen Sehne des M. levator rostri rechtwinklig gekreuzt. Ehe der Nerv über das Hyomandibulare zieht, entsendet er Zweige zu obigen Muskeln; sofort nach Ueberschreiten des Knorpels (Textfig. 4) entlässt er gleichzeitig mit einem Fädchen zur nichtdifferenzirten Constrictorportion in direct ventraler Richtung den der Chorda tympani höherer Formen homologen R. mandibularis internus. Dieser liegt zunächst

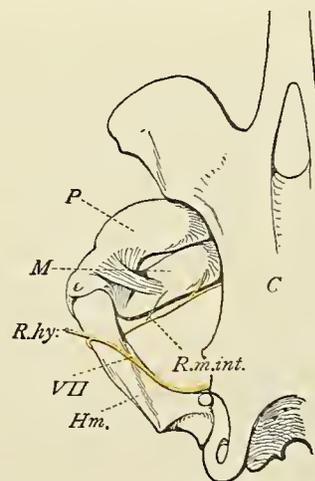


Fig. 4. Schädel, Hyomandibulare und Kieferbogen von *Raja*. Dorsalan-sicht. C Cranium; Hm. Hyomandibulare; P Palatoquadrat; M Mandibel; VII Facialis; R.m.int. Ramus mandibularis internus.

1) B. TIESING, Ein Beitrag zur Kenntniss der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. Jen. Zeitschr., Bd. XXX, 1906. — B. VETTER, ebenda I. c.

medial und hinter dem Quadrato-Mandibulargelenk und den beiden Portionen des lateralen Musc. adductor mand. und tritt ventral von der Gelenkung zur Innenseite des Unterkiefers, längs dessen er sich in bekannter Weise verbreitet. Dieser Ast verläuft bei Rajiden viel näher dem Unterkiefer als dem Hyoid.

b) *N. glossopharyngeus.*

Der Pharyngeus dorsalis IX. stellt auch bei *Raja* den bedeutendsten dieser Nerven in der Vagusgruppe vor. Er löst sich vom Glossopharyngeus nach unten ab, erscheint hinter dem obersten Ende des Hyomandibulare, nahe dessen Verbindung mit der Schädelwand, am Mundhöhlendach, um sich hauptsächlich längs der Seitenkante der Basalplatte und medialwärts auszubreiten. Mehrere Fädchen erreichen die Mittellinie, andere endigen medial vom Plexus des Palatinus, mit welchem sie sich auch hier und da vielleicht verbinden. Constant sind ein stärkerer Zweig am Hyomandibulare abwärts, nahe seiner Vorderkante, welcher sich in der hinteren Spritzlochwand auflöst, und ein bis zwei feinste Fädchen zum oberen Spritzlochwinkel. Hinter dem ersteren absteigenden Zweig zieht parallel mit diesem ein zweites Aestchen auf dem dem Hyomandibulare hinten und medial dicht angeschmiegteten Dorsalende des schmalen Hyoides herab. Die etwas reichere Nervenversorgung wird durch die Vergrößerung dieses Schleimhautbereiches über beiden Hyoidbogentheilen nothwendig. Auch die Innervation des Spritzlochkanals von *Raja* stimmt demnach mit der der Squaliden überein.

c) *N. vagus.*

Die oberen Schleimhautzweige der Vagusäste verlaufen und verbreiten sich ganz in der gleichen Weise und sind durch einen Hinweis auf Taf. XXI Fig. 1 hinreichend erklärt. Sie trennen sich gleichzeitig mit den Trematici vom jeweiligen Stamm ab und schlagen sofort die Richtung zur Schleimhaut ein; auch sie bleiben nach meinen Befunden stets dorsal.

Wir kommen zu den Pharyngei ventrales aus den Rami trematici. Die aus dem R. praetrematicus IX. nehmen gewöhnlichen Verlauf und versorgen die Schleimhaut an der Hinterkante des Hyoides. Nahe dessen Ventralende gelangt das Stämmchen ganz auf die Innenseite und tritt dorsal von dem Ansatz des Bogens an der langen, dünnen, gebogenen Copula zum Boden der Mundhöhle, wo es sich über und vor dieser unpaaren Spange verzweigt. Der posttrematische Ast ist wesentlich stärker, hält sich vorwiegend auf der Aussenseite der von aussen nach innen abgeplatteten Mittelglieder des ersten Kiemenbogens, über dessen vordere Kante er feine Ausläufer zur Schleimhaut, besonders im ventralen Theil, entsendet. Seine Fortsetzung wendet sich erst am unteren Ende des mit dem ventralen Endstück verschmolzenen Copulare zum Schleimhautbezirk zwischen den sichelförmigen Copularia des zweiten Kiemenbogens und der Zungenbeincopula, und rostral über diese hinaus bis in die Nähe der Unterkiefersymphyse.

Die anderen Schleimhautäste verbreiten sich in analoger Weise und bedürfen keiner weiteren Beschreibung. Die prätremaischen sind sehr dünn und bei 30-facher Vergrößerung kaum bis zum Mundhöhlenboden zu verfolgen.

Trygon pastinaca. Wesentliche Abweichungen von den Befunden bei *Raja* sind nicht vorhanden. Die grösseren Verhältnisse gestatteten eine nochmalige genaue Nachprüfung der oben geschilderten Nervenverzweigungen. Der Pharyngeus dorsalis IX. tritt hinter der Befestigung des Hyomandibulare am Schädel und vor der lockeren Bandverbindung der Dorsalspitze des Hyoides am Cranium zur Mundhöhlenschleimhaut und versorgt den beide Knorpelspannen gemeinsam überspannenden Theil derselben. Dahinter findet sich wieder ein zweiter feiner Nervenfaden längs des Hyoides. Der andere Ast des Pharyngeus dorsalis IX. zieht, wie gewöhnlich, vorwärts über dem Spritzloch weiter. Auch vom Praetrematicus IX. sah ich

mehrere feine Zweige zum hinteren Rand des genannten Schleimhautstreifens gehen, den man jedoch mit Rücksicht auf die Dorsalwanderung des Hyoides bis zum Cranium nicht mehr als rein dorsal bezeichnen kann. Die posttrematischen Pharyngei verzweigen sich wieder fast ausschliesslich in der ventralen Mundhöhlenhälfte, die selbständigen unvermischten Schleimhautzweige bleiben auch bei *Trygon* auf den Dorsalabschnitt beschränkt. Im Uebrigen deckt sich die Beschreibung der Schleimhautnerven von *Trygon* mit der von *Raja*.

Die Untersuchung mehrerer *Acanthias*-Embryonen von 15, 18 und 20 cm Länge bildete eine gewisse Ergänzung und Bestätigung zu den Befunden bei Erwachsenen. Bei allen Embryonen fand sich gleicher Verlauf der Schleimhautäste, wie bei jenen, nur war ihr Gebiet beschränkter. So sah man die prä- und posttrematischen Schleimhautäste als feinste Fädchen im unteren Theil der Bögen zur Innenseite derselben ziehen; sie blieben aber auch mit ihren Endästchen stets getrennt von einander. Es hatte also eine streng metamere Vertheilung stattgefunden, Anastomosen fehlten noch. Die zum Mundhöhlendach ziehenden Pharyngei waren gleichfalls gut zu erkennen, ihre zu den Kiemenbögen absteigenden Fädchen sind nur bis zu dem dorsalen Winkel der Kiemenspalten deutlich.

2. Crossopterygier.

Polypterus bichir, *Polypterus palmas* (Taf. XX, Fig. 2). Der Trigemini wurde nur, soweit nothwendig, in den Bereich der Untersuchung gezogen.

a) N. facialis.

Der Facialis erscheint ventral von der cranialen Befestigung des Hyomandibulare¹⁾ an der Aussen- seite des Schädels und zieht längs der Hinterfläche dieses Knochens, allmählich mehr und mehr dorsal tretend, über den Fortsatz für das Operculum zu seinem motorischen und cutanen Endgebiet. Seine Lage zu dem in seiner Form sehr veränderten und zum Theil in neue Dienste (Operculum und andere Beleg- knochen) getretenen, verknöcherten Hyomandibulare lässt sich nicht ohne weiteres an die entsprechenden topographischen Verhältnisse bei Selachiern anschliessen. Hier muss eine Verlagerung des Nerven durch die starke Fixirung der Aussenfläche der Hyomandibula mit mehreren Belegknochen stattgefunden haben, die den Nerven zwang, diese Aussenfläche zu verlassen, und weiter caudal den Opercularfortsatz zu über- schreiten. Auch die bedeutend rostral ausgedehnte Ansatzstelle des Hyomandibulare am Schädel mag in Verbindung mit der Deckknochenbildung den Facialisverlauf beeinflusst haben. Gleich nach dem Schädel- austritt trennt sich der starke mandibulare Ast ab und verbleibt an der vorderen medialen Kante der Hyo- mandibula, längs welcher er den oberen und hinteren Rand des Spritzloches umzieht. Nach Abgabe eines feinen Astes längs der Aussenseite der Labyrinthkapsel zum Glossopharyngeus entsendet der R. mandibu- laris rückläufig in den Schädel einen Verbindungsast zum N. palatinus, der nach meinem Befund die grössere Hälfte dieses Nerven ausmacht. Er verläuft dicht vor und anfangs parallel mit dem R. mandibularis vor- wärts und verschmilzt lateral vom V.—VII. Ganglion innerhalb der Schädelwand mit einem schwächeren Faden aus obiger Anschwellung, dessen genauere Herkunft mangels genügender Conservirung der Wurzel nicht zu ermitteln war. Jedenfalls entstammt der stärkere Bestandtheil des Palatinus dem Facialis, der schwächere dem V.—VII. Ganglion; POLLARD²⁾ und VAN WIJHE³⁾ haben diese Zusammensetzung bereits angegeben. POLLARD erwähnt ausserdem auch die Verbindung mit dem Glossopharyngeus, VAN WIJHE dagegen nicht.

1) Vergl. PH. TRAQUAIR, On the cranial osteology of *Polypterus*. Journ. of Anat., Vol. V 1871.

2) H. B. POLLARD, On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus*. Zoolog. Jahrb., Anat. Abtheil., Bd. V, 1892.

3) J. W. VAN WIJHE, Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Niederl. Arch. f. Zoolog., Bd. V, 1882.

Der Palatinus erreicht durch einen besonderen Knochenkanal zwischen dem hinteren lateralen Fortsatz des Parasphenoids und dem Hinterende des Entopterygoids die Schleimhaut der Mundhöhle und theilt sich hier in einen Ramus anterior und einen oder mehrere Rami laterales. Ersterer zieht in der Rinne zwischen den genannten beiden Deckknochen bis zu den Zähnen des Praemaxillare. Seine Seitenäste dehnen sich, stets dorsal von dem löffelförmig verbreiterten Vorderende des Parasphenoids, dem Vomer und Praemaxillare, bis zur Zahnreihe aus. In der Mitte des Entopterygoids zweigt sich der laterale Ast ab und versorgt die seitlichen und hinteren Gaumenpartien bis zum Hinterende des Maxillare: auch diese Aeste verlaufen dorsal von den ganz oberflächlich gelegenen Deckknochen. Anastomosen mit dem Oberkieferast des Trigemini konnte ich nicht feststellen, vermuthlich bestehen sie aber doch, wovon später die Rede sein wird.

Der R. mandibularis VII. umfasst den hinteren Spritzlochrand und theilt sich kurz vor dem Durchtritt durch das Metapterygoid (Textfig. 5) in den schwächeren inneren und stärkeren äusseren Zweig. Nur

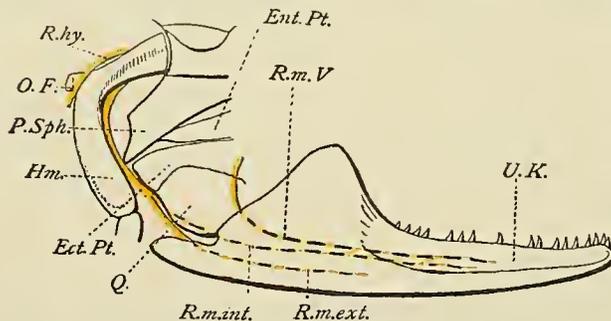


Fig. 5. Hyomandibulare und Kieferbogen von *Polypterus* nach Entfernung des Operculums. (Unter Verwendung einer schematischen Zeichnung von POLLARD.) Hm. Hyomandibulare; O.F. Opercularfortsatz desselben; Q. Quadratum; U.K. Unterkiefer; M.pt. Metapterygoid; Ent.Pt., Ect.Pt. Ento-, Ectopterygoid; P.sph. Parasphenoid; R.hy. Ramus hyoideus des Facialis; R.m.ext., R.m.int. Ramus mandibularis externus und internus VII; R.m.V. Ramus mandibularis trigemini. Alle drei Nervenäste liegen im Unterkiefer (punktirt), der R.m.int. VII medial, die beiden anderen lateral resp. dorsal vom nicht eingetragenen MECKEL'schen Knorpel.

ersterer, der der Chorda tympani homologe Ast, wurde weiter verfolgt: er durchsetzt den medialen Theil des Quadratum zwischen knorpeligem Kern und hinterer Knochenschale und tritt an der Innenseite des Quadrato-Mandibulargelenkes zwischen Gelenktheil der Mandibel und Dorsalende des Hyoides oberhalb des Lig. mandibulo-hyoideum zur Schleimhaut. Nachdem der feine Nerv eine kurze Strecke auf der Innenseite des Articulare seinen Weg fortgesetzt, senkt er sich unter das Spleniale an die Medialseite des MECKEL'schen Knorpels und geht hier mit dem über dem Knorpel liegenden Unterkieferast des Trigemini, der hinter dem Processus coronoides des Angulare unter die äusseren Deckknochen getreten und vorher bereits dem äusseren R. mandibularis VII. einen Verbindungsast zugesandt hat, eine feine Anasto-

mose ein. Die beiden Nerven ziehen nun nahe benachbart, der Facialisast medial, der des Trigemini dorsal von der Cartilago Meckelii im Unterkiefer vorwärts, tauschen noch mehrfach Fasern aus, bewahren sonst aber ihre Selbständigkeit. Beide entsenden abwärts durch die Deckknochen zahlreiche Zweige zur Schleimhaut zwischen Unterkiefer und Hyoid.

Innerhalb des Unterkiefers von *Polypterus* nehmen demnach drei Nerven ihren Weg: lateral vom MECKEL'schen Knorpel der R. mandibularis externus VII., dem Fasern des dritten Trigeminiastes beigesellt sind; über dem Knorpel der Stamm dieses Nerven, medial der innere Unterkieferast des Facialis. Vermöge der Anastomosen sind in den erwähnten Schleimhautästen V. und VII.-Elemente enthalten.

b) N. glossopharyngeus.

Der Glossopharyngeus anastomosirt nach seinem Schädelaustritt mit dem Vagus und bildet dann eine gangliöse Anschwellung, aus welcher nach hinten, unten der R. posttrematicus, weiter vorn der prä-trematische Ast an der Hinterkante des Hyomandibulare und Hyoides herabzieht, welcher mangels einer Kieme reiner Schleimhautnerv ist. Gleichzeitig mit diesem tritt, anfangs mit ihm vereinigt, ein Ramus pharyngeus dorsalis über das Supra- und Infrapharyngobranchiale hinter dem oberen Ende des Hyomandi-

bulare zur Schleimhaut hinter dem Spiraculum. Endlich wenden sich zwei feine Zweige nach vorn; ein stärkerer zum Mundhöhlendach hinter dem seitlichen Flügel des Parasphenoids und ein feinerer mehr aussen und dorsal um die Gehörkapsel herum zum Ramus mandibularis VII, der bereits notirt wurde.

Leider genügte die Conservirung nicht für eine genaue Darstellung der Verbreitungsweise der Rami pharyngei. Während der eine Schleimhautast des Glossopharyngeus sich längs der Innenseite des Hyomandibulare auflöst, erreicht der erste vom Vagus kommende obere Schleimhautast hinter dem Seitenflügel des Parasphenoids sein Endgebiet und scheint sich hier lateral und medial zu verzweigen. Ueber die sonstigen oberen Pharyngei des Vagus liess sich mit Sicherheit nur aussagen, dass dieselben zwischen den Suprapharyngobranchialia heraustreten und rostro-medial am Rachendach wie abwärts an der Innenseite der Bögen sich vertheilen; eine genauere Abgrenzung war nicht möglich, dürfte aber keine Besonderheiten ergeben.

Die ventralen Pharyngei aus den Prae- und Posttrematici stimmen in Verlauf und Verzweigung mit den analogen Selachiernerven überein.

3. Dipnoer.

Ceratodus forsteri (Taf. XXII, Fig. 1). Wiederum wird der Trigemini mit dem Facialis gemeinsam abgehandelt werden.

a) N. facialis.

Trotz mehrfacher Bearbeitung [BEAUREGARD¹⁾, VAN WIJHE²⁾] sind die Hirnnerven des *Ceratodus* noch nicht hinreichend bekannt. So scheint der R. palatinus diesen Untersuchern entgangen zu sein. Nur SEWERTZOFF³⁾ hat ihn beim Embryo [Stadium 47 von SEMON⁴⁾] beschrieben. Der Nerv löst sich innerhalb der Schädelkapsel nach ganz kurzem lateralen Verlauf des Facialis nach unten ab, empfängt noch einen schwächeren Antheil vom Trigemini und biegt bald fast rechtwinklig rostral um. Dann zieht er, wie ihn SEWERTZOFF beschrieben und abgebildet, im basalen Schädelknorpel vorwärts, nicht zwischen Knorpelcranium und Deckknochen, wie ihn BRIDGE⁵⁾ bei *Lepidosiren* fand, entlässt wenige dünne Zweige, welche das Palato-Pterygoid zum Dach der Mundhöhle durchbohren und mit dem sog. R. palatinus des Glossopharyngeus in Verbindung treten. Er endigt, nachdem er an der lateralen Seite des senkrechten Symphysenfortsatzes des Pterygopalatinum⁶⁾ vorbeigezogen, theils unter dem Sockel der palatinalen Zahnplatte, theils in der den Vomer bedeckenden Schleimhaut bis zu den Vomerzähnen. Der Nerv entspricht also dem von SEWERTZOFF beschriebenen, ferner dem von PINKUS⁷⁾ bei *Protopterus* als Ramus palatinus superior angegebenen Facialisast. Neben dem VII.-Antheil enthält er auch Trigemini fasern. Die Vomer- und Palatinuszähne bilden zwischen den Ausläufern beider Nerven eine Schranke, über welche hinaus periphere Anastomosen zwischen beiden nicht zu existiren scheinen.

Der Facialisstamm setzt seinen lateral gerichteten Verlauf durch einen langen Knorpelkanal fort; innerhalb dieses giebt er noch einen Schleimhautast nach hinten ab, welcher nur bis in die Nähe des starken Pharyngeus dorsalis IX. zu bestimmen war. Im Vergleich mit *Protopterus* dürfte dieser Zweig einem

1) H. BEAUREGARD, Encéphale et nerfs crâniens du *Ceratodus forsteri*. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Paris, 1881.

2) l. c. 1882.

3) SEWERTZOFF, Zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

4) R. SEMON, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*, 1901.

5) T. W. BRIDGE, On the morphology of the skull in the Paraguayan *Lepidosiren* and in other Dipnoids. Transact. Zool. Soc. London, Vol. XIV, 1898.

6) Vergl. GÜNTHER, *Ceratodus forsteri* in Philosoph. Transact., London 1871.

7) F. PINKUS, Die Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Morphol. Arbeiten, Bd. IV, 1894.

Jenaische Denkschriften. VII.

Theil des von PINKUS mit α benannten R. palatinus inferior gleichkommen, dessen anderer Ast (β) von PINKUS selbst als R. mandibularis VII. angesprochen worden ist. Der Facialis tritt alsdann durch eine Oeffnung vor dem von HUXLEY¹⁾ als Hyomandibulare aufgefassten kleinen Knorpel aus dem Schädel. Ich fand den Nerven bei mehreren Exemplaren stets vor dem Knorpel gelegen, welchem zuweilen noch ein zweites noch kleineres Knorpelstückchen dorsal oder auch ventral angelagert ist; VAN WIJHE's (1882) und RUGE's (1896) Angabe, dass der Facialis unter diesem Knorpel austrete, kann ich nicht bestätigen. Auch RIDWOOD²⁾, welcher verschiedene interessante Varietäten betreffs der Lage des Facialis zu dem rudimentären Hyomandibulare beobachtete, und K. FÜRBRINGER³⁾ betonen, dass der Nerv gewöhnlich vor dem

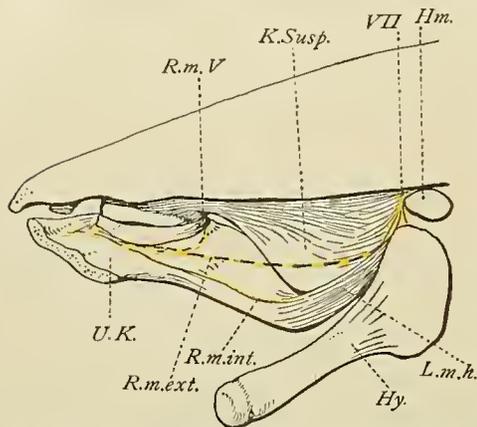


Fig. 6. Kiefersuspensorium, Unterkiefer, Hyomandibulare und Ceratohyale von *Ceratodus*. Rechte Seite von innen. Schematisch. *Hm.* Hyomandibulare; *Hy.* Ceratohyale; *K.Susp.* Kiefersuspensorium; *U.K.* Unterkiefer; *L.m.h.* Ligamentum mandibulo-hyoideum internum; *VII* Facialisstamm; *R.hy.* Ramus hyoideus. *R.m.ext.*, *R.m.int.* Ramus mandibularis externus und internus des Facialis; *R.m.V.* Ramus mandibularis trigemini.

Knorpel austritt. Gleich darauf theilt er sich, abgesehen von mehreren kleineren Zweigen zur Opercularmuskulatur, in vier Hauptäste.

Der oberste derselben, R. mandibularis internus, zieht von den drei anderen lateral verdeckt, zunächst zwischen Suspensorialapparat und dorsalem Hyoidende ventralwärts medial von ihm liegt das Hyosuspensorialband (Textfig. 6). Nunmehr wendet er sich medialwärts in die Tiefe, dann wieder vorwärts, passiert das Kiefergelenk an der hinteren medialen Circumferenz und gelangt so an die Innenseite des Unterkiefers nahe dessen unterer Kante. Unter Abgabe zahlreicher feiner Zweige zur Schleimhaut über der Innenseite des Unterkiefers bis zu den Zähnen und zur Tasche zwischen diesem und dem Hyoid erreicht der Nerv die Nähe der vorderen Umbiegung des Unterkiefers zur Symphyse. Diesen durchzieht er, indem er eine mehr dorsale Richtung einschlägt, von unten nach oben zwischen MECKEL'schem Knorpel und innerem Deckknochen, um am vorderen Ende des Unterkieferkanals in Form eines mit Ganglien durch-

setzten Plexus mit Zweigen des dritten Trigeminasastes in Verbindung zu treten. Aus diesem Plexus gehen noch mehrere Endäste hervor, welche getrennt von der sonstigen Endverzweigung des Trigemini bis zur Symphyse zu verfolgen sind. VAN WIJHE (1882) erwähnt diesen Ast in seiner Beschreibung nicht, dagegen bildet er auf seiner Fig. 14 einen Nerven an der Innenseite des Unterkiefers ab, bezeichnet ihn aber unverständlicher Weise mit $rm'' = R. mand. ext. VII.$; Beschreibung und Abbildung stimmen also nicht überein. Um so weniger kann auch ich die Eintheilung der Facialisäste durch jenen Autor annehmen, welche schon RUGE als unzureichend gekennzeichnet hat. Nach seiner Lage zum Unterkiefer, speciell zur Cartilago Meckelii kann nur dieser Ast als Ramus mandibularis internus und als Homologon der Chorda tympani höherer Vertebraten aufgefasst werden. PINKUS⁴⁾ fand bei *Protopterus* einen Facialisast von etwas abweichendem Verlauf, aber gleicher Orientirung zum MECKEL'schen Knorpel, und gleicher Endausbreitung. Da letztere Merkmale maassgebend sind, wie weiterhin gezeigt werden soll, der Verlauf eines Nerven aber sonst weitgehende Verlagerungen unter dem Einfluss von Umformung seiner Umgebung innerhalb der ver-

1) T. H. HUXLEY, Proceedings Zool. Soc. London, 1876.

2) W. G. RIDWOOD, On the hyoid arch. of *Ceratodus*. Proc. Zool. Soc. London, 1894.

3) K. FÜRBRINGER, Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden. Inaug.-Diss., Jena 1904.

4) l. c. 1894.

schiedenen Wirbelthierklassen aufweisen kann, welche für phylogenetische Erörterungen werthlos sind, so glaube ich, an der Bezeichnung *R. mandibularis internus* für diesen Ast festhalten zu sollen. PINKUS nennt ihn bei *Protopterus* einen Ast des *Palatinus inferior*, homologisirt ihn aber in gleicher Weise. — Der zweite Ast des *Facialis* löst sich direct nach vorn ab, lateral von dem vorigen, durchsetzt den äusseren Theil des Kiefersuspensorium zwischen Knorpel und Squamosum, passirt oben-aussen vom Kiefern gelenk vorbei (Textfig. 6) und tritt dann zwischen Aussenseite des MECKEL'schen Knorpels und Dentale in den Unterkiefer ein. Hier legt er sich alsbald dem über ihm ziehenden Trigeminiast an, geht mehrere Anastomosen mit ihm ein, ohne aber ganz mit ihm zu verschmelzen. Beide Nerven bleiben weiterhin an der Aussenseite des Knorpels, ihre Endäste zur Schleimhaut zwischen den Zahnplatten und der Unterlippe sowie abwärts zur Haut und Musculatur gehören nicht in den Rahmen dieser Untersuchung, nur die bereits genannte Verbindung, welche ein aus Fasern beider Nerven gebildeter Zweig mit dem *R. mand. int. VII.* am oberen Rande des MECKEL'schen Knorpels herstellt.

Diesen zweiten *Facialis*ast bezeichnet VAN WIJHE irrthümlicher Weise als *R. mandibularis internus* RUGE mit *R. c. mand. VII.* Ich schliesse mich der RUGE'schen Bezeichnungsweise an, da sie nach dem *punctum saliens*, dem Endgebiet, gewählt ist, und identificire daher die beiden anderen der oben genannten vier *Facialis*äste mit RUGE's *R. cutaneus mand. VII.* und *R. hyoideus*, ohne auf diese weiter einzugehen.

b) *N. glossopharyngeus.*

Der neunte Hirnnerv schwillt noch innerhalb der Schädelkapsel zu einem dicken Ganglion an, aus welchem nach vorn 2—3, nach aussen 3 stärkere Zweige abgehen. Die vorderen enthalten den bei *Ceratodus* aussergewöhnlich starken *Pharyngeus dorsalis IX.*, ausserdem aber auch die prätre matischen Fasern, ein Verhalten, das zu demjenigen der Schleimhautnerven bei Urodelen hinüberleitet. Die drei lateralen Aeste bilden den *R. posttrematicus*; die pharyngealen Nerven treten also gleich aus dem Ganglion in Form mehrerer getrennter Zweige aus.

Der *Pharyngeus dorsalis* setzt die rostrale Richtung fort und erreicht über der Spitze der ersten Kiemenspalte die Mundschleimhaut. Mit Hülfe von Fasern des nächsten *Vagopharyngeus* bildet er hier einen reichen Plexus, aus welchem vorwiegend vorwärts längs der Furche zwischen Parasphenoid und *Pterygopalatinum*, sowie dorsal und ventral davon zahlreiche unter einander häufig wieder anastomosirende Zweige ausgehen und sich über das ganze Mundhöhlendach bis zum Hinterrand der Palatinzähne verbreiten. Einzelne Endästchen liessen sich zwischen die beiden Zahnplatten verfolgen. Rostral schliesst sich das Gebiet des *N. palatinus VII.* an. Die medialen Ausläufer reichen allenthalben bis in die Nähe der Mittellinie, die absteigenden versorgen die Gegend über dem *Processus pterygoideus resp. Quadratum*; wahrscheinlich gliedern sich diesen Seitenzweigen Fäden des *N. palatinus VII.* an, welche die Belegknochen des Mundhöhlendaches nach unten durchdringen.

Aus dem gleichen Nervenstrang, aus welchem nach vorn der *Pharyngeus dorsalis* hervorgeht, lösen sich nach unten die prätre matischen Zweige ab, welche meist in Gestalt zweier Stämmchen die halbe Kieme am *Ceratohyale* und die davor gelegene Schleimhautgegend bis zum Mundhöhlenboden innerviren. Die posttre matischen Aeste folgen, nach Abzug ihrer motorischen und Kiemenfasern, der äusseren, etwas ausgekehlten Fläche des ersten Kiemenbogens und gelangen theils um dessen vordere Kante herum, theils unter Durchbohrung des Knorpels zur Schleimhautüberkleidung desselben. Auch bei *Ceratodus* scheinen die Schleimhautzweige der *Trematici*, wenn nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend im ventralen Theil ihr Endgebiet zu finden.

c) N. vagus.

Die dorsalen und ventralen Schleimhautnerven der Vagusäste wiederholen im Wesentlichen Verlauf und Verzweigung der Schleimhautzweige des Glossopharyngeus. Pharyngei dorsales und praetrematici sind ebenfalls anfänglich vereinigt, dann sondern sich letztere von den weit stärkeren oberen Schlundnerven. Diese dringen zwischen den Dorsalenden der Kiemenbögen an den Spitzen der Kiemenpalten zur Schleimhaut und strahlen hier in der oft geschilderten Weise aus. Sie anastomosieren alle untereinander, der des ersten Vagusastes bildet mit Zweigen des Pharyngeus IX. einen Plexus. Auf den Kiemenbögen absteigende Aestchen aus den oberen Schlundnerven sind sehr unbedeutend und scheinen mit den ventralen in Verbindung zu stehen; der des Pharyngeus dorsalis IX. geht offenbar ebenfalls in den erwähnten Plexus über, an welchem sich auch prätrématische Zweige betheiligen. VAN WIJHE's Angaben kann ich auch hier insofern nicht bestätigen, als er den längs der Vorderseite des ersten Kiemenbogens herabziehenden Glossopharyngeusast dem Vagus zurechnet.

Zwischen den einzelnen Schleimhautnerven des *Ceratodus* lassen sich also nicht die scharfen Grenzen ziehen, welche die Selachierernerven ermöglichten; die reiche Plexusbildung setzt der vollständigen Abgrenzung ein Ziel. Immerhin lässt sich feststellen, dass der Palatinus des Facialis bei *Ceratodus*, welcher ausserdem nicht frei von centraler Trigeminiusbeimischung erscheint, in seinem Schleimhautgebiet eine erhebliche Beschränkung erfahren hat, mit welcher gleichzeitig eine mächtige Entfaltung der dorsalen Pharyngei der Vagusgruppe, besonders des Glossopharyngeus einhergeht. Letzterer, welchen SEWERTZOFF mit Recht als „Palatinus glossopharyngei“ bezeichnet, ist zum bedeutendsten Schleimhautast am Mundhöhlendach geworden, allerdings ist dabei zu berücksichtigen, dass ihm einzelne, das Gaumendach durchsetzende Fäden des Palatinus VII. und Vagusfasern beigemischt sind. Der Schwund eines Spritzloches und das Ausscheiden des reducirten Hyomandibulare von der Begrenzung der Mundhöhle konnten nicht ohne Einfluss auf die Verzweigung der Pharyngei bleiben. Dieser Umstand ermöglichte dem Pharyngeus IX., sich nach Fall der trennenden Spalte ungehindert rostral auszudehnen, eine Erscheinung, welche bereits an anderen Nerven (R. mand. int. VII.) beobachtet wurde und für welche auch aus der vergleichenden Untersuchung motorischer Nerven (RUGE 1896, DRÜNER 1902 und 1904) viele Belege herangezogen werden können. Der Palatinus VII. wurde vielleicht in Folge der Deckknochenbildung mehr in die Tiefe verlagert.

Ueberblick über die Schleimhautnerven der Selachier, Ganoiden, Dipnoer.

Nach dieser Uebersicht über den Verlauf und die Endausbreitung der Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus der Selachier, Knochenganoiden und Dipnoer, Formen, welche wegen ihrer primitiven Stellung stets vergleichend-anatomische Betrachtungen zu Grunde gelegt worden sind, wird eine Zusammenfassung nothwendig. Die bei niederen Fischen in durchaus gesetzmässiger Weise sich streng an die Metamerie haltende Lage und Verzweigung der Pharyngei verdient zunächst Beachtung. In der Literatur findet man hierüber nur gelegentliche Bemerkungen (STANNIUS, VAN WIJHE u. A.), eine eingehendere Bearbeitung haben diese Schleimhautnerven der Fische bisher nicht erfahren.

Die Selachier lassen auch in dieser subtilen Nervenverzweigung wieder die einfachsten Zustände erkennen, welche eine Grundlage für das Verständniss höherer Innervationsverhältnisse abgeben. Bei Notidaniden scheinen auch die feinsten Schleimhautnerven ihre Individualität während ihres ganzen Verlaufes und in ihrer Endausbreitung zu wahren und noch nicht in Form von Anastomosen in andere Metamere hinüberzugreifen. Eine schärfere Zeichnung peripherer Neuromerie im Sinne GEGENBAUR's, wie sie die

geschilderten Schleimhautnerven des Glossopharyngeus und Vagus der Selachier darstellen, wird man kaum erwarten können. Diese Nerven in ihrer segmentalen Anordnung und Verbreitung können sicher als Zeugen für die Homologie bestimmter Schleimhautbezirke und Skelettheile verwendet werden.

Inwieweit wir diese Innervationsverhältnisse der Mundschleimhaut der Selachier auch als ursprünglich ansehen dürfen, wissen wir nicht; der den Kiemenbogen folgenden Metamerie der Nerven kann eine nicht metamere Anordnung derselben vorausgegangen sein. Auch auf die speciellere Frage, ob bei Proselachiern auch der Trigemini an der Versorgung der Mundhöhlenschleimhaut Antheil hatte, giebt die Untersuchung niederster jetzt lebender Vertebraten keine befriedigende Antwort. Ueber die bezüglichen Nervenverhältnisse bei Cyclostomen verdanken wir u. a. JOH. MÜLLER¹⁾ und P. FÜRBRINGER²⁾ genaue Kenntnisse. Bei Myxinoiden und Petromyzonten wird die Innervation der Mundschleimhaut nur durch den Trigemini vermittelt; der sehr unbedeutende Facialis ist gar nicht daran betheiligt. Schon diese Thatsache lehrt, dass die Sonderung der beiden Nerven bei diesen Thieren ganz andere Wege eingeschlagen hat, so dass an eine directe Vergleichung mit den Nerven der Selachier nicht zu denken ist. Die Unsicherheit hinsichtlich der Componenten des Kieferbogens und die sonstigen eigenartigen Differenzirungen des Visceralskeletes und seiner Muskeln und Nerven lassen eher den Eindruck entstehen, dass bei den Cyclostomen bedeutendere Umgestaltungen vor sich gegangen sind, wie bei den Selachiern, diese also primitivere Zustände zeigen, wie schon GEGENBAUR³⁾ vermuthet hat.

Man muss dorsale und ventrale Pharyngei⁴⁾ unterscheiden. Erstere, bisher kurz als Pharyngei bezeichnet, sind selbständige Schleimhautnerven ohne motorische oder andersartige sensible Beimischung, welche regelmässig eine oral gelegene Partie des Mundhöhlendaches und die Dorsalhälfte des nächst vorderen Visceralbogens, sonach dem zugehörigen präetrematischen Ast benachbart, versorgen. Sie bleiben immer auf die dorsale Hälfte der Mund- und Rachenhöhle beschränkt. Daneben existiren ventrale Pharyngei, welche anfänglich in den Bahnen der Schlundspaltenäste verlaufen, sich allmählich längs der Visceralbögen von den motorischen und für die Haut bestimmten sensiblen Fasern trennen und, zum Theil unter Durchbohrung der Knorpelspannen, fast ausschliesslich zur Schleimhaut der ventralen Bogenhälften und des Mundhöhlenbodens gelangen.

Dieses bei Squaliden und Rajiden annähernd gleiche Verhalten der Pharyngei findet sich allem Anschein nach auch bei *Polypterus*. Die in manchen Punkten abweichenden Innervationsverhältnisse bei *Ceratodus*, welche durch centralen Anschluss der Pharyngei dorsales an die Praetrematici und vielfache Durchbrechungen der Metamerie durch periphere Anastomosen und Plexusbildungen modificirt erscheinen, lassen sich trotzdem leicht auf die der Selachier zurückführen.

Einige dieser Pharyngei beanspruchen eine genauere Analyse. Um den N. palatinus des Facialis richtig zu beurtheilen, muss auf die primitivsten Selachier zurückgegriffen werden, bei welchen der Nerv möglichst einfach zusammengesetzt ist. Bei Plagiostomen geht er nach STANNIUS (1849, p. 57) aus einer Anschwellung hervor, welche nur dem Facialis angehört, stellt also auch seinem Ursprung nach einen relativ reinen Facialisast dar, soweit sich dies auf präparatorischem Wege nachweisen lässt. Hier

1) JOH. MÜLLER, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.

2) P. FÜRBRINGER, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Musculatur des Kopfskeletes der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. IX, 1875.

3) C. GEGENBAUR, Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes etc. Morphol. Jahrb., Bd. XIII, 1887.

4) Statt der gebräuchlichen Bezeichnung Ramus pharyngeus wäre der in dieser Abhandlung öfter gebrauchte Name Ramus mucosus visceralis vorzuziehen, da diese Schleimhautnerven bei höheren Formen vielfach keine Beziehung zum „Pharynx“ mehr besitzen z. B. die Chorda tympani.

führt er nur sensible Fasern für die Schleimhaut und beherrscht den ganzen, vom knorpeligen Oberkiefer gebildeten Theil des primären Mundhöhlendaches bis zum vorderen Spritzlochrand. In dieser ursprünglichen Verfassung tritt er auch peripher noch nicht mit dem Trigeminus in Berührung.

Hier wäre freilich auch daran zu denken, dass der Quintus bei den Selachiern vielleicht bereits rückgebildet wurde, so dass er aus der Schleimhautversorgung der Mundhöhle ganz ausschied, bei anderen Fischen und Dipnoern sich aber an einzelnen Stellen behauptete.

Bei den uns bekannten Selachiern stellt der Nerv jedenfalls die Ausgangsform für spätere Zustände dar und ist durchaus einem Pharyngeus dorsalis der Vagusgruppe homodynam, seine Zweige zur vorderen Spritzlochwand (R. praespiracularis) dem constanten, auf dem jeweiligen Visceralbogen absteigenden Aestchen der oberen Pharyngei der Vagusgruppe. Der Palatinus enthält zweitens aber auch prä-trematische Pharyngei, welche sich in charakteristischer Weise im ventralen Bereich über dem hintersten Theil der Mandibel verzweigen.

Sonach ist die Benennung des Nerven mit Rücksicht auf dieses sein ursprüngliches Endgebiet, das primäre Palatinum und einen Theil des MECKEL'schen Knorpels, nicht erschöpfend gewählt; noch weniger trifft sie für höhere Vertebraten mit secundärem Gaumen zu. Richtiger wäre, den Nerven nach Analogie der caudal folgenden als R. mucosus visceralis dorsalis + R. praetrematicus VII zu bezeichnen.

Das Uebergreifen dieses Facialisastes auf die untere Bogenhälfte ist sehr interessant, da es zeigt, dass vor nicht allzu langer Zeit die rudimentäre Spalte weiter ventralwärts reichte und vorn von diesen prä-trematischen ventralen Pharyngei des Facialis, hinten vom Ramus mandibularis internus desselben Nerven umfasst wurde. Man kann ferner aus diesen Anklängen an weiter zurückliegende Zeiten der Stammesgeschichte der Selachier schliessen, dass der Verschluss des ventralen Theiles der ersten Schlundspalte in der Phylogenese wahrscheinlich von unten nach oben erfolgt ist, denn nur im oberen Theil des ehemaligen Spaltenbereiches behauptet sich noch der Palatinus. Anderenfalls müsste man ein nochmaliges secundäres Eindringen desselben in den Ventralbereich annehmen, für welches keine Anhaltspunkte vorliegen. Sein Ueberwiegen über die caudal folgenden Pharyngei stimmt mit der erhöhten Function und Ausbildung des ersten Visceralbogens als Kauapparat überein.

Bei *Polypterus* erscheint dieses Verhalten weniger einfach und übersichtlich, indem der Palatinus schon central mit Trigeminus und Glossopharyngeus in Verbindung steht; er verbreitet sich in derselben Weise über das Mundhöhlendach bis zur Oberkieferbezahnung. Vor dem Knorpelbogen des Palatoquadratum ist aber der knöchernen Maxillar- und Prämaxillarbogen hinzugekommen, das Mundhöhlendach von *Polypterus* hat also im Vergleich mit dem der Selachier eine rostrale Verlängerung erfahren. Dementsprechend muss an die Möglichkeit peripherer Anastomosen mit dem R. maxillaris superior des Trigeminus gedacht werden, welcher gleichzeitig mit diesem knöchernen Bogen am Mundhöhlendach auftritt, wie sich bei Amphibien noch deutlicher zeigen wird. POLLARD (1892), welchem embryonales Material zur Verfügung stand, hat denn auch einen Zweig des Palatinus in die Nasenhöhle verfolgt, was nur unter Vermittelung des Trigeminus verständlich wird. Die Bildung der Belegknochen hat den Nerven nicht wesentlich beeinflusst; die Lage des Nerven zu denselben, welche ihn in ganzer Ausdehnung gegen die Mundhöhle zu bedecken, deutet ihre phyletisch recente Genese an, welche ausser in der ganz oberflächlichen Lagerung auch in dem reichen Besatz mit kleinen Zähnen sich äussert. Ferner geht aus dieser topographischen Beziehung hervor, dass sich die Deckknochen bei *Polypterus* nicht zum Schutze der Nervenaustritte bildeten, sondern eher zum Schutze des Knorpels an bestimmten Stellen des Primordialcraniums entstanden. Die Untersuchung der Amphibien wird ebenfalls zeigen, dass die Deckknochenbildung

unabhängig von der Localisation der Nervenaustritte erfolgt, sogar vielfach eine Verlagerung von Nerven bewirkt.

Obige Complicationen beweisen, dass der Palatinus der Crossopterygier nur so weit mit dem analogen Selachiernerven verglichen werden kann, als er keine Beziehungen zum Maxillarbogen hat; auch erstreckt sich der *Polypterus*-Nerv nicht mehr in den Ventralbezirk.

Während der Palatinus der Selachier und im Wesentlichen auch der vom *Polypterus* gleichzeitig einem Pharyngeus dorsalis und Pharyngeus ventralis praetrematicus entsprechen, welcher letzterer Antheil bei Selachiern reducirt, bei *Polypterus* ganz rückgebildet ist, der Nerv ausser seiner Verzweigung zum Rachendach also auch prätremaischer Schleimhautast für die rudimentäre Kiemenspalte, das Spritzloch, ist, umrandet der dorsale Pharyngeus IX diesen Kanal von oben und hinten, indem er theils hinter diesem auf dem Hyomandibulare herabzieht, theils ihn von oben umgreift. Das Spritzloch wird also ganz ebenso von zwei dorsalen Pharyngei innervirt, wie die oberen Theile der Kiemenspalten, und documentirt sich somit auch durch seine Innervation als der dorsale Rest einer ehemals ventralwärts verlängerten Visceralspalte. Der Annahme einer „Doppelnatur“ des Facialis erwächst hierdurch, wie mir scheint, eine weitere Schwierigkeit, denn die Anordnung der Pharyngei bei diesen primitiven Fischen ist der Ansicht GEGENBAUR's, M. FÜRBRINGER's u. A., welche den Facialis als einen einfach segmentalen Nerv der Kopfregion bezeichnen, günstiger, als der eines Nerven von bisegmentalem Charakter, welchen VAN WIJHE und DOHRN¹⁾ vertreten.

Der Ausfall der Visceralspalte, welche die dorsalen Schleimhautnerven des Facialis und Glossopharyngeus trennte, die Umwandlungen im Bereich des Kiefersuspensoriums und Mundhöhlendaches haben bei *Ceratodus* Aenderungen gebracht, welche auch die Schleimhautnerven dieser Gegend betreffen. Das Gebiet des Palatinus ist, vielleicht unter der Wirkung der Bildung einer starken Knochenschale an der Schädelbasis, die schon den Charakter der Ersatzknochen trägt, weit nach vorn verlagert worden. Die Pharyngei IX und X haben compensatorisch eine mächtige Verstärkung erfahren, zumal ihrer rostralen Ausdehnung keine Spalte mehr im Wege stand. Wo die dem verschwundenen Spritzloch homologe Schleimhautpartie liegt, ist um so schwerer zu bestimmen, da mit der Ausschaltung des Hyomandibulare aus der Begrenzung der Mundhöhle und Ausbildung der Autostylie auch die zur Orientirung dienenden Skelettheile in Wegfall kamen. Mit Hilfe der Pharyngei VII und IX wird man aber doch mit einiger Wahrscheinlichkeit die Gegend vom Kiefersuspensorium bis zum Dorsalende des Ceratohyale, in welcher sich die Pharyngei dorsales beider Nerven zu dem Plexus begegnen, als die dem Spritzloch der Haie entsprechende bestimmen können.

Diese Gegend gehört der dorsalen Pharynxhälfte an und kann auch bei Urodelen wieder aufgefunden werden. An gleicher Stelle wird man bei Anuren der Paukenhöhle begegnen, und auch im Cavum tympani der Sauropsiden und der Säugethiere bilden diese beiden dorsalen Schleimhautäste des Facialis und Glossopharyngeus ein nie fehlendes topographisches Merkmal. Dadurch kommt ihnen ein hoher Werth für die hier verfolgten Fragen nach der Phylogese des Paukenraumes und des vom Hyomandibulare der Fische abzuleitenden Theiles des schalleitenden Apparates höherer Vertebraten zu. Im Nervus petrosus superficialis major der Säugethiere wird man den Palatinus, im Nervus tympanicus den Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus auf vergleichend-neurologischem Wege wiedererkennen können,

1) A. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. VI.

Schlussfolgerungen, welche zwar schon mehrfach¹⁾ gezogen worden sind, aber bislang einer ausreichenden vergleichenden Grundlage entbehrten.

Ehe zur Besprechung des Pharyngeus ventralis posttrematicus des Facialis übergegangen wird, soll des Verhältnisses zwischen Facialis und Hyomandibulare kurz gedacht werden. Da der Knorpel nach Ansicht der meisten Autoren schon in der Klasse der Amphibien in den Dienst des Gehörorganes tritt, war es von Wichtigkeit, nochmals genau und durchgehends seine Topographie, vornehmlich die Lage des Nerven zu dem bald als Träger des Hyoides, bald als Kieferstiel, bald als Bindeglied zwischen Schädel und Opercularapparat, unter gleichzeitiger Beziehung zum Kieferbogen, fungirenden Skelettheiles zu bestimmen. Bei allen untersuchten Selachiern verlässt der Ramus posterior des Facialis die Schädelwand vor dem Hyomandibulare und kreuzt dieselbe, je nach der Configuration und Richtung der Knorpelspange, entweder ganz allmählich (Squaliden) oder fast rechtwinklig (Rajiden) an der Aussenseite von vorn nach hinten (Textfig. 1—3). Einzelne Aeste (R. mand. int.) können bereits vor Vollzug dieser Kreuzung abgehen, was der erfolgreichen Vergleichung der Hyomandibula mit der Columella der Amphibien und Reptilien keinen Abbruch thut.

Die Sonderstellung, welche das Hyomandibulare des *Polypterus* einnimmt, wurde bereits erwähnt. Vielleicht findet die Verlagerung des Facialis nach hinten, durch welche es nur zu einer Kreuzung des Opercularfortsatzes (Textfig. 4) durch den Nerven kommt, in der Verbreiterung des Schädelansatzes des Hyomandibulare, in seiner innigen Vereinigung mit den Hautknochenplatten seine Erklärung. Besonders die feste Verbindung der Aussenfläche der Hyomandibula mit dem Praeoperculum, Suboperculum und Operculum musste eine Kreuzung des Nerven an der Lateralseite unmöglich machen. Ueber den kleinen Knorpel zwischen Ohrkapsel und Hyoid des *Ceratodus* ist noch keine Einigkeit erzielt. HUXLEY [1876]²⁾ homologisirt ihn bekanntlich mit dem Hyomandibulare, und die meisten Autoren, besonders SEWERTZOFF (1902), sind ihm hierin auf Grund der Ontogenese gefolgt. POLLARD³⁾ hält ihn für ein Kiemenstrahlrudiment, K. FÜRBRINGER⁴⁾ erwägt das Für und Wider, lässt die Entscheidung aber offen. Auch ich fand ein zweites kleineres Knorpelchen an derselben Stelle neben dem Hyomandibulare, an welcher es K. FÜRBRINGER abbildet, ein anderes Mal mehr ventral. Welche Mannigfaltigkeit auch in den Beziehungen des fraglichen Knorpels zur Schädelwand herrscht, haben die Beobachtungen RIDWOOD's [1894]⁵⁾ gezeigt. Ohne mangels embryologischer Untersuchung auf diese Frage näher einzugehen, soll nur die Lage des Nerven vor dem Knorpel als die häufigste hervorgehoben werden, welche auch SEWERTZOFF beim Embryo (Fig. 2B) abgebildet hat, und die der Auffassung des Knorpels als Hyomandibulare jedenfalls nicht im Wege steht. In manchen Fällen (RIDWOOD's Fig. 3a und b), in welchen sich der Knorpel weiter ventral erstreckt und sich noch an einer zweiten Stelle mit dem Schädel verbindet, kann der Facialis auch die Aussenseite dieses Knorpeltheiles von vorn-oben nach hinten-unten kreuzen; der Anschluss an seine Lage bei Selachiern ist also hierin angedeutet. Andererseits wird zu den Amphibien hinübergeleitet, deren Columella so weit reducirt erscheint, dass sie hinter dem Facialis liegt und nicht von ihm gekreuzt wird, vielmehr erst ihre ligamentöse Verbindung mit dem Quadratum. So lässt sich der Verlauf des Facialis zum Hyomandibulare des *Ceratodus* vermittelnd zwischen die analogen topographischen Beziehungen der Selachier und Urodelen eingliedern. Eine Verbindung mit dem Hyoid, welche SEWERTZOFF im Embryonal-

1) Hier sei nur auf STANNIUS (1849), FISCHER (1852), VAN WIJHE (1882), FRORIEP (1885 und 1887), C. RABL (1887), GAUPP (1888 und 1898), DRÜNER (1902, 1903, 1904), VERSLUYS (1898, 1903) und FUCHS (1905) verwiesen.

2) HUXLEY l. c., 1876.

3) H. B. POLLARD, The suspension of the jaws in Fish. Anat. Anz., Bd. X, 1895.

4) K. FÜRBRINGER, Beiträge zur Morphologie des Skelettes der Dipnoer etc., Inaug.-Diss. Jena, 1904.

5) RIDWOOD l. c., 1894.

stadium nachwies, fehlt beim erwachsenen *Ceratodus*; die von RUGE (1897) geschilderte Sehnenplatte zwischen Hyomandibulare, Cranium, Hyoid und Suboperculum kann wohl nicht hiermit in Verbindung gebracht werden. Eine bessere Unterstützung erfährt die Meinung HUXLEY's durch orale Bündel der von RUGE als *M. cranio-opercularis* benannten Muskelplatte, einen Abkömmling von *C₂hd*, welche ich an dem strittigen Hyomandibulare inseriren sah, worüber an anderer Stelle im Zusammenhang berichtet werden soll. In einer Gliederung des reducirten Skelettheiles kann ich kein Hinderniss für die Homologisirung sehen.

Der Ramus mandibularis internus des Facialis erfordert erhöhtes Interesse und ist in diesen Untersuchungen besonders berücksichtigt worden, da seine heute wohl feststehende Homologie mit der Chorda tympani der höheren Wirbelthiere und damit seine Bedeutung für die ganze Mittelohr- und Kiefergelenkfrage vergleichend-anatomisch von vielen älteren Autoren, neuerdings besonders von VERSLUYS und GAUPP 1898, DRÜNER 1902 und 1904, ontogenetisch von VERSLUYS 1903, DRÜNER 1904, FUCHS 1905 erkannt worden ist. Vor allem GAUPP hat darauf hingewiesen, wie nothwendig genaue Kenntnisse über Abgang, Verlauf und Endausbreitung dieses Facialisastes sind, wenn wir in der Erkenntniss der Phylogeneese des Mittelohres und des schalleitenden Apparates sowie in der Frage nach der Homologie oder Dyshomologie des non-mammalen und mammalen Kiefergelenkes Fortschritte machen wollen. Hier sei zunächst nur eine Uebersicht über diesen Nerven bei Fischen gegeben, eine eingehendere Besprechung folgt am Schluss.

Die Abgangsstelle des R. mandibularis int. vom Ramus posterior des Facialis, seine Lage zum Hyomandibulare, zum Spritzlochkanal und Hyoid sind bei Notidaniden in ihrer Ursprünglichkeit zu finden; die Beziehungen zum Kiefergelenk und MECKEL'schen Knorpel haben sich als secundäre Erwerbungen herausgestellt, die bei den Vorfahren der niedersten Selachier nicht bestanden haben können. Stets sondert sich der Ast vom hinteren Facialisstamm erst ab, nachdem derselbe das Spritzloch passirt hat und auf die Aussenfläche des distalen Hyomandibulaendes getreten ist. Die Zugehörigkeit zum Ramus posterior kann demnach, zumal ein entsprechender Pharyngeus praetrematicus VII nachgewiesen wurde, nicht mehr bezweifelt werden. Die Abgangsstelle liegt bald vor der Kreuzung des Facialisstammes und Hyomandibulare (*Heptanchus*, *Polypterus*), bald auf (*Centrophorus*), bald hinter der Knorpelspange (Rajiden) und kehrt in dieser Mannigfaltigkeit auch bei Amphibien und Reptilien wieder. Bei *Heptanchus*, dessen Mandibular- und Hyoidbogen einer primitivsten „primären Autostylie“ am nächsten stehen, insofern beide gesondert am Cranium articuliren und in paralleler Biegung mit einander abwärts ziehen, indem sich dabei der letztere dem ersteren medial eng anschmiegt, folgt nun der Facialisast dem Hyoidbogen bis zur Copula; erst seine Endäste ziehen hinüber zur Mandibula. Die Nachbarschaft des Nerven zum Quadratum und Kiefergelenk ist also bei *Heptanchus* nur eine relative, d. h. sie resultirt nur aus dem engen Anschluss beider Visceralbogen an einander. Der Nerv enthält ferner nur für die Schleimhaut bestimmte sensible Fasern. Die genaue Feststellung seines Endgebietes ergab, dass er allein die Schleimhaut über der Vorderkante des Hyoides und der Hyoidcopula versorgt, sodann die Tasche zwischen Hyoid und Mandibula bis zu den Zähnen; Trigeminuszweige sind noch nicht oder nicht mehr an der Innervation der Mundhöhle betheiligt.

Wir haben also im Ramus mandibularis internus des Facialis der niedersten Haie (*Heptanchus*) einen Schleimhautnerven vor uns, welcher an der Vorderkante des Hyoidbogens herabzieht und sich in ventralem Gebiet verzweigt, im Vergleich mit dem Schleimhautnerven der Vagusgruppe also mit einem Pharyngeus ventralis aus dem Posttrematicus des Facialis. Man muss hierin den phylogenetisch ältesten bekannten Befund sehen, d. h. denjenigen, bei welchem sich die erste Schlundspalte vor relativ kurzen Zeiträumen noch in die ventrale Hälfte zwischen Mandibel und Hyoid erstreckte. In dieser Zeit muss der

R. mandibularis internus an der Vorderkante des Hyoides hinter der Spalte gelegen haben. Erst später, als diese geschlossen war, konnte der Nerv zur Mandibel, oder noch weiter proximal zum Quadratum und Kiefergelenk gelangen, wie wir ihn bei *Centrophorus* gleichsam auf halbem Wege, bei den Rochen schon näher dem ersten Visceralbogen fanden. Bei *Ceratodus* und den Urodelen ist die secundäre Anlagerung an den Kieferbogen bereits eine feststehende Einrichtung geworden, indem der Nerv hier an der Innenseite des Kiefergelenkes und des Unterkiefers, nach Auftreten der Deckknochen meist innerhalb des letzteren verläuft. Durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch erinnert jedoch seine Lage medial vom primordialen Unterkiefer, dem MECKEL'schen Knorpel und seine Endverzweigung im ventralen Schleimhautbereich des Hyoidbogens (Zungenschleimhaut) daran, von welcher Seite der Nerv zum Kieferbogen herantrat und wo er ursprünglich lag. Der auf den R. mand. int. VII caudal folgende Schleimhautnerv ist der an der Hinterkante des Hyoides verlaufende Pharyngeus ventralis praetrematicus IX. Bei Knorpelfischen mit Spritzloch findet sich nun in dem ventralen Bereich vor dem Hyoid noch ein Zweig des Palatinus, welcher mit dem R. mand. int. in einem alternirenden Verhältniss steht. Dieser schon bei höheren Fischen nie mehr vorkommende Ast ist deshalb von Bedeutung, weil seine Lage dicht am Hinterende der Mandibel keine andere Auslegung zulässt, als dass wir in ihm den ventralen Schleimhautast aus dem R. praetrematicus VII vor uns haben, welcher nach Schluss der Spalte allmählich zurückweicht und in gleichem Maasse von dem ursprünglich durch die erste Schlundspalte von ihm getrennten, posttrematischen, ventralen Schleimhautast ersetzt wird. Dieser verdankt seine überwiegende Ausbildung gegenüber den ventralen Pharyngei der Vagusgruppe weiterhin der gleichen Ursache, wie der dorsale Pharyngeus VII, der N. palatinus, nämlich der vermehrten Inanspruchnahme des ersten Visceralbogens als Kauapparat.

Nach dieser Darlegung erscheint es selbstverständlich, dass der R. mandibularis internus VII nie anders als an der Medialseite des MECKEL'schen Knorpels liegen kann, und dass alle lateral vom Knorpel gelegenen Nervenäste nicht mit ihm verwechselt werden dürfen. Es werden hierdurch alle älteren Angaben hinfällig, in welchen diesem Facialisast bald motorische, bald für die Haut bestimmte sensible Zweige zugeschrieben wurden, man ihn oft vom Praetrematicus ableitete und ihm die verschiedensten Bezeichnungen gab.

Endlich ist noch festzuhalten, dass der R. mand. int. bei Selachiern, gleich dem Palatinus, vom Trigemini peripher noch völlig getrennt ist, wie alle Nerven primitivster Form. Er hat sich zwar bis zum primordialen Unterkiefer ausgedehnt, bereits eine secundäre Erscheinung, wie auseinandergesetzt wurde, ist dabei aber innerhalb des Schleimhautmetamers des Facialis geblieben, aus welchem der andere Pharyngeus ventralis VII zurückwich. Bei *Polypterus* findet sich zum ersten Mal eine Beziehung des R. mand. int. VII zum Unterkieferast des Trigemini, desgleichen bei *Ceratodus*. Bei Crossopterygiern und Dipnoern bewahrt aber der Facialisast auch innerhalb des Kiefers noch seine selbständige Existenz gegenüber dem Trigeminiast, und es bleibt bei einem mehrfachen Faser-austausch. Die Erklärung für diese Bethheiligung des Trigemini an den oralsten Schleimhautpartien bei diesen Fischen sehe ich, analog dem Befund beim Palatinus, in dem Hinzukommen eines zweiten knöchernen Bogens vor dem primordialen Unterkiefer, repräsentirt durch die Dentalia. Die vergleichende Analyse ergibt also, dass das Auftreten dieser fortan in der Wirbelthierreihe constanten Anastomose zwischen Facialis und Trigemini am Ober- und Unterkiefer an das Auftreten eines zweiten Bogens (Maxillaria und Dentalia) geknüpft ist, mithin eine Entfernung von primordialen Zuständen bedeutet, welche nach GEGENBAUR's altbewährter Lehre stets bei den Selachiern zu suchen sind.

Der Verlauf des R. mandibularis internus VII ausserhalb oder innerhalb des Unterkiefers ist von ganz nebensächlicher Bedeutung für die Vergleichung, interessant aber für die Beurtheilung der Deckknochen. Wir fanden, dass die Deckknochen des Rachendaches von *Polypterus* nach ihrem Zahnbesatz und ihrer oberflächlichen Lage eine relativ frische Erwerbung darstellen, wofür auch die Lage des N. palatinus einen feinen Gradmesser abgab. Auch der ventrale Pharyngeus verschwindet fast in ganzer Ausdehnung unter dem oberflächlich gelegenen Spleniale (Operculare), das ebenso, wie das Dentale, feine Zähnen trägt, beides Argumente für eine recente Entstehung des Deckknochens, wie ja überhaupt „die Ganoiden zu den niedersten Gruppen der Wirbelthiere gehören, bei welchen Verknöcherungen im Visceralskelet auftreten (VAN WIJHE)¹⁾. Demnach weisen sich die Deckknochen des *Polypterus* durch ihre Lage zu den Schleimhautnerven als „Dermo“-Knochen im Sinne VAN WIJHE's aus. *Ceratodus* besitzt nach HUXLEY ein Spleniale, welches in Form, Grösse und Zahnbesatz dem des *Polypterus* ausserordentlich gleicht. Dass trotzdem der gleiche Facialisast sich nicht im Unterkiefer, unter dem Deckknochen, findet, sondern medial von diesem, lässt auf ein höheres Alter dieser Verknöcherungen schliessen. Desgleichen weist die Ausbreitung der dorsalen Pharyngei des Glossopharyngeus und Vagus auf den Deckknochen, der Schädelbasis und deren feste organische Verbindung mit dem Primordialcranium darauf hin, dass manche Deckknochen des *Ceratodus* unter Emancipation von der Zahnbildung entstehen und einen Uebergang zu Ersatzknochen darstellen. Andererseits giebt die Lage des Palatinus GAUPP²⁾ Recht, wenn er sagt, dass „die Dipnoer in ihren Zahnplatten das supponirte Anfangsstadium der Knochen fixirt zeigen“. Der Vergleich mit *Polypterus* ergibt also, dass *Ceratodus* auch bezüglich der Schleimhautverknöcherungen sich stellenweise schon vom Anfangsstadium entfernt hat und offenbar Deckknochen verschiedenen Alters besitzt, demnach auch in diesem Punkte als Bindeglied zwischen Selachiern und Amphibien erscheint.

II. Amphibien.

Das Nervensystem der Urodelen ist von J. G. FISCHER³⁾ und DRÜNER⁴⁾, das von *Rana* durch GAUPP⁵⁾ eingehend bearbeitet worden, so dass ich in vieler Hinsicht nur bestätigen kann. Da ich jedoch als Hauptziel eine möglichst genaue Kenntniss der terminalen Ausbreitung der Schleimhautnerven und ihre Abgrenzung im Auge behielt, ergaben sich mir doch neue zootomische Einzelheiten, welche sich den Ausführungen genannter Autoren gewissermaassen als Fortsetzung anschliessen; durch die Vergleichung mit den bisher im Detail fast unbekanntem Verzweigungen der Kiemennerven der Selachier und der homologen Nerven höherer Wirbelthiere gewährten sie mir besonderes Interesse.

In Uebereinstimmung mit der allgemeinen Reduction der Kiemenbögen sind auch die zugehörigen Nerven im Ganzen rückgebildet; die R. pharyngei dorsales und praetrematici sind fast bei allen Urodelen anfangs vereinigt; den Beginn dieser Vereinfachung zeigte bereits *Ceratodus*. Die Aestchen der Pharyngei dorsales, welche wir bei Selachiern längs der Medialseite der dorsalen Bogenhälften herabsteigen sahen, sind durch die Praetrematici ersetzt, welche bis zum Mundhöhlenboden reichen; nur die zum Rachendach gehenden Verzweigungen genannter Pharyngei bestehen noch und zeigen mit dem Auftreten einer Paukenhöhle sogar eine gewisse Weiterentwicklung. Die ventralen Schleimhautnerven sind hauptsächlich in den

1) VAN WIJHE, l. c. 1882.

2) E. GAUPP, Die Entwicklung des Kopfskeletes. Handb. der vergleich. und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere, hrsg. v. O. HERTWIG, Lief. 23, 1905.

3) J. G. FISCHER, Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen, Hamburg 1864.

4) L. DRÜNER, Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmusculatur der Urodelen. I. und II. Zoolog. Jahrb., XV, 1901 und XIX 1904.

5) E. GAUPP, Anatomie des Frosches, 2. Aufl., Braunschweig 1897.

Posttrematici enthalten; die aus dem hinteren Glossopharyngeusast gewinnen mit dem Auftreten der Zunge an Stärke und Ausdehnung.

Die Untersuchung setzt wieder mit dem Austritt der Nerven aus dem Schädel ein. Das Grenzgebiet zwischen den dorsalen Schleimhautästen des Facialis und Glossopharyngeus, in welchem sich bei Selachiern das Spritzloch fand, Abgang und Verlauf des R. mandibularis internus des Facialis, seine Orientierung zur Columella, zum Kiefergelenk, zur Plica hyomandibularis der Urodelen und seine peripheren Verbindungen mit dem Trigenus wurden besonders berücksichtigt; endlich die Lage des hinteren Facialisstammes und der IX—VII-Verbindung zu Operculum und Columella und ihrem Bandapparat. In mancher Hinsicht werden sich Selachier- und Urodelenzustände bezüglich der hier verfolgten Fragen auf gemeinsame Urzustände zurückführen lassen.

1. Perennibranchiaten.

Menobranchus lateralis (Taf. XXII, Fig. 6).

a) N. facialis (und N. trigeminus).

Noch innerhalb der Schädelwand entlässt der Facialis aus seinem Ganglion den N. palatinus durch ein Kanälchen des Petrosus [Prooticum HUXLEY¹⁾] nach vorn, unten und etwas nach aussen. Der Schleimhautnerv wird zwischen dem hinteren seitlichen Rande des Parasphenoides und dem medialen des Pterygoides am Rachendach sichtbar, also an ähnlicher Stelle, wie bei *Polypterus*, und zieht in der Rinne zwischen beiden Deckknochen vorwärts. Gleich bei seinem Erscheinen tauscht er Verbindungen mit dem Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus aus, dessen feinste rostrale Endästchen über seiner Austrittsstelle einen Plexus bildet. Diese Stelle liegt dicht vor und etwas medial von der Befestigung des Ceratohyale am Schädel. Der Nerv verzweigt sich nach beiden Seiten bis zu den Zähnen des Vomer und der Medianen des Mundhöhlendaches, ist terminal bei manchen Exemplaren nochmals in einem, von den genannten Deckknochen gebildeten, Kanal eingeschlossen und erreicht endlich die Schleimhautfalte hinter den Vomerzähnen. Ein stärkerer Seitenast tritt an der medialen hinteren Ecke der Choane (*Nar. int.*) über den Vomer (dorsal) und verbindet sich hier mit einem Ast aus dem R. maxillaris sup. des Trigeminus. Dieser ist anfangs vom Vomer bedeckt, liegt dann in der Schleimhautfalte, welche sich zwischen der prämaxillaren und der Vomer-Zahnreihe erhebt, und endigt daselbst in der Mittellinie. Der Palatinus bleibt sonach auf die dorsale Kopfhälfte beschränkt.

Während die Vomer-Zahnreihe und die Choane die Grenze zwischen den Schleimhautgebieten beider Nerven bilden, die allerdings in Folge der Anastomosen nicht mehr scharf gezogen werden kann, gehört die Schleimhaut im Bereich des Maxillarbogens dem Trigeminus an. Bei *Ceratodus* fand sich dieser Zustand angedeutet, wo wir auch die Vomerzähne als die ungefähre Scheidewand zwischen V- und VII-Gebiet feststellten; endlich anastomosirt wahrscheinlich auch der Palatinus von *Polypterus* zwischen primordialem Oberkiefer und oral vorgelagertem Maxillarbogen mit Zweigen des Quintus.

Die Lage des hinteren Facialisstammes zur sogenannten Columella, einem Fortsatz des Operculum, welcher mit einem Vorsprung des Quadratum ligamentös verbunden ist, hat DRÜNER bestimmt, und ich kann seine Angaben bestätigen. Oberhalb dieses Bandapparates besteht noch eine zweite knöcherne Brücke zwischen Columella und einem caudalen Fortsatz des Squamosum. Der Facialis tritt nun vor Operculum und Columella aus; sein R. jugularis, welcher sich zuerst abgelöst hat, gelangt dorsal von der Knochen-

1) TH. HUXLEY, On the structure of the skull and of the heart of *Menobranchus lateralis*. Proceed. Zool. Soc. London, 1874.

brücke nach aussen, alle übrigen Aeste unterhalb derselben, aber dorsal vom Ligamentum suspensorio-stapediale. Von diesen Aesten wurde nur der sehr feine R. mandibularis internus verfolgt, welchen FISCHER und DRÜNER als R. alveolaris bezeichnen, ersterer, weil er denselben angeblich innerhalb eines Knochenkanals des Unterkiefers beobachtete (p. 134). Dieser Name ist von mir vermieden, da der Nerv bei *Menobranchus* nicht im Alveolarkanal verläuft, wie schon DRÜNER angegeben und wie RUGE ihn (Fig. 35) abgebildet hat.

Nachdem der Nerv über das erwähnte Band verlaufen, wendet er sich unter dem Musculus cephalo-dorso-mandibularis zu dem Ligamentum hyo-quadratum (hyo-suspensoriale), welches er durchsetzt oder auch medial kreuzt, um so an die Innenseite des dem Schädel einverleibten Quadratum und des Quadrato-Mandibulargelenkes zu gelangen (Textfig. 7). Weiterhin liegt er dem MECKEL'schen Knorpel, dessen hinterster Theil bei *Menobranchus* nicht von Deckknochen überlagert ist, dicht an und bleibt auch weiter vorn auf dem Spleniale, vor der Plica hyomandibularis. Erst distal vom Kiefergelenk verzweigt sich der Nerv zur Schleimhaut über dem freiliegenden hinteren Theil der Cartilago Meckelii und der Innenseite des Spleniale bis zum Zahnrand, zur Tasche zwischen Unterkiefer und Hyoid und zur Seite der Zunge. Nach Verlauf und Endausbreitung ist er dem gleichen Nerven der Selachier sehr ähnlich. Soweit sich feststellen liess, fehlen noch Verbindungen mit dem dritten Trigeminusast, welcher, im Unterkiefer eingeschlossen, zum Theil als R. alveolaris fungirt. Die vollständige Umscheidung des primordialen Unterkiefers durch Knochenplatten und der Einschluss der Schleimhautäste beider Nerven im Unterkiefer scheinen gleichzeitig mit Verschiebungen des Endgebietes den Anstoss zur Anastomosenbildung gegeben zu haben; der MECKEL'sche Knorpel trennt ursprünglich beide Nerven. Das Hinzukommen des zahntragenden Dentale, des neuen oralen Bogens und damit die Erweiterung des primären Schleimhautgebietes bedingen in ihrer Gefolgschaft auch am Mundhöhlenboden das Auftreten des Trigeminus, der von da ab am Unterkiefer in derselben Weise seinen Platz behauptet und erweitert, wie der R. maxillaris V am Oberkiefer bei höheren Formen, Schritt für Schritt mit der Ausbildung eines secundären Gaumens, an Boden gewinnt. *Menobranchus* zeigt noch die Alleinherrschaft des R. mandibularis internus VII im beschriebenen ventralen Bezirk, aus welchem der Palatinus endgültig verschwunden, in welchen der Trigeminus noch nicht eingedrungen ist. — Die Nn. cutanei mand. med. und lat. (DRÜNER) haben keine Beziehungen zur Schleimhaut.

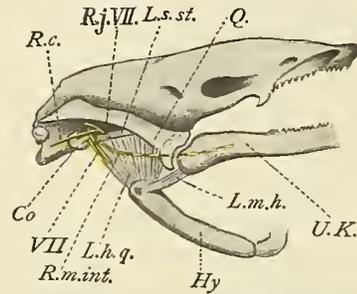


Fig. 7. Schädel von *Menobranchus lateralis*. (Nach GADOW.) Schematische Darstellung der Nerven. Q. Quadratum; U.K. Unterkiefer; Hy Hyoid; Co Columella; L.s.st. Ligamentum suspensorio-stapediale; L.h.q. Ligamentum hyo-quadratum; L.h.m. Ligamentum hyo-mandibulare; R.j.VII. Ramus jugularis des Facialis, gesondert austretend; VII die übrigen Facialisäste; R.m.int. Ramus mandibularis internus, das Lig. hyo-quadratum durchsetzend, zieht medial vom Kiefergelenk in den Unterkiefer (punktirt); R.c. Ramus communicans IX—VII.

b) N. glossopharyngeus.

Der Glossopharyngeus, mit welchem auch die IX—VII-Anastomose abgehandelt werden soll, entspringt, gemeinsam mit dem Vagus, aus einem grossen Ganglion und theilt sich sofort nach seinem Erscheinen hinter der Ohrkapsel in seine Hauptäste, unter welchen nur die für die Schleimhaut bestimmten hier Rücksicht erheischen. Nach vorn zweigt sich längs der lateralen Wand der Ohrkapsel ein starker Ast ab, welcher eine Combination der IX.—VII. Anastomose, des R. praetrematicus und R. pharyngeus dorsalis vorstellt. Ehe das Operculum erreicht wird, trennt sich die Anastomose von den vorerst noch vereinigten beiden anderen Aesten und verfolgt ihren Weg dorsal von Operculum und

Columella zum R. jugularis des Facialis. Ihre noch strittige Zusammensetzung aus sensiblen (STRONG) oder motorischen (RUGE, DRÜNER) Fasern soll nicht berührt werden; eine zweite Verbindung von Ganglion zu Ganglion habe ich nicht finden können.

Das andere Stämmchen wendet sich nach Trennung von der Anastomose nach unten und senkt sich caudal, dann ventral von der Columella, vor- und abwärts zum Mundhöhlendach hinter der Befestigung des Ceratohyale am Schädel. Nach ganz kurzem Verlauf geht der feine Nerv eine Verzweigung ein, aus welcher nach Kenntniss der Schleimhautnerven der Selachier und von *Ceratodus* erhellt, dass in diesem Stämmchen der R. pharyngeus dorsalis und der R. praetrematicus des Glossopharyngeus vereinigt waren. Ersterer ist wesentlich stärker und verzweigt sich plexusartig nach beiden Seiten und vorwärts bis zur Austrittsstelle des Palatinus. Seine feinsten Enden lagern über dem zwischen den Deckknochen eingeschlossenen Facialisast und anastomosiren mehrfach mit ihm. Die Topographie dieser für die Stammesgeschichte des Mittelohres wichtigen Stelle erfordert später eine genauere Besprechung. Der feinere R. praetrematicus bildet auf dem Dorsalende des Zungenbeinbogens eine Schlinge und folgt dann dem Bogen bis zum Mundhöhlenboden. Ein auf dem Visceralbogen bis zur Mitte absteigendes Aestchen des Pharyngeus dorsalis, wie es bei Selachiern constant, fehlt bei *Menobranchus* und allen weiteren untersuchten Urodelen, in Uebereinstimmung mit der allgemeinen Rückbildung des oberen Abschnittes des Zungenbeines und der Kiemenbögen.

Aus dem R. posttrematicus IX gehen, schon längs des Epibranchiale I, feine Rami pharyngei zur Schleimhaut des Bodens, welche jedoch in Anbetracht der bei allen Urodelen vorhandenen Verkürzung der ersten Kiemenspalte vom dorsalen Ende her wohl schon als ventrale Pharyngei zu deuten sind. Der weitere Verlauf der sensiblen Stämmchen längs der Aussenseite des Ceratobranchiale I und seine Endausbreitung in der Schleimhaut der Zunge, zu welcher er, lateral vom Basibranchiale I, von unten herauf zieht, sind durch FISCHER und DRÜNER hinreichend bekannt. Die Homologie dieser sensiblen Zweige des R. posttrematicus IX mit dem R. lingualis der höheren Wirbelthiere halte ich für gesichert.

c) N. vagus.

An die Schleimhautäste des Glossopharyngeus schliessen sich caudal die Pharyngei des Vagus in ganz analoger Ausbreitung an. Die Aehnlichkeit der ganzen Topographie der Pharyngei der Urodelen und der Selachier ist überraschend (vergl. Tafelfigg. 1—3 und 6), der einzige Unterschied besteht in der Vereinfachung des Kiemennervensystems, welche mit dem Rückgang des ganzen Kiemenapparates Hand in Hand geht. Das Stämmchen der verbundenen R. pharyngeus dorsalis und R. praetrematicus X erscheint über der Spitze der zweiten Kiemenspalte. Die Stelle liegt caudal und ventral von der des Glossopharyngeusastes und illustriert hierdurch deutlich die Verbreiterung des hinteren Abschnittes der Schädelbasis und die Rückbildung der Bögen und Spalten im Dorsalbereich. Das prätremaische Aestchen senkt sich auf der Innenseite des Epibranchiale II, nahe dessen Vorderkante, abwärts, das dorsal-pharyngeale überschreitet das obere Ende des Epibranchiale I vor- und medialwärts, indem es dabei die oft geschilderte Verbreitungsweise dieser Nerven bis in alle Einzelheiten wiederholt. Gewöhnlich anastomosiren die verschiedenen oberen Schlundnerven am Mundhöhlendach unter einander.

Der hintere Schlundbogenzweig, welcher aussen am Ceratobranchiale II herabläuft, führt neben motorischen und cutanen Aesten wiederum Pharyngei ventrales; der stärkste, distalste derselben erreicht seitlich und hinter dem knöchernen Zungenbeinstiel (Basibranchiale II HUXLEY), medial von den zu einem Stück verschmolzenen Ventralsegmenten des ersten und zweiten Kiemenbogens, sein Endgebiet und löst sich hinter dem R. lingualis IX auf. Die eingehende Schilderung DRÜNER's enthebt mich einer näheren

Besprechung. Die Vergleichung mit niederen und höheren Formen und daran anzuschliessende phylogenetische Erörterungen folgen am Schluss dieses Abschnittes.

2. Derotremen.

Menopoma alleghaniense (Taf. XXII, Fig. 7). Von dieser Species stand mir, neben zwei kleineren, ein besonders grosses und gut conservirtes Exemplar zur Verfügung, so dass die Präparation und Kenntnissnahme der einschlägigen Innervationsverhältnisse sehr erleichtert wurde. Um Wiederholungen zu vermeiden, sollen die von FISCHER und DRÜNER notirten Thatsachen nur berührt, die auf der bekannten Grundlage neu gefundenen Einzelheiten aber ausführlicher abgehandelt werden. In dem Abschnitt über den Nervus facialis ist auch des Trigemini gedacht.

a) N. facialis.

Der Ramus palatinus tritt in horizontaler Richtung durch das Hinterende des Parasphenoides und bleibt eine grosse Strecke weit unter den Deckknochen (dorsal) verborgen. Erst zwischen mittlerem und vorderem Drittel dieses Knochens, kurz vor einer Linie, welche beide Mundwinkel verbinden würde, kommt er an die Oberfläche zur Schleimhaut und dehnt sich bis zur Vomerzahnreihe aus. Seine rostralen, medialen Ausläufer enden theils am Hinterrand der Vomerzähne, theils verschwinden sie wieder dorsal von den breiten Vomerplatten und kreuzen sich hier, am Boden der Nasenhöhle, in spitzem Winkel mit Zweigen des R. ophthalmicus trigemini. Verbindungen zwischen beiden waren nicht nachzuweisen; vielleicht bestehen sie aber doch, da sie sich bei *Cryptobranchus* fanden. Seitliche Zweige nehmen die Richtung zur Choane, und einer derselben stellt am Hinterrande der inneren Nasenöffnung die gleiche Anastomose mit einem Zweig aus dem Oberkieferast des Trigemini her, welche bei *Menobranchus* beobachtet wurde. Das Gebiet des Palatinus erscheint also in gleichem Maasse in sagittaler Richtung verkürzt (vergl. Taf. XXII, Fig. 6 und 7), wie das Rachendach, dessen Verkürzung sich auch äusserlich in der kurzen stumpfen Form der Schnauze bei den Derotremen äussert.

Der hintere Facialisstamm ist bei seinem Erscheinen an der äusseren Schädelwand schon in seine Endäste getheilt, die vor Operculum und knorpeliger Columella, dorsal von der grossen Membran, welche Petrosus, Operculum und Columella mit Quadratum und Ceratohyale verbindet, geschlossen lateralwärts ziehen. Der zarte R. mandibularis internus liegt unter den übrigen Zweigen, durchsetzt einen zwischen Processus hyoideus quadrati und oberem Ende des Ceratohyale ausgespannten Verstärkungszug der Membran in der Nähe des Quadratum und gewinnt so, nach vorn und unten ziehend, die Innenseite des Kiefergelenkes, oberhalb des kräftigen Ligamentum mandibulo-hyoideum und des Unterkiefers. Der Nerv kann dann von der Mundhöhle aus im hintersten Winkel der Hyomandibulartasche wieder aufgesucht werden. Er nähert sich dem medialen Deckknochen von unten und durchdringt ihn in geringer Entfernung vom Kiefergelenk, um innerhalb des Unterkiefers zwischen MECKEL'schem Knorpel und innerem Belegknochen seinen Weg fortzusetzen. Erst nach Passage des Kiefergelenkes entlässt er die ersten feinen Seitenzweige, welche den Unterkiefer durch das Spleniale verlassen und in der Schleimhaut zwischen Unterkiefer und Hyoid sich verlieren. Das Stämmchen zieht weiter und verbindet sich etwa in der Mitte der Länge des Unterkiefers mit einem Zweig des R. mandibularis des Trigemini. Dieser liegt aussen vom MECKEL'schen Knorpel unter dem lateralen Deckknochen. Seine stärksten Aeste verlassen den Unterkiefer bald, um ihr Haupt- resp. Muskelgebiet zu erreichen; ein dünner Zweig gewinnt aber allmählich die Oberfläche des Knorpels und geht hier die bekannte Anastomose mit dem Facialisast ein. Die distal folgenden

Seitenzweige, welche die Schleimhaut bis zur Seite der Zunge versorgen, dürften also Fasern beider Nerven enthalten, soweit sich das auf präparatorischem Wege feststellen lässt. Da auch der R. cutaneus mandibulae lateralis zum grössten Theil in einem lateral vom Knorpel gelegenen Knochenkanälchen eingeschlossen ist, beherbergt der Unterkiefer von *Menopoma* also drei Nervenstränge, welche bereits bei *Polypterus* in gleicher Lage und Verbindung angetroffen wurden.

b) N. glossopharyngeus.

Die Theilung des Glossopharyngeus, des oralsten der aus dem gemeinsamen Glossopharyngeus-Vagus-Ganglion abgehenden Stämme, vollzieht sich ebenso wie bei *Menobranchus*. Der R. pharyngeus dorsalis und praetrematicus sind hier der IX.-VII.-Anastomose nicht angeschlossen. Diese ist stärker entwickelt, als bei *Menobranchus* und liegt weiter nach aussen zwischen den tiefsten Schichten des Musculus cephalo-mandibularis, wo sie sich auch dem R. jugularis verbindet; von der Columella bleibt sie ziemlich weit entfernt. Der R. posterior nimmt die Richtung auf das breite Dorsalende des Ceratohyale.

Aus dem Winkel zwischen der IX.-VII.-Anastomose und dem R. posterior des Glossopharyngeus gehen die vereinigten, bei *Menopoma* ansehnlicheren Rami pharyngeus dorsalis und praetrematicus ab und dringen schräg nach aussen und vorn, medial vom vorderen oberen Eck des Ceratohyale und vom Ligamentum hyoquadratum, zum Mundhöhlendach. Der Austritt dieses Aestchens zur Schleimhaut erfolgt etwas weiter vorn als bei dem Perennibranchiaten, nämlich medial und vor dem oberen Ende des Ceratohyale, während es bisher stets hinter diesem Bogen aufgefunden wurde. Als Grund für die kleine Abweichung kann die eigenthümliche Form des Hyoidendes und sein Bandapparat herangezogen werden. Das Dorsalende des Bogens erstreckt sich sehr weit nach hinten und ist vorn mit dem Quadratum durch einen Verstärkungszug fest verbunden. Oben am Petrosum ist es dagegen nur locker durch die eben erwähnte Membran befestigt und bleibt mit seiner dorsalen Rolle ziemlich beträchtlich von der Schädelfwand entfernt, so dass eine orale Verschiebung des Nerven durch den Spalt zwischen Schädel und Ceratohyale möglich wäre. Das Endgebiet des Nerven bleibt jedoch unverändert. Bei seinem Erscheinen am Rachendach theilt er sich in vier kleine Zweige, welche sich nach vorn, nach beiden Seiten, nach hinten rückläufig über das Ceratohyale und ventralwärts auf diesem entlang verbreiten. Letztere Fäden stellen den R. praetrematicus dar. Vorn reichen die dorsal bleibenden Aestchen bis zum Palatinusstamm, mehr seitlich bis zum Mundwinkel; durch die caudal umbiegenden gleicht sich die kleine orale Verschiebung des Nervenstämmchens wieder aus. Der prätremaische Zweig liegt nahe dem Vorderrande des Ceratohyale, seine ausserordentliche Feinheit erlaubte nicht, ihn bis zum Pharynxboden zu verfolgen. Anastomosen des Pharyngeus dorsalis IX mit Palatinuszweigen liessen sich nicht deutlich nachweisen, werden aber in Anbetracht der intimen Nachbarschaft und im Vergleich mit *Menobranchus* doch wohl vorhanden sein.

Vom Ramus posttrematicus des Glossopharyngeus zieht zuerst ein feiner Pharyngeus zum oberen Bereich des Ceratohyale; im Ventralbereich folgen noch mehrere kleinere. Der Rest der für die Schleimhaut bestimmten Nervenfasern setzt den R. lingualis zusammen, über welchen nichts Neues zu berichten ist.

c) N. vagus.

Der zweite Kiemenbogennerv (erste Vagusast), anfänglich mit dem dritten verbunden, ist stärker als dieser und entsendet, ehe er das Dorsalende des Ceratohyale überschreitet, den von DRÜNER beschriebenen Pharyngeus. In einem Falle entsprang der Schleimhautast mit zwei Fäden, welche sich in einer Schlinge

wieder vereinigten und hinter dem Hyoidende, über der Spitze des ersten Kiemenbogens, die Schleimhaut erreichten. Vom dritten und vierten Kiemenbogenerven gehen entsprechende Schleimhautäste zum Dorsalbereich des Pharynx ab, den vom dritten sah ich gleich DRÜNER durch den von der Vereinigung des zweiten und dritten Kiemenarterienbogens gebildeten Winkel ziehen.

Die dorsalen Schleimhautnerven von *Menopoma* sind nicht mehr so auffällig segmental angeordnet, wie die der Selachier und im Wesentlichen auch von *Menobanchus*. DRÜNER hat dieselbe Thatsache schon für die Rami postrematici und damit für die in ihnen verlaufenden Pharyngei ventrales betont, und mit dem Hinweis auf die Reduction der Hypobranchialia eine einleuchtende Erklärung hierfür gegeben. Die Reduction auch der dorsalen Kiemenbogenenden, ihre Entfernung vom Schädel und mannigfache Umlagerungen lassen die besprochenen Vereinfachungen und die Verwischung der ursprünglich metameren Anordnung auch in dorsalen Schleimhautbezirken verstehen. Die Austrittsstellen der anfangs stets verschmolzenen dorsalen Pharyngei und Praetrematici sind nicht mehr so genau zu bestimmen; ihre Endausbreitung ähnelt aber sehr dem ursprünglichen Verhalten, insofern sie sich am Mundhöhlendach nach vorn ausbreiten und caudal an den nächstvorderen Pharyngeus anschliessen, während die Praetrematici den ihnen zugehörigen Visceralbögen zustreben.

Cryptobranchus japonicus. Da ich nur ein Exemplar dieser Species erhalten konnte, an welchem noch dazu die Präparation nicht mehr ganz durchzuführen war, da ferner meine Ergebnisse auf eine vollständige Uebereinstimmung mit *Menopoma* hinwiesen, und wir endlich, abgesehen von älteren Darstellungen, in den Untersuchungen RUGE's¹⁾, OSAWA's²⁾ und DRÜNER's³⁾ werthvolle Schilderungen der Anatomie des *Cryptobranchus* besitzen, so sind folgende Notizen nur als ein ganz kurzer Anhang zu den an einem weit grösseren *Cryptobranchus*-Material vorgenommenen Bearbeitungen dieser Autoren anzusehen. Doch konnten einige neue neurologische Einzelheiten beigebracht werden, da z. B. DRÜNER den N. palatinus der Urodelen nicht in den Bereich seiner Betrachtungen einbezogen hat und die Bestimmung pharyngealer Nervenendgebiete auch hier von Niemand versucht worden ist.

a) N. facialis (und N. trigeminus).

Der Ramus anterior des Facialis nimmt denselben Weg und versorgt das gleiche Gebiet wie bei *Menopoma*. Der Nerv tritt gleichfalls erst ziemlich weit vorn, in Höhe der Mundwinkel, zwischen vorderer Spitze des Pterygoides und anterolateralem Rande des Parasphenoides zu Tage, nachdem er bis dahin dorsal vom äusseren Rande dieses Deckknochens, am Boden der Orbita, verlaufen, ohne dieser aber Aeste abzugeben. Das Gesamtbild seiner Verzweigung deckt sich vollständig mit Taf. XXII, Fig. 7. Die Verbindung mit dem Oberkieferast des Trigemini am Hinterende der inneren Nasenöffnung bildet nach Kenntniss des anderen Derotremens und von *Menobanchus* nichts Neues; OSAWA nennt diese Anastomose nicht. Die Endäste des Palatinus liegen theils über, theils unter den Vomera. Hierin kommt ein Tiefer-sinken dieser Zahnknochen zum Ausdruck, wenn man sich an das über *Polypterus* Gesagte erinnert. Die vom Vomer bedeckten Ausläufer liegen also an der medialen und unteren Wand der Nasenhöhle; einer dieser Zweige verbindet sich mit dem R. ethmoidalis aus dem ersten Trigeminiast, stellt also eine zweite Anastomose mit diesem Nerven her.

1) l. c.

2) G. OSAWA, Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. Mittheil. der med. Facultät der Kaiserl. japanischen Universität zu Tokio, Bd. V, 1892.

3) l. c.

Der Truncus hyomandibularis VII bewahrt seine Lage vor der Columella. Seine divergierenden Aeste, unter welchen sich auch der bereits in der Schädelwand abgehende R. mandibularis internus befindet, streifen dicht vor dem oralen Ende dieses knorpeligen Fortsatzes des Operculum vorbei, weder dorsal noch ventral, sondern genau in Höhe desselben. Vom R. jugularis trennt sich innerhalb der Muskulatur (*C₂md*) die starke Anastomose zum Glossopharyngeus ab, sie liegt, gleich der von *Menopoma*, aussen von der Columella.

Der R. mandibularis internus schlägt eine mehr caudale Richtung ein, zieht unter dem oralen Ende der Columella zu der starken Bandmasse zwischen hinterer Ecke des Quadratum und oberem Ende des Ceratohyale. Ehe er dieses schon mehrfach genannte Ligamentum hyo-quadratum erreicht, durchsetzt er die unter ihm ausgebreitete Membran, welche auch bei *Menopoma* genannt wurde, kommt an die Medialseite des Kiefergelenkes, nahe dessen hinterer Kante, und bleibt zunächst auf der Innenseite des Unterkiefers, um sich weiter vorn durch eine Oeffnung im Spleniale in den Unterkieferkanal zu begeben. Hier setzt er seinen Weg in dem Bindegewebe medial vom MECKEL'schen Knorpel fort und verbindet sich ungefähr in der Mitte des Unterkiefers über dem Knorpel mit einem Zweig des aussen vom Knorpel gelegenen Trigeminasastes, wie bei *Menopoma*. Die Schilderungen OSAWA's und DRÜNER's stimmen mit der vorliegenden überein. Der Nerv entlässt erst nach Passage des Kiefergelenkes Zweige zur Schleimhaut, deren Verfolgung nur bereits Bekanntes ergab.

b) Nn. glossopharyngeus und vagus.

Der neunte Hirnnerv spaltet sich alsbald in den anastomotischen Ast zum R. jugularis VII, welcher noch vorn, und den R. posttrematicus, welcher nach hinten-aussen zum oberen Ceratohyalende zieht; zwischen diesen beiden starken Zweigen erscheint das Schleimhautästchen, gelangt zwischen Ceratohyale und der Schädelwand zum Pharynxdach, wo es sich rostral bis zum Palatinusaustritt (*Pharyngeus dors.*) und ventral längs der Innenseite des Ceratohyale (*R. praetrem.*) aufsplittert. Das dorsale Aestchen verbindet sich mit feinen Palatinusausläufern. Bezüglich der genaueren Verbreitung kann auf die Schilderung von *Menopoma* verwiesen werden.

Die Pharyngei des Glossopharyngeus beider Derotremen treten über der Rolle des Ceratohyale aus, nicht hinter derselben, wie bei *Menobranchnus*. Eine Erklärung hierfür und für das weniger typische Verhalten der Pharyngei dorsales und ventrales, durch welches die metamere Anordnung im Einklang mit der Rückbildung der Kiemenbögen mehr und mehr verwischt erscheint, wurde oben versucht. DRÜNER hat schon die Stellen präcisirt, an welchen die Pharyngei zur Schleimhaut treten; um sich ein Bild von ihren Endgebieten zu machen, nehme man Taf. XXIII, Fig. 7 zur Hand. Nur sei noch hervorgehoben, dass sich nach partieller Obliteration der trennenden Kiemenspalten auch ein immer reicheres Anastomosennetz besonders zwischen Schleimhautästen des Glossopharyngeus und Vagus am Mundhöhlendach ausbildet, welches statt einzelner, segmental auftretender und verbleibender Nerven allmählich einen *Plexus pharyngeus* daselbst entstehen lässt.

Zusammenfassung.

Fassen wir die Resultate zusammen, welche die Untersuchung der Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus der Urodelen ergab, und vergleichen sie mit den bei Selachiern und Dipnoern gefundenen, ehe wir zur Besprechung der homologen Innervationsverhältnisse der Anuren übergehen, bei welchen das Auftreten einer Paukenhöhle innerhalb des hier verfolgten Schleimhautgebietes tiefgreifende Umwälzungen und neue Beziehungen ins Leben gerufen hat.

Hand in Hand mit dem Schwund des Kiemenkorbes wird, in gleicher Weise, wie das sensible Seitenliniensystem beim Uebergang zum Landleben, auch das sensible Kiemennervensystem entsprechend rückgebildet. STRONG¹⁾ hat gerade dieses Nervensystem in den Mittelpunkt seiner vortrefflichen Arbeit gestellt und in dem Lobus vagi der Fische, resp. dem Fasciculus communis der Amphibien das Centralorgan dieses Systemes erkannt, welches, bei den Fischen in höchster Vollendung entwickelt, bei wasserlebenden Amphibien bereits die ersten Rückbildungserscheinungen aufweist und bei Anuren, nach Eintritt der Lungenathmung, mit dem vollständigen Schwund der respiratorischen Function des Kiemenapparates nur mehr in wenigen unbedeutenden Aestchen persistirt. Dennoch schwindet es nie ganz, und bis zu den höchsten Säugethieren lassen sich die Ueberbleibsel dieses ehemals weitverzweigten Systemes mit aller Sicherheit wiederfinden; ja es erfährt sogar mit der mannigfaltigen secundären Oberflächenvergrößerung bestimmter Schleimhautgegenden im Dienste des Gehörorganes wieder eine wechselnde locale Erweiterung. Die speciellen Ergebnisse STRONG's beziehen sich vornehmlich auf Anurenlarven und bilden in ihrer weitgehenden Analogie mit den Befunden bei erwachsenen Perennibranchiaten und Derotremen, welche auch in diesen subtilen Innervationsverhältnissen zur Geltung kommt, schöne Belege des biogenetischen Gesetzes.

Um einige Beispiele herauszugreifen, so wird STRONG durch seine ontogenetischen Untersuchungen zu der Vermuthung geführt, dass die Choanenöffnung die Grenze zwischen Palatinus VII einerseits, dem ersten und zweiten Trigeminiaste andererseits abgebe. Die vergleichende Neurologie bestätigt diese Annahme, man findet regelmässig am Choanenrand eine Anastomose zwischen Palatinus und R. maxillaris sup. des Trigemini (*Menobranchus*, *Menopoma*, *Cryptobranchus*), in der oralen Fortsetzung dieser Linie bis zur Mediane zum mindesten eine enge Nachbarschaft desselben Facialisastes mit Aesten des R. ophthalmicus V (*Menobranchus*) oder auch eine deutliche Anastomose (*Cryptobranchus*, wahrscheinlich auch *Menopoma*). Diese Antheilnahme des Quintus an der Innervation der Mundschleimhaut, welche bei Gnathostomen synchron mit dem Maxillarresp. Dentalbogen in die Erscheinung zu treten scheint, wurde schon bei *Polypterus* vermerkt.

Die Vergleichung mit den Selachiern lehrt, dass die beiden aus demselben Centralorgan kommenden sensiblen Schleimhautäste des Facialis, der R. palatinus und R. mandibularis internus, bei den niedersten bekannten Formen in ihrer oralen Ausdehnung an die des primordialen Kieferbogens gebunden sind. Für letzteren bedeutet dies allerdings einen secundären Erwerb, der erst nach Rückbildung des R. praetrematicus des Facialis und Schwund der Spalte möglich wurde. Freilich kann man auch für diese beiden Aeste eine geringe Betheiligung sensibler Trigemini-Elemente vom Ganglion her nicht völlig ausschliessen, wie überhaupt die Selachierzustände sich in manchen Punkten schon als differenzirt erwiesen haben; sie müssen aber als die am primitivsten erkannten zum Ausgangspunkt für das Verständniss dienen.

Der orale Anschluss eines knöchernen, zahntragenden Bogens (Maxillare, Praemaxillare, Dentale), von welch' ersterem bei Urodelen der erste Ansatz zu einer secundären Gaumenbildung²⁾ ausgeht, bedingt Betheiligung des oral folgenden Hirnnerven für die neu hinzugekommenen Schleimhautstreifen. Diese Betheiligung erfolgt entweder durch eine centrale Beimischung der Trigemini Fasern zum Palatinus (zum Theil *Polypterus*) oder durch oralen alternirenden Anschluss (*Ceratodus*, *Menobranchus*) oder durch peripheren Faseraustausch (Derotremen). Ganz analog zeigt der R. mandibularis internus der Selachier, nachdem er

1) O. S. STRONG, The cranial nerves of Amphibia. Journ. of Morphology, Vol. X, 1895.

2) Vergl. hierüber G. BORN, Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. II, 1876.

in Folge Obliteration der ventralen Hälfte der ersten Schlundspalte und Zurückweichens des prätremaischen Facialisastes in früher prätremaisches Gebiet übergreifen konnte, eine von der Urform jedenfalls klar abzuleitende Verbreitung bis zum inneren Zahnrand des primordialen Unterkiefers. Der neue zahntragende Bogen (Dentale) erfordert eine Innervation durch den Trigeminiast, welcher sich oral an den R. mandibularis internus des Facialis anschliesst. Somit kommen auch hier die Endäste beider Nerven mit einander in Berührung, bleiben aber noch getrennt (*Selachier* und *Menobanchus*), oder vereinigen sich theilweise mit einander erst weit vorne (*Ceratodus*) oder bereits weiter proximal (*Polypterus*, *Derotremen*). Auf die Localisation und Art der Verbindung, welche noch keine vollständige Verschmelzung beider Aeste mit einander ist, hat jedenfalls die Entwicklung und das phylogenetische Alter der Deckknochen des MECKEL'schen Knorpels einen wesentlichen Einfluss. *Polypterus* und *Derotremen* bilden in diesem Punkte eine Gruppe, während *Menobanchus* leichter von *Ceratodus* und den Selachiern abzuleiten wäre.

Die dorsalen Schleimhautnerven des Glossopharyngeus und Vagus der Urodelen sind zwar im Wesentlichen von DRÜNER beschrieben, peripher aber nicht abgegrenzt worden. In der Anordnung dieser feinen Nerven macht sich eine Vereinfachung bemerkbar, die auf die erwähnten Veränderungen an Visceralskelet zurückzuführen ist. Die dorsal-pharyngealen und prätremaischen Elemente sind proximal eine Strecke weit verbunden. Der Punkt ihres Austrittes zum Rachendach lässt sich nicht mehr mit der Genauigkeit bestimmen, wie das bei Fischen möglich war. Mit dem Schwund der oberen Bogenenden und der fortschreitenden Rückbildung auch der noch bestehenden Theile sind gleichsam die Schranken zwischen den einzelnen Schleimhautästchen gefallen, und so tritt eine Unregelmässigkeit in der Localisation der Stämmchen am Pharynxdach ein, die aber nicht so weit geht, dass man über die Zugehörigkeit eines Astes in Zweifel sein könnte, auch wenn man ihn nicht vom Stamme her verfolgt hätte. Der Pharyngeus dorsalis + Praetrematicus IX liegt bei *Menobanchus* noch ganz an der alten Stelle, wie bei Fischen, hinter dem oberen Ende des Hyoidbogens; bei den *Derotremen* erscheint er medial und vor dem Bogenende. Die Abtrennung desselben von der Schädelswand und die Anordnung seines Bandapparates machen diese scheinbare kleine Verlagerung verständlich. Desgleichen gelangen die analogen Vagusästchen mehr über (medial), als hinter den *Ceratobranchialia* zur Mundhöhle.

Sind in den besprochenen Punkten auch Verschiebungen bemerkbar, so bleibt das Endgebiet eines jeden Aestchens doch constant, und der Vergleich dieser Urodelenerven mit den bei Selachiern erhaltenen Vorstellungen und beigefügten Abbildungen illustriert zur Genüge, wie weit die Aehnlichkeit geht, und wie genau die Homologisirung der einzelnen Bezirke hier durchgeführt werden kann.

Die prätremaischen Aeste erleichtern durch ihren bekannten Verlauf die Auffindung der in ihrer Austrittsstelle weniger regelmässigen Pharyngei dorsales von der Mundhöhle aus. Sie sind sehr reducirt, lassen sich nur eine Strecke weit längs der *Ceratobranchialia* verfolgen, nicht aber bis zum Mundhöhlenboden; auch bei den Selachiern standen sie an Stärke stets hinter den *Posttrematici* zurück. Die in Verlauf und Ausdehnung durch DRÜNER u. A. wohlbekannten posttremaischen ventralen Pharyngei beherrschen die Schleimhaut des Pharynxbodens nun allein, der des Glossopharyngeus wird zum hinteren sensiblen Zungennerven. Nur der *Praetrematicus IX* ist stärker und reicht längs des Vorderrandes des *Ceratohyale* bis in die Nähe der Zunge.

Nächst dem *Palatinus* interessirt wieder besonders der *Pharyngeus dorsalis IX*, dann der *Ramus mandibularis internus* des *Facialis*. Von Bedeutung ist, dass ersterer stets ventral unter der *Columella* zu seinem Endgebiet verläuft. Denkt man sich das *Hyomandibulare* der Fische reducirt und

seine Richtung von oben-medial nach unten-lateral in eine medio-laterale verwandelt, wie sie die Columella der Urodelen einhält, so nimmt dieser Pharyngeus zu beiden wahrscheinlich homologen Skelettheilen die gleiche Lage ein: medial von Hyomandibulare, ventral von der Columella. Diese Auffassung wird durch den Verlauf des hinteren Facialisstammes noch unterstützt, wovon später die Rede sein soll. Der fragliche Pharyngeus IX bleibt ferner bei allen untersuchten Urodelen in der oberen Hälfte der Mundhöhle, genauer liegt er bei *Menobranchus* nahe vor dem Dorsalende des Ceratohyale und in der dorsalen Verlängerung der Plica hyomandibularis, bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* ein wenig weiter vorn. Das obere Ende des Ceratohyale ragt mitten in das Endgebiet des Nerven hinein; ebenso würde das Operculum und die Columella darin liegen, wenn man sich den Bezirk nach aussen projicirt dächte. Die Columella der Urodelen stimmt demnach auch in ihrer Orientirung in sagittaler Richtung mit der Lage des Hyomandibulare der Selachier überein.

Der Ramus mandibularis internus VII trennt sich gleich nach Austritt des Stammes aus dem Schädel ab, also viel höher als bei Fischen. Gerade dieser hohe Abgang könnte auffallen, da durch ihn der zwischen der Abgangsstelle des Nervenastes bei Fischen und derjenigen bei Urodelen gelegene Skelettheil gleichsam um diese Strecke verkürzt erscheint, mit anderen Worten, um die Länge des Hyomandibulare. Doch soll diese auffallende Coincidenz nur angedeutet sein, da beide Erscheinungen wohl kaum erfolgreich mit einander in Beziehung zu bringen wären. Für die Frage nach der Homologie der Hyomandibula und Columella ist dadurch nichts gewonnen.

Die Zugehörigkeit des Astes zum R. posterior des Facialis, die Lage dieses vor der Columella seien ferner nochmals hervorgehoben. Dann überschreitet der R. mandibularis internus das Ligamentum suspensorio-stapediale, verläuft durch das Ligamentum hyoquadratum oder bleibt medial von ihm, während die übrigen Facialisäste dorsal über dasselbe hinwegziehen. Der weitere Verlauf hinten an der Innenseite des Quadratum und Kiefergelenkes bleibt unverändert, wie bei den Selachiern und Dipnoern.

Nie gab der Nerv auf dieser dorsalen Strecke bis zum Kiefergelenk Seitenäste ab, er beginnt stets erst im ventralen Theil auf dem Hinterende des Unterkiefers sich zu verzweigen. Von nebensächlicher Bedeutung ist, dass er bald frei in der Schleimhaut an der Innenseite des Unterkiefers eingelagert (*Menobranchus*) oder in den Unterkiefer selbst eingeschlossen ist (Derotremen); entscheidend dagegen ist seine constante Lage medial vom Kiefergelenk und MECKEL'schen Knorpel. Die Verbindung mit Trigeminasästen setzt mit dem Auftreten eines neuen Zahnbogens ein und bereitet spätere Zustände vor, welche den R. mandibularis internus VII ganz in der Bahn des Quintus verlaufend zeigen. Auch in diesem Punkte stand *Menobranchus* tiefer als die Derotremen.

Zwischen Unterkiefer und Hyoid senkt sich bei Urodelen eine Schleimhautfalte in die Tiefe bis zum intermandibularen Muskel und hinter diesem bis zur Haut, welche DRÜNER als Plica hyomandibularis bezeichnet hat; bei jüngeren Embryonen soll sich an dieser Stelle noch eine Verbindung zwischen dem Epithel der Mundhöhle und der Haut finden. DRÜNER fasste im ersten Theil seiner Untersuchungen (1902) diese Schleimhautfalte als den ventralen Rest der ersten Schlundspalte auf, welche den Selachiern bereits verloren gegangen und nur im dorsalen Theil, dem Spritzloch, bei manchen Fischen erhalten blieb. DRÜNER sprach diesen Befund bei Urodelen daher als den primitiveren an und wies aus diesem Grunde unter anderem eine Ableitung der Urodelen von den Selachiern zurück, fordert für beide vielmehr eine gemeinsame Stammform. Ihm fiel ferner die Lage des R. mandibularis internus (R. alveolaris) vor dieser Schleimhautfalte auf, welche ihn anfänglich veranlasste, diesen als Abkömmling eines R. praetrematicus VII aufzufassen und eine Homologie dieses Astes mit der Chorda tympani höherer Wirbel-

thiere zu leugnen. Später (1904) berichtete er diesen Irrthum, indem er den secundären Charakter der Plica hyomandibularis erkannte, vor welcher der posttrematische Facialisast gelegen sei.

Dass dieser Nerv den Pharyngeus ventralis aus dem R. posttrematicus des Facialis darstellt, ursprünglich nur an der Vorderkante des Hyoides (Vorfahren der Selachier) gelegen, und erst nach Schluss der Hyomandibularspalte Beziehungen zum Kieferbogen gewonnen hat, dürfte aus meinen Untersuchungen mit der nöthigen Sicherheit hervorgehen. Da dieser posttrematische Nerv stets vor der Plica hyomandibularis liegt, kann ich DRÜNER nur beipflichten, wenn er diese nicht für ein Derivat der ersten Schlundspalte hält. Dass die Falte unabhängig von der Spalte entstanden, beweisen augenscheinlich die bereits festen secundären Beziehungen des Nerven zur Mandibel und seine Lage vor der Falte. Sie wird vorn von Zweigen dieses Facialisastes, hinten von Endästchen des R. praetrematicus des Glossopharyngeus innervirt. Vom Pharyngeus dorsalis liessen sich dagegen keine Aeste bis zur Falte verfolgen, sie reichen, wie oft betont, nicht in ventrales Gebiet. Aus diesem Grunde kann ich DRÜNER's weiteren Ausführungen (1903) nicht zustimmen, nach welchen die Plica hyomandibularis der Urodelen an derselben Stelle liegen soll, an welcher sich bei Reptilien die Tuba Eustachii und die Paukenhöhle ausbilde. Die Paukennerven der Reptilien können nur von dorsalen Pharyngei abgeleitet werden, welche zur Plica hyomandibularis der Urodelen keine Beziehungen haben. Diese wird andererseits von Aesten ventraler Pharyngei, besonders des Posttrematicus VII versorgt, während die ihm homologe Chorda tympani die Paukenhöhle der Reptilien wohl durchzieht, niemals aber innervirt. Hierüber später.

Ein Punkt, der für die Frage nach dem Verbleib des Hyomandibulare bei Urodelen noch von Wichtigkeit erscheint, ist das Verhalten des Facialis zu den verschiedenen suspensorio-stapedialen Brücken. Ich habe hierauf besondere Aufmerksamkeit verwendet und stelle nochmals folgende Thatsachen zusammen. Bei *Menobranthus* besteht zunächst eine mehr oberflächliche, knöcherne Verbindung zwischen einem nach hinten gerichteten Fortsatz des Squamosum und dem Vorderende der Columella. Darunter findet sich bei allen von mir untersuchten Urodelen eine Membran, welche sich zwischen Petrosum, Operculum und Columella auf der einen, Quadratum, resp. Squamosum und Ceratohyale auf der anderen Seite ausdehnt. Einzelne Faserzüge dieser Membran sind verstärkt, so dass man sie manchmal als Ligamente bezeichnen kann. So ist ein Ligamentum suspensorio-stapediale (HUXLEY), hyoquadratum (hyo-suspensoriale) und hyo-petrosum (DRÜNER) zu unterscheiden. Alle diese sind aber nicht selbständig, sondern in die Grundmembran eingewebt. Der Facialis von *Menobranthus* theilt sich nun, ehe er an die Columella und ihren Bandapparat gelangt; sein R. jugularis überschreitet dorsal die knöcherne Squamosum-Columellaverbindung, seine übrigen Aeste liegen unter dieser Brücke, aber über dem suspensorio-stapedialen Verstärkungszug. Dieser stellt nun nicht etwa eine strangförmige, orale Fortsetzung der Columella bis zum Quadratum vor, sondern ist einmal in ganzer Ausdehnung in die unterliegende Membran eingebettet und entspringt ferner von der ganzen Unterfläche dieses Fortsatzes und vom unteren Theile des Operculum. Nur so wird verständlich, dass der Nervus facialis, resp. einzelne seiner Aeste, wie der R. mandibularis internus, bei den Derotremen zwar dorsal über den ligamentösen Verstärkungszug hinwegzieht, im weiteren Verlauf in die Bandmasse aber tiefer eingelagert wird, so dass er unter die orale Spitze der Columella zu liegen kommt. Der Nerv liegt also über dem Ligamentum suspensorio-stapediale, trotzdem aber unter dem Columellaende.

Mit dem topographischen Verhalten des Facialis zur Columella der Urodelen ist also nicht viel anzufangen, sie übt wegen ihrer Kürze keinen Einfluss auf den Nerven aus, und die Lage desselben zu dem Fortsatz ist ganz unbestimmt. Dieser Umstand spricht nicht gegen eine Homologie der Columella mit dem Hyomandibulare der Fische, wenn man die vollständige Loslösung desselben vom Hyoid und seine

bedeutende Reduktion im Auge behält. Bleiben noch die knöchernen und ligamentöse Verbindung für die vergleichende Betrachtung. Constant ist nur der Verlauf des Facialis über die letztere bei Perenni-branchiaten und Derotremen. Diese feste Beziehung gestattet einen Anschluss an die Hyomandibula der Fische, während die knöchernen Verbindungen der Columella mit dem Quadratum aus der Vergleichung auszuscheiden wären. Eine Entscheidung liegt mir fern, da z. B. Formen, bei welchen diese Verbindung am weitesten ausgebildet ist, wie *Ellipsoglossa*, *Ranodon*, *Salamandra* (vergl. GAUPP 1899), nicht untersucht wurden. Immerhin scheinen auch bei diesen Arten Verhältnisse obzuwalten, welche einen directen Vergleich der Squamoso-Columellaspanne mit der Hyomandibula der Fische, wie mit der Columella der Anuren und Reptilien ausschliessen, denn DRÜNER fand (1902) den Facialis bei *Salamandra maculosa* vor und nach der Metamorphose aus dem caudalen ventralen Ausgang des Antrum petrosus laterale hervortreten, d. h. ventral von der Knochenbrücke zwischen Columella und Squamosum. Nur die Columella und ihre ligamentöse Verbindung mit dem Quadratum kann also für etwaige Vergleiche mit dem Hyomandibulare herangezogen werden; die unsicheren Beziehungen des Facialis zur Columella selbst scheinen auf einen noch in Umwandlung begriffenen Zustand dieses Fortsatzes hinzuweisen.

3. Anuren.

Rana mugiens, *Rana catesbyana* (Taf. XXIV, Fig. 8). Von diesen einander nahe verwandten Arten konnte je ein Exemplar untersucht werden. Da beide gleiche Befunde ergaben und diese einander ergänzten, können sie gemeinsam beschrieben werden. GAUPP's „Anatomie des Frosches“ gab eine werthvolle Grundlage für die Untersuchungen ab.

Die Lage des Ganglion prooticum commune im gleichnamigen Recessus unter dem Saccus endolymphaticus und die vier von ihm abgehenden Aeste wurden festgestellt, von welchem zwei dem Trigemini und zwei dem Facialis angehören. Das Ganglion vereinigt in sich das Ganglion trigemini und geniculi und enthält daneben wahrscheinlich sympathische Elemente. Die Wurzeln des Ganglion blieben von der Präparation ausgeschlossen. Die beiden aus dem Ganglion kommenden Facialisäste sind der R. palatinus und der R. hyomandibularis.

Ersterer zieht sofort seitlich um den Musculus retractor bulbi herum nach unten und überschreitet dorsal den Querarm des Parasphenoides (Parabasale GAUPP) nahe dessen medialer Basis. Schon vorher hat sich der Nerv in einen äusseren und inneren Ast getheilt. Der R. medialis setzt die Richtung des Stammes längs der Aussenkante des Parasphenoides fort und giebt zahlreiche, besonders laterale Zweige zur Mundschleimhaut ab, welche GAUPP als Rr. suborbitales posteriores und anteriores bezeichnet hat. Diese Bezeichnung trifft aber nur ihre Lage, nicht ihr Endgebiet, von der Augenhöhle bleiben sie durch den M. levator bulbi getrennt; feine Fäden gelangen zur Schleimhaut über dem Parasphenoid. In geringer Entfernung von den Vomerzähnen gabelt sich der mediale Palatinusast in zwei Endzweige, deren innerer die Basis der Zahnplatte durchbohrt und sich am Boden der Nasenhöhle nochmals theilt, die schon bei Urodelen beobachtete Verbindung mit einem Zweig des ersten Trigeminiastes herstellt und mit diesem in der Intermaxillargegend endigt. Der äussere Endast wendet sich vor der Choane nach aussen und anastomosirt mit dem R. palato-nasalis, einem oralen Endzweig des R. maxillaris sup. V, unter der Gaumenleiste. Der Palatinus ist durch die Trigemini-Beimischung jenseits der Vomerzähne wesentlich stärker, als weiter proximal. Der laterale Endast des R. medialis wendet sich hinter der Choane, längs des Os transversum, im Bogen nach aussen, versorgt den Hinterrand der Choane und die Schleimhaut unter dem

vorderen Theil des Orbitalbodens und anastomosirt mit dem R. maxillaris sup. V, der in der Mitte der Gaumenleiste erscheint und sich vor- und rückwärts verzweigt.

Der R. lateralis des Palatinus biegt vor der Pharyngealöffnung der Paukenhöhle nach aussen ab, anastomosirt über (ventral) dem Querfortsatz des Parasphenoides mit Ausläufern des Pharyngeus dorsalis IX und verzweigt sich weiter theils zur Schleimhaut der hinteren Orbitalgegend, theils zur vorderen und ventralen, membranösen Umrandung der Paukenhöhle. Diese mündet weit am Rachendach, von einer Tuba Eustachii kann eigentlich nicht gesprochen werden. Die Paukenhöhle des Frosches wird also ebenso vorn vom Palatinus umfasst, wie das Spritzloch der Selachier. Feine Enden dieses Astes vereinigen sich nahe dem Hinterende des Oberkieferastes nochmals mit solchen des Oberkieferastes des Quintus. Zur Augenhöhle selbst hat der Palatinus keine Beziehungen, er verbreitet sich nur an dem nicht durch Knochen abgeschlossenen Boden derselben, alle seine Aeste verlieren sich aber in der derben Rachenschleimhaut.

Die peripheren Verbindungen zwischen Palatinus- und Trigeminasästen haben also im Vergleich mit den beschriebenen Urodelenformen eine Erweiterung und Vervielfältigung erfahren, durch welche die Abgrenzung der Schleimhautgebiete beider noch undeutlicher wird. Versucht man, die Grenze wiederzufinden, so wird man sie von den Vomerzähnen über die Choanen zum Innenrande des Maxillare und Quadratomaxillare ziehen müssen und damit die Anknüpfungsstelle an die Urodelenverhältnisse gewinnen. Diese Grenze war nur ungefähr zu bestimmen, da die einzelnen Nervenfasern innerhalb der Anastomosen nicht bis zu Ende verfolgt werden konnten. So blieb unentschieden, ob der R. anastomaticus c. maxill. sup. vorwiegend dem Palatinus oder dem Trigenimus angehört; das Gleiche gilt von den prächoanal Verbindungen mit dem R. palato-nasalis und N. ophthalmicus V. Nur so viel lässt sich sagen, dass der Palatinus jedenfalls die Gaumenschleimhaut bis zum Vomer und der Choane beherrscht. Auch STRONG's mikroskopische Untersuchung der Schleimhautnerven bei Anurenlarven ermöglichte keine tiefere Einsicht, als hier die Präparation. STRONG fand die gleichen Anastomosen, war aber nicht im Stande, die Grenze zwischen Palatinus und Trigenimus genauer zu bestimmen, vermuthet nur, dass beide Nerven ursprünglich distincte Territorien versorgen, welche an einigen Stellen in einander gehen oder sich überdecken, und dass die Grenze etwa in einer Linie zu suchen sei, welche die Choanen mit einander verbindet. Hier leistete die vergleichende Heranziehung niederer Formen mehr, als das Studium der Ontogenese, und erlaubte nach Kenntniss der einfachsten Innervationsverhältnisse das, was STRONG vermuthete, mit einiger Sicherheit zu zeigen. Die Vergleichung gestattet, in obiger Linie die orale Grenze des primären Mundhöhlendaches zu sehen, welche jedoch, wie bei Urodelen, mehr oder weniger von den Anfängen einer secundären Gaumenbildung überlagert wurde; diese schreitet von der Choanengegend nach medial und hinten fort und ruft in ihrem Bereich weitere Anastomosen zwischen den Schleimhautnerven des primären und secundären Rachendaches hervor. GAUPP sieht gerade den R. palato-nasalis V als ersten Repräsentanten eines secundären Gaumnerven an; ich bin mehr geneigt, in der postchoanal Anastomose, welche sich schon bei Urodelen fand, die älteste Anastomose zu sehen, nach welcher als zweite diejenige mit dem R. medialis narium aus V₁, am Boden der Nasenhöhle, längs des Septum, in der Wirbelthierreihe auftaucht.

Der hintere Facialisstamm überschreitet nach Durchsetzung des Petrosum, von unten heraufsteigend, die knöchernen Pars media der Columella; er liegt unter der die Columella überkleidenden Schleimhaut, ist vom Binnenraum der Paukenhöhle also ausgeschlossen. Der mittlere Abschnitt der Columella durchzieht in seiner Schleimhautduplicatur den obersten medial-oralen Winkel der Pauke, sein distales knorpeliges Ende geht an der Unterkante der oberen Circumferenz des Paukenringes in die Membrana

tympani über und tritt aufwärts durch den Processus ascendens mit der Crista parotica¹⁾ in Verbindung. Die Columella liegt demnach, genau genommen, ausserhalb der Paukenhöhle. Der Facialis verläuft, ebenfalls durch die Schleimhaut und Bindegewebe allenthalben von der Paukenhöhle etwas abgetrennt, längs des Daches des Cavum, medial vom Processus ascendens, nach hinten, dann an der Hinterwand der Höhle ventral und caudal. Bei genauem Hinsehen gewahrt man von der Paukenhöhle aus eine leichte Vorwölbung der Schleimhaut ins Lumen hinein, welche durch den Facialis hervorgerufen wird. Nach Passage des schalleitenden Apparates tritt der sehr starke R. communicans vom Glossopharyngeus von oben und medial zum Facialis und verbindet sich mit ihm.

Die Chorda tympani (Textfig. 8), die wir von jetzt ab den R. mandibularis internus wegen seiner steten Beziehungen zu einem Tympanum nennen, sondert sich erst vom R. hyomandibularis VII, nachdem derselbe im ventralen Verlauf die Hinterwand der Paukenhöhle verlassen hat, kurz oberhalb des Kiefergelenkes. Der Nerv hat also keine selbständige Beziehung zur Paukenhöhle und Columella, durchzieht erstere und überschreitet letztere nur innerhalb des R. hyomandibularis. Er verläuft nun medial und ein wenig vor dem Kiefergelenk zur Innenseite des Unterkiefers. Bis dahin entlässt der Nerv keine Aeste; der von GAUPP genannte R. auricularis ist der Chorda tympani anfangs zuweilen angeschlossen, kann aber wegen des andersartigen Charakters seiner Fasern nicht als ihr Ast bezeichnet werden. Dorsal vom M. subhyoideus, dann ventral vom M. submandibularis gelangt die Chorda tympani, in der Fascie an der Innenseite des Unterkiefers eingeschlossen, bis zur Symphyse. Wir finden diesen Nerven bei *Rana* nicht im Unterkiefer, sondern trotz hoher Entfaltung knöcherner Bedeckungen längs der ganzen Medialseite des Unterkiefers frei in der Schleimhaut liegen. Neben weitgehenden Differenzirungen also ganz primitive Merkmale, welche nur die als Larvenform der Urodelen angesprochenen Perennibranchiaten noch zeigten. Die Endäste der Chorda tympani durchsetzen meist die Ursprungssehne des M. submandibularis aufwärts zur Schleimhaut des Mundhöhlenbodens, ein stärkerer zieht durch die Spalte zwischen M. subhyoideus und submandibularis; von diesem dringt ein feiner Zweig durch das Angulare an der Basis des Processus coronoides in den Unterkiefer, der nicht weiter zu verfolgen war. Seitliche Aeste verbreiten sich in der Mulde neben der Zunge, die vordersten enden rückläufig in der Zungenschleimhaut.

Auch der R. mandibularis des Trigemini liegt nicht im Unterkiefer, sondern unter der Haut und scheint gar keine Schleimhautzweige zu führen, wie schon GAUPP hervorhob; in Folge dessen bleibt er auch der Chorda tympani fern. Die Annahme GAUPP's, dass der Mangel eines Deckknochens über der Aussenseite des MECKEL'schen Knorpels im hinteren Theil den freien Verlauf des Trigeminiastes ausserhalb des Unterkiefers erkläre, wird durch die analoge Lage des Facialisastes trotz Bestehens des ausgedehnten Angulare wieder zweifelhaft. Dieses Nebeneinander theils ganz primitiver, theils hochdifferenzirter Charaktere weist auf die Sonderstellung der Anuren hin, welche sich in vieler Beziehung weit vom Stammbaum entfernt haben und den Anschluss höherer Formen viel weniger gestatten, als die Urodelen.

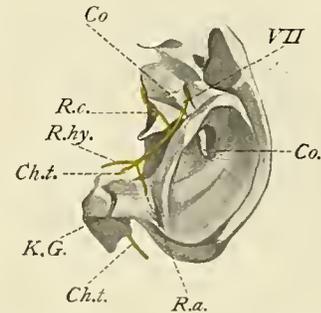


Fig. 8. Rechte Paukenhöhle und Kiefergelenk von *Rana* von hinten und aussen, nach Entfernung des Trommelfelles. VII Facialis; Ch. t. Chorda tympani; R. c. Ramus communicans IX—VII; R. a. Ramus auricularis; R. hy. Ramus hyoideus; Co. Columella; K. G. Kiefergelenk.

1) Vergl. hierüber auch C. HASSE, Das knöcherne Labyrinth der Frösche. Anat. Studien, Bd. I, 1873.

b) Nn. glossopharyngeus und vagus.

Die gangliösen Anschwellungen des Glossopharyngeus und Vagus sind durch GAUPP und STRONG beschrieben. Der neunte Cerebralnerv schickt nach unten lateral den schon erwähnten starken R. communicans. Der Beobachtung von STRONG, dass dieser Verbindungsast, nicht der hintere Facialisstamm, bei Anurenlarven das Ligamentum suspensorio-stapediale kreuzt, wie bei Urodelen wurde gleichfalls schon gedacht. Der Gehalt an Nervenfasern aus dem Fasciculus communis beweist, dass diese Verbindung bei Anuren nicht nur dem Austausch motorischer und sensibler Haut-Nervenfasern dient, sondern daneben eine sensible Commissur zwischen den Schleimhautnerven des Facialis und Glossopharyngeus darstellt.

Nächst dem R. communicans geht unterhalb der Columella ein Schleimhautast ventralwärts und erreicht, hinter dem oberen Ende des Cornu principale cartil. hyoid. vorbeiziehend, die Schleimhaut hinter dem Ostium pharyngeum der Paukenhöhle. Hier theilt sich dieser, einem Pharyngeus dorsalis IX der Selachier völlig gleiche Nerv in zwei Zweige, deren medialer das Rachendach bis zur Mittellinie und vorwärts bis zum Palatinus VII versorgt, mit welchem er anastomosirt; sein Schleimhautbereich entspricht etwa der Ausdehnung des Querfortsatzes des Parasphenoides. Der andere laterale Zweig umgreift die Paukenöffnung von oben und hinten und senkt sich auch unter die Schleimhaut in der Hinterwand des Cavum. Feinste Ausläufer treten mit dem R. palatinus VII in Verbindung. GAUPP bezeichnet diesen Ast als R. phar. ant. sup. und unterscheidet von ihm einen gleichen R. inf., der jedoch, auch nach seinem Befund, Muskelast ist. Er kann nach der in dieser Abhandlung gebrauchten Bezeichnungsweise nicht als R. pharyngeus aufgeführt werden.

Der R. lingualis des Glossopharyngeus entspricht dem posttrematischen ventralen Pharyngeus der Fische; er ist in Anpassung an die grosse Beweglichkeit der Zunge stark geschlängelt. An hier bemerkenswerthen Seitenästen entsendet der Zungenast den R. postlingualis rückläufig zur Schleimhaut über dem Zungenbeinkörper, den R. sublingualis zum Boden der Mundhöhle seitlich der Zungenwurzel; dieser ist zu beiden Seiten der Falte zu finden, welche durch das Cornu principale hervorgerufen wird.

Der Verlauf des Vagus ist bekannt; er entlässt auch einen Pharyngeus dorsalis (R. phar. post. sup. GAUPP), welcher, aussen vom M. petrohyoideus III bedeckt, zur Schleimhaut im hinteren lateralen Theil des Rachendaches gelangt und sich in seiner Endverzweigung dem analogen Glossopharyngeusast hinten anschliesst; der Ast ist unbedeutend. Nach diesem giebt der Vagus den R. laryngeus superior ab, welcher den Processus thyroideus des Zungenbeines aussen kreuzt und, unter Theilung in einen inneren und äusseren Zweig, sein Schleimhautgebiet hinter der Zunge bis zum Kehlkopfeingang erreicht, also mehreren Pharyngei ventrales der Fische und Urodelen gleichwerthig ist.

Zusammenfassung und Vergleichung.

Die Vergleichung mit Selachiern und Urodelen lehrt vor allem, dass das Kiemennervensystem mit dem Schwund des Kiemenapparates einer bedeutenden Reduction anheim fiel. Am meisten tritt diese Rückbildung im dorsalen Vagusgebiet hervor, wo wir nur einem unbedeutenden Pharyngeus begegnen. Der R. palatinus, die Chorda tympani (R. mandibularis internus) und der dorsale Pharyngeus des Glossopharyngeus bestehen dagegen in fast unveränderter Ausdehnung. Der letztere hat sogar eine gewisse Stärkung erfahren, die, ebenso, wie die gute Ausbildung des Palatinus, mit der Oberflächenvergrößerung des Schleimhautbezirkes zwischen beiden Nervenästen, der Bildung der Paukenhöhle, zusammenhängt. Das Cavum tympani der Frösche liegt also fast genau an derselben Stelle, die wir bei

Selachiern und Crossopterygiern im Spritzloch erhalten sehen, welche der dorsalen Hälfte der ersten Schlundspalte entspricht. Diese Thatsache kann aus dem Verlaufe und den Endgebieten der Schleimhautnerven geradezu abgelesen werden. Ueber die Zugehörigkeit des vor der Pauke gelegenen und ihre Vorderwand versorgenden Astes zum Palatinus kann kein Zweifel aufkommen. Es wurde gezeigt, dass der Palatinus schon bei *Polypterus* nicht mehr in den ventralen Mundhöhlenabschnitt übergreift, desgleichen bei keinem Urodel mehr. Dass er auch bei *Rana* dorsal bleibt, wird durch meine mit GAUPP's Fig. 39 fast ganz übereinstimmende Fig. 8, Taf. XXIV, noch deutlicher illustriert. Die Caudalwand der Pauke beherrscht der Pharyngeus dorsalis IX, der im Rückblick auf die ihm vergleichbaren Aeste bei Fischen und Urodelen und die genaue Abgrenzung seines Endgebietes auch bei *Rana*, gleichfalls als ein Schleimhautnerv des Mundhöhlendaches erwiesen ist. Aus dieser Innervation kann nur gefolgert werden, dass die Paukenhöhle der Anuren aus dem gleichen Bezirk hervorgegangen ist, wie das Spritzloch der Selachier, aus der dorsalen Hälfte der ersten Schlundspalte. GAUPP¹⁾ und SPEMANN²⁾ wurden durch das Studium der Ontogenese dieser Gegend bei Anuren zu dem gleichen Resultat geführt.

Daneben besteht aber die Möglichkeit, dass auch der dorsale Theil der zweiten Schlundspalte in den Bereich der Paukenhöhle einbegriffen wurde, weil nicht ausgeschlossen werden kann, dass in dem Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus des Frosches auch Vagusfasern enthalten sind. Einmal besteht eine sehr innige centrale Vereinigung beider Nerven. Dazu kommt, dass der Vagus, welcher so bedeutende ventrale Schleimhautnerven entsendet, nur durch einen unbedeutenden dorsalen Pharyngeus am Mundhöhlendach vertreten ist, der gegenüber dem analogen Glossopharyngeusast ganz zurücktritt. Die dorsale Schleimhautgegend erscheint bei Anuren so erheblich zusammengesoben, dass der Vergleichung hier Grenzen gesteckt sind, die nur mit Hülfe der Entwicklungsgeschichte zu überschreiten wären. Diese Frage muss zunächst offen bleiben. In dem Punkte begegnen sich jedenfalls Ontogenese und Stammesgeschichte, dass zum mindesten der grösste Theil der Paukenhöhle der Anuren auf die Dorsalhälfte der ersten Schlundspalte entfällt. Eine partielle Betheiligung auch der zweiten Schlundspalte würde einen Compromiss dieser Ansicht mit der Lehre REICHERT's³⁾ bedeuten.

Obgleich die Chorda tympani der Anuren zur Paukenhöhle in gar keine sichtbare Beziehung tritt, muss sie doch in dieser Discussion zu Rate gezogen werden. Sie durchläuft innerhalb des R. hyomandibularis den obersten Theil der Pauke und ist, wie bei allen Vertebraten, durch die Schleimhaut vom Lumen getrennt. Sie überschreitet im Facialisstamm die Columella, verhält sich also zu ihr, wie der R. mandibularis internus der Urodelen zum Ligamentum suspensorio-stapediale. Der Facialis incl. Chorda tympani theilt auch durch seinen Verlauf über, dann hinter dem Cavum tympani dieses im Wesentlichen der ersten Schlundspalte zu. Er erinnert dabei sehr an seine Localisation zur Paukenhöhle der Säugethiere, nur dass er dort in einem Knochenkanal oder -halbkanal den Binnenraum umzieht. Dort wölbt er die knöcherne, hier die membranöse Wand der Höhle vor. Die Paukenhöhle der Anuren liegt prochordal, wie DRÜNER⁴⁾ zuerst bestimmt hat, und worin ich ihm folge; der von diesem Autor für alle Reptilien aufgestellte metachordale Typus dagegen und die aus diesem topographischen Verhältniss gezogenen Schlussfolgerungen werden im folgenden Abschnitt mehrere Einwände erfahren.

1) E. GAUPP, Beiträge zur Morphologie des Schädels. Morphol. Arb., I, 3, 1893.

2) H. SPEMANN, Ueber die erste Entwicklung der Tuba Eustachii und des Kopfskeletes von *R. temporaria*. Zool. Jahrb., Bd. XI, 1898.

3) C. REICHERT, Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugethiern. MÜLLER's Arch. f. Anat. u. Physiol., 1837.

4) L. DRÜNER, Ueber die Musculatur des Visceralskeletes der Urodelen. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1905.

Die im Facialis noch enthaltene Chorda tympani giebt der Paukenschleimhaut keine Aeste ab. Dieser Punkt muss deshalb besonders betont werden, weil der Nervenast vom ventralen Pharyngeus des *R. posttrematicus* VII der Selachier abzuleiten war. Baute sich nämlich die Paukenhöhle von *Rana* auch aus ventralem Gebiet auf, so wäre eine Innervation der Paukenschleimhaut durch die Chorda tympani zu fordern. Das ist nicht der Fall. Hierin sehe ich ein weiteres Argument dafür, dass die Paukenhöhle der Anuren nur auf dorsales Gebiet zurückgeführt werden kann, welches ausser ihrer Lage am Mundhöhlendach und ihrer Innervation durch dorsale Pharyngei anzuführen ist. Den Paukennerven aber kommt die entscheidende Stimme zu, da sie sich in klarer Weise von den in ihrer Ausdehnung bisher unbekanntem Pharynxnerven der Selachier ableiten lassen und damit zu Rückschlüssen auf den phylogenetischen Zusammenhang ihrer Endgebiete, des Spritzloches der Selachier und der Anurenpauke, berechtigen. Ueber die Betheiligung des Pharyngeus dorsalis IX an der Innervation der Anurenpauke finde ich weder bei GAUPP noch bei DRÜNER eine Notiz.

Kehren wir zur Chorda tympani zurück. Sie kreuzt die Innenseite des Kiefergelenkes ein wenig mehr vorn, als bei Urodelen und Fischen. Ihr Endgebiet ist die Schleimhaut seitlich der Zunge und der vorderen Zungengegend. STRONG constatirte auch in der Zungenschleimhaut der Anurenlarven Endäste der Chorda tympani. Der Facialisast bleibt hierin dem ventralen Gebiet des Hyoidbogens treu, dem er ursprünglich angehörte; trotz der grossen Variabilität seines Verlaufes, bei Amphibien bald innerhalb, bald ausserhalb des Unterkiefers, bei Sauropsiden immer innerhalb desselben, dementsprechend seiner wechselvollen Verbindung mit dem Trigemini, welche von ihrem Auftreten an bei allen Nichtsäugern innerhalb, bei allen Säugern ausserhalb des Unterkiefers sich abspielt, trotz dieser scheinbar tiefgreifenden Abänderungen der Lage lässt sich der Nerv aus seinem constanten Endgebiet immer wieder als der ventrale Schleimhautast des Hyoidbogens erkennen. In seinem sonstigen Verlauf bleibt nur seine Lage zum Kiefergelenk und MECKEL'schen Knorpel gleich. Die Stammesgeschichte der Chorda tympani beweist deutlich, dass ein Nerv nur aus seinem Ursprung und Endgebiet, nicht aus seinem den mannigfachsten Beeinflussungen unterworfenen Verlauf erschlossen werden kann. Dabei sind allerdings etwaige Umformungen dieses terminalen Gebietes, in diesem Falle die Bildung der Zunge zu berücksichtigen. Aus diesem Grunde ist es auch bedenklich, allein aus der Lage der Chorda tympani zur Paukenhöhle und dem schallleitenden Apparat der Anuren, Sauropsiden und Mammalier bestimmte Homologien herzuleiten, denn das Cavum tympani ist anerkannter Weise in jeder Wirbelthierklasse und -ordnung wieder anderen Umformungen unterworfen, zu deren Beurtheilung die Feststellung der Chorda tympani hinter, innerhalb oder vor dem Paukenraum nicht genügt. Vom neurologischen Standpunkt muss die Kenntniss der Paukennerven hinzukommen.

Auf eine Bemerkung von STRONG soll später eingegangen werden, in welcher er die Vermuthung ausspricht, dass der Ramus communicans IX—VII vielleicht dem Nervus tympanicus des Menschen homolog sei, eine Ansicht, welche manche Autoren mit ihm zu theilen scheinen. Hier sei nur vorausgeschickt, dass im Nervus tympanicus des Menschen neben anderen Elementen ohne Zweifel der Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus enthalten ist.

III. Reptilien.

1. Chelonier.

Trionyx ferox (Taf. XXV, Fig. 9). Wenn die Chelonier hier an die Spitze der Reptilien gestellt werden, so hat das seinen Grund in der Formation der Paukenhöhle, des schallleitenden Apparates und der Nervenverhältnisse, speciell des Verlaufes der Chorda tympani, welche geeignet erscheinen, in den

Mittelohrfragen am ehesten als Bindeglied zwischen Amphibien und übrigen Reptilien zu vermitteln. Die Entwicklung dieser Gegend, besonders des schalleitenden Apparates ist meines Wissens bisher noch nicht untersucht worden¹⁾. Ueber osteologische Fragen gab HASSE's²⁾ Arbeit Auskunft; das periphere Nervensystem ist in seinen Hauptzügen von BENDZ³⁾, OWEN⁴⁾, C. K. HOFFMANN⁵⁾ und Vogt⁶⁾ beschrieben worden. Ueber den genaueren Verlauf und die Endverzweigungen sensibler Schleimhautnerven existirt ausser Bemerkungen über das Gebiet des Palatinus so gut wie nichts. In FISCHER's⁷⁾ grundlegender Arbeit sind die Chelonier nicht berücksichtigt. Auch GAUPP vermisste in seinen kritischen Betrachtungen über die Phylogenese des Mittelohres jegliche bestimmten Angaben über die Chorda tympani. Diese Lücken wenigstens zum Theil auszufüllen und die Ergebnisse einer vergleichenden Betrachtung zu unterziehen, wurde angestrebt; dass auch hier noch viel zu thun bleibt, verkenne ich keineswegs.

Das Material bestand aus 3 wohlconservirten Exemplaren von *Trionyx ferox* und je einem von *Clemmys caspica* und *Testudo elegans* und wurde von K. SCHLÜTER in Halle bezogen. Um die Präparation zu erleichtern, wurden die Schädel entkalkt.

Ehe zur Besprechung der Nerven übergegangen wird, sind einige Notizen über die Form und Begrenzung der Pauke und der Columella unerlässlich. Nach HASSE, dessen Darlegungen dieser complicirten Bildungen an einigen Chelonierschädeln der Institutssammlung verfolgt werden konnten, wird die Paukenhöhle oben, aussen und unten hauptsächlich durch das Quadratum begrenzt, während am Boden und der Medialwand auch das Pterygoid, Occipitale laterale und Prooticum theilhaftig sind. Das Squamosum vervollständigt das Dach hinten in der als Pars mastoidea bezeichneten Ausbuchtung. Der Innenraum der Paukenhöhle wird nun durch den starken Processus tympanicus quadrati in der Mitte zu einem ziemlich engen Kanal, dem Columellakanal, eingeengt und auf diese Weise in einen äusseren und inneren Abschnitt zerlegt, welche eben durch jenen Kanal communiciren.

Der äussere Theil liegt dicht unter der Haut und ist hier zum grössten Theil auch durch die Membrana tympani abgeschlossen. Er wird, ausser vom Squamosum, im Dachtheil nur vom Quadratum begrenzt, welches im hinteren-unteren Theil einen Ausschnitt besitzt, die einzige Stelle, an welcher der äussere Paukenring defect ist. Dieser äussere Paukenraum hat etwa die Gestalt einer stark gebogenen Niere, deren eines Ende im Processus mastoidea, deren anderes der Hinterfläche des Processus articularis quadrati anliegen würde, und deren Convexität nach vorn-oben gerichtet ist. Der Raum ist von der Membrana tympani aus zugänglich.

Der innere Theil der Pauke, der Recessus tympanicus (Antivestibulum) ist von sehr unregelmässiger Gestalt und wird lateral eben von jenem Processus tympanicus des Quadratum, oben von demselben Knochen, medial von dem genannten Petrosumentheil und unten vom Pterygoid umrandet, welches der Canalis caroticus von hinten-lateral nach vorn-medial durchsetzt. Hinten wird die Höhle durch eine mehr oder minder ausgedehnte Membran abgeschlossen, welche bei manchen Arten auch die Hinterwand des Columellakanals bilden hilft.

Die in dem Kanal gelegene Columella ist von medial oben und vorn nach lateral und hinten gerichtet und sehr einfach gebaut. Sie stellt ein langes Knochenstäbchen dar, welches mit einer rundlichen

1) Die während Drucklegung dieser Zeilen erschienene Arbeit von NOACK findet unten in einer Fussnote Berücksichtigung.

2) C. HASSE, Das Gehörorgan der Schildkröten. Anat. Studien, Bd. I, 1873.

3) H. BENDZ, Bidrag til den sammenlignende Anatomie af Nervus glossopharyngeus, Vagus, Accessorius Willisii og Hypoglossus. Kjöbenhavn 1843.

4) R. OWEN, On the anatomy of vertebrates, Vol. I, Fishes and Reptiles, London 1866.

5) C. K. HOFFMANN, Abtheilung Reptilien in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, VI, Leipzig-Heidelberg 1879—1890.

6) C. VOGT, Beiträge zur Neurologie der Reptilien. Neue Denkschriften der schweiz. Ges. etc., Bd. IV, Neuchatel 1848.

7) J. G. FISCHER, Die Gehirnnerven der Saurier, Hamburg 1852.

Endplatte im Foramen vestibulare befestigt und mehr im hinteren Theil des Recessus tympanicus, nahe dem membranösen Abschluss, gelegen ist. Der Haupttheil des Stäbchens liegt dann im Kanal und geht am äusseren Ende desselben, im äusseren Paukenraum, in die knorpelige Extracolumella über; zwischen beiden besteht eine Syndesmose. Die Extracolumella setzt sich aus einem Stiel und einer annähernd runden Basalscheibe zusammen, welche der Form des Trommelfelles entspricht und in dieses eingelassen ist. Ihr Verlauf ist etwas nach oben zur Trommelfellmitte gerichtet. Ein Processus internus war nicht zu finden, ebensowenig ein Muskel. Durch den Defect im hinteren-unteren Quadranten des knöchernen Trommelfellringes öffnet sich die kurze membranöse Tuba Eustachii in den lateralen Paukenraum zwischen Processus tympanicus quadrati und Trommelfell, unter der Extracolumella. Ihr pharyngeales Ende liegt der Innenseite des Processus articularis quadrati dicht an und ist bei *Trionyx* so fein, dass es mit blossem Auge nicht erkannt werden kann.

Des Nervus trigeminus geschieht gelegentlich der Besprechung des Facialis Erwähnung, sofern es die Abgrenzung dieses erfordert. Auch in den Abbildungen sind die Schleimhautäste des Trigemini nur insoweit vermerkt, als sie mit dem N. palatinus VII in Berührung kommen. Das vor dem N. palatinus gelegene Stück des Rachendaches enthält Trigeminiäste, die nicht weiter verfolgt wurden. Die Rami communicantes IX—VII werden mit dem Glossopharyngeus gemeinsam abgehandelt.

a) N. facialis.

Nach dieser kurzen Recapitulation der Paukenform und -wandung werden sich die Nerven leichter beschreiben lassen. In der Labyrinthwand des Recessus tympanicus, vor und unter dem Foramen vestibulare, ist das Ganglion geniculi zu finden, aus welchem der R. palatinus nach vorn, der R. posterior in einem Knochenkanal nach hinten und oben strebt. Ersterer tritt in einen von Basisphenoid und Pterygoid gebildeten Kanal und folgt der Trennungslinie beider Knochen nach vorn, indem er streckenweise dorsal von demselben, später wieder zwischen ihnen liegt. Peripher biegt er, wieder etwa der Sutura Pterygoid-Palatinum entsprechend, seitwärts ab und verbindet sich in Höhe der Berührung von Pterygoid und hinterem Maxillarende in Form einer gangliösen Anschwellung (Ganglion palatinum) mit dem zweiten Trigeminiaste. Auf der letzten, seitwärts gerichteten Strecke entsendet der Nerv mehrere Zweige zur Schleimhaut, deren stärkster sich medial und dann nach hinten wendet und sich nahe der Mittellinie, in dem Schleimhautlängswulst über dem Basisphenoid, verzweigt; Ausläufer desselben sind bis in die Nähe der Tubenmündung zu verfolgen. Ein anderer Zweig löst sich nahe der Verbindungsstelle mit dem Trigemini, vielleicht aus dem Ganglion direct, ab und verbreitet sich in der Schleimhaut über dem Palatinum; er gelangt an der Aussenseite der Choane vorbei bis zur Maxillar- und Prämaxillargegend, beherrscht also den ganzen prächoanalen Schleimhautbezirk. Diese beiden Aeste sind von BOJANUS (cit. nach C. K. HOFFMANN) als Ramus palatinus posterior und anterior beschrieben und dem Trigemini zugerechnet worden. Kleinere Fädchen sind lateral vom Kiefergelenk anzutreffen.

Der Stamm des zweiten Trigeminiastes theilt sich nach Aufnahme des Palatinus in zwei starke Zweige, deren lateraler über dem Maxillare weitergeht und vorn direct unter dem Kaurand des Knochens zu finden ist. Seine Zweige versorgen die seitlichen Gaumenpartien, indem sie den Knochen abwärts durchbohren. Der mediale Zweig nimmt dorsal vom Palatinus die Richtung zum äusseren Choanenrand, um zur Nasenhöhle emporzusteigen (R. nasalis post. des N. intraorbitalis). Zwischen diesem und dem vorderen Palatinusästchen ist möglicherweise eine Anastomose vorhanden, wurde aber nicht mit Sicherheit festgestellt.

Es ist klar, dass man nur bis zum Ganglion palatinum von einem selbständigen N. palatinus sprechen kann. Nur der erste nach hinten ziehende Zweig ist mit einiger Sicherheit als reiner Palatinus-Abkömmling anzusehen. Für keinen der übrigen Endäste konnte dagegen, auch bei 30-facher Vergrößerung, bestimmt nachgewiesen werden, dass er nur dem einen oder dem anderen Nerven angehört, man muss vielmehr in ihnen Combinationen beider sehen. Die seitlichen Aeste im Bereich des secundären Gaumens sind dem Trigeninus allein zuzurechnen. Hier sind also bereits Vermischungen eingetreten, denen die Präparationsmethode nicht mehr gewachsen ist, und nur das Zurückgehen auf niedrigere Zustände erlaubt mit einiger Vorsicht den Schluss, dass auch noch distal vom Ganglion palatinum Facialisfasern in den medialen Nervenzweigen bis zur Choanengegend angenommen werden dürfen. In diesen Nervenverhältnissen waltet der ausgesprochene Reptilientypus, der durch FISCHER klar charakterisirt worden ist. Im Folgenden werden sich jedoch auch Anklänge an die Amphibien ergeben.

Da die verschiedenen Repräsentanten der IX.-VII.-Anastomose gemeinsam mit dem Glossopharyngeus abgehandelt werden sollen, sei zunächst die Chorda tympani besprochen (Textfig. 9). Der hintere Facialisstamm steigt an der lateralen Labyrinthwand nach hinten-oben und überschreitet den im hinteren Theil des Recessus tympanicus gelegenen Columellatheil, nahe deren Verschlussplatte für das Foramen vestibulare. Soviel sich nach Aufbrechen der Paukenwand sehen liess, liegt der Nerv hier, von Schleimhaut und Bindegewebe umschlossen, ausserhalb des Knochens, um gleich darauf durch die grosse Oeffnung in der Hinterwand der Pauke diese zu veranlassen. Kurze ehe der Facialis die Columella überschreitet, zweigt sich die äusserst dünne Chorda tympani ab und wendet sich an der Vorderkante der Columella nach aussen, durch zieht mit dieser den Columellakanal und ist dem Knochenstäbchen auf dieser Strecke erst vorn, dann mehr unten so eng angeschmiegt, dass sie fast in demselben zu liegen scheint. Sie wird mit der Columella von Schleimhaut bedeckt und kann nur mit grosser Mühe zu Gesicht gebracht werden. Im äusseren Paukenraum angekommen, wendet sich das feine Fädchen gerade unterhalb der Columella und unter der Schleimhaut längs der Hinterfläche des Processus articularis quadrati abwärts. Allmählich gewinnt es mehr die Innenseite des Quadratum, zieht dann dicht an der Kapsel des Kiefergelenkes vorbei zur hintersten Spitze des Unterkiefers, wo es sich durch ein feines Loch unter das Operculare (Spleniale) an die Medialseite des MECKEL'schen Knorpels begiebt. Unter dem Operculare zieht die Chorda tympani bis zum Vorderrand dieses Deckknochens, wo der Knorpel ohne knöcherne Bedeckung zu Tage liegt. Hier tritt von oben der R. lingualis des Trigeninus in den Unterkieferkanal, an welchen die Chorda tympani von hinten herantritt und mit ihm verschmilzt¹⁾. Die periphere Verzweigung dieses Trigeninusastes, speciell seine Beziehungen

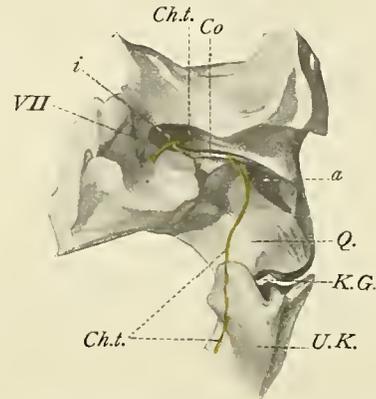


Fig. 9. Rechte Paukenhöhle und Kiefergelenk eines Cheloniers von hinten. Q. Quadratum; U.K. Unterkiefer; K.G. Kiefergelenk; Co Columella im Columellakanal; i innerer, a äusserer Theil der Pauke; VII Facialis; Ch.t. Chorda tympani, die im Unterkiefer gelegene Strecke punktirt.

1) Diese schon vor Jahresfrist an erwachsenen Chelonieren gemachten Beobachtungen erfahren durch die soeben erschienene Arbeit von NOACK, Ueber die Entwicklung des Mittelohres von *Emys europaea* nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schildkröte. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LXIX, Heft 3, 1907, eine Ergänzung. Die Mittelohrverhältnisse der ältesten Stadien NOACK's entsprechen schon fast vollständig meiner Schilderung der ausgebildeten Zustände. Bedeutungsvoll erscheint der Wechsel des Chordaverlaufes in den verschiedenen Embryonalstadien. So geht der Nerv anfänglich aboral von der Columella, später dicht vor dieser (vergl. meine Darstellung) vom Facialisstamm ab; anfänglich durchsetzt ferner die Chorda tympani das Columellablastem, später liegt sie ausserhalb desselben (s. oben); endlich ändert sich die Lage des Nerven zur Paukenhöhle. Dass weder die anfängliche Abgangsstelle der Chorda tympani vom Facialis, noch die anfängliche Orientirung des Nerven zur Columella und den Derivaten der ersten Kiementasche constante und damit morphologisch beweiskräftige Erscheinungen in der

zur Zungenschleimhaut im vorderen seitlichen Theil, sind bekannt. In ihnen spiegelt sich ein Stück Urzustand dieses Facialisastes wieder, dem man in der Wirbelthierreihe mit absoluter Regelmässigkeit immer wieder begegnet.

b) N. glossopharyngeus.

Zwischen Facialis und Glossopharyngeus finde ich drei feine Verbindungen, welche alle in dem knöchernen Boden des Recessus tympanicus, nahe der Labyrinthwand, eingeschlossen sind und einerseits den tiefen Kopftheil des Sympathicus repräsentiren, ausserdem aber auch Schleimhautnerven für das Rachendach führen.

Ein feiner Nerv löst sich vom Palatinus gleich nach dessen Abgang vom Ganglion geniculi ab und zieht in einem Kanälchen des Pterygoides, folglich unter der Columella her, nach hinten. Nahe der hinteren Wand des inneren Paukenraumes divergirt der Nerv in zwei Aeste, deren einer in Begleitung der Arteria carotis zum Ganglion petrosum gelangt, während sich der andere, wenig mehr aussen und ventral, mit dem Glossopharyngeus selbst, distal vom Ganglion, verbindet. Diese beiden feinen Fäden entsprechen offenbar dem R. communicans internus von FISCHER. In diesem verlaufen nun pharyngeale Nervenfasern, welche besonders dem Glossopharyngeus, vielleicht auch dem Palatinus entstammen. Man sieht nämlich nahe dem Hinterrande des Pterygoides 2—3 feine Fäden aus dem letztgenannten Aestchen nach vorn und unten abgehen, welche sich der Tube und dem Boden des Recessus tympanicus von hinten nähern. Eines derselben ist jedenfalls als Ramus tubae anzusehen; ob die anderen zur Schleimhaut der Paukenhöhle gelangen, liess sich wegen ihrer Feinheit nicht feststellen. Da sie jedoch nahe dem Glossopharyngeus aus dem R. communicans abgehen, nach vorn verlaufen und jedenfalls hinter und unter dem inneren Paukenraum und der Tuba endigen, wird man sie als dorsale Schleimhautäste dieses Nerven ansehen dürfen, welche eine Strecke weit dem Sympathicus angeschlossen waren. Ein ähnlicher Befund wird sich noch bei anderen Reptilien ergeben. Eine eventuelle Betheiligung von Palatinusfasern ist natürlich nicht auszuschliessen, wird durch den Abgang und die Verlaufsrichtung der feinen Fäden aber unwahrscheinlich.

Drittens endlich entsendet der R. posterior des Facialis, fast gleichzeitig mit der Chorda tympani, ein dünnes Aestchen über die Columella nach hinten, welches durch die untersten Schichten des Musculus squamoso-maxillaris den Glossopharyngeus erreicht, den R. communicans externus von FISCHER. Auf diesen Ast wurde fernerhin nicht besonders geachtet, da er weder zur Schleimhaut des Rachens noch des Mittelohres Beziehungen hat und auch nach FISCHER'S Meinung für einen Vergleich mit dem Nervus vidianus der Säuger nicht in Frage kommen kann. Diese Commissur ist vermuthlich auf die Lateralnerven zurückzuführen (GEGENBAUR).

Das Ganglion petrosum ist von länglicher, eiförmiger Gestalt und an seiner Ventralseite mit dem Ganglion des Sympathicus eng verbunden. Von hinten senkt sich ein kräftiger Verbindungsast vom Vagus in den Gangliencomplex hinein. Aus dem distalen Ende desselben tritt der Glossopharyngeus aus und theilt sich bald in drei Aeste, einen starken und zwei feine. Von letzteren zieht einer nach hinten-unten und erscheint medial vom Dorsalende des ersten Ceratobranchiale in der Schleimhaut des Rachendaches,

Wirbelthierreihe darstellen, lehrte mich auch die Vergleichung, und muss wieder davor warnen, beliebige Etappen der Ontogenese ohne Kenntniss niederster Formen und eine Vergleichung auf breitester Basis für stammesgeschichtliche Betrachtungen zu verwenden. So steht z. B. meines Wissens die Durchsetzung des Columellablastems durch die Chorda tympani ganz allein und ohne Wiederholung bei ausgebildeten Formen da. — Andererseits zeigt auch die Entwicklung (NOACK), dass, abgesehen vom Endgebiet, einzig und allein die Orientirung der Chorda tympani zum Kiefergelenk und MECKEL'schen Knorpel ein früh auftretendes und constant bleibendes morphologisches Merkmal ist.

wo er sich hinter dem Ostium pharyngeum tubae verzweigt: Pharyngeus dorsalis. Durch die starke Anastomose des Vagus mit dem Ganglion petrosum sind dem Zweige wahrscheinlich auch Vagusfasern beige stellt; hierfür spricht auch seine weit nach hinten reichende Endverzweigung und Anastomose mit dem folgenden Pharyngeus dorsalis des Vagus, welcher als Vorläufer eines Plexus pharyngeus anzusehen ist. Der andere feine Ast verläuft ebenfalls nach hinten unter dem N. hypoglossus her und schlingt sich um den Aussenrand des Ceratobranchiale I herum zur Musculatur dieses Bogens.

Der stärkste der genannten drei Aeste ist der R. lingualis, welcher sich medial und vor dem oberen Ende des Ceratobranchiale I (zweites Zungenbeinhorn) im Bogen abwärts wendet und in der Schleimhaut über dem hinteren Theil der Zunge und deren Nachbarschaft endigt. GEGENBAUR's Ansicht, dass der Bogen nicht einem Hyoid-, sondern einem Branchialbogen entspricht, wird durch die Lage dieses Glosso-pharyngeusastes gerechtfertigt.

c) N. vagus.

Der Vagus verlässt den Schädel getrennt vom Glossopharyngeus und bildet dann das Ganglion radialis n. vagi. Aus diesem tritt der bei *Trionyx* einfache, aber starke Verbindungsast zum Ganglion petrosum und Sympathicus. Distal vom Ganglion geht zuerst ein feines Aestchen ab, welches gleich dem Vagusstamm unter (medial) dem Hypoglossus nach hinten zieht, sich hinter dem oberen Ende des zweiten Zungenbeinhornes zur Rachenschleimhaut hinter dem vorigen Pharyngeus dorsalis begiebt und mit ihm anastomosirt. Gleich diesem bleibt es auf das Rachendach beschränkt; es ist der einzige selbständige dorsale Schleimhautast des Vagus.

Der weitere Verlauf des Vagus wurde nur in seinen Hauptzügen untersucht. Der Abgang des R. laryngo-pharyngeus, seine Lage hinter und aussen vom Ceratobranchiale I, seine Theilung in einen Ast zum Mundhöhlenboden hinter der Zunge und einen anderen zum Kehlkopf wurden constatirt. Er stellt eine Combination mehrerer Pharyngei ventrales niederer Formen vor.

Clemmys caspica stimmt mit *Trionyx* in allen wesentlichen Punkten überein und kann daher kurz abgehandelt werden. Die Form der Paukenhöhle ist im Allgemeinen etwas gedrungener als bei *Trionyx*, bietet sonst keine Abweichungen dar. Die Columella liegt in ihrem Kanal, der bei *Clemmys* fast ganz knöchern geschlossen ist; ihr proximales Ende durchzieht den Recessus, ihr distales den äusseren Paukenraum. Zwischen Columella und Extracolumella besteht auch hier kein Gelenk, letztere schwillt in der Mitte zu einer kolbenförmigen Verdickung an und verzüngt sich dann zum Insertionstheil, einer annähernd runden Basalscheibe, welche der Form der Membrana tympani entspricht. Nur ein schmaler sehniger Streifen befestigt den Fuss der Extracolumella im Ring des Quadratum. Kein hervorstechender Processus ist zu bemerken, ebenso wird ein Muskel oder Band vermisst. Unter der Extracolumella öffnet sich das Ostium tympanicum tubae, welches, ebenso wie die Rachenöffnung der Ohrtrumpete, erheblich weiter ist als bei *Trionyx*.

a) N. facialis.

Die Topographie der Rachen- und Mittelohrnerven gleicht derjenigen von *Trionyx* fast vollständig und soll nur in den Hauptpunkten und kleinen Abweichungen geschildert werden. Beginn und Verlauf des Palatinus durch das Basisphenoid und Pterygoid bieten nichts Neues. Der Nerv ist etwas schwächer als bei *Trionyx* und bleibt etwas mehr medial, die Stelle seiner Vereinigung mit dem zweiten Trigeminasast liegt über der inneren hinteren Ecke des Pterygoides. Sie erfolgt nicht in Form eines

Ganglion, sondern mehr plexusartig (Sphenoidalgeflecht). Aus diesem Geflecht gehen zwei Nervenstränge nach vorn ab; welchem derselben die Palatinusfasern beigemischt sind, liess sich präparatorisch nicht entscheiden. Beide Aeste bleiben vorerst dorsal von den Deckknochen, der laterale giebt seitlich der Choane, durch die Spalte zwischen Pterygoid und Palatinum, einen Ast zur Schleimhaut und folgt weiterhin dem Praemaxillare; der mediale begiebt sich zur Nasenhöhle. Schleimhautäste, welche nachweisbar nur dem Palatinus entstammen, scheinen nicht zu existiren. Der auch bei *Clemmys* deutliche R. palatinus posterior (BOJANUS) entsteht aus dem Sphenoidalgeflecht, dorsal vom Pterygoid, und nimmt den schon beschriebenen Verlauf nach hinten nahe der Mittellinie des Rachendaches: er geht eine reiche Verästelung ein, an welcher auch der Nerv der anderen Seite theilnimmt, und ist bis in die Nähe des Ostium pharyngeum tubae zu verfolgen. Möglicherweise dringen bereits vorher feinste Aestchen durch das Pterygoid zu dem medial und vor der Tubenmündung gelegenen Schleimhautgebiet, welche dann dem Palatinus allein angehören würden. Die ausserordentliche Subtilität einiger hier bemerkter Fädchen liess keinen unzweideutigen Nachweis zu.

Die Chorda tympani geht vom Facialis ab, ehe dieser die Columella überschreitet, dringt mit dem Stäbchen durch den Columellakanal, ist ihm dabei vorn dicht angelagert und mit ihm in die gleiche Schleimhautfalte eingeschlossen. Im äusseren Paukenraum nimmt sie ihren Weg sofort längs des Gelenktheiles des Quadratum medial und abwärts und ist auf dieser Strecke, beim Blick von oben in die Paukenhöhle, durch das distale Ende der Columella verdeckt. Der Nerv gelangt an gleicher Stelle in den Unterkiefer und verbindet sich ebenso mit dem Trigemini, wie dies bei *Trionyx* beobachtet wurde.

b) Nn. glossopharyngeus und vagus.

Bezüglich der Rami communicantes IX—VII herrscht gleichfalls Uebereinstimmung mit *Trionyx*, ebenso betreffs der Verbindung zwischen dem Ganglion petrosum und G. radialis n. vagi und beider mit dem sympathischen. Ueber Zweige zur Paukenschleimhaut vermag ich nichts Genaueres auszusagen als das oben Mitgetheilte. Aus dem Ganglion petrosum liess sich wieder ein feines Aestchen zur Schleimhaut hinter dem Ostium pharyngeum der Tube und zu dieser selbst ermitteln; ein vom Vagus kommender Pharyngeus verbindet sich mit diesem zum Plexus pharyngeus an Dach und Seitenwand des Pharynx hinter der Tubenöffnung.

Vom R. lingualis gehen ferner an der Umbiegungsstelle von der latero-caudalen in die ventral-orale Richtung, etwa in der Mitte des Ceratobranchiale I, einige feine Pharyngei zur Seitenwand und seitlichen Ventralgegend der Mundhöhle. Im Uebrigen können die Notizen über die Schleimhautnerven bei *Trionyx* auch auf *Clemmys* bezogen werden.

Die zum Vergleich ausgeführte Präparation der Chorda tympani von *Testudo elegans* lehrte, dass der procolumellare Abgang und weitere Verbleib des Nerven mit den Verhältnissen bei *Trionyx* und *Clemmys* übereinstimmt, und auch auf der peripheren Strecke nicht von den vorstehenden Ergebnissen abweicht.

Zusammenfassung.

Zieht man das Resultat dieser Untersuchung, so ergiebt sich Folgendes: Der Nervus palatinus der Chelonier ist im Vergleich mit dem der Amphibien zwar nicht in seiner Ausbreitung, aber in seiner Selbständigkeit wesentlich eingeschränkt. Ursache dieser Einschränkung ist die schon bei Urodelen bestehende und bei allen Reptilien wiederkehrende caudale Anastomose mit dem Oberkieferast des Trigemini, von FISCHER als caudal bezeichnet, im Gegensatz zu der oralen, welche sich bei Amphibien

am Boden der Nasenhöhle nahe der Medianlinie fand und eine zweite Facialis-Trigeminusverbindung am Rande des primären Mundhöhlendaches herstellte. Schon FISCHER beobachtete, dass diese Anastomose bei Reptilien entweder in Form eines Geflechtes oder einer einfachen Anastomose mit Einlagerung von Ganglionknoten auftritt; ersteres ist bei *Clemmys*, letzteres bei *Trionyx* der Fall. Nach ihrer Lage dorsal vom Pterygoid, ihrer Zusammensetzung aus Fasern des Palatinus, des Trigeminus und Sympathicus kann diese Verbindung füglich dem Sphenoidalgeflecht resp. Ganglion sphenopalatinum anderer Reptilien und der Säuger verglichen werden.

Nur bis zu diesem Ganglion hat der Palatinus seine Selbständigkeit gegenüber dem Trigeminus bewahrt, und diese Strecke entspricht dem Theil des Nervus petrosus superficialis major der Säugethiere, welcher bis zum gleichnamigen Ganglion reicht, während der Verbleib der Endäste des Nerven auch bei Mammaliern noch nicht genau ermittelt werden konnte, worauf zurückzukommen ist. Nur der rückwärts gewendete Gaumenast des Palatinus von *Trionyx* (R. pal. post.) konnte noch mit einiger Gewissheit diesem allein zugeschrieben werden, alle anderen Aeste, dorsal und ventral vom Palatinum, können nach der innigen Durchflechtung Fasern beider Nerven enthalten.

Es fragt sich nun, wo man die zweifellos vorhandenen Endäste des Palatinus zu suchen hat. Die Grenze zwischen Facialis und Trigeminus am Rachendach der Chelonier erscheint vollständig verwischt, wenn man nicht niedere Formen befragt und den Grad der Ausbildung des secundären Gaumens berücksichtigt, dessen Kenntniss wir BORN¹⁾, SEYDEL²⁾ u. A. verdanken. Die Vergleichung mit Selachiern und Urodelen

beweist, dass der Palatinus der Nerv des primären Mundhöhlendaches ist. Als solcher beherrscht er allein das Mundhöhlendach der Selachier im Bereich des Palatoquadratum. Mit dem Auftreten des Maxillarbogens erschien der Trigeminus, dessen Mundschleimhautäste bei Selachiern vielleicht verkümmert sind, deren Vorfahren aber zukamen, oral vom Palatinus in der Mund-

schleimhaut, zunächst getrennt, dann mit ihm anastomosirend. Als Grenzlinie zwischen beiden liess sich, unter steter Bezugnahme auf die Ausgangsverhältnisse, der Hinterrand der Choanen und des Maxillarbogens fixiren, oder, um mit BORN zu reden, die seitliche Nasenrinne der Amphibien, welche sich auch auf das Mundhöhlendach fortsetzt und deren Boden durch den Gaumenfortsatz des Maxillare gebildet wird. Hinter und medial der Choane liegt bei Amphibien noch das primäre Rachendach frei, und hier fand sich das Endgebiet des Palatinus. Bei Chelonieren hat nun der vordere und seitliche Theil des Rachendaches und mit ihm der Nasenboden eine Senkung erfahren und liegt in einem tieferen Niveau als das primäre Mundhöhlendach (SEYDEL). (Vergl. Textfigg. 10 und 11.) Der orale Theil

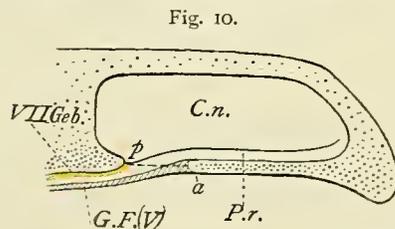


Fig. 10. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle eines Urodels. (Schema nach O. SEYDEL.) C.n. Cavum nasale; P.r. Pars respiratoria; p.a. Apertura nasalis interna; G.F. Gaumenfortsatz, mit Trigeminusschleimhautgebiet überzogen; VII Geb. (gelb), Schleimhautgebiet des N. palatinus VII.

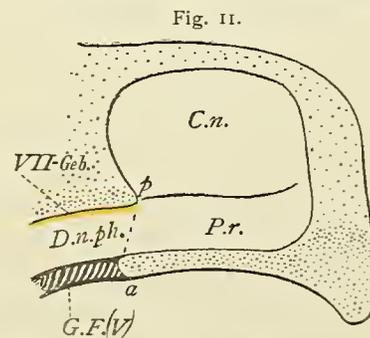


Fig. 11. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle von *Testudo*. (Schema nach O. SEYDEL.) C.n. Cavum nasale; P.r. Pars respiratoria; p.a. Apertura nasalis interna; D.n.ph. Ductus nasopharyngeus; G.F. Gaumenfortsatz, Schleimhautgebiet des Trigeminus; VII Geb. (gelb), Schleimhautgebiet des N. palatinus VII.

1) G. BORN l. c.

2) O. SEYDEL, Ueber Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendach von *Echidna* etc. Jenaische Denkschriften 1901.

der Nasenrinne der Urodelen wird zur Pars respiratoria, der Gaumentheil schliesst sich durch Zusammen treffen des Gaumenfortsatzes mit dem medialen Schleimhautwulst zum Theil knöchern zum Ductus nasopharyngeus. Da der Palatinus natürlich bei seinem Endgebiet, eben dem primären Mundhöhlendach, bleibt, so wird er durch diesen Beginn eines secundären Rachendaches in die Tiefe verlagert und geräth in engste Fühlung mit Trigeminezweigen, soweit sich beide Gebiete überdecken. Man kann sich die nun mehr schon caudal erfolgende Fusion beider Nerven von dem gleichen Gesichtspunkt aus entstanden denken, wie die mit dem Auftreten von Deckknochen um den primordialen Unterkiefer beobachtete Verschmelzung der Chorda tympani mit dem Unterkieferast des Trigenimus. Man wird folglich die Endäste des Palatinus distal der Anastomose nur in medialem Gebiet annehmen dürfen, also in den Rami nasales posteriores des N. infraorbitalis bis zum Hinterrand der Choane, und weiter hinten im Gaumentheil des der seitlichen Nasenrinne entsprechenden Gebietes, welches dorsal vom Gaumenfortsatz des Maxillare liegt. Die Schleimhaut über dem vorderen und seitlichen Theil des Rachendaches dagegen, welche gegen das primäre Mundhöhlendach gesenkt erscheint, wird ausschliesslich vom Trigenimus versorgt. (Vergl. auch Textfigg. 15 und 16 von *Gecko*.)

Die Lage der Chorda tympani der Chelonier war bisher unbekannt. In ihrem Abgang und Verlauf vor dem schalleitenden Apparat und einem grossen Theil des Cavum tympani sind Reptilienmerkmale gegeben, welche sich am reinsten bei Ascaloboten finden. Wie bei diesen, scheint die Chorda tympani der Chelonier durch keinen Fortsatz oder Band der Extracolumella bei ausgebildeten Thieren beeinflusst zu werden. Die Entwicklungsgeschichte des schalleitenden Apparates ist noch unerforscht und kann keinen Aufschluss geben¹⁾.

Ein Moment, auf welches mit Rücksicht auf DRÜNER'S Ausführungen näher eingegangen werden muss, ist die Lage der Chorda tympani zum Paukenraum. Nach genanntem Autor haben alle Reptilien eine metachordale Paukenhöhle und ein ausschliesslich metachordales Trommelfell; die Pauke soll stets in dem Winkel zwischen R. mandibularis externus und internus (*Ch. t.*) liegen und wäre demnach der Plica hyomandibularis der Urodelen vergleichbar. Die Chorda tympani der Trionychiden und Testudinaten zieht nun mitten durch den inneren Paukenraum, den Recessus tympanicus hindurch, da sie vor der den hinteren Theil dieses Raumes durchsetzenden Columella constatirt wurde. In den lateralen Abschnitt der Pauke tritt der Nerv gleichzeitig mit der Columella, folgt dann aber der Hinter- resp. Medialfläche des Gelenkfortsatzes des Quadratum abwärts. Somit liegt ein grosser Theil auch dieses Raumes vor und über dem Nerven, desgleichen der grösste Theil des Trommelfelles. Will man die DRÜNER'Sche Eintheilung aufrecht erhalten, und sie besteht für die Anuren und meisten übrigen Reptilien sicher zu Recht, so wird man die Paukenhöhle der Chelonier als amphichordal bezeichnen und damit in eine Reihe mit der Paukenhöhle der Säugethiere stellen müssen.

Zur Bestimmung des Paukengebietes müssen neben der Lage der Chorda tympani auch die Paukenerven herangezogen werden. Diese bedürfen hier einer nochmaligen Untersuchung. So viel lässt sich aber schon sagen, dass auch die Paukenhöhle der Schildkröten nur von dorsalen Pharyngei, besonders des Glossopharyngeus und vielleicht des Vagus innervirt, wird. Ob und inwieweit der Palatinus noch betheiligt ist, wird sich ohne Hülfe des Mikroskopes kaum entscheiden lassen. Ein Unterschied gegenüber den Paukenerven der Amphibien liegt darin, dass diese Nerven bei Cheloniern offenbar zum Theil unter Vermittelung der sympathischen Schlinge, des R. communicans, zu ihrem Endgebiet

1) Dieser Passus erfährt durch die citirte Arbeit von NOACK eine Einschränkung.

gelangen. Bei Urodelen fand sich bereits Aehnliches. Andere obere Schleimhautästchen des Glossopharyngeus und Vagus versorgen das Mundhöhlendach caudal von der Tube und geben damit die hintere Grenze des tubo-tympanalen Raumes noch genauer an¹⁾.

Der Umstand, dass der Recessus tympanicus etwa zur Hälfte, der laterale Paukenraum mit dem Trommelfell vollständig dorsal von der Chorda tympani liegt, dass er von diesem Nerven nicht innerviert wird, sondern jedenfalls von dorsalen Pharyngei, dass das Cavum ferner zum weitaus grössten Theil im Quadratum, dem dorsalen Bestandtheil des Kieferbogens gelegen ist, macht einen Versuch, die Chelonierpauke mit der Plica hyomandibularis der Urodelen in Beziehung zu bringen, unmöglich. Diese Falte ist auf die ventrale Kopfhälfte beschränkt und empfängt ihre Innervation von zwei ventralen Pharyngei, der Chorda tympani und dem R. praetrematicus des Glossopharyngeus. Die Chorda tympani innerviert dagegen niemals die Paukenhöhle, soweit meine Untersuchungen reichen. Die gegentheilige Angabe OSAWA's steht bis jetzt allein und konnte weder von VERSLUYS noch mir bestätigt werden. Dergleichen haben sich hierhergehörige Notizen von VOGT (Lacertier) und CH. WESTLING (*Echidna*) über Aeste der Chorda tympani zur Paukenschleimhaut als Irrthümer erwiesen, wovon später die Rede sein soll.

Der schalleitende Apparat der Schildkröten besteht aus Columella und Extracolumella. Letztere ist sehr einfach gebaut und reiht sich den, bei Reptilien ausserordentlich wechselnden, analogen Bildungen als weitere Varietät an. Weder Facialisstamm noch Chorda tympani treten zu ihr in irgend welche Beziehung. Eine solche liegt nur für die Columella vor, welche vom Facialis von vorn nach hinten überschritten wird, wie das Hyomandibulare der Selachier, das Ligamentum suspensorio-stapediale der Urodelen, die Columella der Anuren und aller übrigen Reptilien.

2. Rhynchocephalen.

Hatteria punctata (Taf. XXV, Fig. 10). Neben älteren Autoren haben sich besonders GADOW²⁾ VERSLUYS³⁾, OSAWA⁴⁾ und SCHAUINSLAND⁵⁾ mit der Ohrsphäre von *Hatteria* befasst; auch in GAUPP's Referat ist diese besonders berücksichtigt. Angaben über bestimmte Territorien von Schleimhautnerven fehlen auch hier.

a) N. facialis.

Ueber den Austritt des Facialis weit vorn in der Paukenhöhle, Form und Lage seines Ganglion geniculi, Theilung in Palatinus und hinteren Hauptstamm ist von anderer Seite berichtet worden. Wir gehen zuerst dem Palatinus nach. In Begleitung eines der Zweige, welche den Ramus communicans internus zusammensetzen, wendet sich der Nerv längs der inneren Paukenwand medial und abwärts und gewinnt bald am vorderen medialen Eck der weit mit der Mundhöhle communicirenden Paukenhöhle⁶⁾ eine oberflächlichere Lage. Er schlingt sich medial um die Verbindung des Pterygoids mit dem Basisphenoid

1) In weitgehender Uebereinstimmung mit diesen Resultaten der Vergleichung leiten sich nach NOACK Paukenhöhle und Tuba Eustachii der Schildkröten auch ontogenetisch von der ersten Kiementasche (zwischen Mandibel und Hyoid) her. Dieselbe Uebereinstimmung wurde schon für die Anurenpauke vermerkt.

2) H. GADOW, On the modifications of the first and second visceral arches etc. Philos. Transact. Roy. Soc. London, 1888.

3) VERSLUYS, Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia, Jena 1898. — Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. Zool. Jahrb., Bd. XIX, 1903.

4) G. OSAWA, Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI, 1898.

5) SCHAUINSLAND, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria* (Skeletsystem, schalleitender Apparat, Hirnnerven). Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVII, 1900. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbelthiere (*Sphenodon*). Zoologica, Bd. XVI, Stuttgart 1903.

6) Bezüglich Form und Begrenzung der Paukenhöhle sei auf die unübertreffliche Schilderung von VERSLUYS verwiesen.

herum, ist hierbei dem Processus pterygoideus des letzteren angelagert und dicht unter der Schleimhaut gelegen. Dann verläuft der Nerv parallel mit dem inneren Rande des Pterygoidstieles, nahe dem Ursprung des mächtigen Musculus pterygoideus und der Incisura pyriformis, verschwindet dann, von der Rachenhöhle aus gesehen, unter (dorsal) dem Pterygoid und bleibt fernerhin dorsal von den Deckknochen. Er folgt nun im Wesentlichen der geschweiften Grenzlinie zwischen Palatinum und Pterygoid bis zur medialen Begrenzung der Choane. Dieser Befund weicht von VERSLUYS' Beschreibung und Abbildung (Fig. 92) etwas ab, stimmt aber mit der von OSAWA überein. Von der proximalen oberflächlichen Strecke gehen feine Aestchen zur Schleimhaut über den M. pterygoideus, die ersten zu seiner Hinterfläche, welche die Vorderwand der Paukenhöhle bilden hilft, die späteren vertheilen sich über seiner Ursprungslinie. Ehe der Nerv dorsal vom Pterygoid verschwindet, nimmt er den vom Glossopharyngeus kommenden, bisher neben ihm ziehenden Zweig des R. communicans auf.

Ueber der hinteren Spitze des Os palatinum findet sich das grosse, unregelmässig gestaltete Ganglion palatinum, in welches sich der Facialisast von hinten und medial einsetzt. Von aussen kommt ein kräftiger Ast aus dem N. infraorbitalis trigemini. Der am Vorderende des Ganglion austretende Stamm kann also nicht mehr dem Palatinus allein zugesprochen werden, er schliesst ausserdem Trigemini Fasern ein. Neben diesem Hauptast geht noch ein zweiter feiner Zweig aus dem Ganglion nach vorn, durchbohrt das Foramen palatinum und breitet sich in der Gaumenschleimhaut in der Nähe der hintersten Zähne aus. Der Hauptstamm schiebt viele feinste Aestchen durch die Spalte zwischen Palatinum und Pterygoid oder auch durch diese Belegknochen zur Schleimhaut des mittleren Rachendaches. Zur Augenhöhle sendet er keine Zweige, wie er auch bei Amphibien trotz seiner Lage am Boden der Orbita (*Rana*) niemals zu dieser in Beziehung tritt.

Am Aussenrande des Palatinum trifft man auf sehr feine Schleimhautnerven des N. infraorbitalis V, welche durch Maxillare und Praemaxillare nahe dem inneren Zahnrand hindurchtreten und mit dem aus Palatinus und Trigemini gemischten Ast zu alterniren und anastomosiren scheinen. Am hinteren Winkel der Choane anastomosiren beide Hauptstämme nochmals; oral von dieser zweiten Verbindung an der Innenseite der Choane enden die periphersten Zweige des aus Trigemini und Palatinus combinirten Stammes.

OSAWA schreibt alle diese Seitenäste dem Palatinus zu und gelangt zu dem Resultat, dass der „Palatinus“ die Schleimhaut der Nasenhöhle und die Zähne des Palatinum versorge. Dass diese Endgebiete nur unter Vermittlung des Trigemini erreicht werden konnten, erhellt aus den früheren Darlegungen. Nur die proximale Strecke bis zum Ganglion kann mit Sicherheit dem Palatinus allein zugewiesen werden. Die Fortsetzung dieses Facialisastes muss in dem über dem Palatinum und Pterygoid liegenden Strang und seinen Seitenästchen zur medialen Gegend des Rachendaches und zum Innenrand der Choane angenommen werden. Die seitliche und prächoanale Gaumenpartie gehört wieder dem Trigeminiast.

Die Vorkenntniss der Grundform, in welcher die Innervation des Mundhöhlendaches erfolgt, erleichtert das Verständniss des N. palatinus auch bei *Sphenodon*. Die breite Entfaltung und der feste Zusammenschluss der Deckknochen der Palatinreihe, welche die Schleimhautäste des Facialis und Trigemini mit Ausnahme ihrer feinsten Enden ventral ganz bedecken, kann auch hier für die frühzeitige Verschmelzung beider Nervenäste verantwortlich gemacht werden. Durch diese oberflächliche Lage der Palatinreihe, die Tiefe der Schleimhautnerven, steht die Rachendachformation von *Sphenodon* der der Crossopterygier näher als derjenigen der Amphibien und übertrifft an Ursprünglichkeit auch die als die primitivsten Saurier erkannten Geckoniden.

Wichtig für unsere Betrachtungen ist vor allem der Nachweis, dass die proximalsten Seitenzweige des Palatinus die Vorderwand der Paukenhöhle innerviren, welche in Folge der weiten Communication der Pauke mit dem Rachenraum ohne Grenzen in diesen übergeht.

b) N. glossopharyngeus.

Folgt man dem Palatinus wieder centralwärts, so trifft man auf eine Reihe feiner Aeste, welche die Verbindung zwischen ihm und dem Glossopharyngeus vermitteln. Ein Aestchen geht vom Palatinus selbst nach hinten ab, wie bereits beschrieben; zwei weitere vom Ganglion geniculi, endlich eines vom R. posterior des Facialis, kurz ehe derselbe die Columella überschreitet. Nach Bildung eines Plexus an der Innenwand der Paukenhöhle verschmelzen sie mit dem Glossopharyngeus, resp. dessen Ganglion. Alle diese feinen Zweige ziehen unter der Columella her, der letzte wendet sich dicht vor der Columella ventralwärts und tritt ebenfalls in die IX.-VII.-Schlinge ein. Alle Aestchen zusammen vergleicht VERSLUYS mit dem R. communicans internus, und ich schliesse mich ihm hierin an. Ein dorsal und caudal von der Columella verlaufender R. communicans externus wurde auch von mir vermisst, während SCHAUNSLAND einen solchen angiebt. Diese IX.-VII.-Verbindungen enthalten nun neben sympathischen Fasern auch pharyngeale. Ich sah nämlich aus diesem Plexus tympanicus, welcher also Zufluss vom Palatinus, Glossopharyngeus und Sympathicus empfängt und unter der Schleimhaut der medialen Paukenwand hinter und unter der Columella gelegen ist, feinste Fädchen sich in der Paukenschleimhaut verlieren. Ausser dieser Beteiligung am Plexus tympanicus schickt der Glossopharyngeus noch einige directe Ramuli pharyngei zur Schleimhaut der mittleren und hinteren Paukengegend, welche sich nur von oben, von der Unterlage der Schleimhaut her, darstellen liessen und in der Taf. XXV, Fig. 10 abgebildet sind. Sie finden sich dicht hinter der Schleimhautfalte, welche beim Anblick von der ventralen Seite durch die vorspringende Columella erzeugt wird, die letzten mehr lateral hinter der Columella. Diese theils durch den Plexus tympanicus, theils direct zum hinteren Theile der Paukenhöhle gehenden feinen Nerven sind als Pharyngei dorsales des Glossopharyngeus und vielleicht auch des Vagus aufzufassen, dessen Beteiligung sogleich erwähnt wird.

Es lässt sich somit auch für *Hatteria* nachweisen, dass das Schleimhautgebiet der Paukenhöhle innerhalb der dorsalen Gebiete des Facialis und Glossopharyngeus (+ Vagus) gelegen ist. Der Palatinus innervirt den rostralen, der Glossopharyngeus mit Unterstützung des Vagus den caudalen Paukentheil; in der Mitte der Medialwand vereinigen sich beide unter Beteiligung des Sympathicus zum Plexus tympanicus. VERSLUYS' Angabe, dass der Glossopharyngeus ohne Beziehungen zur Paukenhöhle bleibe, dürfte hierdurch eine Abänderung erfahren.

c) N. vagus.

Die bereits vorweggenommene Beteiligung des Vagus an der Innervation des Cavum tympani erfolgt durch feine Verbindungen mit dem Plexus tympanicus. Ferner entsendet der Nerv einige zarte Fäden, welche etwa dort vom Hauptstamm abgehen, wo der N. hypoglossus diesen kreuzt, und verlieren sich in der Schleimhaut des Rachendaches hinter der Paukenhöhle, schliessen sich caudal also an das Glossopharyngeusgebiet an. Nach ihrem hohen Ursprung und ihrer Verzweigung am dorsalen Theile der Mundhöhle stellen sie Ramuli pharyngei dorsales des Vagus dar.

Von ventralen Schleimhautästen erfordert nur die Chorda tympani eine genauere Besprechung; bezüglich des weiteren Verlaufes des Glossopharyngeus und Vagus kann auf die genaue Beschreibung

OSAWA's verwiesen werden. IX nimmt nach Abgabe obiger Zweige die Richtung auf das hintere stumpfe Ende des Ceratobranchiale (II. Hyoidbogen OSAWA), folgt parallel mit dem aussen liegenden N. hypoglossus, dessen Innenseite und liegt auf der ganzen Strecke bis zum Endgebiet nunmehr dicht unter der Schleimhaut zur Seite des Larynx, seitlich und hinter der Zunge. Er giebt der Schleimhaut hinter der Zunge Zweige, überschreitet dann den Ansatz des ersten Hyoidbogens am Hyoidkörper und gelangt in die Zunge, deren Musculatur er durchsetzt, um sich in der Schleimhaut der hinteren und mittleren Zungengegend aufzulösen. Verbindungen mit dem Hypoglossus wurden nicht beobachtet. — Der sonstige Verlauf des Vagus kann unberücksichtigt bleiben, die Schleimhautäste des Laryngeus superior und N. recurrens verzweigen sich in der seitlichen und ventralen Gegend des Oesophagus, an Larynx und Trachea.

d) Chorda tympani.

Nun zum ventralen Pharyngeus¹⁾ des Facialis, der Chorda tympani. Gleich nachdem der hintere Facialisstamm die Columella überschritten, theilt er sich, fast noch über dem schallleitenden Apparat, in Haut-, Muskel- und Schleimhautnerv. Letzterer zweigt sich sofort nach aussen ab und zieht parallel

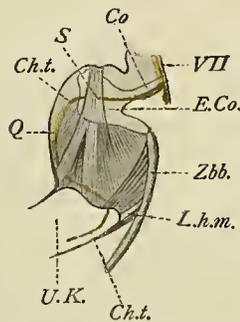


Fig. 12. Schalleitender Apparat, Kiefergelenk und Hyoid von *Sphenodon*. (Nach GADOW.) Linke Seite von aussen. Q Quadratum; U.K. Unterkiefer; Hy. Hyoid; Co Columella; E.Co. Extracolumella; S Extracolumellasehne, zur Membrana tympani und Unterkiefer ausstrahlend; L.h.m. Ligamentum hyo-mandibulare; Zbb. Zungenbeinbogen; VII Facialis; Ch.t. Chorda tympani.

mit der Columella und dorsal von ihr nach aussen. Ueber der Extracolumella angelangt, wendet sich die Chorda tympani etwas mehr nach hinten, so dass sie nahe der hinteren Kante der gebogenen breiten Extracolumellaplatte zu liegen kommt. Dann biegt sie wieder ventral und im Bogen rostral um, zieht innen vom Zungenbeinhorn und aussen von der Extracolumellasehne zur Hinterseite des Quadratum (Textfig. 12), welcher sie nach unten folgt. Der Nerv verläuft auf dieser Strecke zwischen der sogenannten Membrana tympani und der Paukenschleimhaut. Am unteren Rande des Trommelfelles kommt er wieder aussen zum Vorschein, wendet sich nun, entsprechend dem nach hinten ausladenden Gelenktheil des Quadratum, wieder etwas nach hinten zum caudalen Ende des Unterkiefers und verschwindet in dessen Kanal. Der Nerv kreuzt die Hinterseite des Kiefergelenkes von oben-lateral nach unten-medial. Bis zum Eintritt in den Unterkieferkanal giebt die Chorda tympani keine Zweige ab, wie nachdrücklich hervorvorgehoben sei. OSAWA spricht von einem feinen Ramus communicans, welcher mit einem gleichen aus dem Plexus tympanicus sich zu einem Aestchen verbinde und im Trommelfell ende. VERSLUYS konnte dieses Aestchen gleich mir nicht finden. Der Vergleich mit allen übrigen mit Paukenhöhle versehenen Vertebraten ist der Angabe OSAWA's nicht günstig. Aeste der Chorda tympani zur Schleimhaut der Paukenhöhle scheinen sich bei keinem Wirbelthier zu finden.

Die Chorda tympani durchbohrt das Os angulare (Foramen pro Ch. t.) ebenso wie bei Lacertiliern, worauf GAUPP (1905) besonders die Aufmerksamkeit lenkte, da hierdurch eine Homologisirung dieses mit dem Articulare verschmolzenen Deckknochens mit dem Processus Folianus des Hammers mancher Säuger nahegelegt wird, und bleibt zunächst an der medialen und unteren Seite des MECKEL'schen Knorpels. Allmählich hebt sich der Nerv an der Innenseite des Knorpels in die Höhe, so dass er schliesslich medial und über demselben orientirt ist. Hier bedeckt ihn das Spleniale. Nachdem die Chorda tympani am

1) Besser „R. mucosus visceralis ventralis“, wie schon erwähnt.

Canalis alveolaris und Eintritt des dritten Trigeminasastes angelangt ist, der hier schon in zwei Hauptäste, den R. alveolaris und lingualis, getheilt ist, biegt sie nach innen aus dem Unterkiefer heraus und verbindet sich ausserhalb des Kanales dicht an der Innenseite des Unterkiefers mit dem R. lingualis V. OSAWA giebt die Vereinigung innerhalb des Kanales an. Nach Aufnahme der Chorda tympani tritt der R. lingualis in den Kanal, verläuft dorso-medial vom Knorpel vorwärts und verlässt hinter dem N. mylohyoideus, längs der Innenseite der Cartilago Meckelii den Unterkiefer. Er giebt zunächst den N. sublingualis ab, der die Schleimhaut zur Seite der Zunge bis zum Processus alveolaris des Dentale versorgt, und endet selbst in der Mucosa der Zungenspitze, nachdem er kurz vorher noch mit dem R. lateralis des Hypoglossus anastomosirt hat. Bei OSAWA findet man eine eingehende Schilderung der Trigeminusverzweigung, welche hier nur in beschränktem Maasse interessirte.

Ueber die Grenze zwischen Hyoidbogen und Extracolumella waren keine bestimmten Vorstellungen zu gewinnen, beide Theile scheinen continuirlich in einander überzugehen. Nur zwischen Columella und Extracolumella fand sich eine deutliche Gelenkung. GADOW, GAUPP und SCHAUINSLAND haben auf die zahlreichen hier waltenden Varietäten bei verschiedenen Exemplaren aufmerksam gemacht. Auf die Genese kann hier nicht eingegangen werden, nur die topographischen Beziehungen der Nerven zum schalleitenden Apparat und zum Cavum tympani im ausgebildeten Zustand sollen berührt werden. Die Lage der Chorda tympani zum schalleitenden Apparat, welche VERSLUYS sich nicht erklären konnte, hat GAUPP in Beziehung zu der anderer Lacertilier gebracht, indem er sich eine Abgliederung des Hyoidbogens vom Insertionstheil der Extracolumella vorstellte, als welcher die Partie sich ausbilden musste, an welcher die Sehne ansetzt. In dem Abschnitt der Extracolumella, resp. des Hyoidbogens, welcher den Verlauf der Chorda tympani augenscheinlich beeinflusst, sieht GAUPP eine dem Processus internus der Lacertilier entsprechende Bildung. Für die hier verfolgte vergleichende Abgrenzung des Paukengebietes und die Fragen nach den Homologien der einzelnen Theile des schalleitenden Apparates ist die Lage der Chorda tympani bei *Sphenodon* wie bei anderen Reptilien nur in geringem Maasse zu verwerthen. Gerade der Wechsel in ihren Beziehungen zur Paukenhöhle und zur Gehörknochenkette innerhalb der Reptilien, welcher unter anderem mit den Verschiedenheiten der Extracolumella verknüpft ist, beweist, dass der ursprüngliche Chordaverlauf gerade innerhalb des Paukenbereiches in dieser oder jener Richtung secundär abgelenkt worden und für die hier präcisirten Fragen wenig brauchbar ist. Es wird sich zeigen, dass bei allen Reptilien nur die Lage dieses Nerven zum Kiefergelenk und MECKEL'schen Knorpel constant ist; mit seinen Beziehungen zum Cavum tympani, an welchem der Nerv ja stets nur vorbeizieht, sowie zum schalleitenden Apparat ist aus obigen und folgenden Gründen nicht viel anzufangen.

Hinsichtlich der Lage des Facialis zum schalleitenden Apparat ist auch die zweite Kreuzung der Gehörknochenkette durch die Chorda tympani von hinten nach vorn, welche *Sphenodon* (nach GAUPP's Erklärung) und die meisten Lacertilier und Crocodilier zeigen, und welcher KINGSLEY¹⁾ und GAUPP (1898) erhebliche morphologische Bedeutung beigemessen haben, keine feststehende Einrichtung in der Klasse der Reptilien. Dass sie den Geckoniden fehlt, war schon bekannt; dass sie auch bei Cheloniern vermisst wird, wurde nachgewiesen. Damit wird auch die Lage des Paukenraumes zu der in verschiedenem Grade abgelenkten Chorda tympani eine sehr variable. Bei *Sphenodon* liegt das Cavum tympani, ganz anders als bei Cheloniern, im Wesentlichen medial und ventral vom Nerven, dehnt sich im Uebrigen aber theils vor, theils hinter dem Nerven aus, so dass auch bei *Sphenodon* nicht von einer rein metachordalen Pauke im Sinne DRÜNER's die Rede sein kann.

1) J. S. KINGSLEY, The ossicula auditus. Tufts Coll. Stud. Vol. VI, 1900.
Jenaische Denkschriften. VII

Die Bestimmung der Paukennerven hat hier weit mehr geleistet, als die des Chordaverlaufes und ergeben, dass die Paukenhöhle von *Sphenodon* ebenso wie die der Chelonier sich auf dorsales Schleimhautgebiet des Palatinus und Glossopharyngeus zurückführen lässt und sich auch etwas in den Vagusbezirk ausdehnt; dass ferner die Chorda tympani, der Abkömmling eines ventralen Pharyngeus, sie nicht innerviert, sondern nur durchzieht resp. durch die Schleimhaut vom Lumen geschieden, nur an ihr vorbeizieht, also gar keine wesentlichen und direkten Beziehungen zu ihr hat.

Als Kernpunkt dieser Ergebnisse erscheint mir demnach die Thatsache, dass die Paukenhöhlen der bisher untersuchten Reptilien (Chelonier, *Sphenodon*), gleich der von *Rana*, im Wesentlichen an der gleichen Stelle liegen, dass sich die Paukenhöhle nicht bald vor, bald hinter der Chorda tympani entwickelt, sondern dass umgekehrt die Chorda tympani während ihres Verlaufes innerhalb der Paukenhöhle mannigfache Verlagerungen erfährt, die den Abschnitt von ihrem Abgang vom Facialisstamm bis zum Quadratum betreffen. Der einzig feste Punkt, auf welchen der Facialisast immer hinzieht, ist das Kiefergelenk. Prüfen wir diese Ansicht an anderen Reptilien nach.

3. Lacertilier.

Gecko verticillatus (Taf. XXV, Fig. II). Da Vertreter dieser Art von FISCHER, *Gecko verticillatus* selbst aber von VERSLUYS sehr genau untersucht worden ist, welcher gerade auf die Paukenhöhle und ihre Umgebung sein Hauptaugenmerk richtete und eine erschöpfende Darstellung ihrer Lage, Wandung und Form, sowie des schalleitenden Apparates gegeben hat, kann ich mich bezüglich dieser Punkte kurz fassen und auf diese vortrefflichen Schilderungen verweisen. Speziellere neurologische Untersuchungen hat VERSLUYS nicht angestellt, und es konnte in der Auffindung einzelner Schleimhautnerven und der Bestimmung ihrer Endgebiete am Rachendach und im Mittelohr neues Material für die phylogenetische Betrachtung der hier gestellten Fragen beigebracht werden.

Ueber die Verhältnisse der äusseren Gehörhöhle, des Zungenbeinbogens mit seiner eigenthümlich gebogenen dorsalen Endplatte, des Ligamentum hyo-mandibulare am hinteren Rande der Membrana tympani, der Paukenhöhle und des schalleitenden Apparates habe ich den Ausführungen VERSLUYS' nichts von Bedeutung hinzuzufügen. Den kleinen Musculus extracolumellaris (M. laxator tympani), welchen C. K. HOFFMANN und VERSLUYS zuerst beobachtet und beschrieben haben, konnte ich zwischen der vorderen medialen Concavität der Zungenbeinplatte und der Aussenfläche des Processus accessorius posterior der Extracolumella bestätigen. Nachdem ferner das relativ schwache verticale Band zwischen der Unterfläche des Quadratum und der Pars superior des Insertionstheiles, sowie medial und hinter diesem Band die starke medio-lateral ziehende Extracolumellasehne zwischen Processus paroticus und Aussenseite des Insertionstheiles der Extracolumella gesehen worden, wurde zur Untersuchung des Nervus facialis übergegangen.

a) *N. palatinus VII* (und *N. trigeminus*).

Der *R. palatinus* wendet sich vom Ganglion geniculi längs der Medialwand der Paukenhöhle vor- und abwärts und durchsetzt die Basis des Processus pterygoideus des Basisphenoides. In einiger Entfernung vom Ganglion giebt er rückwärts den *R. communicans internus* zum Glossopharyngeus ab. Vor genanntem Fortsatz erscheint der Nerv am Rachendach, schickt erst ein feines Seitenästchen gerade vorwärts zur Mittellinie des Gaumens und biegt dann seitwärts längs des Processus pterygoideus zum Hinterende des Pterygoideus ab. Ueber diesem Knochen bildet er mehrere geflechtartige Anastomosen mit dem

R. alveolaris aus dem N. maxillaris trigemini, darunter eine besonders starke (Sphenoidalgeflecht, R. comm. post. c. n. pal.). Nach diesem Faseraustausch verläuft der Nerv längs der Innenseite des Pterygoides und Palatinum bis zur medialen Begrenzung der Choane, bildet also im Ganzen einen lateral konvexen Bogen. Auf der ersten seitlich gerichteten Strecke geht ausser dem medialen auch ein laterales Aestchen ab und senkt sich über den Processus pterygoideus in die Vorderwand der mit dem Rachenraum weit communicirenden Paukenhöhle, in welcher er sich verzweigt. Weiter distal entlässt der Palatinus, ebenfalls noch vor der Verbindung mit dem Trigemini, ein zweites stärkeres Aestchen zur medialen Partie des Mundhöhlendaches. Diese Seitenäste können als unvermischte Palatinuselemente angesehen werden.

Distal vom Sphenoidalgeflecht, der caudalen V.-VII.-Anastomose, entlässt der nunmehr combinirte Nerv nur unbedeutende Zweige und geht an der hinteren Umgrenzung der Choane eine zweite orale Verbindung mit einem Ast des R. maxillaris V. ein (R. comm. ant. c. n. pal.). Aus dem sich bildenden Plexus gehen mehrere feine Fäden zu dem die Vomera bedeckenden Mittelfeld und endigen daselbst. Ein sehr dünner Zweig aus dieser V.-VII.-Verbindung wendet sich nach innen und oben und verschmilzt am vorderen Winkel der Orbita mit dem R. nasalis aus dem N. ophthalmicus trigemini, welchem er in die Nasenhöhle folgt. Zur Augenhöhle selbst hat der Palatinus keine Beziehungen. Die seitlichen Schleimhautpartien über dem sogenannten Gaumenfortsatz (SEYDEL) gehören, wie stets, dem Trigemini an (s. unten Textfigg. 14 und 15).

b) Rami communicantes.

Der R. communicans internus geht im vorderen oberen Theil der medialen Paukenwand vom Palatinus ab und verläuft anfänglich parallel mit dem Palatinus rückwärts. Dann zieht er, von der Schleimhaut bedeckt, unter dem Ganglion geniculi und dem soliden Stapesfuss her durch die Paukenhöhle hindurch, um sich hinter derselben mit dem R. communicans externus zu vereinigen, welcher aus dem hinteren Facialisstamm über den Stapes und unter dem Processus paroticus und der Extracolumella-sehne her den gleichen Punkt erreicht hat. Beide Aeste verschmelzen zu einem Stämmchen, welches das Ganglion petrosum durchsetzt, beim Austritt aus denselben einen feinen Ast vom Vagus aufnimmt und sich in den Halstheil des Sympathicus fortsetzt.

c) Chorda tympani.

Der R. posterior des Facialis steigt an der medialen Paukenwand zum Stapes empor, überschreitet ihn nach hinten und verläuft zunächst an dem kleinen Extracolumellamuskul vorbei zum hinteren oberen Trommelfellrand. Ehe der Nerv den Stapes erreicht, entlässt er die fast ebenso starke Chorda tympani und gerade oberhalb des Stapes den R. communicans externus, wie erwähnt. Auf einen R. recurrens trigemini ad facialem wurde nicht geachtet; VERSLUYS vermochte ihn nicht zu finden. Die Chorda tympani schlägt in der von VERSLUYS ausführlich beschriebenen Weise einen lateralen, dann ventralen Weg ein und folgt auf dieser Strecke ungefähr der in die Paukenhöhle von vorn hineinragende Kante des Quadratkörpers, durch welche ein kleiner, vorderer, äusserer Theil derselben von dem Hauptraum unvollständig abgetrennt wird (Textfig. 13). Dann durchsetzt der Nerv die Insertion des M. pterygoideus zum Processus retroarti-

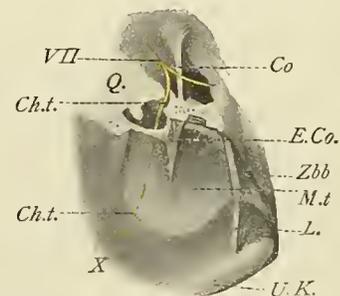


Fig. 13. Paukenhöhle und Columella von *Gecko verticillatus* von oben und aussen. Paukendach und Processus paroticus sind entfernt. Q. Quadratum; U.K. retroarticulärer Theil des Unterkiefers; X Gegend des Kiefergelenkes; Zbb Zungenbeinbogen; L. Band zwischen Zungenbeinbogen und Unterkiefer; Co Columella; E.Co. Extracolumella, Insertionstheil; M.t Membrana tympani; VII Facialis; Ch.t. Chorda tympani, der durch die Membrana tympani verdeckte Theil des Nerven punktirt.

cularis des Unterkiefers, in welchen er durch eine besondere kleine Oeffnung eintritt und liegt nun, wie bei allen Vertebraten, an der Innenseite des MECKEL'schen Knorpels. An diesem steigt er aber allmählich in die Höhe und verbindet sich über ihm mit dem dritten Trigeminasast, durch welchen der Nerv in bekannter Weise der Zungenschleimhaut zugeführt wird. Auf der ganzen Strecke bis zu ihrer Vereinigung mit dem Trigeninus scheint die Chorda tympani keinerlei Aeste abzugeben, besonders nicht innerhalb der Paukenhöhle, wie immer wieder betont werden muss. Sie kreuzt ferner weder Stapes noch Extracolumella, sondern bleibt oral vom schalleitenden Apparat.

Der Facialisstamm ist unterhalb der Extracolumellasehne dem kleinen M. extracolumellaris angelagert. Dort löst sich von ihm ein äusserst feines Aestchen ab, welches zur Unterfläche des Muskels zieht und sich in demselben verliert. Diese Innervation durch den Facialis, welche VERSLUYS bereits vermuthete, liesse in dem kleinen Muskel einen primitiven M. stapedius sehen; da er sich jedoch bei keinem anderen Lacertilier findet, wird er von VERSLUYS und GAUPP als ein Erwerb der Geckoniden betrachtet. Hierüber wird an anderer Stelle in Zusammenhang berichtet werden.

d) Nn. glossopharyngeus und vagus.

Der Glossopharyngeus liegt anfänglich der Schleimhaut der Paukenhöhle im hinteren oberen Winkel an, wie bei *Sphenodon*, und giebt dieser ein sehr feines Aestchen, ehe er zum Ganglion petrosum anschwillt und die Rami communicantes empfängt. Der aus dem Ganglion austretende Nerv erhält einen bedeutenden Zuwachs aus dem Vagus; dann entlässt er noch einen sehr feinen Pharyngeus (dorsalis) zur Hinterwand der Pauke, welcher sich hinter dem vorderen Zungenbeinhorn, ventral vom vorigen Aestchen auflöst. Dann zieht der Hauptnerv abwärts, um sich hinter dem zweiten Zungenbeinhorn mit dem dicht hinter ihm verlaufenden Hypoglossus teilweise zu vereinigen. Vor dieser Vereinigung geht jedoch von IX noch ein ziemlich bedeutender ventraler Schleimhautast zum Boden der Mundhöhle, seitlich und hinter der Zunge. Desgleichen löst sich vom Hypoglossus vor dieser Verschmelzung der Ramus descendens ab. Der nunmehr vereinigte Nervenstrang schliesst also den Rest des Glossopharyngeus, Theile des Vagus und den übrigen Hypoglossus in sich, seine Endäste sind dementsprechend theils sensibler, theils motorischer Natur. Die dem Glossopharyngeus entstammenden Fasern treten theilweise hinter der Zunge zur Schleimhaut, die Mehrzahl verläuft im Hypoglossus weiter und löst sich erst innerhalb der Zungenmuskulatur von den motorischen Fasern zu ihrem Endgebiet ab (R. lingualis).

Der Gehalt an Vagus-Fasern documentirt sich in einem ziemlich kräftigen Ast zum Larynx und Pharynxboden, welcher früh von dem gemeinsamen Stamm abgeht und sich am Kehlkopf auf- und abwärts verzweigt. Schon FISCHER hat die dreifache Zusammensetzung dieses Nerven beobachtet, seine Beschreibung und Abbildung von *Platydictylus guttatus* (Taf. XXI, Fig. 2) deckt sich fast vollständig mit der Vorliegenden, wenn ihm auch die dorsalen Pharyngei mangels verbesserter Untersuchungsmethoden entgehen mussten. BENDZ¹⁾ und FISCHER bezeichnen den vom Vagus stammenden Antheil treffend als R. laryngo-pharyngeus.

Direkt vom Vagus abgehende dorsale Schleimhautäste waren nicht zu finden, sie werden anscheinend alle durch den starken Verbindungsast dem Glossopharyngeus und durch diesen ihrem Endgebiet zugeführt. Ein ähnliches Verhalten zeigen viele Lacertilier.

1) H. BENDZ, l. c.

Uebersicht und vergleichende Betrachtungen.

Die Untersuchung der Schleimhautnerven der Mundhöhle und des Mittelohres von *Gecko verticillatus* ergab danach folgende Hauptpunkte: Zwischen Palatinus und Trigemini besteht zunächst eine caudale Anastomose in Form eines Sphenoidalgeflechtes am Hinterrand der Augenhöhle, über dem Hinterrande des Pterygoides; ferner die schon bei Amphibien constatirte orale, ebenfalls plexusartige Verbindung am medialen hinteren Winkel der Choane. Endlich verbindet sich ein Aestchen des gemischten Palatinus noch mit dem R. nasalis aus dem ersten Trigeminiast. Bis zum Sphenoidalgeflecht erscheint der Palatinus, abgesehen von sympathischen Fasern, als reiner Facialisast; als solche dürfen auch das Aestchen zur Vorderwand der Paukenhöhle und dasjenige zur hinteren medialen Partie des Mundhöhlendaches gelten. Auch durch das Geflecht empfängt der Palatinus von *Gecko* anscheinend nur wenige Trigemini Fasern, giebt aber wahrscheinlich diesem seinerseits Aeste, die vermuthlich hinter dem Gaumenfortsatz enden. In der distalen Fortsetzung des Nerven ist aber jedenfalls ein gewisses Quantum von Trigemini Fasern vorhanden, wenn auch vielleicht in geringerem Maasse, als bei den Cheloniern, *Sphenodon* und den meisten anderen Reptilien. Der Palatinus der Geckoniden bewahrt sonach trotz seiner mehrfachen Verbindung mit dem Quintus eine relativ selbständige Existenz, welche der der Amphibien näher steht, somit primitivere Züge zeigt, als bei anderen Reptilien, und die tiefe Stellung dieser Lacertilier demonstirt. *Gecko* erlaubt am ersten unter den Reptilien noch eine makroskopische Abgrenzung seiner Mundschleimhautnerven, welche wiederum mit der Persistenz von Theilen des primären Mundhöhlendaches und dem Entwicklungsstatus des secundären Gaumens harmonirt (Textfig. 14). Lage und Verlauf des Palatinus am noch frei zu Tage liegenden Rest des primitiven Munddaches bis zum caudalen Choanenrand gleichen auffallend dem bei niederen Amphibien gewonnenen Befunde, und der Nerv illustirt wieder in eklatanter

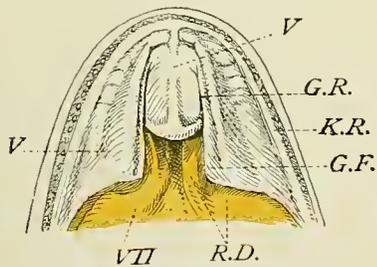


Fig. 14. Mundhöhlendach eines Ascaloboten (zum Theil nach O. SEYDEL). *G.R.* Gaumenrinne; *K.R.* Kiefferand; *G.F.* Gaumenfortsatz (secundär); *R.D.* Rachendach (primär); *V* (weiss) Schleimhautgebiet des Trigemini; *VII* (gelb) des N. palatinus VII. Beide Gebiete überdecken sich zum Theil, die die ungefähre Grenze bildende Choane ist durch den Gaumenfortsatz verdeckt.

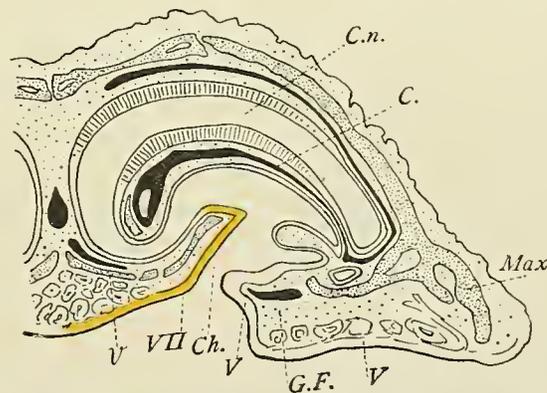


Fig. 15. Frontalschnitt durch die Choane eines Ascaloboten. Schematisch. (Nach BORN und SEYDEL.) *C.n.* Cavum nasale; *C.* Concha; *Max* Maxillare; *G.F.* Gaumenfortsatz; *Ch.* Choane; *V* Vomer; *V* (weiss) Trigemini; *VII* (gelb) Gebiet des N. palatinus VII. Letzteres wird von ersterem überlagert.

Weise die von BORN und SEYDEL hervorgehobene Uebereinstimmung in der Lage des hinteren Theiles der seitlichen Nasenrinne der Urodelen und dem hinter der Choane gelegenen Abschnitt der Gaumenrinne der Ascaloboten (vergl. Taf. XXII, Figg. 6 u. 7 und Taf. XXV, Fig. 11). Wir sehen hierin also ein weiteres werthvolles Argument für die bereits von anderen Autoren vermuthete und auch im Verlauf dieser Ausführungen vertretene und von Selachierzuständen abgeleitete Zugehörigkeit des Palatinus zum primitiven Mundhöhlendach. Das Festhalten an den hier gewonnenen ursprünglichen Zuständen

wird auch bei den complicirtesten Verbindungen des Nerven mit dem Trigemini und erheblichen Umwandlungen des Endgebietes gröbere Irrthümer über den Verbleib der peripheren Palatinuszweige vermeiden lassen. Die Gegend der Choanen grenzt wieder das Palatinusgebiet oral ab; davor ist Trigemini-bereich, ebenso seitlich, soweit der Maxillarbogen und Gaumenfortsatz reichen (Textfigg. 14 und 15). An der Grenze zwischen beiden Gebieten finden sich die Anastomosen. -- Eine Beziehung des Palatinus zum hinteren Theil der Nasenhöhle ist also von den Urodelen aufwärts zu erweisen; der Augenhöhle giebt er trotz der nachbarlichen Lage niemals Zweige.

Primitiv verhält sich auch die IX.-VII.-Verbindung insofern, als sie nur um den Stapes eine sympathische Schlinge herstellt (Rr. comm.), welche jedoch keine Aeste für die Paukenhöhle führt. Die bei Cheloniern und zum Theil auch bei *Sphenodon* in der Schlinge enthaltenen Pharyngei dorsales aus VII., IX und X. gelangen bei *Gecko* wieder gesondert zur Vorder- resp. Hinterwand der Paukenhöhle, wie wir sie zum Spritzloch der Selachier, zur Pauke der Anuren treten sahen. Die von hinten zur Pauke ziehenden Pharyngei gehören wahrscheinlich dem Glossopharyngeus und Vagus an. Also liegt auch die Paukenhöhle von *Gecko* im Schleimhautgebiet dieser dorsalen Nerven.

Die Chorda tympani geht vor dem schalleitenden Apparat ab und bleibt auch vor ihm. Sie folgt der Vorderwand der Pauke abwärts zum Kiefergelenk, wir haben also eine rein metachordale Pauke. Dieser directe Verlauf des Nerven zum Kiefergelenk ist von VERSLUYS und GAUPP auf das Fehlen eines Processus internus bei *Gecko* zurückgeführt und als besonderer Verlaufsmodus gegenüber denjenigen Reptilienformen unterschieden worden, bei welchen entweder die Bildung eines Processus (dorsalis oder internus) oder einer Extracolumellasehne eine zweimalige Kreuzung des schalleitenden Apparates durch Facialis und Chorda tympani veranlasst hatte. Dieser Processus internus wird als alt angesehen und aus diesen und anderen Gründen der Chordaverlauf bei Geckoniden als abgeändert, im Vergleich zu dem ursprünglicheren der anderen Reptilien, bezeichnet. Diese Ansicht steht noch nicht fest, denn auch bei Embryonen von *Gecko* fehlt der Fortsatz und bei Lacertiliern wird er erst in spätem Embryonalstadium angelegt (VERSLUYS).

Der Verlauf der Chorda tympani und ihre Lage zur Paukenhöhle bei *Gecko* kommt den analogen Verhältnissen bei Cheloniern entschieden am nächsten. Auch hier fehlt im ausgebildeten Zustand ein Processus internus oder andere Bildungen, welche den Chordaverlauf hätten ablenken können. Das Studium der Ontogenese des schalleitenden Apparates der Chelonier kann hier interessante Aufschlüsse geben.

Auf diese ontogenetischen Fragen soll hier nur hingewiesen werden. Vergleichend-neurologisch ist die bedeutsame Thatsache hervorzuheben, dass die Paukenhöhle von *Gecko*, obgleich sie ganz metachordal liegt, im Grossen und Ganzen von den gleichen dorsalen Schleimhautzweigen des Palatinus, Glossopharyngeus und Vagus innervirt wird, wie die amphichordale Pauke der Chelonier, die prochordale der Anuren.

Es wird sich im weiteren Verlauf dieser Abhandlung immer mehr herausstellen, dass die Bezeichnungen „pro-, meta- und amphichordale“ Paukenhöhle für die Vergleichung wenig Werth haben, wie schon früher angedeutet wurde, weil eben die auf dieser Strecke selbst so variable Chorda tympani sicher kein zuverlässiges Kriterium für etwaige Verschiebungen der Paukenhöhle abgiebt. Die ausschlaggebende Bedeutung, welche GAUPP, KINGSLEY und DRÜNER der Chorda tympani in dieser Frage zuerkennen, wird somit im Folgenden noch weiteren Widerspruch erfahren.

Kleinere Unterschiede in der Innervation des Cavum tympani sind ja insoweit vorhanden, als der Palatinus z. B. bei *Rana* und *Gecko* stärker betheiligt erscheint als bei *Sphenodon* und anderen Reptilien, und insofern, als der Vagus bald mehr, bald weniger starke Anastomosen zum Glossopharyngeus schickt, welche wahrscheinlich in dessen Bahnen auch zum Paukengebiet gelangen. Doch sind diese Unterschiede gering

im Vergleich zu der Uebereinstimmung, die sich darin äussert, dass stets die gleichen Nerven von derselben Seite zur Paukenhöhle herantreten und sie versorgen. Niemals nimmt ein ventraler Pharyngeus, wie die Chorda tympani, an der Innervation theil. Die gegentheiligen älteren Angaben von VOGT¹⁾, dass die Chorda tympani, „wie es scheint“, sich bei Lacertiliern (*Monitor*, *Varanus*) im Paukenfell verzweige, ist zweifellos unrichtig und ist auch von VOGT selbst nur in dieser unsicherer Form und nur für diese beiden Lacertilier angegeben worden. FISCHER hat diese Angaben bereits auf Irrthümer zurückgeführt.

Das Studium der Paukennerven ergibt also nur geringfügige Verschiebungen des Paukengebietes in oro-caudaler und wohl auch dorso-ventraler Richtung, welche sich aber nur innerhalb des Dorsalbereiches vollziehen. Trotzdem wechselt die Lage der Paukenhöhle zur Chorda tympani ausserordentlich; die Extreme in diesem Punkte bilden die Anuren und unter den Reptilien die Geckoniden. Man könnte also richtiger umgekehrt sagen: die Lage der Chorda tympani zur Paukenhöhle wechselt sehr; erstere ist (innerhalb der Paukenstrecke) das inconstantere, letztere das relativ constantere Moment. Natürlich gilt dieser Satz nicht absolut, und für die Chorda tympani nur bis zu ihrer Annäherung an das Kiefergelenk, zu welchem sie nachgewiesenermaassen ausserordentlich feste Beziehungen durch die ganze Wirbelthierreihe erhält. Bei Mammaliern fungirt das Gelenk freilich nicht mehr als Kiefergelenk. Auf welche Weise die auf vergleichend-anatomischem Wege festgestellte Verlagerung dieser Nervenstrecke im einzelnen Falle erfolgt ist, bildet eine Aufgabe ontogenetischer Untersuchungen.

Uroplates fimbriatus (Taf. XXV, Fig. 12). Da die Ohrsphäre dieses Lacertiliers von VERSLUYS eingehend bearbeitet worden ist, und die hier erzielten neurologischen Befunde in weitgehender Uebereinstimmung mit denjenigen von *Gecko* stehen, werde ich mich der Kürze befeissigen. SIEBENROCK's²⁾ Abhandlung über das Skelet von *Uroplates* war bei der Bestimmung der Nerventopographie von Werth.

a) *N. palatinus VII* (und *N. trigeminus*).

Der Palatinus entspringt und verläuft ganz in derselben Weise wie bei *Gecko*, durchsetzt den Processus pterygoideus des Basisphenoides und erreicht vor demselben das Mundhöhlendach. Hier giebt er zunächst ein mediales Aestchen nach vorn ab, welches mit dem gleichen der anderen Seite anastomosirt. Der Hauptnerv folgt wieder dem Vorderrande des Processus pterygoideus nach aussen und entsendet über diesen (ventral) einige feine Zweige zur Vorderwand der weit am Mundhöhlendach sich öffnenden Paukenhöhle. Das Stämmchen setzt die angegebene Richtung bis zum inneren Rande des Pterygoideus fort und verbindet sich über demselben durch mehrere Zweige mit dem Oberkieferaste des Trigeminus (caudale Anastomose). Da es sich um ein ausgewachsenes Exemplar handelte, war die Abgrenzung der einzelnen Deckknochen nicht immer möglich, worauf auch SIEBENROCK bereits hingewiesen hat. Die Verbindung erfolgt in Form eines Plexus. Der R. maxillaris sup. des Trigeminus zieht weiter nach vorn über dem Pterygoid und dem Gaumenfortsatz zum Maxillarbogen; seine Schleimhautäste durchsetzen die secundäre Gaumenbildung und innerviren deren Schleimhautüberzug. Der jetzt mit Trigeminusfasern untermischte Palatinus wendet sich vom Plexus nach vorn und medial, in der Richtung auf den inneren Choanenrand, und liegt auffallender Weise dorsal vom Pterygoid und Palatinum, direct am Boden der Orbita. Trotz dieser benachbarten Lage giebt der Nerv kein einziges Aestchen aufwärts zur Augenhöhle, alle auf dieser Strecke abgehenden feinen Fäden dringen durch das knöcherne Mundhöhlendach zur Mundschleimhaut. Am Hinterrand der Choane empfängt der den Palatinus enthaltende combinirte Nerv nochmals einen starken

1) C. VOGT, l. c. p. 12 und p. 18.

2) F. SIEBENROCK, Das Skelet von *Uroplates fimbriatus*. SCHNEID. Ann. des k. k. naturhistor. Hofmus. Bd. VIII. Wien 1893.

Verbindungsstrang vom gleichen Trigeminusast, welcher über den hinteren Theil des Gaumenfortsatzes, hinter der Choane herum, zu ihm gelangt, und löst sich dann in der Medialwand der Choane auf. Die orale Anastomose am Hinterrande der Nasenhöhle ist gleichfalls eine schon bekannte Erscheinung.

Als unvermisches Palatinusgebiet ist also die vordere Umgrenzung der Paukenhöhle und die mediale und hintere Partie des Mundhöhlendaches anzusehen. Distal vom Sphenoidalgeflecht sind nur noch in der medialen Gegend bis zur Nasenhöhle Palatinusfasern zu erwarten; die seitlichen und vordersten Theile des Rachendaches, in welchen der secundäre Gaumen sich ausgedehnt hat und einzelne Bezirke des primären Mundhöhlendaches zu überlagern beginnt, werden vom Trigeminus versorgt. — Zum R. nasalis aus dem ersten Trigeminusast, welcher dem Palatinus am inneren hinteren Winkel der Choane ziemlich nahe liegt, wurde keine Verbindung bemerkt, welche sich bei *Gecko* fand.

b) Chorda tympani.

Bevor der Ramus posterior des Facialis den bei *Uroplates* an seiner Basis gleichfalls undurchbohrten Stapes caudalwärts überschreitet, löst sich die Chorda tympani von ihm ab. Da die Abgangsstelle dem Stapes etwas mehr genähert ist als bei *Gecko*, so verläuft der Nerv lateral und vorwärts zu einer ähnlichen Kante des Quatrakörpers, welche von vorn in das Cavum tympani vorspringt, und folgt dieser abwärts. Weiterhin ist der Nerv der hinteren medialen Ecke des Kiefergelenkes dicht angelagert und in das Bindegewebe in der Umgebung der Gelenkkapsel eingebettet. So erreicht er durch den Musculus pterygoideus sein Loch im Processus retroarticularis des Unterkiefers, zieht an der Innenseite des MECKEL'schen Knorpels in die Höhe und verschmilzt bald über dem Knorpel mit dem bereits in den Unterkieferkanal eingetretenen Trigeminusast.

c) Nn. glossopharyngeus und vagus.

Den Ramus communicans internus sah ich gleich VERSLUYS vom Ganglion geniculi, nicht vom Palatinus selbst abgehen. Er bildet mit dem vom hinteren Facialisstamm kommenden R. com. externus die Schlinge um den Stapes, vereinigt sich aber zunächst nicht mit ihm, sondern mit dem Ganglion petrosum, während der andere von unten in das Ganglion eintritt. Der erstere liegt an der Innenwand der Paukenhöhle unter der Schleimhaut, scheint aber keine pharyngealen Aeste für dieselbe zu enthalten, wie bei *Sphenodon* und den Cheloniern.

Aus dem Ganglion petrosum begiebt sich dagegen ein sehr feines Nervenfädchen zur Hinterwand der Paukenhöhle. Der aus dem Ganglion austretende Glossopharyngeus steht mit dem ihm eng angelagerten Vagus durch mehrere feine, ganz kurze Fasern in Verbindung. Der so aus Glossopharyngeus und Vagus zusammengesetzte Stamm sendet nochmals einen zarten Zweig zur nahen Paukenschleimhaut und verschmilzt gleich darauf mit dem Hypoglossus. Die genannten drei Componenten vereinigen sich bei *Uroplates* viel weiter proximal und vollständiger zu einem Stamm, als bei *Gecko*. Die Beschreibung ihrer Endäste zur seitlichen und ventralen Rachengegend, zu Kehlkopf und Trachea, zur Zungenschleimhaut würde lediglich eine Wiederholung des vorigen Abschnittes bedeuten.

Zusammenfassung.

In Summa bleibt der Palatinus, wie bei allen bisher untersuchten Reptilien, nur bis zur caudalen Anastomose unvermischt. Unter den bis dahin abgehenden Seitenzweigen sind die zur Paukenhöhle gehenden für uns am wichtigsten und bekräftigen weiter die oben für die topographische Lage der

Reptilienpauke aufgestellten Grundsätze. Die peripheren Verzweigungen des Nerven bezeugen seine Zugehörigkeit zum primären Mundhöhlendach, dessen Umwandlungen und Ueberlagerungen durch den secundären Gaumen eine Frage für sich bilden.

Die IX.-VII.-Anastomose bildet nur eine sympathische Schlinge, welche an der Innenwand der Paukenhöhle vorbeizieht, ihr aber keine Aeste abgibt. Diese erhält die Pauke oral durch den Palatinus, caudal durch zwei feine, vom Ganglion petrosum resp. dicht unterhalb desselben abgehende, also zweifellos dorsale Schleimhautästchen. Das erste derselben gehört dem Glossopharyngeus, das zweite diesem und dem Vagus an. Mit Angabe der Paukennerven ist zugleich das Paukengebiet an gleicher Stelle des Rachenraumes präcisirt, wie bei *Gecko*. Die dort gezogenen allgemeinen Schlüsse haben auch für *Uroplates* Gültigkeit.

Uroplates besitzt ebenfalls eine metachordale Paukenhöhle; das Fehlen eines ihren Verlauf beeinflussenden Fortsatzes oder Bandes erlaubt der Chorda tympani, auf dem nächsten Wege das Quadratum und Kiefergelenk zu erreichen. Auch hier müssen wir sagen: die Paukenhöhle liegt an annähernd gleicher Stelle, wie bei anderen Reptilien; abgeändert erscheint die Verlaufsstrecke der Chorda tympani im Bereiche der Paukenhöhle. Distal hat der Nerv seine Selbständigkeit bei allen Reptilien aufgegeben und verläuft ganz innerhalb des Trigeminus zu seinem angestammten Endgebiet.

Nachträglich sei noch erwähnt, dass ein Musculus extracolumellaris bei *Uroplates* vermisst wurde, wie auch VERSLUYS angibt; nur die starke Extracolumellasehne zwischen Processus paroticus und Insertionstheil der Extracolumella ist vorhanden.

4. Crocodilier.

Alligator sclerops (Taf. XXVI, Fig. 13). Obgleich die folgenden Angaben noch der Vervollständigung und Nachprüfung bedürfen, da der Conservirungszustand der beiden untersuchten jungen Exemplare von 18 cm Schädellänge nicht überall ausreichte, um über alle Punkte völlig ins Klare zu kommen, konnten doch unsere Kenntnisse des Nervensystems hier und da vervollständigt werden. Der N. palatinus war aus obigem Grunde nicht weit zu verfolgen, doch besitzen wir in FISCHER'S Abhandlung (1852) zahlreiche Notizen und eine vortreffliche schematische Abbildung der Hirnnerven und ihrer Verzweigungen bei Crocodilen, die zu Hülfe genommen wurden. Ohne HASSE'S¹⁾ Untersuchung des Gehörorganes der Crocodile wäre es ferner unmöglich gewesen, an einem beschränkten Material, welches vorwiegend der Nervenpräparation dienen sollte, sich gleichzeitig in die äusserst complicirten, knöchernen Wandungen und Ausbuchtungen der Crocodilierpauke volle Einsicht zu verschaffen, weshalb in diesen Fragen stets bei jenem Autor Rath geholt wurde. Eine gewisse Aehnlichkeit, welche die Paukenhöhle der Crocodilier mit der der Vögel, besonders bezüglich des schalleitenden Apparates zeigt, wurde schon von HASSE und GADOW (1888) betont; diese und Einzelheiten in den Innervationsverhältnissen der Paukengegend veranlassen die Besprechung von *Alligator* am Schluss der vorstehenden Reptilienreihe.

a) N. palatinus VII (und N. trigeminus).

Der Ramus anterior des Facialis biegt vom Ganglion geniculi längs des Petrosum, welches durch das mächtig entfaltete Quadratum von der Begrenzung der Paukenhöhle abgetrennt worden ist, so gleich abwärts, durchläuft den medialen hinteren Theil des Pterygoides, welcher die Choane umschliesst,

1) C. HASSE, Das Gehörorgan der Crocodile nebst weiteren vergleichend-anatomischen Bemerkungen über das mittlere Ohr der Wirbelthiere und dessen Adnexa. Anat. Studien, I, 1873.

Jenaische Denkschriften. VII.

10

Semon, Zoolog. Forschungsreisen. IV.

und erreicht so am äusseren Rande der Choanen, welche durch die Entwicklung des harten Gaumens weit caudal verschoben sind, die Mundschleimhaut. Unter Abgabe medialer und lateraler Aeste verläuft der Nerv vorwärts über die ebene Schleimhautstelle zwischen der betreffenden Choane und dem sogenannten Velum palatinum. Der bedeutendste Seitenast dieser Strecke wendet sich rückwärts zur vorderen und seitlichen Begrenzung des Sinus tubae und kommt hier analogen Zweigen des Glossopharyngeus sehr nahe, mit welchen er vielleicht auch Verbindungen eingeht. Der Hauptnerv setzt seine Richtung nach vorn fort, indem er sich dabei langsam der Mittellinie des Gaumens nähert, geht unter der Basis des Velum hindurch, dessen Schleimhaut er versorgt, und verbindet sich vor diesem durch eine starke, aus mehreren Bündeln zusammengesetzte anastomotische Schlinge mit dem R. maxillaris trigemini. Da der Nerv peripher von dieser Anastomose dicker geworden ist, empfängt er offenbar vorwiegend eine Verstärkung aus dem Trigemini. Diese caudale Anastomose liegt ventral vom Hinterende des Transversum, nahe dem Vorderende des Pterygoides. Der Trigeminiast zieht über dem Maxillare weiter, sein und des combinirten V.-VII.-Nerven weiterer Verlauf und Ausdehnung, ihre nochmalige orale Verbindung, welche sich bei allen Reptilien findet, sind durch FISCHER bekannt.

Verlauf und Austrittsstelle des Palatinus zum Rachendach sind nicht verändert, dagegen sind die Choanen der Crocodilier so weit caudal verschoben, bis hinter das Pterygoid, dass der Nerv scheinbar erst in einem Bezirk heraustritt, in welchem man sonst seine periphersten Ausläufer zu finden gewohnt ist. Abgesehen von der veränderten knöchernen Umgrenzung beweist also auch der Verlauf des Palatinus, dass die Choanen der Crocodilier an einer anderen, caudaleren Stelle liegen, als die der übrigen Reptilien. Dass die Choanen der Amphibien und übrigen Reptilien aber im Wesentlichen an gleicher Stelle angenommen werden müssen, geht nicht nur aus ihrer Orientirung am Rachendach und den Bestandtheilen ihrer knöchernen Wandung hervor, sondern vor allem daraus, dass die Choanengegend bei allen diesen Formen durchweg eine der Grenzen zwischen homologen Schleimhautästen des Facialis und Trigemini abgibt.

b) Chorda tympani.

Ueber die Chorda tympani der Crocodile finden sich folgende spärliche Notizen: VOGT¹⁾ und FISCHER²⁾ vermissten einen Paukenast bei diesen Thieren. FISCHER bezeichnet aber in Taf. III, Fig. 5 einen Ast des hinteren Facialisstammes mit „f“, lässt es aber in seiner Tafelerklärung zweifelhaft, ob dieser Ast die Chorda tympani sei. C. K. HOFFMANN³⁾ citirt nur FISCHER's alte Angaben. KILLIAN⁴⁾, welcher die dicht hinter der Chorda tympani abgehenden Aeste zum dreitheiligen Musculus stapedius beschrieb und abbildete, ist der Paukenast gleichfalls entgangen. Bei VAN BENEDEN⁵⁾ und in RETZIUS'⁶⁾ grossem Werk wird des Nerven nicht gedacht, und auch im Referate GAUPP's (1898) ist davon nicht die Rede.

Nachdem der hintere Facialisstamm innerhalb der Apertura recessus cavi tympani in den Bereich der Paukenhöhle getreten ist, verläuft er in einem Halbkanal am Dach des Recessus aufwärts, nach hinten und aussen, über den innersten Stapesheil. Caudal von Stapes geht, kurz vor der Verbindung mit dem R. recurrens, ein feiner Ast vom Facialis ab (Textfig. 16); dieser ist hier, am Dach der Pauke, in seinem Sulcus gelegen, welcher ventral durch die Schleimhautauskleidung zu einem Kanal vervollständigt wird. Besagter Ast wendet sich am Dach der Paukenhöhle in einem nach hinten convexen Bogen nach aussen;

1) l. c.

2) l. c.

3) l. c.

4) G. KILLIAN, Die Ohrmuskeln des Crocodiles. Jenaische Zeitschr., Bd. XXIV, 1890.

5) E. VAN BENEDEN, Recherches sur l'oreille moyenne des crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx. Arch. de Biologie (VAN BENEDEN et VAN BAMBEKE), Paris 1882.

6) G. RETZIUS, Das Gehörorgan der Wirbelthiere, II, Stockholm 1884.

distal von ihm gehen die Muskeläste zum Musculus stapedius vom Stamm ab. Medial von der Insertion der Pars inferior des genannten Muskels am hinteren oberen Quadranten des Trommelfelles erreicht der feine Zweig die äussere Paukenwand am Uebergang ins Paukendach. Hier zieht der dicke R. recurrens fac. ad trig. rechtwinklig über ihn hinweg. Weiterhin verläuft das Facialisästchen im derben Limbus cartilagineus des oberen Trommelfellrandes wieder nach vorn, bildet also aussen um die Befestigung des Suprastapediale am Processus paroticus herum eine Schlinge (Textfigg. 16 und 17). Der Nerv ist hier tief in das derbe Gewebe eingebettet, ausserdem von der die Innenseite des Trommelfelles überkleidenden Paukenschleimhaut überdeckt und schwer darzustellen. Nachdem er den schalleitenden Apparat zum zweitenmal von hinten nach vorn gekreuzt hat, wie es für die Chorda tympani der meisten Reptilien charakteristisch ist, wendet er sich längs der vorderen Hälfte des Trommelfelles abwärts, dann unter dem Infrastapediale

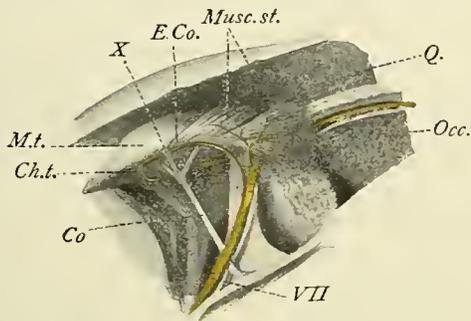


Fig. 16. Rechte Paukenhöhle von *Alligator scelerops* von oben. Dach der Pauke und des Recessus tympanicus weggenommen, Canalis oss. quadrati eröffnet. Ramus recurrens und R. communicans externus entfernt. Q. Quadratum; Occ. Occipitale laterale; M.t. Membrana tympani; Co. Columella; E. Co. Extracolumella; X Suprastapediale durchschnitten; Musc. st. Musculus stapedius; VII Facialis; Ch.t. Chorda tympani.

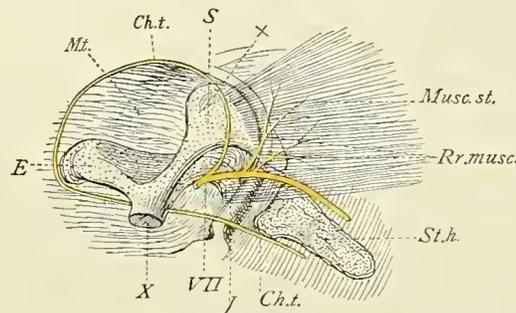


Fig. 17. Rechtes Trommelfell eines jungen *Crocodilus* von innen. (Unter Benutzung einer Abbildung von HUXLEY.) Darstellung des Verlaufes der Chorda tympani. S Suprastapediale; X Stelle der Verbindung mit dem Quadratum; J Infrastapediale; E Extrastapediale; X Extracolumellastiel abgeschnitten; St.h. Stylohyale; M.t. Membrana tympani; Musc. st. Musculus stapedius; VII Facialis; Ch.t. Chorda tympani; Rr. musc. Zweige zum Musculus stapedius.

(PARKER) wieder nach hinten, um innen vom hinteren Umfang des Trommelfelles in den lateralen Theil des Recessus scalae tympani einzutreten. Bis dahin liegt der Nerv allenthalben dicht unter der Schleimhaut, dann verlässt er die Paukenhöhle und tritt in ein besonderes Kanälchen an der Oberfläche des Quadratum. Dieses liegt ventral vom Canalis ossis quadrati, ventral und wenig medial vom Stylohyale HUXLEY's¹⁾ (Ceratohyale PARKER) (Textfig. 17) und kommt an einer Stelle der Innenwand des Ductus pneumaticus sehr nahe. Fernerhin finden wir den Nervenfaden dicht unter dem Ligament, welches den genannten kleinen Knorpel mit dem Processus retroarticularis des Unterkiefers verbindet. Medial von dem Band, dann über ihm liegt der Facialisstamm und seine Theilung in die verschiedenen Muskeläste. Ganz nahe vor dem Kiefergelenk dringt der Nerv am inneren und hinteren Winkel des Quadratum zur Oberfläche, passirt dann, der Gelenkkapsel eingelagert, die Innenseite des Kiefergelenkes nahe dessen oberem Rande. Hinter dem Gelenk biegt der Nerv dann rechtwinklig nach unten ab, tritt in ein eigenes Foramen im Processus retroarticularis des Unterkiefers, zieht unter dem Articulare an der Innenseite der Cartilago Meckelii nach vorn und verschmilzt mit dem R. lingualis trigemini. Es ist klar, dass dieser Facialisast die Chorda tympani ist.

1) TH. H. HUXLEY, On the representatives of the malleus and the incus of the mammalia in the other vertebrata. Proc. Zool. Soc. London, 1869.

Während ihres Verlaufes im Bereich der Paukenhöhle, dann in dem Kanal des Quadratum bis zum Unterkiefer, geht kein einziges Aestchen von der Chorda tympani ab. VOGT's Angaben über Aeste der Chorda tympani zum Paukenfell bei einigen Lacertiliern wurden bereits als Irrthümer gekennzeichnet.

Da die Chorda tympani sich lateral um die Schädel-Suprastapedialverbindung herumschlingt, um zum Quadratum und Kiefergelenk zu gelangen, muss diese Verbindung ihren eigenthümlichen Verlauf bedingt haben, hat somit den gleichen Einfluss auf den Nerven ausgeübt, wie der Processus dorsalis der Lacertilier, mit welchem VERSLUYS (1903) ihn wohl richtig identificirt, nachdem er den übereinstimmenden Abgang beider Fortsätze vom lateralen Ende des Otostapes und die Anheftung am Processus paroticus und Quadratum constatirt hatte. In der That ist auch das Suprastapediale die einzige Bildung innerhalb der Crocodilierpauke, welche eine Erklärung für den Verlauf der Chorda tympani zulässt, da ein Processus internus oder eine Extracolumellasehne, welche bei bestimmten Sauriern den Chordaverlauf ablenken, den Crocodiliern fehlen.

Der Kanal der Chorda tympani verläuft also parallel mit dem Canalis ossis quadrati und dem Facialisstamm, aber genau ventral von beiden. Zwischen beiden Nerven liegt das Stylohyale (Textfig. 17) und seine ligamentöse Fortsetzung, welche sich von der Extracolumella nach hinten zum Unterkiefer erstreckt. Diese topographische Lage weist den Knorpel und seine Verbindungen dem Hyoidbogen zu, welcher stets in gleicher Lage zwischen den beiden Nerven orientirt ist.

c) Rami communicantes.

Nachdem der Ramus posterior des Facialis die Chorda tympani am Paukendach abgegeben und den hinteren oberen Trommelfellrand erreicht hat, tritt er durch einen starken, oral zurückverlaufenden Ast mit dem ihn dorsal kreuzenden dicken Ramus recurrens ad trigem. und seiner Fortsetzung zum Ganglion der Vagusgruppe, dem R. communicans externus, in Verbindung. Darauf giebt er dem M. stapedius mehrere Zweige, wie KILLIAN gefunden und zieht an der Innenseite des Muskels zu seinem vom Quadratum und Occipitale laterale gebildeten Kanal. Der Ramus communicans externus, von HASSE als Ramus tympanicus bezeichnet, wenn ich ihn recht verstanden, ist ein sehr starker Nerv von oben beschriebenen Verlauf. Aus ihm sah ich ein kleines Aestchen zur Schleimhaut der hinteren und medialen Paukengegend ziehen, ohne es aber weiter verfolgen zu können. Einen R. communicans internus konnte ich nicht finden, auch FISCHER erwähnt ihn nicht bei Crocodilen. Gleichwohl zweifle ich nicht, dass auch diese innere sympathische Schlinge bei *Alligator* besteht, bei der Aufmeisselung aber zerstört wurde.

d) Nn. glossopharyngeus und vagus.

Alligator sclerops besitzt ein grosses gemeinsames Ganglion für Glossopharyngeus, Vagus und Sympathicus. Der am weitesten vorn und lateral austretende Glossopharyngeus giebt vor seiner Theilung in Ramus lingualis und den Theilast, welcher mit einem ebensolchen des selbständig austretenden N. laryngopharyngeus den N. laryngeus superior bilden hilft, zwei feine Schleimhautnerven ab. Der eine sehr dünne war nur bis zur Hinterfläche des Quadratum zu verfolgen. Ein zweiter stärkerer geht etwa in der Mitte zwischen Ganglion commune und Theilungsstelle des Glossopharyngeus ab, spaltet sich nochmals in zwei Fäden, von denen der obere unter dem Laryngopharyngeus zur Schleimhaut zieht und von diesem eine kleine Verstärkung erhält. Beide Aestchen erreichen nahe hinter einander die Schleimhaut hinter und etwas lateral vom Sinus tubae, wo sie ausser kleinen Seitenästchen sich zu einem Stämmchen verbinden, welches

die Richtung auf den Sinus tubae nimmt. Auf dem klappenartigen Vorsprung über dieser Oeffnung bilden sie einen kleinen Plexus, an welchem sich auch das entsprechende Stämmchen der anderen Seite beteiligt. Anastomosen mit Palatinuszweigen waren nicht zu bemerken. Einige Fäden bleiben mehr in der Tiefe (dorsal) und haben vielleicht zur Paukenhöhle Beziehungen, doch liess sich hierüber nichts Bestimmtes in Erfahrung bringen. Die beiden kleinen Nerven repräsentiren jedenfalls Pharyngei dorsales, welche dem Glossopharyngeus und Vagus entstammen, wie der Faseraustausch im gemeinsamen Ganglion, der hohe Abgang von Glosso- und Laryngopharyngeus schliessen lassen. Ihr Schleimhautgebiet ist auf die dorsale Schlundhälfte beschränkt und hinter und etwas seitlich vom Sinus tubae zu suchen.

Ausser diesen beiden Aestchen habe ich keine Schleimhautnerven hinter dem Sinus tubae beobachten können. Die Fortsetzung der Stämme und ihrer ventralen Pharyngei (R. lingualis, R. laryngeus sup.) sind von FISCHER dargestellt und in ihrer Zusammensetzung erkannt worden. Der neunte Hirnnerv zieht nach Abgabe des Astes zum Laryngopharyngeus zur hinteren Zungengegend. Letzterer entsendet am Boden der Mundhöhle noch mehrere laterale Pharyngei und endigt zur Seite und hinter dem Kehlkopf.

Zusammenfassung und Vergleichung.

Die homologe Lage und Ausbreitung der Gaumennerven von *Alligator* mit derjenigen der übrigen untersuchten Reptilien ist trotz tiefgreifender Umwälzungen innerhalb ihres Endgebietes (Verlagerung der Choanen in Verbindung mit Veränderungen der Nasenhöhle und des Rachendaches) leicht zu erkennen. Zwischen Choanen und Gaumensegel dehnt sich unvermishtes Palatinusgebiet aus, das hinten an die Tuben- und Mittelohrsphäre anschliesst. FISCHER's Angabe, dass „der Palatinus auf dem ganzen Wege bis zum vorderen Winkel der Orbita nie Zweige an die Gaumenhaut abgibt“, ist nach vorliegenden Reptilienbefunden unrichtig. Ebenso steht wohl fest, dass die Schleimhaut der zu einer langen Schnauze verlängerten Maxillar- und Prämaxillargegend der Crocodile nur dem Trigemini angehört. Die Schleimhaut über dem Palatinum und am Boden der Orbita wird von aus beiden Nerven gemischten Fasern versorgt; hier und im hinteren Theile der Nasenhöhle, im Bereich des primären Mundhöhlendaches, müssen die oralen Endäste des Palatinus gesucht werden. Gleich dem Nervus petrosus superficialis major der Säugethiere, ist auch der N. palatinus der meisten Sauropsiden nur bis zur caudalen Anastomose mit dem Trigemini unvermisht und durch Präparation klarzustellen. Die jenseits dieser Anastomose befindlichen Endäste sind, hier wie dort, dem Trigemini so eng angeschlossen, dass nur mikroskopische Untersuchungen im günstigsten Falle einen directen Nachweis ermöglichen können.

Woher die Paukenhöhle ihre Nerven bezieht, bleibt vorerst unsicher, hier sind erneute Untersuchungen nothwendig. Vor dem Sinus tubae wurden Palatinusäste gefunden, hinter demselben dorsale Schleimhautnerven des Glossopharyngeus und Vagus. Die Tuben liegen also jedenfalls annähernd an gleicher Stelle, wie der tubo-tympanale Raum der übrigen untersuchten Reptilien. Genaueres lässt sich über die Innervation der complicirt gestalteten Crocodilierpauke und ihrer Nebenhöhlen noch nicht sagen, vor allem ist auch auf einen R. communicans internus und seinen etwaigen Gehalt an Paukennerven zu fahnden.

Bleibt somit hier eine Lücke, so wurde doch über die Chorda tympani völlige Klarheit erzielt. Mangels eines Processus internus und einer Extracolumellasehne wurde im Suprastapediale das ursächliche

Moment für den eigenthümlichen Verlauf der Chorda tympani aufgedeckt und dieses, in Anbetracht seines Abganges und Endes und eben des Chordaverlaufes, mit VERSLUYS einem dem Hyoidbogen entstammenden Processus dorsalis verglichen; ein solcher wird für die Stammform der Lacertilier angenommen, sein Homologon bei Crocodiliern ist noch strittig. Ferner darf das Stylohyale dem Hyoidbogen zugesprochen werden, da die Chorda tympani vor (ventral) und medial von ihm liegt. Den Verlauf innerhalb des Quadratum hat der Nerv mit allen Gefässen und Nerven der Nachbarschaft gemein. Diese Besonderheit hängt wohl mit der bedeutenden Ausdehnung des Quadratum zusammen, welches bei Crocodiliern den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht. Ueberblickt man endlich die Lage des Nerven zur Pauke, so constatirt man, dass das eigentliche Cavum tympani ventral und medial vom Nerven liegt, ein grosser Theil des Binnenraumes vor ihm, ein etwa ebenso grosser und mehrere Nebenhöhlen hinter ihm. Auch wenn man sich die durch das dorsale Ende des Suprastapediale bedingte caudale und laterale Verschiebung des Nerven wegdächte und ihn von seiner Abgangsstelle caudal vom Stapes in kürzester Linie zum Quadratum verlaufend vorstellte, würde noch ein grosser Theil der Paukenhöhle prochordal liegen. Auch die Crocodilier besitzen sonach in erwachsenem Zustande eine amphichordale Pauke. Auch bei Crocodiliern innervirt die Chorda tympani die Paukenhöhle nicht.

Fassen wir die durch Untersuchung der Reptilien gewonnenen Resultate in wenige Hauptsätze zusammen. Wir finden bei allen Reptilien mit geringen Abweichungen den Haupttheil des Paukenraumes an annähernd gleicher Stelle liegen, nämlich im Gebiet dorsaler Schleimhautäste des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, im Wesentlichen also an gleicher Stelle, wie auch die Anurenpauke. Damit soll nicht bestritten werden, dass einzelne Theile der Reptilienpauke eine besondere, abweichende Ausdehnung, besonders in caudaler und lateraler Richtung, gewonnen haben, welcher die Schleimhaut folgt und die bei jeder Abtheilung, zum Theil selbst Species, wechseln und im einzelnen nur durch ontogenetische Untersuchungen festgestellt werden kann. Damit wechselt auch die Lage des Trommelfelles, das bei Reptilien weiter hinten und lateral liegt, als bei Anuren, und die Richtung des schalleitenden Apparates, welcher um die Extracolumella, eine auf Sauropsiden beschränkte Bildung, verlängert erscheint. Ueber die Divergenzen in Grad und Richtung, welche die Sonderentwicklung einzelner Paukentheile aufweist, kann das Studium der Paukeninnervation natürlich keinen Aufschluss geben. An einen Vergleich einzelner Paukenabschnitte wird auch niemand denken. Den Schluss aber lassen vorstehende Untersuchungen mit Sicherheit zu, dass alle amphibischen und reptilischen Pauken einen gemeinsamen Bezirk enthalten, welcher aus dem Nachweis der Paukennerven erschlossen wurde.

Chorda tympani und Paukenhöhle.

Halten wir neben diese Thatsachen die Lage der Chorda tympani zur Paukenhöhle. Bei Geckoniden und Uroplaten fand sich eine metachordale Pauke, keine Beziehung des Nerven zum schalleitenden Apparat. Chelonier, *Sphenodon* und *Alligator* besitzen eine amphichordale Paukenhöhle. Bei ersteren wird die Chorda tympani durch die in ihrer Einfachheit an die Trommelfellinsertion der Anuren-columella erinnernde Extracolumella gleichfalls nicht beeinflusst, wohl aber bei *Sphenodon* und *Alligator*. Da nun der Paukenraum an sich laut seiner Innervation derartig erhebliche Verschiebungen nicht erleidet, so folgt hieraus der Schluss, dass es vor allem der Chordaverlauf ist, der bei den Reptilien in verschiedener Richtung, mehr oder weniger, abgelenkt und so in sehr variabler Lage zur Paukenhöhle gefunden wird. Der Nerv liegt also vor, hinter oder innerhalb eines im Wesentlichen sich gleich bleibenden Paukenraumes. Hieraus

ist ferner zu ersehen, dass dem Verhältniss der Chorda tympani zur Paukenhöhle und wohl auch zum schalleitenden Apparat nicht die morphologische Bedeutung für die Erkenntniss des Mittelohres zukommt, welche ihm VERSLUYS (1898), GAUPP (1898), KINGSLEY (1900) und DRÜNER (1903) beigemessen haben. Unsere Resultate befestigen und erweitern vielmehr die Auffassung von GADOW und M. FÜRBRINGER (1904, p. 621), welche sich bereits gegen eine zu weitgehende Verwerthung des Nerven zum Beweis für die Nichthomologie der Gehörknochenkette der Mammalier und Nonmammalier gewendet haben, nun auch bezüglich der Bestimmung und Vergleichung des Cavum tympani.

Es wurde nachgewiesen, dass der Chordaverlauf innerhalb des Paukenbereiches bei Reptilien ganz inconstant ist, dass er durch auf die Reptilien beschränkte und innerhalb dieser Klasse wieder sehr variirende Bildungen der Extracolumella in verschiedener Weise abgelenkt wird. Ferner darf nicht vergessen werden, dass der Nerv zur Pauke nur indirecte Beziehungen hat; er zieht nicht durch die Pauke, sondern nur an ihr vorbei und innervirt sie niemals.

Andererseits ergab sich, dass sich zwar auch der Paukenraum innerhalb gewisser Grenzen sehr verändern kann, dass aber die ihn auskleidende Schleimhaut mit geringen Abweichungen stets von homologen Schleimhautästen des VII., IX. und X. Hirnnerven versorgt wird. Wenn nun auch die Schleimhaut ihrerseits wieder Verschiebungen erleiden kann, so ist doch festzuhalten, dass diese, wie auch die Verschiebungen des Paukenraumes keineswegs aus dem Verlauf der Chorda tympani zum Cavum abgelesen werden können; denn letzterer variirt selbst innerhalb der Reptilien in mindestens ebenso weiten Grenzen. Eine metachordale und eine prochordale Paukenhöhle können also räumlich im Wesentlichen an gleicher Stelle liegen, jedenfalls werden sie von Schleimhautbezirken gleicher Innervation ausgekleidet (vergl. die Paukennerven von *Rana*, *Sphenodon*, *Gecko* Taf. XXIV, XXV, Fig. 8, 10 und 11). Wenn man also DRÜNER's Bezeichnungsweise auch beibehalten will, so darf man mit ihr nicht die Vorstellung verbinden, dass sich eine prochordale Pauke etwa mehr vorn im Palatinusgebiet, eine metachordale dagegen mehr hinten im Schleimhautbereich des Glossopharyngeus und Vagus ausdehne. Diese Ausdrücke treffen also nur die wechselnde Topographie der Chorda zum Cavum tympani; über die Lage und Homologie der verschiedenen Paukenhöhlen besagen sie nichts.

Chorda tympani und Kiefergelenk.

Es erübrigt noch, die Beziehungen zwischen Chorda tympani und Kiefergelenk zu erörtern. Die Vergleichung ausgebildeter Zustände ergibt zwei Momente, welche den Chordaverlauf ablenken: die wechselnde Lage des Kiefergelenkes zur Paukenhöhle und, bei manchen Formen, die Extracolumella, wie schon angedeutet wurde.

Dass die Chorda tympani bei allen Amphibien und Reptilien zu diesem Gelenk constante Beziehungen besitzt, geht zur Genüge aus dem Verlauf dieser Untersuchungen hervor. Das Gelenk soll auf möglichst kurzem Wege erreicht werden. Man vergleiche nun die Lage dieses Gelenkes, dessen Homologie innerhalb der Nonmammalier wohl niemand bezweifelt, zur Paukenhöhle von *Rana* einerseits, zu derjenigen von *Gecko*, resp. *Uroplates* andererseits, um hiermit gleich die Vertreter zweier Extreme herauszugreifen. Beim Frosch liegt das Gelenk unter und weit hinter der Paukenhöhle; um es daher zu erreichen, wird der Nerv hinter der Pauke bleiben, diese also prochordal liegen. Das Kiefergelenk der beiden Lacertilier liegt dagegen viel weiter vorn und unter dem Cavum tympani; der Nerv wird naturgemäss vor dem Paukenraum zum Gelenk verlaufen. Bei Cheloniern nimmt das Kiefergelenk eine Mittelstellung ein, es ist direct ventral vom Paukenraum orientirt, daher theilt die Chorda tympani die Pauke in zwei annähernd gleiche Theile.

So erklärt sich der Chordaverlauf bei denjenigen Formen, bei welchen die Extracolumella keinen weiteren Einfluss auf ihn ausübt.

Das Kiefergelenk des *Alligator* findet sich erheblich caudal und ventral vom Mittelohr, und *Alligator* würde ohne Ablenkung des Nerven durch das Suprastapediale wahrscheinlich eine prochordale Paukenhöhle besitzen. Der Abgang des Nerven caudal vom Stapes deutet den nächsten Weg zu dem weit hinten gelegenen Gelenk an, der erst durch den Einfluss der Extracolumella zu dem beschriebenen Umweg wird.

Hierfür werden sich noch viele Beispiele heranziehen lassen. Mir scheint, dass die Chorda tympani also nicht deshalb bald vor, bald hinter oder durch die Paukenhöhle hindurchzieht, weil diese sich an so wesentlich verschiedenen Stellen entwickelt, sondern weil das Kiefergelenk, auf welches der Nerv hinzielt, eine sehr wechselnde Lage zur Paukenhöhle einnimmt. Hierdurch wird die Hauptverlaufsrichtung des Nerven beeinflusst, von welcher ihn nur bei manchen Formen extracolumellare Bildungen streckenweise wieder ablenken.

IV. Vögel.

Carinaten.

Anser domesticus (Taf. XXVI, Fig. 14). Form und Begrenzung der Paukenhöhle und schallleitender Apparat der Vögel weichen in vieler Beziehung von der der Crocodile ab. Der hervorstechendste Unterschied, der auch hier am meisten interessirt, ist die geringere Ausdehnung des Quadratum in allen Richtungen, welches bei niederen Vögeln nur noch an der Bildung der vorderen Paukenwand theilnimmt. Auf diesen Grössenunterschied und eine Verdrängung des Quadratum nach vorn, durch welche andere Knochen in die Wandbildung der Pauke eintreten (Squamosum, Occipitale laterale, Sphenobasilare) hat HASSE¹⁾ besonders aufmerksam gemacht. Die Nebenhöhlen der Pauke, die Ausmündung der Tubae auditivae in einem medianen unpaaren Abschnitt, mit Einschränkung auch die Form der Extracolumella, erinnern an das Mittelohr der Crocodile.

Ueber die Hirnnerven der Vögel lagen mir die Arbeiten von PLATNER²⁾, HASSE³⁾, GAUPP⁴⁾, GADOW⁵⁾ und ein Referat über CORDS'⁶⁾ Untersuchungen in den SCHWALBE'schen Jahresberichten vor. In den älteren Untersuchungen werden die einschlägigen Nerven nur in grossen Zügen und zum Theil in widersprechender Weise (Chorda tympani) abgehandelt. Genauere Angaben finden sich bei CORDS. Ueber die Endgebiete des Schleimhautnerven existiren keine Beobachtungen. Facialis und Trigemini werden wiederum gemeinsam besprochen.

a) *N. palatinus* VII.

Der Facialis schwillt im Felsenbein zu einem deutlichen Ganglion geniculi an. Aus diesem tritt nach vorn der ziemlich dünne Nervus palatinus in den sagittal verlaufenden Kanal des Sphenobasilare. Innerhalb desselben tauscht er Fasern mit einem sympathischen, in Begleitung eines Carotisastes verlaufenden Nerven aus, welcher aus der Verschmelzung zweier Stämmchen hervorgegangen ist. Das schwächere der letzteren kommt vom Ganglion petrosum, das stärkere von dem dorsal vom Felsenbeinknochen gelegenen und mit ihm verbundenen Ganglion cervicale supremum; beide verschmelzen (R. sphen-

1) C. HASSE, Zur Morphologie des Labyrinthes der Vögel. Anat. Studien, I, 1873.

2) F. PLATNER, Bemerkungen über das Quadratbein und die Paukenhöhle der Vögel, Dresden und Leipzig, G. Fleischer.

3) l. c.

4) l. c. 1888 und 1898.

5) H. GADOW, in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. VI, 4. Vögel, 1891.

6) E. CORDS, Beiträge zur Lehre vom Kopfnervensystem der Vögel. Referat in SCHWALBE's Jahresbericht, N. F. Bd. X, 1904, 3. Abtheil., p. 710.

palatinus CORDS), kurz ehe sie mit dem Palatinus durch einen Theil ihrer Fasern anastomosiren. Nach diesem Faseraustausch verläuft der Palatinus, noch mehrfach mit dem die Carotis interna umspinnenden sympathischen Plexus durch feine Aestchen verbunden, gerade vorwärts, entsendet 1—2 zarte Zweige nach unten zur Schleimhaut über der Vorderrande des Basisphenoides, einen stärkeren durch das Hinterende des Palatinum zur Schleimhaut am hinteren Winkel der Choane, welche hier fächerförmig nach hinten, ventral und vorn ausstrahlen. Der Rest des Nerven setzt seinen Weg zu einem, dem Ganglion palatinum entsprechenden Plexus am Boden der Nasenhöhle fort, in welchen er sich mit einem Zweig des zweiten Trigeminusastes einsetzt. Während der R. maxillaris V. sich längs der lateralen Choanenwand zum Seitentheil des Gaumens wendet, gehen aus dem Plexus nach vorn u. a. Zweige in den hinteren Theil der Nasenhöhle ab, welche an Kaliber mehr als doppelt so stark sind, wie der Palatinusbestandtheil, also neben diesem vorwiegend Trigeminuselemente in sich schliessen. Sie versorgen den hinteren Theil der Nasenhöhle, Septum und Seitenwand.

Der Trigeminusast giebt dem hinteren seitlichen Gaumentheil sensible Zweige, tritt dann dorsal über das Maxillare und versorgt dessen ganzen Schleimhautbereich. Die medianen Gaumenpartien vor der Choane unterstehen dagegen dem R. internus s. ethmoidalis aus dem R. ophthalmicus V., welcher am vordersten Winkel der Choane erscheint, dicht an der Mittellinie nahe dem anderseitigen Nerven am Gaumen vorwärts verläuft und bis zur Schnabelspitze reicht. Seitlicher und medianer Trigeminusast verbinden sich mehrfach peripher.

Kehren wir zu dem Punkt zurück, wo der Palatinus mit dem sympathischen Zweige in Verbindung tritt. Dieser wurde durch Verschmelzung zweier Stämmchen gebildet. Von ihm, welcher dem R. communicans internus der Reptilien entspricht (R. speno-palatinus CORDS), liessen sich keine Zweige zur Paukenschleimhaut auffinden. Er hilft das Carotisgeflecht bilden und liess sich nur noch eine Strecke weit nach oben, vorn und lateral verfolgen. Nach CORDS zieht er in die Orbita, zum Ganglion ethmoidale; doch konnte ich über diesen Punkt keinen näheren Aufschluss erhalten.

Es fällt nicht schwer, diesen Nerven sowohl mit denen niederer Vertebraten, wie der Säuger zu vergleichen. Der N. palatinus entspricht bis zum Geflecht am Boden der Nasenhöhle dem N. petrosus superficialis major der Säuger bis zum Ganglion speno-palatinum. Seine selbständigen Endäste gehen zu den noch freiliegenden Resten des primären Mundhöhlendaches hinter den Choanen, wie mit Sicherheit nachzuweisen war; diese führt CORDS nicht an. Andere, dem Quintus angeschlossene Palatinusfasern müssen im hinteren Theil der Nasenhöhle durch vergleichende Ueberlegung angenommen werden, bis zu welcher sie von den Urodelen an stets beobachtet wurden (Rr. nasales inferiores von CORDS).

b) R. communicans internus.

Der R. communicans internus scheint keine Schleimhautäste für die Paukenhöhle zu führen, wie es bei vielen Reptilien der Fall ist, und kann demnach nur mit genannter sympathischer Schlinge, nicht aber mit dem ganzen N. tympanicus der Säuger verglichen werden, wie dies mehrfach geschehen ist; letzterer führt ausser sympathischen Fasern zweifellos den Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus und vielleicht auch Vaguselemente. Auch findet sich neben der IX.-VII.-Schlinge noch ein gleich zu erwähnendes Schleimhautästchen des Glossopharyngeus, das dem dorsal-pharyngealen Antheil des menschlichen N. tympanicus gleichzusetzen ist. Die Verbindung mit dem Carotisgeflecht dürfte den Nn. carotico-tympanici entsprechen, in der Fortsetzung zum Trigeminus könnte man den N. petrosus superficialis minor sehen.

c) Chorda tympani.

Die spärlichen Angaben über den Verlauf der Chorda tympani der Vögel hat GAUPP zusammengestellt; FISCHER berichtet in einer Fussnote (p. 35) über die sehr auseinandergehenden Resultate älterer Forscher. TIEDEMANN¹⁾, PLATNER und CORDS haben den Nerven jedenfalls gesehen; mit HASSE's Beschreibung stimmen meine Befunde nicht ganz überein.

Der hintere Facialisstamm verläuft am Dach der Paukenhöhle im Canalis Fallopieae nach hinten, unten und aussen, wie HASSE gezeigt hat. Dann überschreitet der Nerv den Stapes. Hierauf legt sich ihm der von der Schläfengrube kommende, in mehrere Bündel aufgelöste R. recurrens vom Trigemini an und tauscht einige Fasern mit ihm aus. Dieser orale Theil der äusseren sympathischen Schlinge zwischen V. und VII. setzt sich zum starken, unregelmässig gestalteten Ganglion cervicale supremum fort (R. comm. ext. der Reptilien), welches mit dem Ganglion petrosum und Ganglion radialis n. vagi in Verbindung steht. Auf der letzten Strecke des Canalis Fallopieae, hinter und über dem äusseren Gehörgange, geht kurz vor den ersten Muskelästen die Chorda tympani ab. Sie tritt aus dem Kanal nach vorn zum oberen Rande der Membrana tympani, passiert aussen die Spitze des Suprastapediale, welches bei Vögeln nicht ins Trommelfell eingefügt ist, sondern frei in der Paukenhöhle liegt (HUXLEY 1869), und folgt nun dem von PLATNER (p. 38) beschriebenen Band (Textfig. 18), welches sich von der Wurzel des Suprastapediale zur Vorderwand der Pauke erstreckt. Der Nerv liegt bis dahin der inneren Fläche des Trommelfelles an und ist durch Schleimhaut vom Paukenlumen getrennt. An dem die Paukenhöhle vorn begrenzenden Quadratum angelangt, zieht er an dessen etwas nach innen sehender Hinterfläche, dann innen am Kiefergelenk vorbei zum Unterkiefer, in welchen er medial hinter dem Gelenk eintritt.

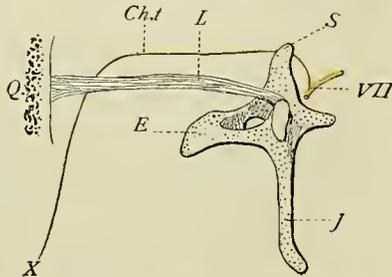


Fig. 18. Rechte Extracolumella eines Vogels von innen. Columella abgeschnitten. (Zum Theil nach HUXLEY.) S Suprastapediale; E Extrastapediale; J Infrastapediale; L PLATNER'sches Band; Q Quadratum; X Stelle des Kiefergelenkes; VII Facialis; Ch.t. Chorda tympani.

Innerhalb des hinteren Unterkieferabschnittes verläuft die Chorda tympani subperiostal, wie CORDS sich treffend ausdrückt, unter der Insertion des Musculus pterygoideus, so dass man sie, nach Entfernung des Muskels, etwa der Grenzlinie zwischen Articulare und Operculare entsprechend, durchschimmern sieht. Endlich verschmilzt sie mit dem Unterkieferast des Trigemini. Der Nerv ist sehr fein und kann leicht übersehen werden, und so kommt es wohl, dass GADOW sein Vorkommen bei Vögeln überhaupt gelegnet hat.

Die Chorda tympani der Vögel zeigt also eine grosse Aehnlichkeit mit dem Verlauf des Nerven bei *Alligator*. Sie löst sich erst jenseits des Stapes vom Facialis ab, allerdings etwas später, als bei jenem Reptil, wohl in Folge der fortgeschrittenen Ausbildung des Canalis Fallopieae, tritt dann bei beiden Sauropsiden in derselben Weise über die Extracolumella. Es liegt nahe, diesen Verlauf auch auf die gleichen Ursachen, die ähnliche Form und vielleicht auch gleiche Entwicklung der Extracolumella bei Crocodiliern und Vögeln zu beziehen. Der von da ab gestreckte Verlauf des Nerven zum Quadratum und Kiefergelenk steht im Einklang mit der geringen Ausdehnung des Quadratum bei den Vögeln, das ja bei höheren Formen ganz aus der Paukenwandung ausscheidet. Der Nerv strebt also auch hier auf dem kürzesten Wege zum Kiefergelenk; die Lage zu diesem und die distale Verschmelzung mit dem Unterkieferast des Trigemini stimmen bei allen Sauropsiden annähernd überein.

1) F. TIEDEMANN, Zoologie, 2 Bände. Anatomie und Naturgeschichte der Vögel, cit. nach GAUPP.

d) N. glossopharyngeus.

Der Glossopharyngeus tritt getrennt vom Vagus aus dem Schädel, bildet im Foramen jugulare ein gleichnamiges Ganglion und senkt sich dann in den medialen Theil des starken Ganglion cervicale suprem. ein, mit welchem er Durchflechtungen eingeht. Ventral ausgetreten, bildet der Nerv das etwa viereckige Ganglion petrosum. An allen vier Ecken steht das Ganglion mit Nerven in Verbindung. Am vorderen oberen Winkel geht der erwähnte R. communicans internus ab; von hinten-oben sendet der Vagus dem Ganglion einen starken Ast. Nach unten treten zwei dicke Nervenstämmen aus: ein vorderer, der Ramus lingualis, welcher vor dem Zungenbeinbogen zum hinteren Abschnitt der Zunge gelangt und auch vor Eintritt in die Zunge mehrere Schleimhautäste zum Boden der Mundhöhle zwischen Kehlkopf und Zungenwurzel liefert; ferner ein hinterer, der R. laryngo-pharyngeus, der vorwiegend Vaguselemente enthält, der sich alsbald wieder in einen vorderen und einen hinteren Ast spaltet. Jener bleibt medial vom Zungenbeinhorn, giebt der seitlichen Pharynxwand mehrere Zweige und endigt hinter dem N. lingualis am Mundhöhlenboden (R. pharyngeus ventralis). Dieser tritt geradeswegs zur Seite des Kehlkopfes, den er mit seiner Umgebung versorgt (R. laryngeus).

Ausser diesen vier Nervenstämmen sieht man nahe dem Abgang des Zungenerven noch zwei feine Aestchen nach vorn ventral abgehen, welche sich nach kurzem Verlauf zu einem ansehnlichen Stämmchen vereinigen. Dieses wendet sich stark geschlängelt mehr nach vorne und verzweigt sich an der Rachenschleimhaut hinter und seitlich der unpaaren Tubenöffnung und der Tube selbst. Ein Endästchen nimmt die Richtung nach oben und war an der Aussenseite der Tube aufwärts bis gegen den Boden der Paukenhöhle zu verfolgen. — Dieses Aestchen ist demnach gleichzeitig Ramus pharyngeus, Tuben- und Paukennerv. CORDS erwähnt diesen feinen Ast auch, jedoch nicht seine Beziehungen zur Tube und Pauke. Seine Ableitung von dem allenthalben constatirten R. pharyngeus dorsalis IX niederer Vertebraten liegt auf der Hand. Bemerkenswerth ist, dass der Nerv an derselben Stelle vom Ganglion petrosum abgeht, wie der Ramus communicans internus. Denkt man sich beide verschmolzen, und ihre Beziehungen zum Mittelohr, Carotisgeflecht und Palatinus gewahrt, so resultirt daraus der Nervus tympanicus des Menschen. Ich halte dafür, dass dieser Schleimhautnerv der Vögel zum Theil dem N. tympanicus, und zwar seinem nicht-sympathischen Antheil entspricht, ein anderer Theil den zum Plexus pharyngeus gehenden Fasern beim Menschen.

e) N. vagus.

Der Vagus tritt hinter dem Glossopharyngeus aus, bildet zwei Ganglien, von denen das distale Gg. radialis n. vagi mit dem oberen Halsganglion des Sympathicus durch einen feinen Faden in Verbindung steht. Der Nerv selbst giebt dem Ganglion petrosum den erwähnten starken Ast. Dieser scheint alle sensiblen Fasern für das Rachendach und Mittelohr zu enthalten, die also im Glossopharyngeus weiter verlaufen, denn der Vagus setzt ohne Abgabe weiterer Pharyngei dorsales seinen Weg zu den Eingeweiden fort; auch deutet dies die grosse Ausdehnung des Laryngopharyngeus an, der die lateralen und ventralen Schleimhautäste führt. Periphere Verbindungen mit dem Hypoglossus existiren bei der Gans innerhalb des hier interessirenden Gebietes nicht.

Von anderen Vögeln wurde noch *Anas domestica* untersucht, speciell mit Rücksicht auf die Chorda tympani. Der Nerv nimmt bei der Ente genau denselben Verlauf nach vorn über die Extracolumella, ist der Spitze des Suprastapediale aussen angelagert und gelangt zum Quadratum und Kiefergelenk, so dass hiermit ein weiterer Beleg für die Richtigkeit der Ergebnisse bei *Anser* gewonnen wurde.

Zusammenfassung.

Vergegenwärtigen wir uns nochmals die Schleimhautnerven des Rachendaches und der Paukenhöhle der untersuchten Schwimmvögel. Die Gegend seitlich und vor den Choanen, oder mit anderen Worten, der secundäre Gaumen, wird vom Trigemimus¹⁾ innervirt. Dem noch nicht mit Trigeminusfasern untermischten Palatinus bleibt nur die kurze Strecke vom hinteren Choanenwinkel bis zum Vorderrande der Tube. Oral vom Ganglion sphenopalatinum, dessen Lage durch den Namen gekennzeichnet wird, müssen aber ausserdem noch Palatinusfasern angenommen werden, da sie von hinten in das Ganglion eingetreten sind. Da weder eine vollständige und sichere Isolirung möglich, noch das Studium der Entwicklung überall die Grenzen sensibler Nervengebiete immer mit wünschenswerther Schärfe erkennen lässt, wie man z. B. bei STRONG lesen kann, so bleibt zur Klärung dieser mit einander vermischten Nervengebiete, abgesehen von experimentellen Methoden, nur die vergleichende Betrachtung übrig. Diese zeigte, dass schon bei Amphibien, in viel höherem Maasse aber bei Reptilien, mit der lateral und vorn beginnenden Entwicklung des secundären Gaumens das Palatinusgebiet zuerst in dieser seitlichen und vorderen Gaumengegend durch Trigemimusgebiet überlagert wurde. Der Facialisast wurde also nicht aus ihm angestammtem Gebiet verdrängt, sondern mit seinem Gebiet, dem primären Mundhöhlendach, reducirt und überlagert durch jene neue Bildung, welche andere Nerven erhielt. Ein Ueberblick über die beigegebenen Illustrationen erläutert diesen Vorgang zur Genüge. So wird man die oralen Endäste des Palatinus distal vom Ganglion im hinteren Theil der Nasenhöhle suchen dürfen, zu welcher sie schon bei Urodelen zogen. Dort verbreiten sie sich in Begleitung der Trigeminusäste an Seitenwand und Septum.

Seitlich und hinter der Tubenöffnung hat ein Ast des Glossopharyngeus seinen Platz behauptet, der ebenfalls im Vergleich mit niederen Formen reducirt erscheint; in ihm sind ausserdem Vagusfasern anzunehmen. Dass er die Tubenöffnung oralwärts nicht überschreitet, wie der Palatinus dieselbe nicht caudalwärts, stimmt mit allen bisherigen Befunden überein. Die nachgewiesenen Beziehungen dieses Schleimhautästchens zur Tube und die muthmaasslichen zur Paukenhöhle würden oben schon gewürdigt, und sein Homologon bei den Säugern angedeutet. Der sympathische Verbindungsweig zwischen Palatinus und Glossopharyngeus, welcher die Paukenhöhle durchzieht, scheint keine Zweige für sie zu führen.

Gelang es auch nicht mehr bei den complicirten Verhältnissen, die die Paukenhöhle innervirenden Zweige mit der Sicherheit festzustellen, wie die Nerven des Spritzloches der Haie, der Paukenhöhle der Batrachier, von *Sphenodon* und der Geckoniden, so war es doch möglich, andere Nerven, wie den Palatinus, die Pharyngei dorsales des Glossopharyngeus und Vagus, und den Sympathicus von der Innervation der Paukenhöhle und Tube bestimmt auszuschliessen und damit unter Zuhülfenahme primitiverer Nervenverhältnisse das Paukengebiet zu dem niederen Vertebraten in Beziehung zu setzen. Es liegt also kein Grund vor, die Paukenhöhle der Vögel anders zu localisiren, als die der Reptilien.

Ein weiteres Vergleichsmoment für die Paukenhöhle liegt im Verlauf der *Chorda tympani*. Der Binnenraum der Pauke liegt medial und ventral vom Nerven, ist also zu diesem wieder anders orientirt, als bei den Anuren und Reptilien. Der Nerv wird in seiner Verlaufsrichtung wieder durch die Lage des Kiefergelenkes vor und etwas unter der Paukenhöhle beeinflusst; um es zu erreichen, zieht er diesmal von hinten nach vorn durch das Paukengebiet und wird von diesem kürzesten Wege durch das Suprastapediale in geringerem Maasse abgelenkt, als bei *Alligator*. Die Uebereinstimmung dieses Extracolumella-

1) Vergl. hierüber die ausführliche Beschreibung von CORDS.

fortsatzes mit dem der Crocodilier, auch bezüglich seiner Wirkung auf den Chordaverlauf, ist auffallend. Der Nerv giebt der Paukenschleimhaut keine Aeste; seine Lage zum Kiefergelenk und zum hinteren Abschnitt des MECKEL'schen Knorpels ist bei allen Nichtsäugern die gleiche.

V. Säugethiere.

1. Monotremen.

Das zur Verfügung gestellte Material entstammt den Sammlungen von Herrn Prof. R. SEMON, und fühle ich mich dem Besitzer für die freundliche Ueberlassung zu vielem Danke verpflichtet. An Literatur wurden hauptsächlich die Arbeiten von RÜDINGER¹⁾, ZUCKERKANDL²⁾, ESCHWEILER³⁾, GAUPP⁴⁾, DENKER⁵⁾, VAN BEMMELN⁶⁾, M. WEBER⁷⁾ berücksichtigt. Der Conservierungszustand des Materials reichte nicht immer aus, um alle subtilen Nervenpräparationen ausführen zu können. Es bleiben deshalb wieder einige Fragezeichen stehen. Doch ergab die Untersuchung manches, was für die Vergleichung werthvoll war, in erster Linie über den Verlauf der Chorda tympani und die Paukennerven des Glossopharyngeus und Vagus. Die Notizen über die Verbindungen zwischen den Felsenbeinästen des Facialis und dem Trigenimus gebe ich jedoch, als noch nicht genügend gesichert, vorerst nur mit Vorbehalt wieder. Ueber die Chorda tympani existiren Angaben von WESTLING⁸⁾, M. FÜRBRINGER⁹⁾ und SCHULMAN¹⁰⁾; letzterem Autor verdanken wir auch die ersten Mittheilungen über die Paukennerven der Monotremen.

Ornithorhynchus paradoxus (Taf. XXVII, Fig. 15). Vor Besprechung der Nerven werden wieder einige Notizen über Form und Begrenzung der Paukenhöhle, die Gehörknöchel, den Musculus tensor tympani und die Tube von Nutzen sein, die ich zum Theil ESCHWEILER's Beschreibung seiner Schnittserien entnehme. Die Paukenhöhle des Schnabelthieres wird medial und unten vom Petrosum, oben, zum Teil auch aussen, vorn und hinten vom Mastoid begrenzt. Die äussere Wand wird durch den Annulus tympanicus und das Trommelfell vervollständigt. Vorn, hinten und unten fehlt eine knöcherne Abgrenzung. Das Cavum besteht aus zwei Abschnitten, einem oberen, dem sogenannten Recessus epitympanicus, in welchem die Gehörknöchel mit Ausnahme des Processus longus mallei liegen, und einem unteren, dem Recessus tympanicus pharyngis. Beide Abschnitte communiciren durch eine enge Stelle, das Ostium atticum tympanici unter einander, der untere durch das Ostium pharyngo-tympanicum, die der Tube entsprechende Oeffnung mit der Rachenhöhle. Die Pauke hat also die Form eines Doppelsackes, der in der Mitte eingeschnürt ist, die Einschnürung entspricht dem Ostium atticum tympanici. Diese enge Stelle wird noch weiter durch die in ihr gelegene Endsehne des M. tensor tympani eingeengt, welcher mit zwei Bäuchen von der Labyrinthwand und vom Rachendach am Hinterende der Choane entspringt. Der Muskel ist von einer

1) RÜDINGER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Ohrtrompete, München 1870.

2) E. ZUCKERKANDL, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ohrtrompete. Arch. f. Ohrenheilkunde, Bd. XXIII, 1870.

3) R. ESCHWEILER, Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugethiere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LIII, 1899.

4) l. c. 1888 und 1898.

5) A. DENKER, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Gehörorgan der Säugethiere, Leipzig 1899. — Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. SEMON's zool. Forschungsreisen, Bd. III, 2, 1901.

6) J. F. VAN BEMMELN, Der Schädelbau der Monotremen. SEMON's Forschungsreisen, 1901.

7) M. WEBER, Die Säugethiere. Jena 1906.

8) CH. WESTLING, Anatomische Untersuchungen über *Echidna*. Bilag till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. XV, 4, Stockholm 1889.

9) l. c. 1904.

10) HJ. SCHULMAN, Vergleichende Untersuchungen über die Trigenimusmuskulatur der Monotremen, sowie die dabei in Betracht kommenden Nerven und Knochen. SEMON's zool. Forschungsreisen, Bd. III, 2, Jena 1906.

Schleimhautduplicatur überkleidet und zieht in transversaler Richtung zur Basis des langen Hammerfortsatzes, wo er inserirt.

a) N. facialis und N. trigeminus.

Die Untersuchung des Facialis wurde an dessen Austritt aus dem Foramen stylomastoideum begonnen. Bricht man von hier aus den Canalis facialis auf, so erscheint als erster Zweig des Facialis die sehr zarte Chorda tympani. Der Paukenast löst sich erst nach Austritt des Stammes aus dem Foramen stylomastoideum ab, wie ich in Uebereinstimmung mit WESTLING und SCHULMAN fand, und ist hier aussen vom Processus mastoideus bedeckt. Die Chorda tympani wendet sich, rückläufig aufsteigend, lateral von dem starken Band zwischen Processus styloides und tympanalem Ende des Meatus acusticus externus, von hinten in den lateral oberen, von ESCHWEILER und DENKER als Recessus epitympanicus bezeichneten Theil

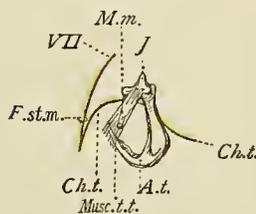


Fig. 19. Hammer, Amboss und Annulus tympanicus von *Ornithorhynchus* von oben (innen). Rechte Seite. (Zum Theil nach DENKER.) A.t. Annulus tympanicus; M.m. Manubrium mallei; J. Amboss; Musc.t.t. Musculus tensor tympani; VII. Facialis; Ch.t. Chorda tympani; F.st.m. Foramen stylo-mastoideum.

der Paukenhöhle. Der weitere Verlauf ist am besten von der Ventralseite darzustellen, nachdem man das Trommelfell entfernt und den hinteren Hammerrand leicht abgehoben hat. Man sieht dann den Nerven, welcher mit den Gehörknöchelchen in einer Schleimhautduplicatur eingebettet ist, medial von dem schuppenförmigen Fortsatz des Hammerkopfes durch den spitzen Winkel, welchen die Sehne des Musculus tensor tympani mit dem Hammer bildet, nach vorn ziehen (Textfig. 19). Die Chorda tympani liegt also unter der Tensorinsertion, wie schon M. FÜRBRINGER und SCHULMAN beobachtet haben. Dabei ist zu bemerken, dass die Bezeichnung „unter“ nur zutrifft, wenn man sich das bekanntlich fast horizontal gestellte Trommelfell und das ganze Mittelohr um 90° gedreht denkt, so dass ersteres nicht mehr nach unten, sondern nach aussen sieht. Auch DENKER hat in seiner Beschreibung des besseren Verständnisses halber diese Correctur vorgenommen, und sie wird im Folgenden beibehalten werden.

Nachdem die Chorda tympani den Hammer-Tensorwinkel von hinten nach vorn durchsetzt hat, gelangt sie unter (medial) dem Amboss her an den hier mit dem Annulus tympanicus verschmolzenen Processus Folianus mallei und tritt zwischen den beiden Lamellen desselben hindurch [GAUPP¹), SCHULMAN²)], um weiter distal der Innenseite des Processus abwärts zu folgen und am vorderen unteren, muskulös verschlossenen Winkel die Paukenhöhle zu verlassen. Die Chorda tympani durchquert also zuerst den unteren Theil des Recessus epitympanicus, welcher die Hauptmasse der Gehörknöchel mit Ausnahme des Hammerstiemes enthält, passiert dann bei der Tensorsehne das Ostium atticum tympanicum und verläuft im Recessus tympanicus pharyngicus weiter, ohne Aeste abzugeben. Nachdem der Nerv die Paukenhöhle verlassen, vereinigt er sich, dorsal und lateral vom Musculus pterygoideus bedeckt, in beträchtlicher Entfernung vom Kiefergelenk und von der Innenseite des Unterkiefers, mit dem Zungenaste des Trigeminus. Zum Kiefergelenk tritt die Chorda tympani des *Ornithorhynchus* in gar keine Beziehung mehr, das Gelenk liegt bedeutend lateral, etwas dorsal und caudal vom Nerven. Dagegen zieht der Nerv dicht unter (medial) von der Hammer-Ambossver-

1) E. GAUPP, Die Nicht-Homologie des Unterkiefers in der Wirbelthierreihe. Verhandl. d. Anat. Ges. Genf, 1905, p. 128. Nach Mittheilung von Prof. WILSON-Sydney. Derselbe Chordaverlauf wird daselbst von GAUPP für *Didelphys* und *Mus musculus*, von ALBAN DORAN, Morphology of the Mammalian ossicula auditus. Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2, Vol. I, 1878, für *Centetes* und *Erinaceus* angegeben.

2) l. c. 1906.

bindung vorbei, welche nach DENKER beim Schnabelthier in Form eines Gelenkes auftritt. Die Paukenhöhle dehnt sich also amphichordal aus.

Ein Facialisast für den *M. tensor tympani* war nicht zu finden, wie zu erwarten war und bereits von anderer Seite erwähnt worden ist.

Der Facialis wurde nun centralwärts verfolgt, eine Vorstellung von seiner Lagerung in der Knochenrinne über dem Stapes, in der Medialwand des Recessus epitympanicus, gewonnen und das Ganglion geniculi erreicht, an welchem der Facialis ein deutliches Knie bildet. Hier entspringt nach vorn ein feiner Ast, aus welchem SCHULMAN (p. 352) anscheinend zwei gesonderte Nerven isoliren konnte; mir gelang diese Trennung nicht. Der Nerv durchläuft den vom Pterygoid und Palatinum gebildeten Canalis pterygoideus (VAN BEMMELEN) und nimmt alsbald ein sympathisches Aestchen auf, welches aus der Paukenhöhle kommt. Dann divergirt der Nerv in zwei Richtungen. Der eine Bestandtheil geht zum Ganglion oticum (SCHULMAN), der andere gesellt sich dem zweiten Trigeminasast bei, doch war über seinen Verbleib nichts Näheres zu ermitteln. Dieser Nerv schliesst jedenfalls den zu einem unbedeutenden Fädchen reducirten *N. petrosus superf. major* (*N. palatinus*) in sich; er giebt vor Eintritt in den Trigeninus keine selbständigen Aeste mehr ab, weder zur Paukenhöhle, noch zum Rachendach. Denkbar wäre jedoch, dass dieser Facialisast auf dem Wege der Anastomose mit dem *N. tympanicus* auch bei Säugern noch an der Innervation der Paukenhöhle Antheil nimmt¹⁾.

Ueber den Verbleib dieses Nerven distal vom Ganglion sphenopalatinum kann nur an die in den früheren Kapiteln angestellten Betrachtungen angeknüpft werden; eine weitere Verfolgung und Trennung desselben von den ihm angeschlossenen Trigeminasfasern erlaubte der Zustand der Nerven nicht. Die Endäste des *N. petrosus superf. major* dürften sich nur noch im hinteren Theil der Nasenschleimhaut finden, einem Bezirk, welcher bei niederen Formen in grosser Ausdehnung das Mundhöhlendach bilden hilft, nun aber durch den secundären Gaumen und das Gaumensegel von der Begrenzung der Mundhöhle abgedrängt worden ist. Die Frage, ob der *Nervus palatinus* bei *Ornithorhynchus* auch in die Augenhöhle gelangt, musste aus obigen Gründen unbeantwortet bleiben. Bei Nichtsäugern habe ich derartige Beziehungen jedenfalls nie bemerkt.

Das Gaumendach des *Ornithorhynchus* wird nur von Trigeminasästen versorgt. Der bedeutendste derselben entstammt dem *R. maxillaris sup.* und tritt an der hinteren medialen Ecke der Kauplatte des Maxillare aus dem von VAN BEMMELEN als Foramen sphenorbitale bezeichneten Loch zur Gaumenschleimhaut. Hier verzweigt er sich nach allen Richtungen. Die vorwärts gehenden Zweige sind die unbedeutendsten, stärkere ziehen zur Mittellinie und um den Hinterrand der Kauplatte herum zur Schleimhaut über dem Alisphenoid. Der stärkste Ast verläuft rückwärts und etwas medial, versorgt den ganzen harten Gaumen und auch das Gaumensegel. Die Innervation auch der vorderen Rachenpartien und der schnabelförmigen Knorpelplatten durch den Trigeninus ist bekannt. Der Facialis nimmt folglich an der Innervation der Gaumenschleimhaut keinen Antheil mehr.

b) *Nn. glossopharyngeus und vagus.*

Leider liess auch bei Untersuchung der feinen dorsalen Schleimhautäste des Glossopharyngeus und Vagus die Conservirung zeitweise im Stich; nicht ganz gesicherte Befunde werden deshalb im Folgenden als solche vermerkt werden.

¹⁾ Da diese Abhandlung einem vorläufigen Abschluss zugeführt werden sollte, musste ich es mir vorerst versagen, dieser und anderen Fragen auch durch ausgedehnte mikroskopische Untersuchungen weiter nachzugehen.

Der starke Glossopharyngeus kreuzt aussen den Sympathicus und tauscht mit ihm einige feine Fäden aus. Dann empfängt der Nerv einen kurzen, ziemlich starken Ast vom Vagus. Distal von dieser Anastomose geht, als erstes äusserst dünnes Fädchen, ein Pharyngeus ab und zieht parallel mit dem Sympathicus, medial vom Facialisstamm durchtretend, zur Hinterwand der Paukenhöhle. Dorsal und hinter dem Ostium atticum tympanicum löst er sich in einen mikroskopisch feinen Plexus auf; ein Fädchen sah ich an der medialen Paukenwand mit einem sympathischen, anscheinend zum Trigeminius hinziehenden Nerven in Verbindung treten. Lässt auch dieser Befund an Vollständigkeit zu wünschen übrig, so glaube ich doch, diesen sicher festgestellten, dorsalen Pharyngeus des Glossopharyngeus als zum N. tympanicus gehörig deuten zu können, seine geflechtartige Verbindung mit dem Sympathicus als Plexus tympanicus, seine Fortsetzung als N. petrosus superficialis minor.

Ob die Paukenhöhle ausser diesem wahrscheinlich dem Glossopharyngeus und Vagus angehörenden Ast, welcher mit sympathischen Nerven den Plexus tympanicus bildet, noch andere Nerven bezieht, vermag ich nicht zu sagen, halte es aber nach Vergleich mit allen bisherigen Befunden über die Paukennerven für unwahrscheinlich. Der Palatinus hat keine selbständigen Beziehungen mehr zur Paukenhöhle, doch kann, wie erwähnt, nicht ausgeschlossen werden, dass sich mikroskopisch feine Fasern des Facialis in Begleitung der sympathischen Schlinge zur Paukenschleimhaut begeben. — Distal vom vorigen Schleimhautast geht noch ein zweiter, ebenso feiner zur hinteren Umgrenzung des Ostium pharyngo-tympanicum, den man als Ramus tubae bezeichnen könnte.

Der Glossopharyngeus setzt sich als R. lingualis zum hinteren Theil der Zungenschleimhaut fort. Unterwegs giebt er der Seitenwand und dem Boden des Pharynx hinter der Zunge mehrere feine Zweige. Einer derselben wendet sich caudalwärts und versorgt die Schleimhaut vor dem Kehlkopfeingang; er ist wohl der Vagusbeimischung zuzuschreiben.

Der Vagus wird nach Abgabe des Verbindungsastes zum Glossopharyngeus aussen von dem starken Hypoglossus gekreuzt, dann legt sich ihm der Sympathicus an. Der erste darauf abgehende Zweig ist der N. laryngeus superior, welcher aussen über den Sympathicus zum Larynx und dem Anfangstheil der Trachea zieht.

Vor einer zusammenfassenden Besprechung seien die mit den vorstehenden Resultaten im Wesentlichen übereinstimmenden Befunde von *Echidna* angeschlossen.

Echidna hystrix (Taf. XXVII, Fig. 16). Paukenhöhle und schalleitender Apparat beider Monotremen haben vieles Gemeinsame. Eine knöcherne Paukenhöhle existirt bei *Echidna* eigentlich nicht, die knöcherne Wandung ist sehr unvollständig. Die mediale, obere und zum Theil auch die untere Begrenzung liefert das Petrosum; das Dach und ein Theil der lateralen Wand wird vom Processus zygomaticus ossis quadrati gebildet. Darunter folgt aussen der Annulus tympanicus mit dem Trommelfell. Auch *Echidna* besitzt eine zweitheilige Paukenhöhle, die Theilung wird durch eine vom Felsenbein zum Hammerkörper und Processus longus des Hammers, also von der inneren zur äusseren Wand ausgespannte, bindegewebige Membran bewirkt. Am Vorderrande der Membran vervollständigt der untere Rand der Gehörknöchel die Trennung. Der untere Theil der Paukenhöhle enthält die Pars tensa des Trommelfelles und den Musculus tensor tympani, welcher einbäuchig von der Labyrinthwand entspringt und von unten-hinten nach vorn-oben zum Hammerkörper zieht; ferner hinten die tympanale Tubenmündung. In der oberen Abtheilung liegen die Gehörknöchel, mit Ausnahme des Hammergriffes, wie schon ESCHWEILER und DENKER geschildert haben.

In den folgenden Bemerkungen über die Paukenhöhle sind die Raumbezeichnungen wieder so gewählt, als ob die Membrana tympani vertical stünde.

a) N. facialis.

Auch bei *Echidna* löst sich die Chorda tympani vom Facialis erst ab, nachdem dieser bereits aus dem Foramen stylomastoideum ausgetreten ist (Textfig. 20). Sie wendet sich, wie bei dem anderen Monotremen, nach oben und tritt durch die hinten-oben befindliche Lücke im Paukenring, fest eingebettet in das derbe Bindegewebe daselbst, an der Grenze zwischen oberer und unterer Abtheilung in den Binnenraum der Pauke. In einem nach hinten-oben und aussen convexen Bogen durchzieht sie in einer Schleimhautduplicatur das Cavum tympani nach medial, vorn und unten und gelangt so, innerhalb des beide Paukenabtheilungen trennenden Bindegewebsseptum zur Innenseite des Hammerkörpers. An der Convexität des genannten Bogens liegt die Hammer-Ambossverbindung, unter welcher der Nerv dicht vorbeizieht und sich in den unteren Paukenraum begiebt, an dessen Medialwand er seinen Weg über den Muskelbauch des Tensor tympani zur vorderen unteren Weichtheilbegrenzung der Pauke fortsetzt. Er verlässt das Cavum tympani durch die bei Monotremen noch weite Lücke zwischen Annulus tympanicus und Petrosium, die sich bei höheren Säugern zur Fissura petrotympanica einengt. Schliesslich verschmilzt er zwischen den vor der Pauke befindlichen Muskeln mit dem R. lingualis trigemini, bald nach dessen Austritt aus dem Foramen ovale.

Der Verlauf der Corda tympani variirt also ein wenig von dem bei *Ornithorhynchus*. Sie kreuzt die Innenseite des Hammerkörpers etwas mehr hinten und wendet sich früher abwärts, um erst nahe dem Boden der Paukenhöhle den M. tensor tympani in der Nähe seines Ursprungs von der Labyrinthwand zu kreuzen. Der Nerv liegt folglich noch etwas weiter ventral von der Insertion dieses Muskels am Hammerkörper als bei *Ornithorhynchus*. Die von der Innenseite des Processus longus etwas entfernte Lage ist aus der lateralen Verschiebung und aus der festen Verlöthung des Fortsatzes mit dem Annulus tympanicus zu erklären, in Folge deren der Processus mit dem Hammerstiel nicht in einer Sagittalebene liegt. Trotz dieser kleinen Abweichung ist aber die übereinstimmende Lage des Nerven ventral und medial von der Hammer-Ambossverbindung bei beiden Monotremen nicht zu verkennen.

Während ihres Verlaufes durch die Paukenhöhle entsendet die Chorda tympani keine Aeste. Diese Thatsache war nach den einstimmigen Befunden des Nerven bei allen untersuchten Wirbelthieren nicht anders zu erwarten, bedarf aber hier nochmaliger Erwähnung, weil WESTLING (p. 43) der Chorda tympani von *Echidna* eine Innervation des M. tensor tympani zugeschrieben hatte. SCHULMANN hat diese Angabe auch schon nachgeprüft (p. 359) und als Irrthum erwiesen. Es kann sich bei der Beobachtung WESTLING's nur um Muskeläste gehandelt haben, welche der Chorda tympani eine Strecke weit angeschlossen waren.

Das unvollkommen ausgebildete Kiefergelenk von *Echidna* liegt bedeutend oral und lateral von der Hammer-Ambossverbindung und der Chorda tympani. Auch die Stelle der Vereinigung mit dem Trigemini ist vom Unterkiefer in medialer Richtung ziemlich weit entfernt. Die Chorda tympani von *Echidna* hat demnach ebenfalls weder zum Kiefergelenk noch zum Unterkiefer mehr Beziehung. Statt dessen passirt sie die Hammer-Ambossverbindung beider Monotremen genau in derselben Weise, wie bisher das Kiefergelenk aller Nichtsäuger, und folgt weiterhin der Innenseite des Processus longus mallei.

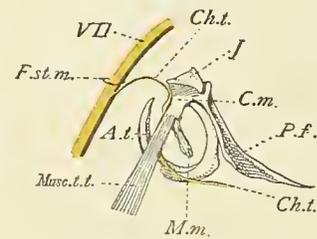


Fig. 20. Hammer, Amboss und Annulus tympanicus von *Echidna hystrix*. Rechte Seite. Mediale obere Ansicht. (Zum Theil nach DENKER.) M.m. Manubrium mallei; C.m. Caput mallei; S Incus; P.f. Processus folii; A.t. Annulus tympanicus; Musc.t.t. Musculus tensor tympani; VII Facialis; Ch.t. Chorda tympani; F.st. Foramen stylo-mastoideum.

Der Verlauf der Nerven unterhalb der Insertion des *M. tensor tympani* bei beiden Monotremen, nicht oberhalb derselben, wie beim Menschen, ist bei Mammaliern anscheinend nicht selten. Auch bei Marsupialiern, werden wir die *Chorda tympani* unterhalb der Muskelinsertion antreffen; DRÜNER¹⁾ beobachtete das gleiche Verhalten bei der Maus.

ESCHWEILER und DENKER haben eingehend besprochen, in welcher Weise der Facialisstamm am Dache des *Recessus epitympanicus* in einem Kanal resp. Halbkanal über der *Stapesnische* seinen Weg nimmt. Vom *Ganglion geniculi* löst sich nach vorn der feine *Nervus petrosus superficialis major*, das Homologon des *N. palatinus* ab, durchläuft den *Canalis pterygoideus* und tritt bald mit einem in der medialen Paukenwand von unten-hinten nach vorn-oben ziehenden sympathischen Ast in Verbindung. Dieser nähert sich ihm von der Aussenseite, verbindet sich durch einen Theil seiner Fasern mit dem *N. petrosus superf. maj.* und verläuft dann mit ihm gemeinsam zu einem grossen *Ganglion des Trigemini*, welches am Vorderende des *Canalis pterygoideus* über dem äusseren Theil der *Sutur* zwischen *Pterygoid* und *Palatinum* gelegen ist.

Aus dieser *Ganglionmasse* scheinen, soweit sich das feststellen liess, alle drei *Trigeminusäste* abzugehen und theilen sich sofort in ihre *Endzweige*. Es war unmöglich, nachzuweisen, welchem dieser *Aeste* sich die *Petrosusfasern* distal vom *Ganglion* angeschlossen haben. Diese Frage, welche auch SCHULMAN vergeblich angriff, wird sich an frisch conservirtem embryonalen Material beantworten lassen. Dass man durch die Vergleichung mit dem *N. palatinus* der Amphibien und Reptilien auf den hinteren Theil der *Nasenhöhle* als das *Endgebiet* dieses reducirten Nerven verwiesen wird, ist bereits mehrfach erörtert worden.

Die *Schleimhaut* des bei *Echidna* weit nach hinten verlängerten *secundären Gaumens* versorgen *Trigeminus-zweige*, welche durch die verschiedenen *Foramina* im seitlichen Theile des *Palatinum* dorthin gelangen; sie wurden nicht weiter verfolgt.

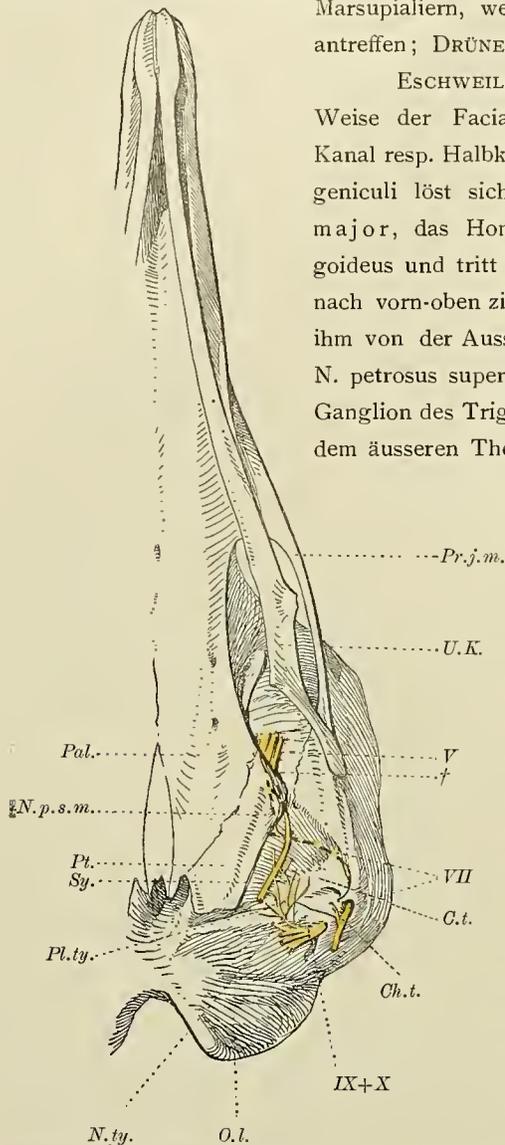


Fig. 21. Ventralansicht des Schädels und Mittelohres von *Echidna*. 2:1. Trommelfell und Gehörknochen sind entfernt. Schematische Darstellung der Nerven. *O.l.* Occipitale laterale; *U.K.* Unterkiefer; *Pr.j.m.* Processus jugularis maxillae; *Pal.* Palatinum; *Pt.* Pterygoid; *VII* Facialisstamm beim Austritt aus dem Foramen stylomastoideum; innerhalb des *Canalis facialis* punktirt *C.t.* Cavum tympani; *Ch.t.* *Chorda tympani*; *V* Trigemini beim Austritt aus dem Foramen ovale; *IX+X* Glossopharyngeus + Vagus; *N.ty.* Nervus tympanicus; *Pl.ty.* Plexus tympanicus; *Sy.* Sympathicus; *N.p.s.m.* Nervus petrosus superficialis major, im *Canalis pterygoideus* punktirt; Sympathicus und Nervus petrosus superficialis major stehen unter einander und mit *V.* in Verbindung; † Vereinigungsstelle von *VII*, *X*- und sympathischen Fasern mit *V.*

b) *Nn. glossopharyngeus und vagus.*

Die sympathischen Verbindungen zwischen Facialis und Glossopharyngeus und die mit ihnen verbundenen Schleimhautäste der Paukenhöhle konnten bei *Echidna* etwas genauer verfolgt werden (Textfig. 21).

1) L. DRÜNER, Ueber die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anat. Anzeiger, Bd. XXIV, 1904.

Noch innerhalb der Schädelwand findet ein Austausch zwischen den Ganglien des Vagus und Glossopharyngeus statt. Aus dem Ganglion petrosum löst sich ein feiner Ast ab und zieht, mit dem Glossopharyngeus und Vagus in eine gemeinsame Bindegewebsscheide eingeschlossen, hinter der Paukenhöhle abwärts. Dann verlässt er die Stämme und löst sich nach vorn und medial in einen zarten Plexus auf, der die hintere Wand der Paukenhöhle und des Ostium pharyngo-tympanicum umspinnt. Einzelne Fädchen verbinden sich mit dem Sympathicus, welcher in Begleitung von Gefässen als dicker Strang von hinten-unten in die mediale Wand des unteren Paukentheiles eintritt, hier plexusartige Durchflechtungen bildet und in der Wand weiter nach vorn-oben zieht. DENKER erwähnt diesen Spalt in der hinteren unteren Ecke der Pauke von *Echidna* und sah Gefässe und Nerven hier in die Paukenhöhle eintreten. Bricht man die Paukenwand auf, um den Sympathicus freizulegen, welchem also dorsale Schleimhautzweige von IX. und X. angeschlossen sind, so bemerkt man einige feinste Fädchen, welche offenbar zur Schleimhaut der Pauke führen. Oral verlässt der Sympathicus die Paukenwand und gelangt jetzt von aussen-unten in die Nähe des N. petrosus superficialis major, den er durch etwa ein Drittel seiner Fasern verstärkt (Nervus vidianus). Der grössere Theil des Sympathicus verläuft aber, wie oben beschrieben, parallel mit dem Facialisast zum Ganglion des Trigemini (N. petros. superf. min.). Hier scheinen sich beide zu trennen; der N. petrosus superf. maj. mit seiner sympathischen Verstärkung senkt sich mehr in den medialen Theil, der stärkere sympathische Ast in den mehr ventralen Theil dieser Ganglienmasse ein (Ggl. oticum, SCHULMAN). Diese Angaben bedürfen bezüglich der Verbindungen des Facialis mit den Trigeminalganglien und -ästen noch sehr der Vervollständigung und Nachprüfung, sie gestatten aber insofern einen Schluss auf die Innervationsverhältnisse der Paukenhöhle, als der Glossopharyngeusast nur als Nervus tympanicus, seine Verbindungen mit dem Sympathicus an der hinteren und medialen Paukenwand als Plexus tympanicus angesehen werden können. Die Fortsetzung des sympathischen Stranges theils zum N. petrosus superficialis major, theils zum Trigeminalganglion ist mit SCHULMAN einem N. petrosus superficialis minor zu vergleichen.

Weiter distal sieht man vom Glossopharyngeus noch zwei stärkere Aestchen nach vorn und innen abgehen, das eine endigt in der Schleimhaut hinter der Tubenöffnung, das andere weiter hinten an Dach und Seitenwand des sehr engen Schlundes. Da das Ostium pharyngeum tubae durch das bei Monotremen weit nach hinten ausgedehnte Gaumensegel sich nunmehr in den hinteren Theil der Nasenhöhle öffnet, so kann man sich das Endgebiet dieser feinen Schleimhautzweige nur dadurch zu Gesicht bringen, dass man das Gaumensegel bis hart an den Gaumen spaltet, wie dies in Taf. XXVII, Fig. 16 geschehen ist. Dann sieht man, wie ZUCKERKANDL beschrieben, an der oberen Pharynxwand seitlich eine sehr kleine Oeffnung, welche vorn und medial von einem kleinen Wulst umgeben ist, der sich an der Pharynxwand noch eine Strecke weit nach hinten fortsetzt. Hinter dieser Oeffnung, dem Ostium pharyngeum tubae, bilden die Endäste der genannten beiden Rami pharyngei des Glossopharyngeus (+ Vagus) einen Plexus pharyngeus, zu welchem auch der medial ihm anliegende Sympathicus Fasern sendet.

Der IX.-Stamm zieht als R. lingualis zur Zungenwurzel. Dort vertheilt er sich zur Schleimhaut hinter der Zunge bis zum Kehlkopfeingang, hauptsächlich aber zum hinteren Zungenabschnitt.

Nachdem der Vagus mit dem Glossopharyngeus die genannte Durchflechtung eingegangen, zieht er hinter diesem ventral- und caudalwärts und entlässt dort, wo er aussen den Sympathicus überschreitet, den N. laryngeus superior zu Kehlkopf und Trachea. Sonst wurden keine Schleimhautäste gefunden. Der Vagus schickt, wie meist, seine pharyngealen Fasern durch den Glossopharyngeus zur Mundhöhle und theiligt sich auf diesem Wege neben jenem und dem Sympathicus auch an der Bildung des Plexus

pharyngeus; so erklärt sich die scheinbar weite caudale Ausbreitung des Glossopharyngeus hinter der Tubenmündung. Dass eine Vagusbetheiligung auch am Plexus tympanicus nicht ganz von der Hand zu weisen ist, muss hier, wie früheren Ortes betont werden.

Uebersicht über die Verhältnisse bei Monotremen.

Fassen wir die aus der Betrachtung beider Monotremen erhaltenen gemeinsamen Resultate kurz zusammen. Der Nervus palatinus fristet sein Dasein als stark reducirter N. petrosus superficialis major, welcher bis zum Uebergang in den Trigemini nachzuweisen war. Die weitere Verfolgung gelang nicht, so dass er nur durch vergleichende Ueberlegung im hinteren Theil der Nasenhöhle vermuthet werden kann. An der Innervation des weit nach hinten vorgeschobenen secundären Gaumens hat er keinen Antheil; dieser untersteht dem Trigemini. Zur Paukenhöhle giebt er keine directen Zweige, könnte nur unter Vermittelung des Sympathicus Beziehungen zu ihr aufrecht erhalten.

Wie mit dem Trigemini, steht der R. anterior des Facialis auch mit dem Glossopharyngeus auf dem Wege jener sympathischen Schlinge in Verbindung, welche, wie bei allen Amphibien und Reptilien, die zwischen beiden Nervenstämmen liegende Paukenhöhle passirt. Der Sympathicus bildet in der medialen Paukenwand mit Unterstützung von Schleimhautästen des Glossopharyngeus und Vagus einen Plexus tympanicus. Letztere sind nach ihrem Ursprung vom Ganglion petrosum resp. n. vagi und im Vergleich mit homologen Nerven niederer Vertebraten als dorsale Schleimhautäste aufzufassen. Da vielleicht auch Fasern des N. petrosus superf. major betheilig sind, erhält die Paukenhöhle der Monotremen also in der Hauptsache dieselben Nerven, welche in den Pauken aller untersuchten Nonmammalier vorgefunden wurden; dieselben Nerven bilden ausserdem zum Theil den hinter dieser liegenden Plexus pharyngeus. Die weiter distal abgehenden Schleimhautnerven der Vagusgruppe innerviren die Schleimhaut der Zungenwurzel und des Mundhöhlenbodens; wir haben in ihnen ventrale Pharyngei kennen gelernt, welche der Paukenhöhle fremd sind.

Trotz der ganz ventralen Lage des Mittelohres am Schädel der Monotremen wird dasselbe, soweit der durch vielfache Anastomosen und Plexusbildungen complicirte nervöse Apparat, der noch weiterer Klärung bedarf, einen Schluss noch erlaubt, im Wesentlichen von dem gleichen Schleimhautbezirk ausgekleidet, wie die Pauken aller Nichtsäuger. Die Monotremepauke muss somit auch von derselben Ausgangsstelle, wie diese, ihre Entwicklung genommen haben, vom Dorsalbereich der ersten und vielleicht auch der zweiten Schlundspalte. Mit diesem Ergebniss scheint mir die Annahme durchaus vereinbar, dass dieses Ausgangsgebiet im Laufe der Entwicklung vielleicht mehr oder weniger rückgebildet wird, während andererseits später bedeutende, vornehmlich caudale und laterale Erweiterungen des ursprünglichen Paukenraumes gegenüber demjenigen der Nichtsäuger eintreten, welchen die Schleimhautauskleidung mit ihren Nerven folgt. Auf Grund ihrer Innervation enthalten jedenfalls die Pauken aller Vertebraten einen gemeinsamen Stammbezirk und insofern sind sie homologe Bildungen.

Die Chorda tympani durchzieht in ihrer Schleimhautfalte etwa die Mitte der Paukenhöhle, welche mithin amphichordal liegt. Dass der Nerv als ventraler Schleimhautnerv auch bei Säugethieren der Paukenschleimhaut keine Aeste sendet, steht mit der hier durchgeführten Ableitung des Paukengebietes von dorsalen Schleimhautbezirken der primitiven Mund- resp. Kiemenhöhle im Einklang.

Die Lage der Chorda tympani zur Hammer-Ambossverbindung und gleichzeitig der Verlust ihrer bis dahin bei Nichtsäugern festen topographischen Beziehung zum Kiefergelenk ist von grösster Bedeutung.

Es ist nicht zu weit gegangen, wenn man sagt, dass die *Chorda tympani* zur Hammer-Amboss-Verbindung der Monotremen dieselbe Lage einnimmt, wie zum Kiefergelenk der Nichtsäuger. Die Lage des mammalen Kiefergelenkes zur Paukenhöhle beeinflusst dagegen den Chordaverlauf nicht mehr, die *Chorda tympani* der Monotremen bleibt vom Kiefergelenk und Unterkiefer weit entfernt. Die hieraus zu folgernden Schlüsse werden unten in Zusammenhang gezogen werden.

Noch näheren Anschluss an die Mittelohrverhältnisse höherer Säugethiere und des Menschen erlauben die Untersuchungsergebnisse bei Marsupialiern.

2. Marsupialier.

Petrogale xanthopus (Taf. XXVII, Fig. 17). Die eigentliche Paukenhöhle der meisten Marsupialier wird nach DENKER¹⁾, WEBER²⁾ und VAN KAMPEN³⁾ in der Hauptsache von oben und innen durch das Petrosium, von aussen durch den inneren Theil des mit ihm fest verbundenen Tympanicum und das Trommelfell umschlossen. Darüber befindet sich der kleine Recessus epitympanicus, dessen Wandung ausser genannten Knochen vom Squamosum vervollständigt wird. Nach vorn, oben und unten communicirt die Paukenhöhle mit der Bulla ossea, deren oberer Theil aussen und innen ebenfalls vom Petrosium, deren unterer Abschnitt innen vom Processus tympanicus des Os sphenoides, aussen vom Os tympanicum und wiederum vom Petrosium zusammengesetzt wird. Zwischen Felsenbein und Processus tympanicus des Sphenoides mündet die Tuba Eustachii in den Boden der Bulla ossea; vor und seitlich dieser Stelle findet sich die Fissura petro-tympanica. Das Ostium pharyngeum tubae ist durch die für die Säugethiere charakteristische Ausbildung des secundären Gaumens in den hinteren respiratorischen Theil der Nasenhöhle einbezogen worden, wie schon bei den Monotremen zu sehen war.

Bezüglich der Gehörknöchel sei erwähnt, dass der Stapes von *Petrogale* noch die Säulchenform der Sauropsiden zeigt. Sein Fortsatz ist im Vergleich zu der breiten ovalen Endplatte kurz. Der Incus gleicht völlig dem des Menschen, lässt einen Körper, kurzen und langen Fortsatz unterscheiden. Der Hammer besitzt ein deutliches Köpfchen zur Articulation mit dem Amboss.

a) *N. facialis* (und *N. trigeminus*).

Der Facialis durchsetzt das Petrosium erst nach aussen und ist hier knöchern umschlossen. Am Knie biegt er nach hinten, unten und etwas nach aussen, gelangt so an das Dach des Cavum tympani und liegt dort eine Strecke weit in einem Halbkanal, der sich dann aber wieder schliesst. Das Foramen stylomastoideum wird vom Tympanicum und dem Processus jugularis des Os occipitale umgrenzt.

Vom Knie des Facialis tritt nach vorn, etwas medial und abwärts der *N. petrosus superficialis major* (*N. palatinus* der niederen Wirbelthiere) aus; seine Verlaufsrichtung innerhalb des Petrosium entspricht also ungefähr derjenigen beim Menschen. Kurz nach seinem Abgang empfängt er einen Verbindungsast vom sympathischen Geflecht der Paukenhöhle. Bei Kreuzung des Carotiskanals tauscht er Fasern mit dessen sympathischem Plexus (*N. petrosus profundus*). Der so zusammengesetzte Nervus Vidianus durchsetzt den fast in der Mittellinie gelegenen, genau sagittal gerichteten Canalis Vidianus und verbindet sich mit einer gangliösen Anschwellung, welche dem zweiten Trigeminusast medial ange-

1) l. c.

2) l. c.

3) F. N. VAN KAMPEN, Die Tympanalgegend des Säugethierschädels. Morphol. Jahrb., Bd. XXXIV, 1905.

lagert und mit ihm verbunden ist (Ganglion spheno-palatinum). Diese Stelle liegt über dem hinteren Theil der Nasenhöhle.

Ehe der Facialisast sich auf diese Weise dem Trigeminus vermischt, entsendet dieser einen kräftigen Zweig längs der Seitenwand der Choane abwärts, welcher das Palatinum medial vom hintersten Oberkieferzahn durchbohrt und sich in der Schleimhaut des harten Gaumens nach vorn und hinten, nach dem Gaumensegel zu, verbreitet. An diesem Gaumenast hat der Nervus petrosus superficialis major also keinen Antheil. Dieser Trigeminusast (N. pterygo-palatinus) entspricht den auch beim Menschen in der Hauptsache am Ganglion vorbeiziehenden Nervi palatini.

In die zahlreichen, distal vom Ganglion spheno-palatinum weiterziehenden Trigeminusäste zum hinteren Theil der Nasenhöhle, dem Oberkiefer und dem Boden der Augenhöhle liess sich der feine Facialisast nicht weiter verfolgen. Unsere Ergebnisse bei allen niederen Vertebraten legen die Vermuthung nahe, dass er seine Fasern hauptsächlich den Rami nasales posteriores beimischt.

Nachdem der hintere Facialisstamm vom Knie aus von vorn-medial nach hinten-lateral schräg über das Dach der Paukenhöhle gezogen ist, und auf dieser Strecke anfänglich ganz im Felsenbein eingeschlossen, dann in einem Halbkanal über dem Stapes gefunden wurde, nähert er sich, nochmals vom Petrosum ganz umschlossen, seiner Austrittsstelle an der Schädelbasis, dem Foramen stylomastoideum. Innerhalb dieses letzten Theiles des Canalis facialis geht die Chorda tympani durch die knöcherne hintere Paukenwand nach vorn und oben ab und tritt an der Apertura tympanica canaliculi chordae von hinten in das Cavum tympani ein. Sie zieht in einer Schleimhautduplicatur zwischen Manubrium mallei und langem Fortsatz des Ambosses, und zwar nahe der Basis dieser Fortsätze, dicht unter dem Hammer-Ambossgelenk und unter der Insertion des Musculus tensor tympani hindurch, nach vorn. Dann senkt sich der Nerv in annähernd parallelem Verlauf mit der Innenseite des Processus Folianus des Hammers abwärts, bildet also einen nach oben-hinten convexen Bogen. Er verlässt dann die Paukenhöhle, gerade am Vorderrande des Einganges in die mit dem Cavum tympani weit communicirende Bulla ossea, durch einen feinen Spalt zwischen Felsenbein und Tympanicum, die Fissura petro-tympanica. Nahe unter dem Foramen ovale erreicht die Chorda tympani den Unterkieferast des Trigeminus.

b) Nn. glossopharyngeus und vagus.

Um die Verbindung zwischen Glossopharyngeus und Facialis und die Paukennerven zu finden, wurde ersterer vom Ganglion petrosum an freigelegt. Vom Ganglion, welches mit dem hinter ihm liegenden Vagus durch mehrere Bündel verbunden ist, geht zunächst ein Aestchen nach vorn und oben zum Boden der Paukenhöhle (Textfig. 22). An deren Medialwand fand sich eine geflechtartige Nervenverzweigung, welche mit diesem Aestchen, sowie mit dem medial und darunter liegenden Carotisgeflecht in Verbindung stand. Es handelt sich zweifellos um den Nervus tympanicus (Pharyngeus dors. IX + X) und die Nervi carotico-tympanici, welche an der Bildung des Plexus tympanicus theilhaben. Die weitere Verfolgung liess nur ein aufsteigendes Fädchen zum Anfangstheil des Nervus petrosus superficialis major erkennen. Die Fortsetzung des Paukengeflechtes zum Trigeminus, ein N. petrosus superficialis minor, existirt jedenfalls auch.

Der Glossopharyngeus wendet sich nun im Bogen nach vorn an die Innenseite des Ligamentum stylohyoideum. Noch ehe er den medial von ihm, in Begleitung der Carotis, ziehenden Truncus sympathicus und das Ganglion cervicale supremum kreuzt, entlässt er zwei bis drei divergirende feine Zweige, welche sich im hinteren Theil der Nasenhöhle, hinter dem Ostium pharyngeum tubae, in der Schleimhaut verlieren. Keiner dieser Zweige scheint die Tubenöffnung oral zu überschreiten. Die Fortsetzung

des Hauptstammes erreicht dorsal und medial vom Zungenbeinhorn den Mundhöhlenboden und spaltet sich schliesslich in zwei Endäste, von denen der schwächere zuerst zu seinem Endgebiet hinter der Zungenwurzel gelangt, der stärkere weiter vorn, im hinteren Theil der Zunge, sich verbreitet. Lateral von ihm verläuft der Hauptast des Hypoglossus zur Zungenmusculatur.

Ausser genannten Zweigen sieht man mehrere kleine Fäden des Glossopharyngeus sich unter einander, mit sympathischen und Vagusfasern aus dem N. laryngeus superior verbinden und so dorsal und seitlich vom Pharynx einen reich verästelten Plexus pharyngeus bilden; er liegt etwa dorsal vom Isthmus faucium.

Die Schleimhautäste des Vagus verlaufen, mit Ausnahme des N. laryngeus superior, welcher bis zum Kehlkopf verfolgt wurde, in den Bahnen des Glossopharyngeus, in welchen sie durch den centralen Faser-austausch gelangen. Die zum Plexus pharyngeus kommenden feinen Zweige wurden oben vermerkt.

Kurz recapitulirt, sehen wir bei *Petrogale* eine Paukenhöhle wesentlich gleicher Innervation vor uns, wie bei Monotremen. Dorsale Schleimhautäste des Glossopharyngeus und Vagus stellen die Paukennerven dar, welche durch Vermittelung des Sympathicus mit dem Nervus petrosus superficialis major in Verbindung stehen. Man muss also vorerst die Möglichkeit zugeben, dass auch Fasern des letzteren unter Führung durch die sympathische Bahn zur Pauke gelangen können. Anderenfalls wäre, abgesehen von sonstigen Umformungen und Erweiterungen, die oben schon erwähnte geringe caudale Verschiebung des Paukenraumes in toto bei Säugern anzunehmen. Im übrigen aber ist kein Grund einzusehen, aus welchem die Paukenhöhle der Marsupialier anders zu localisieren sei, wie diejenige der Monotremen und aller besprochenen Amphibien und Sauropsiden.

Die Paukenhöhle liegt amphichordal, die Chorda tympani innervirt sie nicht. Der Nerv passirt das Hammer-Ambossgelenk von *Petrogale*, wie er das Kiefergelenk aller Nichtsäuger kreuzte. Weiterhin folgte er bei Säugern regelmässig der Innenseite des Processus longus mallei. Dem Kiefergelenk und Unterkiefer liegt die Chorda tympani auch bei Marsupialiern ganz fern.

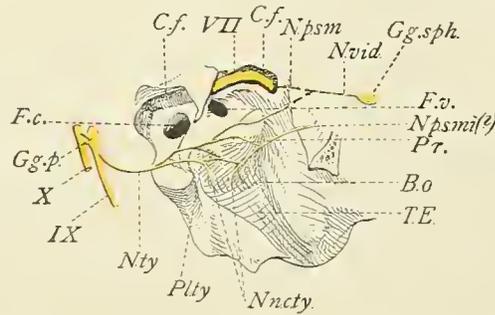


Fig. 22. Medialwand der Paukenhöhle und Tuba Eustachii eines Marsupialiers von vorn und aussen. (Zum Theil nach DENKER.) Schematische Darstellung der Paukennerven. *F.c.*, *F.v.* Fenestra vestibuli, Fenestra cochleae; *Pr.* Promontorium; *B.o.* Bulla ossea; *T.E.* Tuba Eustachii; *VII* Facialis; *N.p.s.m.* Nervus petrosus superficialis major; *N.vid.* Nervus vidianus; *Gg.sph.* Ganglion sphenopalatinum; *N.p.s.mi(?)* Nervus petrosus superficialis minor (?); *IX, X* Glossopharyngeus, Vagus; *Gg.p.* Ganglion petrosum; *N.ty, Pl.ty* Nervus und Plexus tympanicus; *Nn.e.ty.* Nervi carotico-tympanici; Carotis und Sympathicus medial von der Bulla ossea nicht sichtbar. Im Knochen verlaufende Nerven punktirt.

3. Homo sapiens

(9- und 10-mon. Embryo).

Nach dem bereits Gesagten bereiten die anatomischen Verhältnisse der menschlichen Paukenhöhle und ihrer Umgebung der Vergleichung mit dem Cavum tympani der Monotremen und Marsupialier, sowie niederer Formen keine Schwierigkeiten. Die Paukenhöhle des Menschen empfängt ihre Innervation vornehmlich durch den Nervus tympanicus, welcher einem resp. mehreren dorsalen Schleimhautästen typischer Branchialnerven homolog ist und welcher sich von den Fischen bis zu den Säugethieren in dieser Gegend

fand. Nahe dem Vorderende der Pauke begegnen wir wieder der bekannten Anastomose mit einem bei allen Wirbelthieren sensiblen Facialisast, dem Nervus petrosus superficialis major (N. palatinus).

Sonach dürfen wir auch das Cavum tympani des Menschen als eine den Paukenhöhlen aller Vertebraten wesensgleiche Bildung auffassen. Die amphichordale Lage der Pauke, welche der Mensch mit allen anderen Säugern theilt, wird dieses Urtheil nicht beeinflussen. Bezüglich der Ableitung der Gehörknöchelkette und des Kiefergelenkes des Menschen sei auf die für alle Mammalier aufgestellten Gesichtspunkte am Schluss der Abhandlung verwiesen.

N. petrosus superficialis major.

Nachdem die Vergleichung auch mich, gleich vielen früheren Autoren, gelehrt hatte, dass der genannte Nerv auch beim Menschen entgegen der bisher herrschenden Ansicht nur ein sensibler Facialisast sein könne, und dass sein Endgebiet im hinteren oberen Theil der Nasenhöhle resp. den benachbarten Partien des Pharynxdaches bis zum Ostium pharyngeum tubae gesucht werden müsse, versuchte ich, den directen Beweis für diese Ansicht durch die Präparation zu erbringen, da über diese Frage die bekannte seit Jahrzehnten geführte Controverse besteht.

Es sei gleich vorausgeschickt, dass es mir nicht gelang, Sicheres über den Verbleib der Petrosusfasern peripher vom Ganglion sphenopalatinum zu ermitteln, wie es allen Untersuchern dieses Punktes vor mir erging. Ausser der Präparation bei 30-facher Vergrößerung wurde das Ganglion mit allen aus- und eintretenden Nerven mehrfach existirpirt und, nach Maceration in verdünnter Essigsäure und Aufhellung in Glycerin, mikroskopisch untersucht, jedoch ohne das erhoffte Resultat. In der Hoffnung, diese Frage später in grösserem Umfange wieder aufnehmen zu können, beschränke ich mich hier darauf, über die Vorgeschichte dieses Nerven beim Menschen kurz zu berichten und besonders aus den neueren Arbeiten diejenigen Ergebnisse zusammenzustellen, welche unser Wissen wesentlich gefördert haben.

Es wäre zwecklos, alle die auseinandergelassenen Ansichten früherer Autoren einzeln anzuführen. Der Nervus petrosus superficialis major wird bald für einen Trigeminasast gehalten, der das Ganglion sphenopalatinum mit dem Ganglion geniculi verbinde, sich aber dem Facialis nur anlege und sich als Chorda tympani in die Paukenhöhle zum Glossopharyngeus fortsetze [J. und H. CLOQUET¹⁾, HIRZEL, LONGET, BISCHOFF²⁾]; bald wird der Nerv als motorischer Ast des Facialis betrachtet [BIDDER³⁾, CRUVEILHIER⁴⁾]. Letzterer gab an (p. 656), den Nerven durch das Flügelgaumenganglion bis zum N. palatinus posterior und den Muskeln des weichen Gaumens verfolgt zu haben. MECKEL⁵⁾, BOCK⁶⁾, VALENTIN⁷⁾, DURSUS⁸⁾, GRAY⁹⁾ u. A. nehmen einen doppelten Faserverlauf an: centrifugale motorische Facialisfasern zu den Gaumenmuskeln und centripetale aus dem Trigemini.

Diese Ansicht blieb lange Zeit die vorherrschende und findet sich auch in neueren anatomischen Lehrbüchern noch vertreten [SCHWALBE¹⁰⁾, RAUBER¹¹⁾]. ARNOLD¹²⁾ schloss sich dieser Auffassung nur mit

1) J. CLOQUET, Anatomie de l'homme, T. III, Bruxelles 1830, und H. CLOQUET, Traité d'Anatomie descriptive, 1834.

2) Cit. nach ARNOLD.

3) F. H. BIDDER, Neurologische Beobachtungen, Dorpat 1836.

4) J. CRUVEILHIER, Traité d'Anatomie descriptive, T. IV, Paris 1852.

5) MECKEL, Handbuch der menschlichen Anatomie, Halle 1817.

6) C. E. BOCK, Handbuch der Anatomie des Menschen, Leipzig 1838.

7) VALENTIN in „SÖMMERRING'S Him- und Nervenlehre“, Leipzig 1841.

8) DURSUS, Lehrbuch der systematischen Anatomie, Lahr 1863.

9) GRAY, Anatomy descriptive and surgical, London 1866.

10) E. SCHWALBE, Lehrbuch der Neurologie, Erlangen 1891.

11) A. RAUBER, Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 5. Aufl., Leipzig 1898.

12) F. ARNOLD, Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. II, 2, Freiburg 1851.

Vorbehalt an und fügt hinzu: „Uebrigens haben einige Experimentatoren (VALENTIN, DEBROU) nur ausnahmsweise, und andere (VOLKMANN, HEIN) nie Bewegungen des weichen Gaumens bei galvanischer Reizung des Antlitznerven beobachtet.“ Desgleichen registriert HENLE¹⁾ die alte Lehre nur mit dem Zusatz (p. 419), „dass der directe experimentelle Beweis für die Anwesenheit motorischer Fasern in diesem Ast noch nicht mit der wünschenswerthen Sicherheit geführt sei“. Die Zweifel ARNOLD's und HENLE's theilte auch GEGENBAUR²⁾, und zwar sowohl bezüglich der motorischen Facialisfasern, wie der angeblich aus dem Trigemini stammenden sensiblen Elemente.

Bei TESTUT³⁾ findet sich die Vermuthung, dass der N. petrosus superficialis major neben motorischen Fasern auch gustatorische und sensible enthalte, die TESTUT aber, wie die früheren Autoren, auf den Quintus zurückführt.

In dem Lehrbuch von POIRIER und CHARPY⁴⁾ werden die Nn. petrosus superficialis major und minor zunächst als Rami communicantes aufgefasst. Ausser sympathischen Fasern soll ersterer noch motorische führen, welche aus dem Facialis durch den N. palatinus posterior zu den Muskeln des weichen Gaumens gelangen (p. 698). In einer Anmerkung (p. 734) wird aber bemerkt, dass dieser Punkt noch nicht genügend aufgeklärt sei und weiterer Untersuchungen bedürfe.

KRAUSE⁵⁾ schreibt dem R. palatinus posterior ebenfalls motorische Fasern für die Gaumenmuskeln zu, giebt jedoch nicht an, ob dieselben aus dem oberflächlichen Felsenbeinnerven stammen.

Lässt man die Geschichte dieses Nerven an sich vorüberziehen, so gewinnt man den Eindruck, dass sich, gerade in letzter Zeit, langsam ein Meinungsumschwung vollzieht. Die schon von ARNOLD, HENLE, GEGENBAUR u. A. gehegten Zweifel an der motorischen Natur des N. petrosus superficialis major des Menschen wurden durch die sich häufenden Ergebnisse entwicklungsgeschichtlicher, vergleichend-anatomischer und histologischer Forschung, sowie durch Beobachtungen aus der Pathologie, welche der althergebrachten Lehre direct zuwiderliefen, geweckt und verstärkt.

Die Mehrzahl der vergleichenden Morphologen, welche dieser Frage näher traten, gelangten nach Untersuchung einzelner Wirbelthiergruppen zur Aufstellung der Homologie, welche auch in vorliegender Schrift für alle Klassen der Wirbelthiere zusammenfassend dargetan werden konnte [STANNIUS⁶⁾, HUXLEY⁷⁾, GAUPP⁸⁾, RUGE⁹⁾, DRÜNER¹⁰⁾ u. A.]. Vor allem DRÜNER sprach sich bestimmt dahin aus, dass der Nervus palatinus (der Urodelen) einem Ramus pharyngeus + praetrematicus entspreche, ein reiner Schleimhautnerv, frei von motorischen Elementen, und das Homologon des N. petrosus superficialis major der Säugethiere und des Menschen sei. Nur J. G. FISCHER¹¹⁾ (1852) verglich den N. palatinus der Amphibien und Sauropsiden mit dem N. spheno-palatinus der Säuger und rechnete ihn zum Trigemini. GEGENBAUR¹²⁾ hat die hier vertretene Anschauung (1871, p. 516) für nicht genügend bewiesen erklärt, da die Endäste des Felsenbeinnerven beim Menschen noch nicht bekannt seien. Er verharret in dieser Reserve auch noch in der letzten Auflage seiner „Vergleichenden Anatomie“ (1898), mit der Begründung, dass der N. palatinus der

1) J. HENLE, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen, Bd. II, Braunschweig 1876.

2) C. GEGENBAUR, Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 6. Aufl., Leipzig 1895.

3) L. TESTUT, Traité d'Anatomie humaine, T. VI, 3. Aufl., Paris 1897.

4) P. POIRIER et A. CHARPY, Traité d'Anatomie humaine, T. III, 3. Aufl., Paris 1901.

5) KRAUSE, Handbuch der Anatomie des Menschen, Leipzig 1905.

6) STANNIUS, l. c. 1849.

7) TH. HUXLEY, Anatomy of vertebrate animals, 1871.

8) l. c. 1888.

9) l. c. 1896.

10) L. DRÜNER, Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903, p. 550.

11) l. c. 1852.

12) Jenaische Zeitschr., Bd. VI, 1871.

Amphibien und Reptilien ein sensibler Ast sei und daher dem N. petrosus superficialis major der Säuger, welcher motorische Fasern führe, nicht homolog sein könne. An anderer Stelle (s. oben p. 460) hat GEGENBAUR allerdings die Existenz dieser motorischen Fasern beim Menschen selbst für unbewiesen erklärt.

Stehen somit die Ergebnisse der vergleichenden Forschung im Widerspruch mit der herrschenden Lehre vom Nervus petrosus superficialis major des Menschen, so muss das Gleiche von den neueren Resultaten aus der Entwicklungsgeschichte festgestellt werden. Aus der grossen Zahl von Arbeiten seien nur diejenigen von FRORIEP¹⁾ und DIXON²⁾ herausgegriffen. Beide fassen auf den grundlegenden Untersuchungen von BALFOUR³⁾, MARSHALL⁴⁾ und VAN WIJHE⁵⁾ über die Entwicklung der Kopfnerven der Selachier und zeigen, dass Visceralbognerven in typischer primitiver Verzweigung (Pharyngeus dorsalis, Prae- und Posttrematicus) auch bei Säugerembryonen noch zur Anlage kommen. So wird der N. petrosus superficialis major bei jungen Rindsembryonen an gleicher Stelle angelegt und nimmt denselben Verlauf über die erste Schlundspalte hinweg nach vorn, wie ein R. palatinus. Da FRORIEP eine Sonderung in R. palatinus und praetrematicus nicht beobachtete, so setzte er den fraglichen Felsenbeinnerven jenen beiden Aesten gleich; „im Wesentlichen dürfte er aber dem R. palatinus entsprechen“.

DIXON untersuchte die Entwicklung der Hirnnerven beim Menschen und kam zu Resultaten, welche mit denjenigen FRORIEP's völlig übereinstimmen. DIXON hebt besonders hervor, dass bei allen Vertebraten nur der posttrematische Ast des Nervus facialis motorische Fasern enthalte, die Rr. palatinus und praetrematicus (N. petros. sup. maj.) aber stets afferente Zweige des Facialis seien. Dabei läuft DIXON allerdings der Irrthum unter, dass er den anderen afferenten Facialisast, die Chorda tympani, auch dem Ramus praetrematicus zuweist.

Von anderen Bearbeitungen dieses Themas bedarf besonders die jüngste und sehr genaue Abhandlung von WEIGNER⁶⁾ der Erwähnung. WEIGNER's histologische Untersuchungen des Nervus intermedius, des Ganglion geniculi, der Chorda tympani und des Nervus petrosus superficialis major beim Ziesel und beim Menschen sind sehr geeignet, u. a. die Auffassung von der Homologie des Nervus petrosus sup. maj. der Säuger mit dem N. palatinus der Nichtsäuger zu unterstützen und die Lehre von der noch immer von vielen Anatomen festgehaltenen motorischen Natur dieses Nerven beim Menschen noch mehr zu erschüttern.

Nach WEIGNER⁷⁾ (u. A.) bilden die centralen Ausläufer der Ganglienzellen des Ganglion geniculi den Nervus intermedius, die peripheren die Chorda tympani und den N. petrosus superficialis major, „wobei sich das Ganglion geniculi in diesen Nerven sozusagen fortsetzt, und zwar in Form von Ganglienzellenstreifen“ (p. 130). Es fanden sich beim Ziesel und beim Menschen auch isolirte Ganglienzellen im Nerven in bedeutender Entfernung vom Ganglion.

Die Hauptmasse der Petrosusfasern wird also in dem, einem Spinalganglion entsprechenden Ganglion geniculi interpolirt und setzt sich dann in den N. intermedius caudalwärts fort; aber auch für den kleinen Antheil scheinbar durchlaufender Intermediusfasern ist in Anbetracht zahlreicher verstreuter Ganglienzellen im Nerven

1) A. FRORIEP, Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus etc. Arch. f. Anat., 1885.

2) A. F. DIXON, The sensory distribution of the facial nerv in man. Journ. of Anatomy, Vol. XXXIII.

3) BALFOUR, On the development of elasmobranch fishes. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. X, 1876 und Vol. XI, 1877.

4) A. M. MARSHALL, On the head cavities and associated nerves of Elasmobranches. Quart. Journ. microsc. Science, Vol. XXI, 1881.

5) Ueber die Mesodermsegmente etc. l. c. 1882.

6) K. WEIGNER, Ueber den Verlauf des Nervus intermedius. Anatom. Hefte (MERKEL-BONNET), Bd. XXIX, 1905.

7) Bei WEIGNER findet sich eine vollständige Uebersicht und Besprechung der hierher gehörigen Arbeiten, welche eine nochmalige Zusammenstellung der Literatur an dieser Stelle überflüssig macht.

eine Interpolation an verschiedenen Stellen anzunehmen. — Als dritte Möglichkeit wäre eine zellige Unterbrechung letzterer Fasern im Ganglion spheno-palatinum zu erwähnen. Fast alle Fasern des Nervus petrosus superficialis major des Menschen sind also afferenter Natur, mithin sensibel.

Unaufgeklärt bleibt nur ein ganz geringer Theil des Nerven, so ein kleines Bündel directer Facialisfasern, welche WEIGNER in den Felsenbeinnerven verfolgen konnte. WEIGNER scheint geneigt, diese als motorische Facialisfasern anzusprechen. Diese Ansicht scheint mir jedoch nicht gesichert, denn einmal constatirte WEIGNER auch im Facialisstamm schon innerhalb des Meatus acusticus internus verstreute Ganglienzellen, und ferner enthielten auch die in den N. petrosus sup. major verfolgten feinen Facialisbündel eine strangartige Ganglienzellengruppe (p. 147). Vielleicht wird sich also auch jener kleine Facialisantheil, welchem man allein noch efferente Fasern zuschreiben könnte, als afferent (sensibel) herausstellen.

In Summa führt der Nervus petrosus superficialis major des Menschen nach WEIGNER in weitaus überwiegender Mehrzahl directe (d. h. zerstreut interpolirte) und im Knieganglion interpolirte Intermediusfasern, ist also ein vorwiegend afferenter, sensibler Nerv, wie bei allen übrigen Wirbelthieren. Daneben findet sich ein viel kleinerer Antheil scheinbar directer Facialisfasern, deren efferente (motorische) Natur aber wegen der in ihm verstreuten Ganglienzellen noch keineswegs feststeht.

In demselben Sinne wie WEIGNER äussert sich auch LEWIS¹⁾ in einer letzthin erschienenen Abhandlung.

Fügen wir diesen Resultaten der vergleichenden Neurologie, Embryologie und Histologie noch die neueren klinischen Beobachtungen von RÉTHI²⁾, EPHRAIM³⁾ u. A. hinzu, welche unzweideutig darzuthun scheinen, dass der Nervus petrosus superficialis major in der That nicht der motorische Nerv für die Gaumenmuskeln sein kann, so erscheint es an der Zeit, die alte Ansicht von der motorischen Natur dieses Nerven zum mindesten stark anzuzweifeln oder ganz aufzugeben.

Da sich die Schleimhautnerven der Mundhöhle und des Mittelohres der Marsupialier bis in Einzelheiten mit denjenigen des Menschen decken und gleichzeitig an die bei Monotremen gewonnenen Resultate angeschlossen werden können, so sollen die Untersuchungen hiermit einen vorläufigen Abschluss finden. Zwar konnte nicht über alle anatomischen Fragen, welchen in dieser Abhandlung nachgegangen wurde, stets völlige Klarheit erzielt werden, da sich in den ausserordentlichen technischen Schwierigkeiten und dem für derartig subtile Präparationen nicht immer ausreichenden Conservierungszustand öfter unerwünschte Schranken erhoben. Doch genügt die Summe der auf diesem eng umschriebenen Gebiet erzielten zootomischen Ergebnisse, um von neurologischen Gesichtspunkten aus einzelnen Problemen aus der vergleichenden Morphologie des Mittelohres näher zu treten, zumal da an Stelle fehlender positiver Befunde fast überall durch Ausschluss anderer Möglichkeiten die vorhandenen Lücken wenigstens überbrückt werden konnten.

Zunächst seien die an vielen Stellen verstreuten Resultate übersichtlich zusammengestellt. Diesen Untersuchungen sollen andere folgen, in welchen die gleichen Fragen von anderer Seite aus angefasst, u. a. auch die Ontogenese berücksichtigt werden und so die an die Ergebnisse geknüpften Schlussfolgerungen eine Nachprüfung, Erweiterung und Berichtigung erfahren können.

1) F. T. LEWIS, The mixed cerebral nerves in Mammals. Journ. comparat. Neurol., Vol. XII, 3, 1906.

2) RÉTHI, Motilitätsneurosen des weichen Gaumens, Wien 1893.

3) A. EPHRAIM, Ueber einen bemerkenswerthen Fall von Sequester der Nase; zugleich ein Beitrag zur Lehre von der motorischen Innervation des Gaumensegels. Arch. f. Laryngologie und Rhinologie, Bd. XIII, 1903.

Zusammenfassungen und phylogenetische Erörterungen.

I. Das Kiemennervensystem der Fische und seine Derivate bei höheren Wirbelthieren.

In dieser Betrachtung soll, wie eingangs vorausgeschickt wurde und aus den Untersuchungen ersichtlich, nur von peripherem Verlauf und Endausbreitung dieser Nerven die Rede sein. Die Centralorgane dieses Systems, der Lobus vagi und vielleicht trigemini der Fische, der Fasciculus communis der Amphibien, der Tractus solitarius der Säugethiere, dessen anatomische und physiologische Einheitlichkeit noch nicht feststeht, andere Ganglien und secundäre Bahnen desselben, bleiben unberücksichtigt.

Die für die Schleimhaut der Mundhöhle und des Kiemenkorbcs bestimmten sensiblen Nervenfasern (Rami mucosi visc.) dieses Systemes finden sich bei Selachiern noch in metamerer Disposition und bieten somit den besten Ausgangspunkt für das Verständniss höherer und bald complicirter Zustände. Ueber den Grad der Ursprünglichkeit dieser Selachier-nerven kann man verschiedener Meinung sein. Ein Vergleich mit den Cyclostomen erwies sich als unfruchtbar. Somit bleibt uns nur die Möglichkeit, von den als am primitivsten unter den Gnathostomen erkannten Selachierverhältnissen auszugehen.

Die Kiemennerven eines Selachiers vertheilen sich stets in der Weise auf alle drei Aeste eines Nervenmetameres, dass der sogenannte Ramus pharyngeus¹⁾ nur aus solchen Rami mucosi zusammengesetzt ist, der prä-trematische Ast derartige Rr. mucosi neben anderen Fasern für die Haut (Rr. cutanei) führt, und der post-trematische solche für die Schleimhaut (Rr. mucosi), Haut (Rr. cutanei) und Musculatur (Rr. musculares) in sich schliesst.

Der Ramus pharyngeus eines jeden Metameres verzweigt sich mit einem vor- und aufsteigenden Zweig am Mundhöhlendach bis zur Mittellinie, mit einem feineren absteigenden regelmässig längs der Dorsalhälfte des rostral vor ihm gelegenen Visceralbogens, ist also dem gleichnamigen Praetrematicus benachbart. Nie überschreitet er den Dorsalbereich; der Ursprung des Musculus adductor arc. visc. bildet etwa seine untere Grenze. Er ist demnach als Pharyngeus dorsalis zu bezeichnen. Im ursprünglichen Zustande ist sein Endgebiet genau abgrenzbar und nicht durch Anastomosenbildung mit anderen Schleimhautästen vermischt.

Die Rami mucosi der vorderen und hinteren Schlundbogenäste stellen im Gegensatz zu obigen Zweigen ventrale Pharyngei dar. Sie sondern sich zwar gewöhnlich schon im Bereich der oberen Bogenhälften von den anderen Bestandtheilen, treten aber erst in Höhe des genannten kleinen Muskelbauches zur Schleimhaut der Bögen und beginnen ihre Verzweigung am Hinter- resp. Vorderrande derselben. Die Posttrematici enthalten durchweg mehr Schleimhautnerven und überwiegen dementsprechend am Mundhöhlenbogen, während die Praetrematici sich früher erschöpfen und nur zum geringsten Theil bis dorthin gelangen. Erstere durchsetzen häufig schräg nach vorn-innen die oberen Mittelstücke, um ihr Endgebiet zu erreichen. An der Versorgung dorsaler Schleimhautbezirke können sie nur einen sehr geringen Antheil haben.

Einzelne dieser Pharyngei dorsales und ventrales weichen bereits bei den niedersten uns bekannten Knorpelfischen von dieser gleichmässigen, segmentalen Anordnung ab, indem sie Umwandlungen ihres Endgebietes, Erweiterungen und Reductionen, Rechnung tragen, so der dorsale und die ventralen Pharyngei des Facialis, der sogenannte Nervus palatinus, die Rami praespiracularis und mandibularis internus. Diese

1) Um Missverständnissen vorzubeugen, bediene ich mich vorerst noch der alten, in vieler Hinsicht unzulänglichen Bezeichnungweise.

und der dorsale Pharyngeus des Glossopharyngeus sollen, auch wegen ihrer constanten Beziehungen zur Paukenhöhle, besonders besprochen werden. Der Trigemini ist an der Innervation der Mundschleimhaut bei Selachiern nicht betheiligt.

Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus der *Crossopterygier* bewahren ausgesprochen primitive Charaktere, ihre Verzweigung entspricht im Wesentlichen der der Selachier. Mit den Schleimhautverknöcherungen gehen jedoch an einzelnen Stellen Veränderungen Hand in Hand, die hauptsächlich in Anastomosenbildung der bei Selachiern scharf getrennten Nerven unter den Deckknochen bestehen. Mit dem Auftreten eines knöchernen Zahnbogens vor dem primordialen Kieferbogen, welches ein noch kleines, neues Schleimhautgebiet zwischen beiden Bögen hervorruft, in welchem der Trigemini zuerst innerhalb der Mundhöhle Fuss fasst, scheint hier ein Anstoss zur Anastomosenbildung zwischen den Schleimhautästen des Facialis und Trigemini gegeben. Die gleiche Erscheinung, wie der Palatinus (POLLARD), zeigt auch der Ramus mandibularis internus des Facialis, welcher durch Ausbildung der Deckknochen in den Unterkiefer verlagert wird und hier wechselnde Verbindungen mit dem Trigeminiast eingeht. Diese beiden Facialisäste mögen als Beispiele für die ersten Abänderungen der primitiven Schleimhautinnervation dienen.

Im Kiemennervensystem der *Dipnoer* ist unschwer derselbe Grundplan zu erkennen, wenn auch der Schwund des Spritzloches und die Rückbildung der dorsalen Hyoidbogenhälfte eine weitgehende Plexusbildung unter den dorsalen Pharyngei der Vagusgruppe und ein Uebergreifen derselben in Nachbargebiete zur Folge gehabt haben. Die Reduction im oberen Bogenbereich findet in der anfänglichen Verschmelzung der dorsalen Pharyngei und Praetrematici ihren Ausdruck, die auch längs des Ceratohyale und der Ceratobranchialia nicht mehr genau zu unterscheiden sind. Der Palatinus ist durch die dem Primordialcranium aufgelagerten Deckknochen in die Tiefe gerückt, durchsetzt aber mit seinen proximalen Aesten die Deckknochen, um sein Endgebiet zu erreichen.

Bei *Urodelen* ist das Kiemennervensystem im Einklang mit der vorwiegend dorsalen Reduction der Kiemerbögen in noch höherem Maasse, wie bei *Ceratodus*, vereinfacht, indem Ramus pharyngeus dorsalis und der sensible Antheil des Praetrematici grösstentheils vereinigt sind. Speciell das absteigende Aestchen des ersteren geht in dem bedeutend reducirten Praetrematicus auf, der seinerseits kaum mehr bis zum Mundhöhlenboden reicht. Dort finden sich nur noch posttrematische Pharyngei ventrales; der aus dem Glossopharyngeus stammende nimmt mit dem Auftreten der Zunge an Stärke zu. Periphere Plexusbildungen speciell am Mundhöhlendach sind stets vorhanden.

Im entsprechenden Nervensystem der *Anuren* macht sich, im Vergleich mit demjenigen der Fische und Urodelen, ein weiterer bedeutender Rückschritt geltend. Der Uebergang zum Landleben und damit das fast völlige Zurückgehen des Kiemenkorb auf wenige unbedeutende Fortsätze zieht auch eine weitere Beschränkung des ehemaligen Kiemennervensystems nach sich, das aber immer noch dorsale und ventrale Schleimhautäste unterscheiden lässt. In ersteren sind jedenfalls die Pharyngei dorsales der Selachier enthalten, während die ventralen hauptsächlich von den sensiblen Bestandtheilen der Posttrematici abzuleiten sind. Im Gebiet der dorsalen Pharyngei des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus tritt die Paukenhöhle auf; hierüber Genaueres im folgenden Abschnitt.

In der Klasse der *Sauropsiden* wiederholen sich mit geringen Abweichungen stets die gleichen dorsalen und ventralen Schleimhautäste, deren besonderer Beziehungen zum primären und secundären Mundhöhlendach und zur Paukenhöhle unten gedacht werden wird. Die Endgebiete einzelner Pharyngei lassen sich viel weniger leicht bestimmen, da die Grenzen allenthalben durch periphere Anastomosen, an welchen auch der Sympathicus Antheil nimmt, verwischt sind. Doch erlaubt die Vergleichung immer, die

complicirten Innervationsverhältnisse auf primitive Zustände zurückzuführen und im Wesentlichen richtig zu deuten. Unter den dorsalen Pharyngei nehmen die des Glossopharyngeus, bei manchen Formen auch des Facialis, mit dem Bestehen einer Paukenhöhle wieder eine progressive Entwicklung, wie schon bei Anuren zu sehen war, während diejenigen des Vagus auf der reducirten Stufe verbleiben und sich mehr und mehr dem Glossopharyngeus anschliessen. Seine ventralen Schleimhautäste dagegen erfahren, wie die des Glossopharyngeus mit dem Auftreten der Zunge, im Anschluss an die Kehlkopfbildung eine Stärkung und Concentration.

Im Nervus petrosus superficialis major, Nervus und Plexus tympanicus, Plexus pharyngeus der Säugethiere, sind Reste dieses bei Fischen hochentwickelten und weit verzweigten Schleimhautnervensystems wiederzuerkennen, welche dem Dorsalbereich angehören, während die Chorda tympani, der Nervus lingualis des Glossopharyngeus, die Kehlkopf- und Luftröhrenäste des Vagus ventralen Schleimhautästen entsprechen. So unterliegt die ausserordentlich klare segmentale Anordnung dieses Kiemennervensystems der Selachier in der aufsteigenden Wirbelthierreihe den mannigfachsten Aenderungen, Weiterbildungen wie Einschränkungen, für welche in den Umwandlungen ihrer Endgebiete der Grund zu suchen ist. Unter Führung dieses Nervensystems wird man eben jenen Umformungen auf die Spur kommen können.

Wie sich der Trigemini ursprünglich zur Mundschleimhaut verhielt, bleibt eine offene Frage. Möglicherweise zeigen uns die Selachier hierin nicht den Ausgangszustand, sondern dem Quintus war bei den Urformen der Fische ein grösseres Schleimhautgebiet im vorderen und seitlichen Theil der Mundhöhle eigen, welches bei den Selachiern ganz der Rückbildung anheimfiel, während es sich bei anderen tiefstehenden Fischen (*Polypterus*) theilweise erhielt. In diesem Falle liessen die Crossopterygier bezüglich des Trigemini den primitiveren Zustand erkennen, an welchen sich die regelmässige Betheiligung des Nerven bei *Ceratodus* und den Amphibien als eine Weiterentwicklung angliedern liessen. Bei Selachiern wäre der Trigemini dann nur zurückgetreten.

Die hier besonders in Betracht kommenden Schleimhautnerven, der Nervus palatinus, Pharyngeus dorsalis IX. und Ramus mandibularis internus des Facialis (Chorda tympani), bedürfen einer gesonderten Besprechung.

2. Der Nervus palatinus¹⁾ VII. (Nervus petrosus superficialis major).

Dieser Facialisast weist in der Wirbelthierreihe zwei constante Beziehungen auf: zur ersten Schlundspalte resp. deren Derivaten und zum primären Mundhöhlendach. Letztere Thatsache wurde bereits von anderen Autoren erörtert, letztere fand dagegen nur gelegentlich Erwähnung und ist in ihrer Regelmässigkeit noch nicht erkannt worden.

Der Palatinus der Selachier entspricht einem Ramus pharyngeus dorsalis + Ramus praetrematicus (praespiracularis). Seine überwiegende Ausbildung gegenüber den caudal folgenden analogen Schleimhautästen der Vagusgruppe verdankt er der höheren Entwicklung seines Visceralbogens. Dorsaler und prä-trematischer Bestandtheil können zunächst vereinigt oder gleich getrennt auftreten, was mit der mehr oder minder vollkommenen Ausbildung des dorsalen Restes der ersten Schlundspalte, des Spritzloches, zusammenhängt. Der dorsale Theil versorgt den ganzen, vom primordialen Oberkiefer gebildeten Theil des Mund-

1) Dass der Name „N. palatinus“ schlecht gewählt ist, da er weder für den Nerven der Selachier, noch den der übrigen Vertebraten zutrifft, vor allem aber nicht gleichzeitig für Vertebraten mit frei liegendem, primärem Mundhöhlendach und mit secundärem Gaumen gebraucht werden sollte, wurde schon vermerkt. Für letztere könnte R. nasalis facialis vorgeschlagen werden.

höhlendaches, er hält sich genau an seinen Bogen. Vom Trigeminus ist er durch den Oberkieferknorpel und seinen Zahnbesatz vollständig getrennt; etwaige centrale Trigeminusbeimischungen müssen hier unerörtert bleiben. Hinten grenzt sein Gebiet an das Spritzloch; die zur vorderen Wand desselben gehenden Aestchen müssen, genau genommen, mit den feinen absteigenden Aestchen dorsaler Pharyngei der Kiemenerven verglichen werden. Der Nerv greift ferner bei Selachiern anscheinend durchweg über das Kiefergelenk hinaus in den ventralen Bogenbereich über, und diese Aeste sind es, welche als Reste eines Pharyngeus ventralis praetrematicus gelten müssen. Sie umrandeten die erste Schlundspalte in ihrer vollen Ausbildung von vorn, der Ramus mandibularis internus von hinten. Mit dem Schwund des unteren Theiles der Spalte wich der, ehemals bis zum Mundboden reichende, prätremaische Ast vor dem von hinten eindringenden, posttremaischen ventralen Pharyngeus zurück und ist, abgesehen von den Selachiern, bei keinem Vertebraten mehr im Ventralbereich anzutreffen.

Bei *Polypterus* tritt der Palatinus in gleicher Ausdehnung auf, nur sind die Beziehungen zum ventralen Kieferbogenstück aufgegeben. Der Nerv ist ganz von Deckknochen der Schleimhaut überlagert, deren oberflächliche Lage und Zahnbesatz ihre recente Entstehung andeuten. In der Beteiligung des Trigeminus an der Versorgung der Mundschleimhaut und den Anastomosen zwischen beiden Nerven kann man ebensowohl Ueberbleibsel einer alten, ehemals ausgedehnteren Einrichtung, wie eine Neuerwerbung sehen, welche in Begleitung des Maxillarbogens in dem vordersten, neu hinzugekommenen Schleimhautstreifen auftrat. Hinten umgrenzt der Palatinus das Spritzloch.

Die tiefe Lage der Deckknochen von *Ceratodus*, welche der knorpeligen Schädelbasis zum Theil in Form von Ersatzknochen direct anliegen, hat allem Anschein nach den abweichenden Verlauf des Nerven bewirkt. Sein Endgebiet aber, zu dem er unter Perforation der knöchernen Bedeckung gelangt, ist das gleiche. Er endigt distal unter dem Sockel der palatinalen Zahnplatte, einer gleichfalls in seinem Gebiet entstandenen Deckknochenbildung. Durch Reduction des Hyomandibulare und Wegfall des Spritzloches konnte der Schleimhautplexus des Glossopharyngeus und Vagus sich rostral ausdehnen und hat somit die caudale Grenze des Palatinusgebietes verwischt; sie muss in der Suspensorialgegend gesucht werden, und hier sind denn auch die hintersten Palatinuszweige anzutreffen. Oral ist seitlich in der palatinalen Zahnplatte, medial in den Vomerzähnen eine Grenzmarke zwischen Palatinus und Trigeminus gegeben.

In Verlaufsrichtung und Endausbreitung des Palatinus stimmen die untersuchten Perennibranchiaten und Derotremen fast völlig überein, nur tritt der Nerv bei ersteren früher zur Oberfläche, während er bei den Derotremen länger von Deckknochen überlagert bleibt, Unterschiede, die vielleicht mit dem Alter der Belegknochen zusammenhängen. Bei *Menobranchus* ist sein Endgebiet hinten etwa durch den Vorderrand des Dorsalendes des Ceratohyale markirt, bei *Menopoma* etwas weiter vorn; vielleicht entsendet der Nerv hier aber schon durch die Deckknochen feinste Zweige, so dass dann die hintere Grenze weiter caudal zu verlegen wäre, gleich der von *Menobranchus*. An dieser Stelle anastomosirt der N. palatinus VII. der Urodelen immer mit dem Pharyngeus dorsalis IX. Rostral wird man die Grenze zwischen Palatinus- und Trigeminusbereich durch eine Linie angeben können, die in einem nach vorn convexen Bogen beide Choanen mit einander verbindet, oder, mit anderen Worten, durch die gebogene Grenzlinie zwischen primärem und secundärem Rachendach, welches letzteres im Zusammenhang mit dem Maxillarbogen von vorn-lateral nach hinten-medial sich auszudehnen beginnt. Der Trigeminus gewinnt in gleichem Schritt mit der Entfaltung des secundären Rachendaches an Boden.

Eine weitere Folge der beginnenden Ueberlagerung des Palatinusgebietes (primäres Mundhöhlendach) durch Trigeminusgebiet (secundärer Gaumen) ist das Auftreten einer nunmehr constant bleibenden sogenannten oralen Anastomose (R. com. ant. c. n. pal. FISCHER), welche ständig am Hinterrand der

Choane zwischen Palatinus facialis und einem Zweig des zweiten Trigeminiastes zu Stande kommt. Daneben kann sich noch eine zweite Verbindung am Boden der Nasenhöhle nahe der Mittellinie zwischen jenem und Theilen des ersten Trigeminiastes finden. Die Schlingenbildung gerade an diesen Stellen demonstriert deutlich die Linie, von welcher die Entfaltung des secundären Gaumens ihren Ausgang nimmt. Im Bereich der Ueberlagerung musste eine Fusion beider Nerven eintreten.

Das Palatinusgebiet von *Rana* ist leicht mit dem der Urodelen zu vergleichen. Oral finden sich dieselben Verbindungen mit den gleichen Trigeminiästen an analoger Stelle, sie haben nur noch eine Erweiterung erfahren. Der laterale Palatinusast anastomosirt nahe der Mittellinie mit dem Pharyngeus dorsalis IX. und innervirt die Vorderwand der Paukenhöhle, verhält sich also zu dieser genau ebenso, wie zur vorderen Spritzlochwand der Selachier und Crossopterygier.

Bei allen untersuchten Reptilien beginnt der Palatinus seinen Lauf am vorderen Theil der Paukenhöhle; entweder liegt er innerhalb oder dicht an der medialen Wand des Cavum tympani. Seine caudalsten Seitenäste gehen entweder selbständig zum vorderen Theil der Paukenhöhle, resp. der Tubenöffnung, oder können dieselbe unter Führung des sympathischen Ramus communicans internus erreichen; endlich können sie auf beiden Wegen gleichzeitig zur Paukenwand gelangen.

Selbständige Palatinuszweige zur Vorderwand der Paukenhöhle fanden sich bei *Gecko*, *Uroplates* und *Sphenodon*, zur Gegend vor der Tubenöffnung bei den Cheloniern und *Alligator*. Die aus dem Ramus communicans internus kommenden Paukennerven können nicht mit Bestimmtheit dem einen oder anderen der beiden beteiligten Nerven zugesprochen werden. Die Paukenschleimhaut von *Sphenodon* erhält neben selbständigen Palatinuszweigen mehrere Aestchen aus dem Ramus communicans. Auf die genaueren Beziehungen zur Paukenhöhle wird noch speciell eingegangen werden. Auch der Palatinus von *Alligator*, welcher anscheinend an ganz anderer Stelle, als bei den übrigen Reptilien, nämlich seitlich der Choane zum Rachendach tritt, hat bei genauerer Analyse seine angestammte Lage beibehalten, während die Choanen eine Verschiebung erlitten haben. Ausser der Möglichkeit, dass in einem anzunehmenden Ramus communicans internus Palatinuszweige zur Paukenhöhle verlaufen können, wurde ein caudaler Ast desselben zur vorderen Umgrenzung des Sinus tubae constatirt.

Man kann also zunächst den Satz aufstellen, dass der Palatinus facialis aller Reptilien den oralen Abschnitt des tubo-tympanalen Raumes innervirt, zu welchem er auf directem oder indirectem Wege gelangt.

Bei allen Reptilien beherrscht der Palatinus ferner den noch nicht von seinem secundären Gaumen überlagerten und verdrängten Rest des primären Mundhöhlendaches, dessen vordere Grenze meist in den Choanen gegeben ist. Nur bei Crocodiliern sind die Choanen aus jenem Grenzgebirt weit nach hinten gerückt. Die daselbst schon bei Amphibien bestehende Anastomose mit dem Trigeninus erhält sich auch bei Reptilien. Dann aber bilden beide Nerven über dem Pterygoid regelmässig noch eine zweite caudale Anastomose, welche den Amphibien fehlt (R. com. post. c. n. pal. FISCHER), vermengen sich also schon früher mit einander. Localisation und Art dieser Verbindung (Ganglion, Sphenoidalgeflecht) sind im Einzelnen erörtert worden.

Soweit über den Palatinus der Vögel geurtheilt werden kann, harmonirt er in Verlauf und Ausdehnung durchaus mit dem der Reptilien. Der Nerv versorgt, solange er noch nicht mit trigeminalen Fasern verschmolzen, die noch frei liegenden Reste des primären Mundhöhlendaches. Am Hinterrand der Choane geht er in den zweiten Trigeminiast über, dem er in den hinteren Abschnitt der nach hinten verlängerten Nasenhöhle folgt. Durch den Ramus communicans internus können Fasern in den vorderen

Theil der Paukenhöhle gelangen, die allerdings, wie bei manchen Reptilien (Chelonier), gegen die Paukenzweige des Glossopharyngeus und Vagus sehr zurücktreten.

Fassen wir endlich den homologen Facialisast der Säugethiere ins Auge. Die caudale Anastomose wird durch das schon bei Reptilien bemerkte Ganglion speno-palatinum dargestellt. Die bis hierher reichende Strecke des bei niederen Vertebraten so bedeutenden, nun mit Schwund des primordialen Rachendaches sehr rückgebildeten Nervus palatinus entspricht dem im Canalis Vidianus verlaufenden Abschnitt des Nervus petrosus superficialis major. Die Frage nach dem Verbleib der Endäste dieses feinen Nerven der Säugethiere beantwortet die Vergleichung mit allen niederen Vertebraten dahin, dass dieselben nur über dem harten Gaumen, im hinteren Theil der Nasenhöhle und am Dach des Pharynx bis zum Ostium pharyngeum tubae, gesucht werden können. Beziehungen zum harten Gaumen könnte der Nerv höchstens im Bereich des Os palatinum besitzen. Diese Ergebnisse stimmen somit fast völlig mit den Vermuthungen DRÜNER'S (1904) überein und werden durch die neuesten Resultate der Entwicklungsgeschichte und Histologie noch mehr gefestigt. Es sei noch hinzugefügt, dass ich bei keinem Nichtsäuger Aeste des Palatinus zur Augenhöhle beobachtet habe, demnach solche auch für die Säugethiere zum mindesten anzweifeln muss. Bei keinem Vertebraten enthielt endlich der Nervus palatinus motorische Fasern, er ist überall ein reiner Schleimhautnerv.

3. Der Ramus mandibularis internus VII. (Chorda tympani).

Zunächst sei auch für diesen Ast nur Verlauf und Endausbreitung unter Hervorhebung der wichtigsten Punkte vergleichsweise zusammengestellt; seine Topographie zur Paukenhöhle und dem schallleitenden Apparat wird in einem besonderen Kapitel zur Sprache kommen.

Die Chorda tympani höherer Wirbelthiere konnte, entgegen der älteren Auffassung BALFOUR'S, MARSHALL'S, HUXLEY'S, DIXON'S u. A., mit aller Sicherheit auf den Pharyngeus ventralis¹⁾ (R. mucosus visc. ventralis) aus dem Ramus postrematicus des Facialis der Selachier zurückgeführt werden. Hierdurch wird auch die Definition hinfällig, welche FRORIEP²⁾ von dem Nerven gab, indem er ihn mit Hautsinnesorganen in Verbindung brachte. RUGE u. A. sind dieser Auffassung FRORIEP'S schon entgegengetreten. Die Bezeichnung als Ramus „mandibularis“ internus ist insofern nicht richtig gewählt, als sie eine secundäre, dann allerdings dauernde Beziehung, nicht aber den ursprünglichen Charakter dieses Facialisastes als Hyoidbogennerv trifft, als welchen ihn auch DRÜNER³⁾ (1903, p. 553) bezeichnet hat. Bei Notidaniden löst sich der Nerv erst kurz oberhalb des Kiefergelenkes vom hinteren Facialisstamm ab, nachdem dieser das Spritzloch hinten umzogen hat. Er verläuft dann längs der vorderen Kante des Hyoidbogens bis zur Hyoidcopula herab. Diese Lage ist dadurch als ursprüngliche gekennzeichnet, dass wir hier eine primäre Autostylie vor uns haben, bei welcher erster und zweiter Visceralbogen gesondert am Cranium articuliren und getrennt verlaufen. In die Nähe des Kieferbogens und -gelenkes gelangt der Nerv hier nur vermöge der engen Anlagerung des Hyoidbogens an die Innenseite des Kieferbogens. Diese Lage und der Vergleich mit allen anderen Pharyngei ventrales postrematici beweist, dass der Nerv ehemals hinter der ventralen Fortsetzung der ersten Schlundspalte gelegen haben muss. Durch die Auffindung eines ehemals prätrematischen Pharyngeus ventralis über der Innenseite des hinteren Mandibelendes erfährt diese Ansicht eine weitere Stütze. Erst mit Obliteration der ventralen Spalthälfte konnte der Nerv sich rostral zum Kieferbogen ausdehnen, anfänglich nur mit seinen Endästen, indem er den prätrematischen

1) GEGENBAUR hat auch diesen Nerven als „Ramus palatinus“ (scil. ventralis) bezeichnet (1898).

2) A. FRORIEP, Ueber das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbelthieren. Anat. Anz., Bd. II, 1887.

3) Anat. Anz., 1903, p. 553.

Jenaische Denkschriften. VII.

Ast des Facialis zuerst in der Peripherie verdrängte. *Heptanchus* gewährt durch die noch unvollkommene Durchführung interessante Einblicke in diesen Vorgang. Aehnliche Beispiele für ein derartiges Uebergreifen von Nerven in Nachbargebiet, nach Verschluss einer trennenden Spalte, lieferte die vergleichende Betrachtung des Pharyngeus dorsalis IX. des *Ceratodus*, welcher sich nach Aufhebung des Spritzloches rostral ausdehnen konnte, ferner die Plexusbildungen zwischen den Pharyngei dorsales der Vagusgruppe nach Reduction der Kiemenspalten bei Urodelen u. s. w. Schon bei *Centrophorus* und *Raja* ist der ventrale posttrematische Pharyngeus des Facialis dem Hyoidbogen mehr entfremdet und dem Kieferbogen mehr und früher genähert; dem entsprechend weicht der ehemals prätremaische Pharyngeus ventralis aus dem Palatinus nach oben zurück und verschwindet bald ganz aus dem Ventralbereich.

Die Beziehungen des Ramus mandibularis internus zur Mandibel, bald auch zum Kiefergelenk und Quadratum sind also secundäre Erwerbungen, und die Chorda tympani zieht nicht „von allem Anfang in das Gebiet des Mandibularbogens“, wie sich RABL¹⁾ (1887, p. 225) ausgesprochen hat. Auch die Notidaniden haben sich in diesem Punkte schon vom hypothetischen Urzustand entfernt. Neben dem Verschluss der Visceralspalte kann man mit der Verlaufsänderung dieses Nerven auch die Aufhebung der Continuität innerhalb des Hyoidbogens in Verbindung bringen, dessen Dorsalstück mit der Function als Kieferstiel (Hyostylie) seine Richtung änderte und sich theilweise vom Ventralstück emancipirte (*Centrophorus*, *Raja*).

Wie alle Pharyngei ventrales, verzweigt sich auch der Ramus mandibularis internus erst im ventralen Schleimhautbereich; oberhalb der Hyomandibula-Hyoidverbindung resp. des Kiefergelenkes giebt er anscheinend niemals Aeste ab. Der Nerv verbreitet sich längs der Vorderkante des Hyoides, bis zur Copula, seinem ursprünglichen Endgebiet, in welchem er trotz der schon bei Selachiern neu erworbenen Orientirung an der Innenseite des primordialen Unterkiefers, trotz seines fast bei jeder Wirbelthierklasse wieder abgeänderten Verlaufes und seiner Verschmelzung mit Trigeminusästen immer wieder anzutreffen ist.

Bei *Polypterus* haben sich die secundären, nunmehr aber definitiven Beziehungen des Nerven zum Kieferbogen noch weiter befestigt. Der Nerv geht schon unter der cranialen Befestigung des mannigfach modificirten Hyomandibulare, welches mit dem der Selachier nicht ohne weiteres verglichen werden kann, vom hinteren Facialisstamm ab, zieht wieder hinten um das Spritzloch herum, schliesst sich dann aber frühzeitig, schon am Quadratum, dem Kieferbogen endgültig an. Er passirt die Innenseite des Kiefergelenkes nahe dem hinteren Rande und ist hier schon von Deckknochen überlagert, desgleichen im Unterkiefer, wo er innen vom knorpeligen primordialen Unterkiefer, unter dem medialen Deckknochen, zu finden ist. Man beobachtet ferner die gleiche Erscheinung wie beim Palatinus am Oberkiefer: mit der Bildung eines oralen knöchernen Zahnbogens (Dentale) und dem Einschluss des Nerven in den Unterkiefer kommt es zu Anastomosen mit dem Unterkieferast des Trigeminus, welcher stets aussen vom MECKEL'schen Knorpel verläuft. Eine vollständige Verschmelzung beider Nerven kommt noch nicht zu Stande.

Zu den vielen Uebereinstimmungen im Kiemennervensystem des *Ceratodus* und der Urodelen gehört auch der Abgang des Nervus mandibularis internus vor dem kleinen Hyomandibulare resp. der unbedeutenden Columella; die Stelle erscheint bei beiden bedeutend dorsal verschoben, man kann sagen, um die durch Reduction ausgefallene Strecke des Hyomandibulare nach oben verlagert. Durch keinen Skelettheil beeinflusst, wendet sich der Nerv bei *Ceratodus* sofort der Innenseite des Kiefergelenkes und Unterkiefers zu, in welchen er erst unter den Zahnplatten eintritt, um sich in charakteristischer Weise längs der Innenseite des MECKEL'schen Knorpels zu einem Trigeminusast zu begeben, mit welchem er Fasern

1) K. RABL, Ueber das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anz., Bd. II, 1887.

austauscht; sein Endgebiet ist der Schleimhautbezirk zwischen Hyoid und Unterkiefer. Die oberflächliche Lage des Nerven an der Innenseite, nicht innerhalb des Unterkiefers, und seine erst weit vorn erfolgende unvollständige Vereinigung mit dem Trigemini bei *Ceratodus* und *Menobranchnus* sind primitive Merkmale, welche keinen Anschluss an *Polypterus*, sondern nur an die Selachier gestatten. Bei *Menobranchnus* scheint der Nerv vom Trigemini sogar noch ganz getrennt zu bleiben, vermuthlich deshalb, weil er, wie bei Selachiern, ganz ausserhalb des Unterkiefers verläuft. Der Ramus mandibularis der Derotremen kreuzt ebenfalls die Medialeseite des Kiefergelenkes, ist dann aber im Unterkiefer eingeschlossen, wo er mit dem Trigemini verschmilzt, und steht hierin dem Nerven des *Polypterus* näher. Er verläuft regelmässig innen vom MECKEL'schen Knorpel, da er von dieser Seite ursprünglich zum primordialis Unterkiefer herangetreten ist.

Der homologe Ast von *Rana* bleibt dem hinteren Facialisstamm angeschlossen, bis dieser die Columella überschritten und die Paukenhöhle oben und hinten umzogen hat, ohne diese zu innerviren. Dann erst trennt er sich vom Stamm, zieht innen von dem weit caudal und ventral von der Paukenhöhle gelegenen Kiefergelenk vorbei und gelangt fernerhin längs der Innenseite des Unterkiefers zu seinem Terminalbereich seitlich der Zunge und zum vorderen Theil der Zunge selbst. Hierin documentirt sich wiederum seine, in früheren phylogenetischen Zeiträumen ausschliessliche, Zugehörigkeit zum Hyoidbogen.

Ueber den reichen Wechsel in Einzelheiten des Chordaverlaufes bei Sauropsiden, über Lage und Beziehungen des Nerven zur Paukenhöhle und zum schalleitenden Apparat finden sich unten zusammenhängende Notizen. Von allgemein feststehenden Punkten sei hier nur an die bei allen Formen gleich bleibende Orientirung des Nerven zum Kiefergelenk und zum MECKEL'schen Knorpel, sowie an seine ventrale Endausbreitung im vorderen und seitlichen Zungengebiet erinnert. Die Richtung, welche der Nerv bis zum Quadratum resp. Kiefergelenk einschlägt, ist wesentlich von der mehr oralen oder caudalen Lage dieses Gelenkes, speciell zur Paukenhöhle, abhängig. Dem Kiefergelenk strebt die Chorda tympani bei allen Nichtsäugern auf dem kürzesten Wege zu, wird aber bei vielen Sauropsiden durch allerhand extracolumellare Bildungen zu mannigfachen Umwegen gezwungen. Sie ist auch in der Klasse der Sauropsiden überall an der Innenseite des Kiefergelenkes, dann innerhalb des Unterkiefers an derselben Seite der Cartilago Meckelii zu finden und verschmilzt immer schon gleich beim Eintritt des Trigeminiastes in den hinteren Abschnitt des Unterkieferkanales mit diesem Nerven resp. seinem Ramus lingualis, der ihn seiner Endausbreitung in der Zungenschleimhaut zuführt. Wie beim Palatinus (*Petrosus sup. maj.*), war es auch hier unmöglich, die Fasern der Chorda tympani etwa von denjenigen des Trigemini durch Präparation zu isoliren. Nur das Experiment und mikroskopische Untersuchung können hier vielleicht weiterhelfen; vorerst hat sich die Vergleichung am leistungsfähigsten erwiesen.

Kommen wir zu den Säugthieren, so fällt einmal die scheinbar veränderte Abgangsstelle und Verlaufsrichtung der Chorda tympani ins Auge, die u. a. durch die fortgeschrittene Ausbildung des Canalis facialis und durch die erhebliche Verkleinerung und Retraction der Gehörknochen (nonmammals Kiefergelenk) nach oben eine Erklärung findet. Sodann ein zweiter Umstand: der Nerv hat die bei allen Nichtsäugern absolut constante topographische Lage zum Kiefergelenk und weiterhin zum Unterkiefer anscheinend aufgegeben; er zieht in beträchtlicher, nach den verschiedenen Richtungen wechselnder Entfernung vom Kiefergelenk der Säuger zu seiner Vereinigung mit dem Ramus lingualis trigemini, welche nicht mehr im caudalen Unterkieferabschnitt, sondern ebenfalls in weitem Abstand medial von diesem vor sich geht. Statt dessen passirt die Chorda tympani dicht unterhalb des schalleitenden Apparates, speciell unter dem Hammer-Ambossgelenk hindurch, eine wiederum bei Nonmammaliern ganz unbekanntes Erscheinung, auf welche unten bei Beurtheilung des schall-

leitenden Apparates und Kiefergelenkes der Säuger und Nichtsäuger zurückzukommen ist. Die terminale Ausbreitung der Chorda tympani erfolgt auch bei Säugethieren, gemeinsam mit den Trigeminafasern, im vorderen Theile der Zungenschleimhaut.

4. Der Pharyngeus dorsalis IX. (N. tympanicus).

Man begegnet in der Literatur häufig der Annahme, dass der Nervus tympanicus des Menschen im Ramus communicans internus der Sauropsiden, der IX.-VII.-Anastomose der Amphibien zu sehen sei (J. G. FISCHER 1852, HASSE 1873 u. A.). Diese Annahme ist nach vorstehenden Ergebnissen unrichtig. FRORIEP (1885), RUGE (1896), neuerdings COGHILL (1906) u. A. haben die beiden Möglichkeiten angedeutet, dass er vom Ramus praetrematicus oder vom Ramus pharyngeus der Fische abgeleitet werden könne. Das letztere ist der Fall, wie aus folgender Zusammenstellung nochmals ersichtlich.

Wir sahen den Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus bei allen Selachiern hinter dem Hyomandibulare zur Mundschleimhaut treten und sich auf dessen Innenseite in zwei Aestchen spalten, deren eines über dem Spritzloch zur Basalecke, resp. -platte sich erstreckte; das andere senkte sich längs des Hyomandibulare hinter dem Spritzloch abwärts, blieb jedoch, wie alle dorsalen Pharyngei, auf die obere Bogenhälfte beschränkt. Der Nerv umfasst also das Spritzloch zwingenförmig von oben und hinten und innervirt auch diese Theile seiner Wandung. — Der Nerv von *Polypterus* weicht hiervon nicht wesentlich ab.

Der Verschluss des dorsalen Restes der ersten Schlundspalte führte bei *Ceratodus* eine erhebliche rostrale Ausdehnung des verstärkten Nerven herbei, ein Vorgang, welcher sich beim Ramus mandibularis internus und auch bei motorischen Nerven vielfach beobachten lässt (vergl. RUGE, DRÜNER u. A.). Der Nerv ist bei *Ceratodus* anfänglich mit dem Ramus praetrematicus des Glossopharyngeus vereinigt, trennt sich aber bald von ihm und dehnt sich über das ganze Mundhöhlendach aus; er ersetzt offenbar zum Theil den schwachen Palatinus VII. Inwiefern dies durch centralen Faseraustausch erklärt wird, kann hier beiseite bleiben.

Bei Urodelen ist der fragliche Zweig zusammen mit dem Ramus praetrematicus eine Strecke weit der IX.-VII.-Anastomose angeschlossen, dann trennen sich die beiden Glossopharyngeusäste von der sympathischen Schlinge. Diese verläuft über Operculum und Columella zum Ramus jugularis; der Pharyngeus dorsalis wendet sich, nachdem er sich von dem stark reducirten Praetrematicus abgelöst hat, hinter und unter der Columella zur Mundschleimhaut. Diese Lage zur Columella ist von phylogenetischer Bedeutung. Denkt man sich das Hyomandibulare aus seiner Verbindung mit dem Hyoid gelöst und nach Eintritt in den Dienst des Gehörorganes, der für die Urodelencolumella noch strittig ist, statt von oben nach unten, mehr medio-lateral verlaufend, so wird dieser Nerv nicht mehr die Innenseite des Skelettheiles, resp. seines muthmaasslichen Derivates kreuzen, wie bei Fischen, sondern dessen Unterseite. So sehen wir den Nerven in der That bei Urodelen unterhalb und medial von der Columella zur Schleimhaut ziehen, während die IX.-VII.-Anastomose, welcher er anfänglich angeschlossen war, über Operculum und Columella verläuft. Dieses topographische Merkmal lässt ihn von der Anastomose genau unterscheiden.

Zu gleicher Anschauung gelangte COGHILL¹⁾ durch histogenetische Studien bei Urodelen. C. wies nach, dass die JACOBSON'sche Anastomose bei *Triton* zum Kiemennervensystem (Fasciculus communis) gehört, der R. communicans dagegen motorische und für die Haut bestimmte sensible Fasern führt. Eine Homo-

1) G. E. COGHILL, Cranial nerves of *Triton*. Journ. comparat. Neurol. and Psychol., Vol. XVI, 4, 1906.

logisierung der Anastomose mit dem R. communicans der Urodelen sei daher unmöglich. Den gleichen Standpunkt nimmt DRÜNER (1904) ein.

Ueber die motorische oder lateral-sensible Natur dieses Verbindungsastes soll hier nichts ausgesagt werden; sie wurde, auch bei Reptilien, wo sie gewöhnlich doppelt vorhanden ist, kurz als sympathische Schlinge bezeichnet.

Das Endgebiet des Nerven beginnt bei Urodelen über dem Dorsalende des Ceratohyale, zugleich also ventral von der Columella, und erstreckt sich bis zur hinteren Quadratgend und der Austrittsstelle des Palatinus zum Mundhöhlendach, mit welchem er sich in etwas wechselndem Verhalten verbindet. Bei Selachiern waren die Endäste dieser beiden Nerven durch den Spritzlochkanal von einander getrennt.

Bei *Rana* sahen wir den entsprechenden dorsalen Schleimhautast vom Glossopharyngeus erst abgehen, nachdem dieser den Ramus communicans zum Facialis abgegeben; er hat sonach auch bei *Rana* mit der sympathischen Verbindung nichts zu thun. Der Ast zieht wiederum ventral von der Columella zur hinteren und oberen Paukenwand und anastomosirt auch über derselben nahe der Mittellinie des Mundhöhlendaches mit dem Palatinus VII. Die Aehnlichkeit, welche in der Ausbreitung dieses Nerven in der hinteren Wand der Anurenpauke einerseits, wie seiner Endigung hinter und über dem Spritzloch der Selachier andererseits zum Ausdruck kommt, fällt in die Augen. Eine centrale Beimischung von Vagusfasern kann bei *Rana* nicht ganz ausgeschlossen werden.

Unter den untersuchten Reptilien besitzen *Gecko* und *Uroplates* noch einen selbständigen dorsalen Schleimhautast des Glossopharyngeus mit gleich hohem Abgang vom Stamm und derselben Endverzweigung in der hinteren Circumferenz der Paukenhöhle, wie bei *Rana*. Eventuell sind jedoch diesem Aestchen ebenfalls Vagusfasern beigemischt, wie vermuthlich bei allen Sauropsiden und auch bei Säuge-thieren. *Sphenodon* zeigt einen Plexus tympanicus, welcher dadurch zu Stande kommt, dass Palatinus und Glossopharyngeus ihre dorsalen Schleimhautästchen für die Paukenhöhle nur zum geringsten Theil selbständig entsenden, diese vielmehr grösstentheils unter Führung und vielleicht auch Betheiligung des Sympathicus ihr Endgebiet erreichen. Desgleichen gelangen bei Schildkröten und wohl den meisten übrigen Reptilien die Pharyngei dorsales des Glossopharyngeus unter Vermittelung des Ramus communicans internus zur Paukenhöhle und in Beziehung zum Nervus palatinus VII. Wie viel von den Paukennerven in diesem und analogen Fällen dem Palatinus, Pharyngeus dorsalis IX. und Sympathicus entstammt, lässt sich zootomisch nicht entscheiden. Ist eine Tuba Eustachii vorhanden, so nehmen Endästchen des besprochenen dorsalen Pharyngeus IX. (+ X.) auch zu dieser ihren Weg (Chelonier, Crocodilier), und die Tube scheint dann, gleich der Paukenhöhle, auf der Grenze zwischen Palatinus VII. und diesen Pharyngei der Vagusgruppe zu liegen.

Vom Ganglion petrosum von *Anser* und *Anas* geht u. a. ein Pharyngeus dorsalis ab, welcher sich von hinten-unten zur Paukenhöhle, zur Tube und Tubenmündung am Rachendach verzweigt. Die sympathische Verbindung zwischen Glossopharyngeus und Palatinus scheint hier wieder gesondert zu verlaufen, falls sich in ihr nicht auch noch Paukennerven herausstellen sollten.

Monotremen und Marsupialier besitzen desgleichen einen Schleimhautast, welcher aus dem Ganglion petrosum abgeht und unter mehr oder weniger ausgesprochener Vermittelung des Sympathicus von unten-hinten in die Paukenhöhle tritt und den Plexus tympanicus bilden hilft. Die Verbindung der distalen Fortsetzung mit dem Nervus petrosus superficialis major (Nervus palatinus) kann sowohl rein sympathisch sein, wie auch noch Palatinusfasern zur Paukenhöhle enthalten. DRÜNER hat (1904, p. 285) derartige Verbindungen zwischen VII. und IX. an der vorderen Kante der Mittelohranlage am 13. Tage der Entwicklung bei der Maus beobachtet und spricht von Rr. tympanici VII.

Es dürfte somit erwiesen sein, dass der Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus der Selachier, Amphibien und Sauropsiden dem Glossopharyngeusantheil des Nervus tympanicus des Menschen entspricht, in welchem ausserdem sympathische und vielleicht auch Vaguselemente angenommen werden müssen.

5. Die phylogenetische Ableitung des Paukengebietes.

Nach Kenntniss des Verlaufes und der Endausbreitung der Schleimhautnerven, welche sich in die Innervation der Paukenhöhle theilen (Nervus palatinus, Pharyngei dorsales des Glossopharyngeus und Vagus), und weiter desjenigen Pharyngeus facialis, welcher zwar immer an ihr vorbeizieht, sie aber nie innervirt (Chorda tympani), wird sich das Paukengebiet der einzelnen Wirbelthierklassen einigermaassen genau abgrenzen und feststellen lassen, ob und inwieweit die Paukenhöhlen der Amphibien, Reptilien und Säuger homologe Bildungen darstellen, d. h. ob sie sich auf eine gemeinsame Ausgangsstelle zurückführen lassen. Ferner muss sich erweisen, ob zwischen dem Spritzloch der Selachier und der Paukenhöhle ein phylogenetischer Zusammenhang besteht.

Aus vorstehenden Untersuchungen geht klar hervor, dass die Paukenhöhle der Anuren und das Spritzloch der Selachier und Crossopterygier im Wesentlichen von den gleichen Schleimhautnerven versorgt werden, vorn und unten vom Palatinus, oben und hinten vom Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus. Bei *Rana* ist ausserdem an eine unbedeutende Betheiligung von dorsalen Schleimhautnerven des Vagus zu denken. Da nur diese oberen Pharyngei Spritzloch und Paukenhöhle versorgen, so sind mithin beide Gebilde, Spritzloch der Selachier und Anurenpauke, auf den dorsalen Theil der ersten Schlundspalte zurückzuführen, und ich stehe nicht an, beide insofern mit einander zu homologisiren, als ich behaupte, dass das erwähnte Schlundspaltengebiet, aus welchem das Spritzloch der Selachier hervorgeht, in der Paukenhöhle der Anuren jedenfalls enthalten sein muss. Daneben ist eine Verwendung von dorsalen Theilen der zweiten Schlundspalte für den Aufbau der Anurenpauke nicht ganz auszuschliessen, sie tritt aber gegenüber der Betheiligung der ersten Schlundspalte jedenfalls zurück. Die Ergebnisse der Ontogenese. (GAUPP 1893, SPemann 1898) stehen dieser Auffassung günstig zur Seite.

Die Innervation des vorderen Paukentheiles durch den Palatinus war schon ontogenetisch und vergleichend-anatomisch (GAUPP 1897, DRÜNER 1904) festgestellt worden. Dagegen war die nie fehlende Verzweigung des Glossopharyngeusastes in der hinteren Spritzlochwand der Selachier, wie im Caudalbereich der amphibischen und reptilischen Paukenhöhlen, in ihrer Regelmässigkeit bisher anscheinend unbekannt. Diese übereinstimmende Innervation aller nonmammalen Pauken, an welche sich das analoge Verhalten des Nervus tympanicus in der Sängerpauke anreicht, bietet jedenfalls der Homologisirung der Mittelohrbildungen eine weitere wesentliche Stütze. Dass hierbei nicht daran gedacht wird, etwa die Paukenhöhle vom Selachierspritzloch „abzuleiten“, welches seinerseits auch nur einen sehr modificirten Dorsaltheil der ersten Schlundspalte darstellt, braucht kaum hinzugefügt zu werden.

Auch die Lage der Chorda tympani zur Anurenpauke ist dieselbe, wie die des Ramus mandibularis internus zum Spritzloch, beide Bildungen liegen „prochordal“. Dieses topographische Merkmal lässt sich jedoch nur mit Vorsicht weiterhin als Kriterium für die Bestimmung des Paukengebietes verwerthen. Bei den Selachiern liegt der Nerv als posttrematischer Ast natürlich hinter dem noch offenen Theil seiner zugehörigen Schlundspalte. Das Gleiche kann aber nicht von der Lage der Chorda tympani zur Anurenpauke gesagt werden. Der Nachweis der Paukennerven liess eine, wenn auch geringe, caudale Ausdehnung des Cavum tympani über den Bereich der Dorsalhälfte der ersten Schlundspalte nicht unbedingt

ausschliessen. Wenn trotzdem die Paukenhöhle in toto prochordal liegt, so müssen hierfür noch andere Gründe gesucht werden, und sie finden sich in der Lage des Kiefergelenkes zur Paukenhöhle. Die regelmässige Beziehung der Chorda tympani zum nonmammalen Kiefergelenk und MECKEL'schen Knorpel sind die einzigen festen Anhaltspunkte, welche mir die Untersuchung dieses Nerven durch die Wirbelthierreihe ergab. Seine Lage zur Paukenhöhle dagegen, welche besonders DRÜNER als ein Hauptargument gegen die Homologie der amphibischen, reptilischen und mammalen Paukenhöhlen verwendet hat, ist ganz inconstant. Vornehmlich glaubte man hieraus auf bedeutende Verschiebungen des Cavum schliessen zu können, das bald mehr oral, bald mehr caudal und lateral auftrate und zwar, da man den Verlauf der Chorda tympani innerhalb dieser Strecke als feststehend annahm, bald pro-, bald meta- oder amphichordal sich ausbildete.

Der Chordaverlauf richtet sich dagegen im Wesentlichen nach der Lage des Kiefergelenkes. Bei Anuren liegt dieses nun erheblich caudal und unter dem Cavum tympani, folglich musste der Nerv, bei Anuren nicht durch extracolumellare Bildungen beeinflusst, auch aus diesem Grunde hinter der Paukenhöhle verlaufen, um das Gelenk auf dem nächsten Wege zu erreichen.

Wo findet sich nun bei *Ceratodus* und den Urodelen, welche keinen Rest oder Derivat der ersten Schlundspalte besitzen, der entsprechende Schleimhautbezirk? Bei *Ceratodus* sind die Grenzen durch das weite Uebergreifen des „Palatinus glossopharyngei“ ganz verwischt, man wird höchstens durch die caudalsten Palatinusäste auf die hintere Suspensorialgegend verwiesen. Wählt man die bestimmenden Nerven bei Urodelen als Führer, so kann man einen Bezirk abgrenzen, welcher in sagittaler Richtung von der hinteren Kante des Ceratohyale bis zur Quadratgegend, in dorso-ventraler von der Spitze der Plica hyomandibularis und der ersten Kiemenspalte bis in die Nähe der Mittellinie des Mundhöhlendaches sich erstreckt. In diesem Bezirk würde auch die, in dorsaler und lateraler Richtung aus der Begrenzung der Mundhöhle herausgeschobene und stark reducirte Hyomandibula resp. Columella liegen, wenn sie statt einer medio-lateralen eine mehr dorso-ventrale Lage einnähme. Jedenfalls findet sich auch die Urodelenolumella an der Grenze zwischen den dorsalen Schleimhautgebieten des Facialis und Glossopharyngeus. Ferner ist von Interesse, zu sehen, dass dieser, dem Paukengebiet höherer Vertebraten etwa entsprechende Schleimhautbezirk, oberhalb der Plica hyomandibularis liegt, welche nach DRÜNER (1904) die gleiche Lage einnehmen soll, wie die Paukenhöhle der Reptilien. Der Ramus mandibularis innervirt ferner dieses einer supponirten Pauke entsprechende Gebiet nicht, wohl aber zusammen mit dem Praetrematicus des Glossopharyngeus die Plica hyomandibularis, vor welcher er verläuft. Da nun DRÜNER bei vielen Reptilien eine metachordale Paukenhöhle constatirte, veranlasst ihn diese Uebereinstimmung im Verein mit der Lage des Ramus hyoideus des Facialis hinter der Plica der Urodelen resp. hinter der Pauke der Reptilien, beide Gebilde mit einander in Beziehung zu setzen. Die Plica hyomandibularis der Urodelen fasst DRÜNER neuerdings als auf mechanischem Wege entstanden, nicht mehr als ventralen Rest der ersten Schlundspalte auf.

Während die Innervation der Anurenpauke zum Theil bekannt war, bildete diejenige der Sauropsiden noch ein Desiderat. Bestimmen wir also an der Hand der allerdings noch lückenhaften Kenntnisse der reptilischen Paukennerven die Lage des Paukengebietes und prüfen zugleich DRÜNER's oben angeführte Auffassung nach. DRÜNER giebt an, alle Reptilien hätten eine metachordale Paukenhöhle. Dies trifft unter den hier zu Grunde gelegten Formen nur für *Gecko* und *Uroplates* zu. Die Chelonier aber z. B. besitzen eine amphichordale Pauke, obgleich der Chordaverlauf auch bei diesen Tieren keine Ablenkungen durch die Extracolumella erfährt. Auch die Paukenhöhle von *Sphenodon* liegt nicht ganz metachordal, und die Crocodilier hätten ohne die Ablenkung des Nervenverlaufes durch das Suprastapediale zweifellos sogar eine prochordale Pauke.

Alle diese Unterschiede glaube ich auf ein anderes Moment, als eine Entstehung des Cavum tympani an so weit auseinanderliegenden Stellen, zurückführen zu müssen, wiederum auf die Lage des Kiefergelenkes zur Paukenhöhle. Bei Formen mit metachordaler Pauke (*Gecko*, *Uroplates*) ist das Kiefergelenk unter und vor dem Cavum gelegen. Um es zu erreichen, muss der Nerv, wenn er nicht durch die Extracolumella abgelenkt wird, an der Vorderwand der Höhle verlaufen. Bei Cheloniern finden wir das Kiefergelenk ungefähr gerade unter dem Mittelohr und sehen, dass der Nerv den Binnenraum etwa halbirt. *Alligator* endlich zeigt ein weit hinten gelegenes Gelenk, zu welchem der nächste Weg hinter dem Paukenraum her führen würde. Der Nerv schlägt diese Richtung anfänglich ein und wird nur durch das Suprastapediale daran gehindert, sie auch beizubehalten.

Auf alle diese secundären Ablenkungen des Chordaverlaufes durch Theile der Extracolumella (Processus internus, Processus dorsalis, Extracolumellasehne) kann hier nicht eingegangen werden; sie sind von VERSLUYS (1899) zusammengestellt worden und Gegenstand ontogenetischer Forschung. Wichtig ist für unsere Betrachtung, dass diese Ablenkungen nicht einmal innerhalb der Reptilien constante Erscheinungen sind und den vorauszusetzenden ursprünglichen Verlauf der Chorda tympani oft verdecken; sie sind bei der Bestimmung des Paukengebietes also ganz nebensächlich.

Aus vorstehenden Gründen erscheint es klar, dass die so mannigfachem Wechsel unterworfenen Chordastrecke innerhalb des Paukengebietes gerade bei Reptilien am wenigsten ausreicht, um einen Schluss auf die Lage des Paukenraumes zu gestatten. Es ist also unmöglich, allein auf Grund der topographischen Beziehungen zwischen Binnenraum der Pauke und Chorda tympani der Reptilien einen Vergleich, und sei es auch nur mit Bezug auf die Paukenhöhle dieser Wirbelthierklasse, anzustellen. Vor allem ist nothwendig, die Paukennerven zu befragen.

Klare Einsicht gewähren zunächst die Ergebnisse bei *Gecko*, *Uroplates* und *Sphenodon*. Die Innervation der Paukenhöhle der beiden erstgenannten Lacertilier stimmt nun mit derjenigen von *Rana* fast vollständig überein. Von vorn tritt ein Palatinusästchen zu dem weit mit der Mundhöhle communicirenden Cavum, von hinten ein Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus, dem durch eine central gelegene Anastomose Vagusfasern beigeesellt sein können. Da sich jedoch caudal vom Paukengebiet noch selbständige dorsale Pharyngei des Vagus finden, dürfte der Vagusantheil im hinteren Paukennerven jedenfalls nur sehr gering sein. Der an der inneren Paukenwand ziehende Ramus communicans internus führt dagegen keine Paukennerven. Die vordere Grenze des Schleimhautgebietes dieser Lacertilierpauke fällt folglich genau mit derjenigen von *Rana* zusammen, desgleichen auch mit der vorderen Spritzlochwand der Selachier; die hintere Grenze kann wegen des nicht genau controlirbaren Vagusantheils nicht so bestimmt gezogen werden, dürfte aber nicht wesentlich gegen die Hinterwand der Anurenpauke differiren. Da sich über der Paukenhöhle von *Gecko* und *Uroplates*, gegen die dorsale Mittellinie der Mundhöhle, keine nennenswerthen Ästchen dieses Nerven finden, wie bei *Rana*, so kann man eine geringe Ausdehnung des Cavum tympani der Geckoniden gegenüber der Anurenpauke nach oben (medial) zu annehmen.

Feinere Unterschiede in der Ausdehnung dieser amphibischen und reptilischen Pauken lässt die vergleichende neurologische Untersuchung natürlich nicht erkennen, sie besagt auch nichts über die mannigfaltigen Umformungen des Paukenraumes, sie zeigt aber, dass die Paukenhöhlen von *Rana* und der beiden Lacertiliern in ihrer Hauptausdehnung unzweifelhaft an derselben Stelle liegen, im Schleimhautgebiet der dorsalen Pharyngei des Palatinus und Glossopharyngeus. Eine unbedeutende Einbeziehung von dorsalem Vagusgebiet bleibt unbestimmt. Der Begriff „dorsal“ findet weiter darin eine Bestätigung, dass die Chorda tympani, ein ventraler Pharyngeus, weder an der Innervation der Paukenhöhle von *Rana*, noch

derjenigen der Lacertilier sich betheiltigt, wie überhaupt bei keinem Vertebraten Aeste zur Paukenhöhle sendet.

Trotz dieser fast gleichen Localisation liegt die Anurenpauke ganz prochordal, die von *Gecko* und *Uroplates* ganz metachordal. Wenn auch kleine Unterschiede in der Lage nicht gezeugnet werden sollen, und selbstverständlich die ungemein wechselnde Form und Grösse des Paukenraumes bei den Reptilien stets im Auge behalten wird, so ist doch eine Verschiebung der Paukenhöhle in solchem Grade, dass sich das Cavum einmal in toto vor dem Nerven, das andere Mal vollständig dahinter entwickelt hätte, ganz ausgeschlossen. Folglich muss es der Chordaverlauf sein, der erheblichem Wechsel unterworfen ist, und man kann hierfür, mangels anderer Beeinflussungen im ausgebildeten Zustand (Extracolumella), wiederum nur die Lage des Kiefergelenkes verantwortlich machen, das bei *Rana* weit hinter, bei *Gecko* und *Uroplates* aber vor und unter dem Cavum tympani gelegen ist.

Der Verlauf der Chorda tympani innerhalb des Paukenbereiches ist somit ein sehr unzuverlässiger Factor bei der vergleichenden Beurtheilung der amphibischen und reptilischen Paukenhöhle.

Auch das Cavum tympani von *Sphenodon* lässt sich auf ungefähr den gleichen dorsalen Schleimhautbereich zurückführen. Wenn auch die betheiligten Pharyngei zum Theil gemeinsam mit dem Sympathicus verlaufen, und die Bildung eines Plexus tympanicus die Grenzen verwischt, so konnte doch nachgewiesen werden, dass im Wesentlichen wieder Aeste des Palatinus, Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus mit einem unbedeutenden Vagusanteil als Paukennerven auftreten und den Plexus in Verbindung mit dem Sympathicus herstellen. Das Cavum liegt grösstentheils metachordal, ein kleinerer Abschnitt aber auch vor der Chorda tympani, die dasselbe wiederum nur passirt, nicht innervirt. Neben dem Einfluss der Extracolumellasehne und des lateral hinten und unten von der Pauke gelegenen Kiefergelenkes wird man auch die Eigenthümlichkeiten der Paukenwandung berücksichtigen müssen, wenn man die Lage des Nerven zum Cavum tympani genauer analysiren will. Jedenfalls scheint kein Grund vorzuliegen, die Paukenhöhle von *Sphenodon* an einer anderen Stelle zu suchen, als diejenige von *Rana* und der genannten Lacertilier.

Die Schwierigkeit, die Paukennerven der Chelonier festzustellen, bestand darin, dass die Paukenhöhle hier eine vollständige knöcherne Umrandung besitzt, in welcher die Endfäden der feinen Nerven gesucht werden müssen. Dasselbe gilt von den Crocodiliern. Bei ersteren liessen sich feine Aestchen aus dem Ramus communicans internus zum hinteren Theil des Recessus tympanicus und zur Tube verfolgen; nach ihrer Verlaufsrichtung kommen sie vom Glossopharyngeus und können ausserdem Vagusfasern führen. Ein selbständiger Pharyngeus dorsalis IX. endigte hinter der pharyngealen Tubenöffnung am Mundhöhlendach, dahinter ein entsprechender Vagusast. Damit wäre die caudale Grenze des tubo-tympanalen Ramus wieder an die oft gekennzeichnete Stelle zu verlegen. Vom Palatinus fand sich ausser dem Ramus communicans kein Paukenzweig, in diesem können jedoch ihn begleitende Palatinusfasern vermuthet werden. Da ferner das Ganglion geniculi und eben der Abgang des Verbindungsastes ihren gewöhnlichen Platz im vorderen Theil der Pauke einnehmen, so fehlt eine ausreichende Begründung, um für das rostrale Ende des Paukengebietes im Vergleich mit Rhyngocephalen und Lacertiliern eine wesentliche Verschiebung construiren zu können. Auch muss an den rückläufigen Ast des Palatinus erinnert werden, welcher kurz vor dem Ostium pharyngeum tubae am Mundhöhlendach auslief.

Weitere, besonders auch ontogenetische Untersuchungen werden hierüber mehr Licht verbreiten, ebenso über die Innervation der Crocodilierpauke. Ein Ramus communicans internus wurde nicht gefunden. Der Nervenbefund am Rachendach, nach welchem das Tubensystem und der Sinus tubae vorn von Palatinuszweigen, hinten von einer Combination dorsaler Pharyngei des IX. und X. Hirnnerven versorgt werden,

die vielleicht auch in die Paukenhöhle dringen, scheint anzudeuten, dass auch im Mittelohr der Crocodilier die besprochenen Schleimhautbezirke jedenfalls enthalten sind.

Bei der Gans geht vom gleichen Ramus tubae des Glossopharyngeus, welcher hinter dem Ostium pharyngeum das Mundhöhlendach erreicht, ein aufsteigendes Aestchen auch zum Boden der Paukenhöhle und lässt einerseits vermuthen, dass dieser Ast auch bei Crocodilen sich bis zur Pauke verfolgen lassen wird, andererseits erinnert er in seinem bogenförmigen Verlauf von unten gegen die Paukenhöhle schon an den Nervus tympanicus der Säugethiere. Der Palatinus kann nur mit dem Sympathicus noch uncontrolirbare Paukenerven entsenden. Will man diese, weil nicht direct nachweisbar, nicht anerkennen, so wäre für die Chelonier, Crocodilier, Vögel und Säugethiere, welchen selbständige Palatinuszweige zur Paukenhöhle zu fehlen scheinen, eine caudale Verschiebung des Paukenraumes in toto gegenüber demjenigen der Anuren, untersuchten Lacertilier und Rhynchocephalen anzunehmen, die aber nicht so weit gehen würde, dass sich nicht doch noch alle Paukenhöhlen zum grösseren Theil mit einander deckten. Alle Paukenhöhlen werden nur von dorsalen Pharyngei innervirt, speciell der Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus (= einem Theil des Nervus tympanicus) fehlt in keiner Paukenhöhle.

Die Chorda tympani durchzieht die Mittelohrräume der geschilderten Sauropsiden in sehr wechselnder Weise, die sich aus dem Einfluss des Suprastapediale und der Lage des Kiefergelenkes (bei Chelonieren ventral, bei *Alligator* caudal, bei *Anser* oral und ventral von der Pauke) erklärt. Eine so wechselnde und bedeutende Verlagerung des Paukengebietes, selbst innerhalb der Sauropsiden, ist daraus nicht zu entnehmen. Auch die vielleicht vorauszusetzende caudale Verschiebung der Chelonier- und Crocodilierpauke kann nicht so bedeutend sein, sonst wäre gerade bei diesen Arten noch vielmehr eine rein metachordale Paukenhöhle zu erwarten, wie bei *Gecko* und *Uroplates*. Das Gegentheil aber ist der Fall.

Das Mittelohr der Monotremen und Marsupialier empfängt seine Innervation durch einen sympathischen Strang, welcher von hinten-unten in das Cavum eintritt und mit welchem dorsale Pharyngei des Glossopharyngeus (Nervus tympanicus) und vielleicht des Vagus verlaufen. Oral steht der Strang unter anderem mit dem Nervus petrosus superficialis major (Nervus palatinus) in Verbindung. Vielleicht erreicht ein Glossopharyngeusästchen auch ohne Führung des Sympathicus die Paukenhöhle. Der Palatinus hat ausser dieser Verbindung keine Beziehung zur Paukenschleimhaut. Der Glossopharyngeus (und Vagus) scheint demnach auch bei Innervation der Säugerpauke zu überwiegen. Die Innervationsverhältnisse des Mittelohres der Monotremen und Marsupialier stimmen mit denen des Menschen schon fast vollständig überein. Das Cavum tympani liegt bei allen Mammaliern amphichordal, aber in ganz anderer Weise als bei manchen Reptilien, worauf sogleich noch mit einigen Worten eingegangen werden soll.

Ich glaube nun gezeigt zu haben, dass zwar bis zu einem gewissen Grade auch die Ausdehnung des Cavum tympani, noch viel mehr aber der Chordaverlauf im Bereich der Pauke als variable Componenten anzusehen sind. Den Ausschlag giebt die Nervenversorgung der Paukenhöhlenschleimhaut, welche lehrt, dass die Paukenhöhle zwar in ihrer Form und Ausdehnung sehr wechselt, nicht aber in ihrer Localisation, in der Hauptsache vielmehr insofern unverändert bleibt, als sie in allen Vertebraten gemeinsames Stammgebiet in sich birgt. Soweit die erhaltenen neurologischen Kenntnisse bis jetzt Schlüsse zulassen, ist der Ausgangspunkt des tubo-tympanalen Raumes der Anuren, Sauropsiden und Säugethiere, wie des Spritzloches der Selachier, zunächst im dorsalen Theil der ersten Schlundspalte zu suchen. Dieser Bezirk ist jedenfalls in allen diesen Bildungen enthalten und charakterisirt sie damit als homologe Formationen. Dazu kommen aber, speciell

bei Sauropsiden, vielfache Umformungen, Erweiterungen und Reductionen, so dass die Paukenhöhle als ein ausserordentlich variables Gebilde erscheint, dessen Einzelheiten einem Vergleich unzugänglich sind. In diesem Sinne hat sich M. FÜRBRINGER (1904) schon ausgesprochen.

Ich vermag mich also in der Mittelohrfrage DRÜNER nicht anzuschliessen, welcher sich noch jüngst¹⁾ gegen einen Vergleich des Mittelohres mit dem Spritzloch der Selachier, und ferner der amphibischen Pauke mit der reptilischen und mammalen ausgesprochen hat, indem er dabei wiederum den Schwerpunkt auf den Verlauf der Chorda tympani im Paukenbereich legte. Die vergleichende Anatomie des peripheren Kiemennervensystems und seiner phyletischen Abkömmlinge, der Paukennerven, hat sich mir als zuverlässigerer Führer zur Bestimmung der Mittelohr-Homologien erwiesen²⁾.

6. Bemerkungen über das Kiefergelenk und den schalleitenden Apparat.

Im Anschluss an unsere Ergebnisse drängen sich ferner Schlussfolgerungen auf, welche die Frage nach der Homologie oder Dyshomologie des nonmammalen und mammalen Kiefergelenkes und nach der Phylogenie des schalleitenden Apparates betreffen. Diese Notizen sind jedoch nur als einzelne Beiträge zur weiteren Klärung dieser Fragen gedacht; ein tieferes Eingehen auf diese Probleme bleibt späteren Untersuchungen vorbehalten.

Sahen wir, dass die topographischen Relationen der Chorda tympani zur Paukenhöhle inconstant sind und nur mit Einschränkung und Vorsicht für die Vergleichung verwendet werden können, so erwies sich andererseits die Lage des Nerven zum Kiefergelenk und MECKEL'schen Knorpel bei allen Nichtsäugern als eine ungemein stabile Erscheinung. Diese ist so constant, dass sie das Verhältniss zwischen Chorda und Cavum tympani in weiten Grenzen zu ändern vermag. Es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn ich dem Chordaverlauf zur Entscheidung dieser, in letzter Zeit von mehreren Seiten (DRÜNER, FUCHS³⁾, GAUPP) wieder aufgerollten Frage nach der Homologie des Kiefergelenkes in der Wirbelthierreihe den Werth einer nicht zu umgehenden Instanz beimesse, welcher ihm für die Paukenhöhle abgesprochen werden musste.

Bei den Säugethieren erscheint jene bei Fischen, Amphibien und Sauropsiden gleich bleibende enge Nachbarschaft der Chorda tympani zum Kiefergelenk plötzlich aufgehoben; der Nerv besitzt keine Beziehungen zum mammalen Kiefergelenk und Unterkiefer. Dagegen beobachten wir, dass der Nerv die gleiche Lage zu dem Gelenk zwischen Hammer und Amboss einnimmt. Man kann geradezu sagen: das Hammer-Ambossgelenk ist an die Stelle des Kiefergelenkes getreten, wenn man den Chordaverlauf auf dieser Strecke als unveränderlich voraussetzt, und dass wir hierzu alles Recht haben, dürfte zur Genüge aus dem hier Mitgetheilten erhellen.

Weiter verdient Beachtung, dass für denjenigen, der im Hammer-Ambossgelenk lediglich eine, den Säugern eigenthümliche Ausbildung eines bei allen Vertebraten homologen schalleitenden Apparates sehen wollte, die Chorda tympani einen ganz unverständlichen Verlauf nehmen würde. Der Nerv würde unter dieser Voraussetzung unterhalb dieses schalleitenden Apparates vorbeiziehen, eine Lage, die bei Nichtsäugern überhaupt nicht vorkommt.

1) Die Kiemenbögen der Wirbelthiere und ihre Abkömmlinge. Vortrag vom 27. Mai 1906. Bericht der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M.

2) Vergl. auch meinen Vortrag: Die Homologie des Spritzloches der Selachier, der Paukenhöhlen der Amphibien, Sauropsiden und Säugethiere auf Grund ihrer Innervation. Verhandl. d. anatom. Gesellschaft in Würzburg, Bd. XXI, 1907.

3) Auf die letzthin erschienene Arbeit von FUCHS: Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen, des Squamosums und des Kiefergelenkes der Säugethiere etc., Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Anat. Abt., 1906, Suppl.-Bd., konnte an dieser Stelle nicht mehr eingegangen werden.

Hält man diese beiden Thatsachen neben einander und berücksichtigt gleichzeitig die absolute Constanz des Chordaverlaufes zum nonmammalen Kiefergelenk, so wird man aus dem scheinbaren Wechsel bei Säugethieren schliessen müssen, dass einerseits das nonmammale und mammale Kiefergelenk nicht homolog sein können, dass ferner der Theil des schalleitenden Apparates der Säuger, unter welchem der Nerv hindurchzieht, den Nichtsäugern als solcher fehlen muss. Forscht man bei Säugern nach dem Verbleib des Kiefergelenkes der Nichtsäuger, so wird man durch die Chorda tympani mit aller Bestimmtheit auf die Hammer-Ambossverbindung verwiesen.

Bildet der Chordaverlauf auch nur eine Instanz, so fällt er doch für die Lösung der berührten Frage ausserordentlich ins Gewicht und gewinnt in Verbindung mit anderen Argumenten aus der Vergleichung noch an Bedeutung, wie kurz erläutert werden soll.

Zum Verständniss der Nichthomologie des Kiefergelenkes der Säuger und Nichtsäuger müssen drei in der Phylogenese sich vollziehende Vorgänge bei Säugern angenommen und mit Argumenten belegt werden: eine erhebliche Reduction und Dorsalwanderung des ehemaligen Kiefergelenkes, eine Gliederung des nonmammalen Unterkiefers und die Bildung eines neuen Kiefergelenkes vor dem alten, zwischen anderen Componenten.

DRÜNER und nach ihm FUCHS haben grosses Gewicht darauf gelegt, dass die topographische Lage des Hammer-Ambossgelenkes an der Dorsalspitze der ersten Schlundtasche mit derjenigen des Quadrato-Articulargelenkes der Nichtsäuger nicht übereinstimme. M. FÜRBRINGER hat diesen Einwand schon als nicht stichhaltig bezeichnet, da „ein Zurückbleiben der ursprünglich ansehnlich angelegten Componenten (Hammer und Amboss) gegenüber ihrer Umgebung ontogenetisch direct zu demonstrieren und auch mit dem Verhalten der hierbei in Betracht kommenden Weichtheile (Ligamente, Musculus tensor tympani, rückläufiger Bogen der Chorda tympani) in bestem Einklang stehe“. Nach vorstehenden Beobachtungen demonstirt der Bogen der Chorda tympani speciell auch den Grad und die Richtung der Dorsalwanderung. Durch den Nachweis der Paukeninnervation fällt ein weiteres Licht auf die nunmehrige Lage des Quadrato-Articulargelenkes, welches durch eine erhebliche dorsale Verschiebung in das Paukengebiet gelangen musste. Die gleichzeitige Reduction wird durch die verringerte motorische Inanspruchnahme beim Uebertritt in den Dienst des Gehörorganes verständlich. Für eine Lageänderung des Gelenkes finden sich aber auch bei Nichtsäugern Parallelen genug. So scheint sich auch die nach DRÜNER bei Selachiern, Amphibien und Reptilien constante Lage des Kiefergelenkes ventral vom dorsalen Theil der ersten Schlundspalte bei den ausgebildeten Formen nicht immer zu erhalten, wie wir aus der wechselnden Orientirung des Kiefergelenkes zur Pauke und den hierdurch beeinflussten Variationen des Chordaverlaufes ersahen. Auch bei Nichtsäugern finden also wohl geringere Verschiebungen des Kiefergelenkes statt, die kaum alle nur auf Kosten der wechselnden Paukenausdehnung zu setzen sind.

Die weiteren postulirten Vorgänge sind die Gliederung des nonmammalen Unterkiefers, dessen hinterer Gelenkabschnitt (Articulare) die Hauptmasse des Hammers abgiebt, und die Bildung eines neuen Kiefergelenkes. Auch hierfür bildet der Chordaverlauf eine die Homologie der Kiefergelenke verbotende Instanz. Der Nerv liegt ebenso medial vom Processus longus des Hammers, wie vom hinteren Theil des MECKEL'schen Knorpels bei Nichtsäugern; die Aehnlichkeit geht sogar bei *Ornithorhynchus* und anderen Säugern noch weiter, indem die Chorda tympani den langen Hammerfortsatz in gleicher Weise durchbohrt, wie den mit dem hinteren Theil des MECKEL'schen Knorpels verschmolzenen Deckknochen (Articulare-

Postoperculare GAUPP), wie wir durch DORAN und GAUPP-WILSON¹⁾ wissen, und wie auch hier bei *Ornithorhynchus* bestätigt werden konnte.

Bleiben wir weiter zunächst bei der Chorda tympani. Der Nerv wurde von GAUPP, DRÜNER und mir bei vielen Amphibien und allen Reptilien, abgesehen von tiefstehenden Formen mit noch unvollständiger Knochenbildung, im hinteren Theil des Unterkiefers, zwischen MECKEL'schem Knorpel und medialem Deckknochen, nachgewiesen; ebendort auch seine Verbindung mit dem R. lingualis V. Dass der überall medial vom Knorpel ziehende Nerv und seine genannte Anastomose nun bei allen Säugern ausserhalb des Unterkieferkanals gefunden werden, wird nur verständlich unter der Voraussetzung, „dass der hintere Theil des Unterkiefers der Reptilien dem der Säuger fehlt“ (GAUPP).

In gleichem Sinne ist der Verlauf des Ramus alveolaris V zu deuten, welcher bei allen Amphibien und Sauropsiden zwischen MECKEL'schem Knorpel und äusserem Deckknochen liegt. Da dieser Trigeminasast, abgesehen vom lingualen Zweig, auch bei Säugern noch innerhalb des Unterkiefers angetroffen wird, legt er den Gedanken nahe, dass der mammale Unterkiefer nur lateralen resp. vorderen Theilen des nonmammalen Unterkiefers (Dentale) entsprechen kann.

Dazu kommen noch zahlreiche andere Momente, welche zum Theil erst neuerdings durch vergleichende Forschung aufgedeckt wurden und, in voller Uebereinstimmung mit den längst bekannten Thatsachen der Ontogenese, einer Dyshomologie das Wort reden. So wird die Verkürzung des Unterkiefers und die Lage der Articulatio squamoso-dentalis rostral und lateral vom Hammer-Ambossgelenk (Art. quadrato-articularis) nach GAUPP ferner durch den Austritt des N. auriculo-temporalis hinter dem Kiefergelenk demonstrirt, während die entsprechenden Trigeminasäste der Saurier alle vor dem Kiefergelenk nach aussen treten.

Dann förderte besonders eine Thatsache aus der vergleichenden Myologie das Verständniss. Bei Monotremen wurde zuerst durch WESTLING, dann durch SCHULMAN ein Trigeminiemuskel hinter dem Kiefergelenk festgestellt, welcher zum Unterkiefer zieht, während bei Amphibien und Reptilien alle vom Trigeninus versorgten Kiefermuskeln vor dem Kiefergelenk liegen. GAUPP, M. FÜRBRINGER und SCHULMAN haben in übereinstimmender Weise diesem Monotrememuskel positive Beweiskraft für die Nichthomologie des Unterkiefers in der Wirbelthierreihe zuerkant.

M. FÜRBRINGER hat ferner auf den abweichenden Entwicklungsgang und die Differenzen in der knöchernen Zusammensetzung des mammalen Unterkiefers gegenüber dem der Nichtsäuger besonders hingewiesen, in welchem sich u. a. hauptsächlich die Sonderung des Dentale gegenüber dem hinteren Abschnitt (Articulare-Angulare) geltend mache, Unterschiede, deren Umgehung schon vielfach versucht, aber nicht gelungen ist²⁾.

Wie wir uns die Entstehung des neuen Kiefergelenkes rostral und lateral von der Articulatio Quadrato-Articularis zu denken haben, bildete bekanntlich lange Zeit einen Angriffspunkt für Einwände, unter denen nur an denjenigen GADOW's (1901) erinnert sei. Seitdem ist uns auch dieser Vorgang mechanisch dem Verständniss näher gebracht worden. Bei M. FÜRBRINGER findet man Zwischenstufen zusammengestellt (larvaler Kauapparat der Anuren, Kieferbildung der Scariden), auf welche GEGENBAUR zuerst aufmerksam machte und welche die Gliederung des MECKEL'schen Knorpels in der Phylogenese erläutern. GAUPP hat (1905) diese vermittelnden Vorstellungen noch um eine bereichert, indem er bei Sauriern vor dem Kiefergelenk noch eine zweite Anlagerungsstelle des Unterkiefers (Complementare und Dentale) am

1) Cit. nach GAUPP, Die Nicht-Homologie des Unterkiefers in der Wirbelthierreihe. Verhandl. d. Anat. Ges. Genf, 1905.

2) Bezüglich der vielen dort berührten ontogenetischen Thatsachen, welche in die Kiefergelenkfrage hineinspielen, muss auf das Original verwiesen werden.

Schädel nachwies und zugleich an einem Schema zeigte, dass bei der Annahme eines streptotylen, d. h. eines am Schädel beweglichen Quadratum sehr wohl eine gleichzeitige Function zweier vor einander gelegenen Gelenke zu denken sei, welche GADOW u. A. bekanntlich aus physiologischen Gründen für unmöglich erklärt hatten.

Endlich sei noch kurz der Ableitung des Stapes der Säuger, der Columella der Amphibien und Reptilien, vom Hyomandibulare der Fische gedacht. Auch in diese Frage soll nicht tiefer eingedrungen, sondern nur auf einige neue Argumente aufmerksam gemacht werden, welche die neurologische Durchforschung dieser Gegend an die Hand giebt. Für den Nachweis des oben genannten phylogenetischen Zusammenhanges ist seit langer Zeit der constante Verlauf des hinteren Facialisstammes über diesen Theil des schallleitenden Apparates einbezogen worden. Ein Umstand, auf welchen jedoch weniger geachtet wurde, ist das Verhältniss des Facialis zum Hyomandibulare der Fische, welches als Ausgangspunkt dienen muss, und welches ich in einer Reihe von Textabbildungen wiederzugeben versuchte. Bei allen Selachiern, speciell denjenigen mit hyostylem Kieferbogen, kreuzt der hintere Facialisstamm die Aussenfläche des Hyomandibulare von vorn nach hinten. Die Innenseite der Knorpelspanne wird aber ebenso regelmässig vom Pharyngeus dorsalis IX. gekreuzt; das Hyomandibulare liegt also stets zwischen beiden Nerven. Bei *Polypterus* erscheint der Facialis durch die feste Verlöthung der Aussenfläche des Hyomandibulare mit Deckknochen von seiner gewöhnlichen Traversirung des Skelettheiles nach hinten abgelenkt, kreuzt aber immerhin noch dessen Opercularfortsatz; der Glossopharyngeusast liegt an seiner Innenseite. Dass auch bei *Ceratodus* partielle Kreuzungen des kleinen Hyomandibulare durch den Facialis vorkommen können, hat RIDWOOD gezeigt. Die von M. FÜRBRINGER gegen die Homologisirung dieses Knorpels mit dem Hyomandibulare angeführte Gliederung desselben scheint mir kein Hinderniss zu sein, man könnte sogar eine Zerlegung als greifbares Symptom für den Vorgang der Rückbildung ansehen.

Dem Verhalten des Facialis zu den verschiedenen suspensorio-stapedialen Brücken bei Urodelen wurde von GAUPP besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Jedenfalls kann nur dieses Band in Verbindung mit der Columella für eine Homologisirung mit der Hyomandibel in Betracht kommen, nicht die zuweilen oberhalb befindliche zweite, knöcherne Brücke. Die Facialisäste kreuzen zwar nicht die kurze Columella selbst, wohl aber dieses Band, welches nicht immer deutlich ausgesprochen ist, dorsal. Unter der Columella trifft man charakteristischer Weise wieder den Pharyngeus dorsalis IX. Berücksichtigt man also die unter dem Einfluss des Functionswechsels und der Reduction erfolgte Richtungsänderung von einer dorso-ventralen in eine medio-laterale, so liegt die Columella und ihr Bandapparat ebenso zwischen Facialisstamm und Pharyngeus dorsalis IX., wie die Hyomandibula der Fische.

Bei Anuren, allen Reptilien, Vögeln und Säugethieren ist die Columella, resp. der Stapes an gleicher Stelle zwischen den beiden genannten Nerven anzutreffen.

Diese Zusammenstellung ergibt also, dass das Hyomandibulare der Fische, die Columella und der Bandapparat der Urodelen, die Columella der Sauropsiden und der Stapes der Säugethiere constant zwischen Facialisstamm aussen, resp. dorsal und Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus (Nervus tympanicus) innen resp. ventral gelegen ist. Dieses neurologisch-topographische Merkmal scheint geeignet, die Ableitung des Säugerstapes vom dorsalen Theil des zweiten Visceralbogens zu stützen.

Verzeichniss der citirten Arbeiten.

- ARNOLD, F., Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. II, 2, Freiburg 1851. (HIRZEL, LONGET, BISCHOFF, cit. nach ARNOLD.)
- BALFOUR, F. M., On the development of elasmobranch fishes. Journ. of Anat. and Phys., Vol. X, 1876, u. Vol. XI, 1877.
- BEAUREGARD, H., Encéphale et nerfs crâniens du *Ceratodus Forsteri*. Journ. de l'Anat. et de la Phys., Paris 1881.
- VAN BEMMELEN, J. F., Der Schädelbau der Monotremen. SEMON, Zool. Forschungsreisen, Bd. III. Jen. Denkschr., Bd. VI, 1901.
- BENDER, O., Ein einfacher Beleuchtungsapparat für Lupenpräparation und Mikroskopie. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. XXIII, 1906.
- , Die Homologie des Spritzloches der Selachier, der Paukenhöhlen der Amphibien, Sauropsiden und Säugethiere auf Grund ihrer Innervation. Verhandl. d. Anatom. Gesellschaft, Bd. XXI, 1907.
- VAN BENEDEN, E., Recherches sur l'oreille moyenne des Crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx. Arch. de Biol. (VAN BENEDEN et VAN BAMBEKE), Paris 1882.
- BENDZ, H., Bidrag til den sammenlignende Anatomie af nervus Glossopharyngeus, Vagus, Accessorius Willisii og Hypoglossus, Kjöbenhavn 1843.
- BIDDER, E. R., Neurologische Beobachtungen, Dorpat 1836.
- BOCK, O. E., Handbuch der Anatomie des Menschen, Leipzig 1838.
- BONNSDORFF, E. J., Anatomisk Beskrifning af Cerebralnervene hos Fåret. Act. Soc. Fennicae, Vol. II, Helsingforsiae 1847.
- BORN, G., Ueber die Nasenhöhlen und den Thränen-Nasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. II, 1876.
- BOULENGER, G. A., Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum, London 1889.
- BRIDGE, T. W., On the Morphology of the Skull in the paraguayan *Lepidosiren* and in other Dipnoids. Transact. Zool. Soc., Vol. XIV, London 1898.
- CLOQUET, H., Traité d'Anatomie descriptive, 1834.
- CLOQUET, J., Anatomie de l'homme, T. III, Bruxelles 1830.
- COGHILL, G. E., Cranial nerves of *Triton*. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. XVI, 4, 1906.
- CORDS, E., Beiträge zur Lehre vom Kopfnervensystem der Vögel. Referat in SCHWALBE's Jahresbericht, N. F. Bd. X, 1904, 3. Abth.
- CRUVEILHIER, S., Traité d'Anatomie descriptive, T. IV, Paris 1852.
- DENKER, A., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Gehörorgan der Säugethiere, Leipzig 1899.
- , Zur Anatomie des Gehörorganes der Monotremata. SEMON, Zool. Forschungsreisen, Bd. III, 2, 1901.
- DIXON, A. F., The sensory distribution of the facial nerve in the man. Journ. of Anatomy, Vol. XXIII, 1899.
- DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel, Bd. VI.
- DRÜNEB, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmusculatur der Urodelen. I. u. II. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie, Bd. XV, 1902; Bd. XIX, 1904.
- , Ueber die Musculatur des Visceralskeletes der Urodelen. Anat. Anz., Bd. XXIII, 1903.
- , Ueber die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904.
- , Die Kiemenbögen der Wirbelthiere und ihre Abkömmlinge. Vortrag in Bericht der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M., 1906.
- DURSY, Lehrbuch der systematischen Anatomie, Lahr 1863.
- EPHRAIM, A., Ueber einen bemerkenswerthen Fall von Sequester der Nase; zugleich ein Beitrag zur Lehre von der motorischen Innervation des Gaumensegels. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol., Bd. XIII, 1903.
- ESCHWEILER, R., Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugethiere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LIII, 1899.

- FISCHER, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier, Hamburg 1852.
- , Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen, Hamburg 1864.
- FRORIEP, A., Ueber Anlagen von Sinnesorganen an Facialis, Glossopharyngeus und Vagus etc. Arch. f. Anat., 1885.
- , Ueber das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbelthieren. Anat. Anz., Bd. II, 1887.
- FUCHS, H., Bemerkungen über die Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen bei Kaninchenembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., Supplementband 1905.
- , Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen, des Squamosums und des Kiefergelenkes der Säugethiere, nebst einigen vergleichend-anatomischen Betrachtungen über Articulare, Quadratum und Gehörknöchelchen. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1906, Suppl.-Bd.
- FÜRBRINGER, K., Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden. Inaug.-Diss., Jena 1904.
- FÜRBRINGER, M., Zur Frage der Abstammung der Säugethiere. Theil I und II. Festschrift f. E. HAECKEL. Jena 1904.
- FÜRBRINGER, P., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Musculatur des Kopfskeletes der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. IX, 1875.
- GADOW, H., On the modifications of the first and second visceral arches with especial reference to the Homologies of the auditory ossicles. Philos. Transact. Roy. Soc. London, 1888.
- , The evolution of the Auditory Ossicles. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901.
- GADOW und SELENKA, in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. VI, 4, Vögel, 1891.
- GAUPE, E., Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhldrüsen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb., Bd. XIV, 1888.
- , Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Morphol. Arbeiten, Bd. II, 1893.
- , Anatomie des Frosches, 2. Aufl., Braunschweig 1897.
- , Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbelthieren. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (MERKEL-BONNET), Bd. VIII, 1898.
- , Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbelthierschädel. Ebenda, Bd. X, 1900.
- , Die Nicht-Homologie des Unterkiefers in der Wirbelthierreihe. Anat. Anz., Verhandl. zu Genf, 1905.
- , Die Entwicklung des Kopfskeletes. Handb. d. vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere, herausg. von O. HERTWIG, Lief. 23, 1905.
- GEGENBAUR, C., Ueber die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels. Jen. Zeitschr., Bd. VI, 1871.
- , Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Heft 3, 1872, Das Kopfskelet der Selachier.
- , Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes. Morphol. Jahrb., Bd. XIII, 1887.
- , Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 6. Aufl., Leipzig 1895.
- , Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1898.
- GRAY, H., Anatomy descriptive and surgical. London 1866.
- GÜNTHER, Catalogue of the Physostomi etc. in the British Museum. London 1870.
- , *Ceratodus Forsteri*. Philos. Transact., 1871.
- HASSE, C., Das knöcherne Labyrinth der Frösche. Anat. Studien, Bd. I, 1873.
- , Das Gehörorgan der Schildkröten. Ebenda.
- , Das Gehörorgan der Crocodile nebst weiteren vergleichend-anatomischen Bemerkungen über das mittlere Ohr der Wirbelthiere und dessen Adnexa. Ebenda.
- , Zur Morphologie des Labyrinthes der Vögel. Ebenda.
- HENLE, J., Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen, II, Braunschweig 1876.
- HOFFMANN, C. K., Abtheilung Reptilien in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. VI, Leipzig-Heidelberg 1879—1890.
- , Ueber die Beziehung der ersten Kiementasche zu der Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXIII, 1884.
- HUXLEY, TH., On the representatives of the Malleus and the Incus of the Mammalia in the other Vertebrata. Proc. Zool. Soc. London, 1869.
- , Anatomy of Vertebrate Animals, 1871.
- , On the Structure of the Skull and of the Heart of *Menobranchius lateralis*. Proc. Zool. Soc. London, 1874.
- , Contributions to Morphology. On *Ceratodus Forsteri* with Observations on the Classification of Fishes. Proc. Zool. Soc. London, 1876.
- JACKSON and CLARKE, The brain and cranial nerves of *Echinorhinus spinosus* etc. Journ. Anat. and Physiol., Vol. X, London 1876.
- VAN KAMPEN, P. N., Die Tympanalgegend des Säugethierschädels. Morphol. Jahrb., Bd. XXXIV, 1905.

- KILLIAN, G., Die Ohrmuskeln des Crocodiles nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des Musculus stapedius und des Stapes. Jen. Zeitschr. Bd. XXIV, 1890.
- KINGSLEY, S., The Ossicula auditus. Tufts College Studies, No. 6, 1900.
- KRAUSE, Handbuch der Anatomie des Menschen, Leipzig 1905.
- LEWIS, F. T., The mixed cerebral nerves in Mammals. Journ. comparat. Neurol., Vol. XII, 3, 1906.
- MARSHALL, A. M., On the head cavities and associated nerves of elasmobranchs. Quart. Journ. micr. Science, Vol. XXI, 1881.
- and SPENCER, Observations of the cranial nerves of *Scyllium*. Quart. Journ. micr. Science, London 1881.
- MECKEL, Handbuch der menschlichen Anatomie, Halle 1817.
- NUSSBAUM, M., Nerv und Muskel. Verhandl. d. Anat. Gesellsch., 1894.
- OSAWA, G., Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LI, 1898.
- , Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. Mittheil. d. med. Facultät Kais. jap. Universität zu Tokio, Vol. V, 1902.
- OWEN, B., On the Anatomy of Vertebrates, Vol. I, Fishes and Reptiles, London 1866.
- PINKUS, F., Die Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Morphol. Arbeit., Bd. IV, 1894.
- PLATNER, F., Bemerkungen über das Quadratbein und die Paukenhöhle der Vögel, Dresden und Leipzig, G. Fleischer.
- POIRIER, P. T. et CHARPY, A., Traité d'Anatomie humaine, III, 2. Aufl., Paris 1901.
- POLLARD, H. B., On the Anatomy and phylogenetic Position of *Polypterus*. Zool. Jahrb., Anatom. Abth., Bd. V, 1892.
- , The Suspension of the Jaws in Fish. Anat. Anz., Bd. X, 1895.
- RABL, K., Ueber das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anz., Bd. II, 1887.
- RAUBER, A., Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 5. Aufl., Leipzig 1898.
- REICHELT, C., Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugethieren. MÜLLER'S Arch. f. Anat. und Physiol., 1837.
- RÉTHI, Motilitätsneurosen des weichen Gaumens, Wien 1893.
- RETZIUS, G., Das Gehörorgan der Wirbelthiere, Bd. II, Stockholm 1884.
- RIDEWOOD, W. G., On the Hyoid Arch of *Ceratodus*. Proc. Zool. Soc. London, 1894.
- RÜDINGER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Ohrtrumpete. München 1870.
- RUGE, G., Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren. Festschr. für C. GEGENBAUR, Bd. III, 1896.
- SCHAUINSLAND, Beiträge zur Biologie und Entwicklung der *Hatteria* nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden. Anat. Anz., 1899.
- , Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. (Skeletsystem, schalleitender Apparat, Hirnnerven.) Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LVII, 1900.
- , Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbelthiere (*Sphenodon*). Zoologica, Bd. XVI, Stuttgart 1903.
- SCHULMAN, HJ., Vergleichende Untersuchungen über die Trigemini-musculatur der Monotremen, sowie die dabei in Betracht kommenden Nerven und Knochen. SEMON, Zool. Forschungsreisen, Bd. III, 2. Theil, Jena 1906.
- SCHWALBE, G., Lehrbuch der Neurologie, Erlangen 1881.
- SEMON, R., Normen tafeln zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus Forsteri*, 1901.
- SEWERTZOFF, Zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus Forsteri*, Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.
- SEYDEL, O., Ueber Entwicklungsvorgänge in der Nasenhöhle und am Mundhöhlendach von *Echidna* nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorganes und des Gaumens der Wirbelthiere. SEMON, Zoolog. Forschungsreisen, Bd. III, 1899.
- SIEBENROCK, F., Das Skelet von *Uroplates fimbriatus*. SCHNEIDER'S Annalen des k. k. naturhist. Hofmuseums, Bd. VIII, Wien 1893.
- SPEMANN, H., Ueber die erste Entwicklung der Tuba Eustachii und des Kopfskeletes von *Rana temporaria*. Zool. Jahrb., Bd. XI, 1898.
- STANNIUS, Das peripherische Nervensystem der Fische, Rostock 1849.
- STRONG, O. S., The cranial nerves of Amphibia. Journ. of Morphol., Vol. X, 1895.
- TESTUT, L., Traité d'Anatomie humaine, T. VI, 3. Aufl., Paris 1897.
- TIEDEMANN, F., Zoologie. 3 Bände. Anatomie und Naturgeschichte der Vögel cit. nach GAUPP.
- TIESING, R., Ein Beitrag zur Kenntniss der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. Jenaische Zeitschr., Bd. XXX, 1896.
- TRAQUAIR, R. H., On the cranial Osteology of *Polypterus*. Journ. of Anat., Vol. V, 1871.
- VALENTIN, in SÖMMERING'S Hirn- und Nervenlehre, Leipzig 1841.
- VERSLUYS, J., Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhyngocephalia. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anatomie, Bd. XII, 1898.

- VERSLUYS, J., Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. Ebenda, Bd. XIX, 1903.
- VETTER, B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermusculatur der Fische. Jenaische Zeitschr., Bd. VIII, 1874.
- VOGT, C., Beiträge zur Neurologie der Reptilien. Neue Denkschriften der Allgem. schweizer. Gesellsch. etc., Bd. IV, Neuchâtel 1848.
- WEBER, M., Die Säugethiere. Jena 1906.
- WEIGNER, K., Ueber den Verlauf des Nervus intermedius. Anat. Hefte (MERKEL-BONNET) Heft 89, 1905.
- WESTLING, CH., Anatomische Untersuchungen über *Echidna*. Bihang til K. Svenska Vet. Acad. Handlingar, Bd. XV, 4, Stockholm 1889.
- VAN WIJHE, J. K., Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. K. Akad. d. Wiss. in Amsterdam, 1882.
- , Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Niederländ. Arch. f. Zool., Bd. V, 1882.
- ZUCKERKANDL, E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ohrtrompete. Arch. f. Ohrenheilkunde, Bd. XXIII, 1870.
-

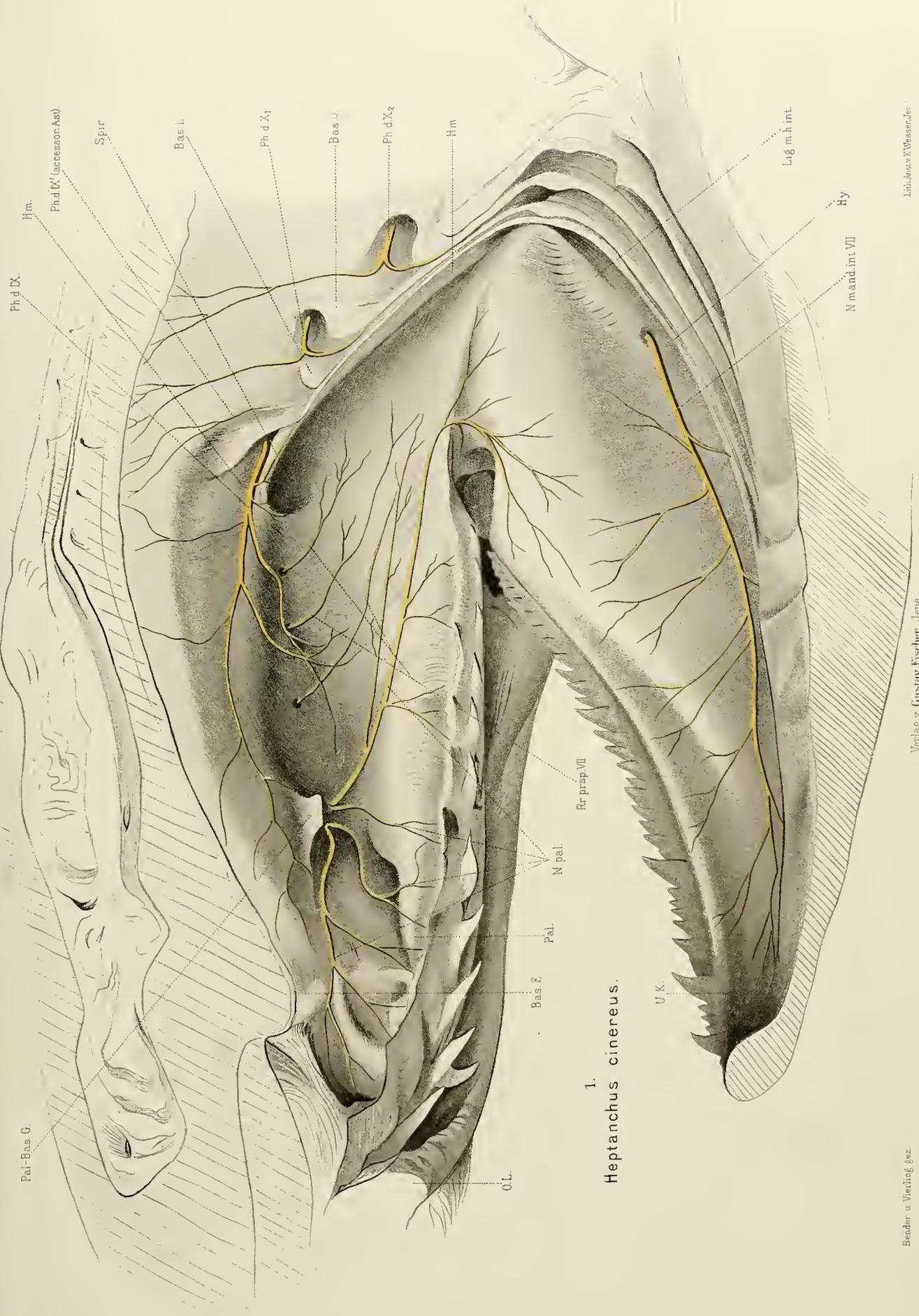
Figurenerklärung der Tafeln XIX—XXVII.

In der Nummerirung der Tafeln und Textfiguren sind im Text einige Fehler untergelaufen. Um jeden Irrthum auszuschliessen, sind auf allen Tafeln die Speciesnamen neben der Figurenzahl vermerkt.

Tafel XIX.

Fig. 1. *Heptanchus cinereus*. Sagittalschnitt. Rechte Kopfhälfte von innen. Vergr. 2 : 1. Die Schleimhaut ist durchsichtig gedacht.

Pal. Palatoquadrat. *OL.* Oberlippe. *UK.* Unterkiefer. *Pal. Bas. G.* Palato-Basalgelenk. *Bas. E.* Basalecke. *Hm.* Hyomandibulare. *Hy.* Hyoid. *Bas.* Basale I.—III. *lig. m. h. int.* Ligamentum mandibulo-hyoideum internum. *N. pal.* Nervus palatinus. *N. mand. int. VII.* Nervus mandibularis internus des Facialis. *Rr. prsp.* Rami praespiraculares. *Ph. d. IX, X₁, X₂* Rami pharyngei dorsales des Glosso-pharyngeus und der Vagusäste. *Ph. d. IX¹* accessorischer Pharyngeus dorsalis IX.



1. Heptanchus cinereus.

Bender u. Vierling (ez.)

Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. bearb. K. Wessner, Jena.

Tafel XX.

Tafel XX.

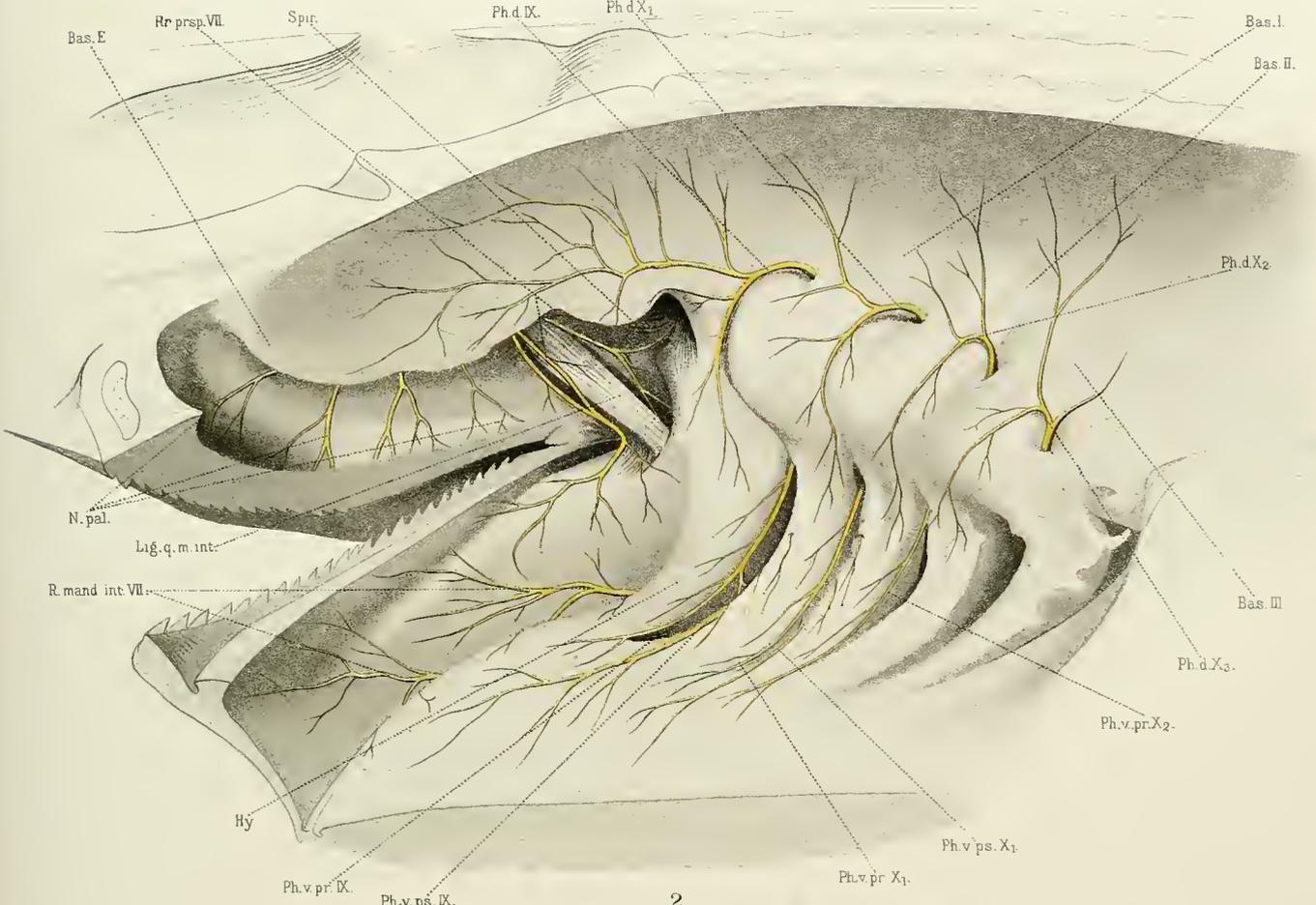
Im Text p. 350 ist Fig. 2 mit 1, p. 355 Fig. 4 mit 2 unrichtig bezeichnet.

Fig. 2. *Centrophorus granulosus*. Rechte Kopfhälfte von innen. Vergr. 2:1.

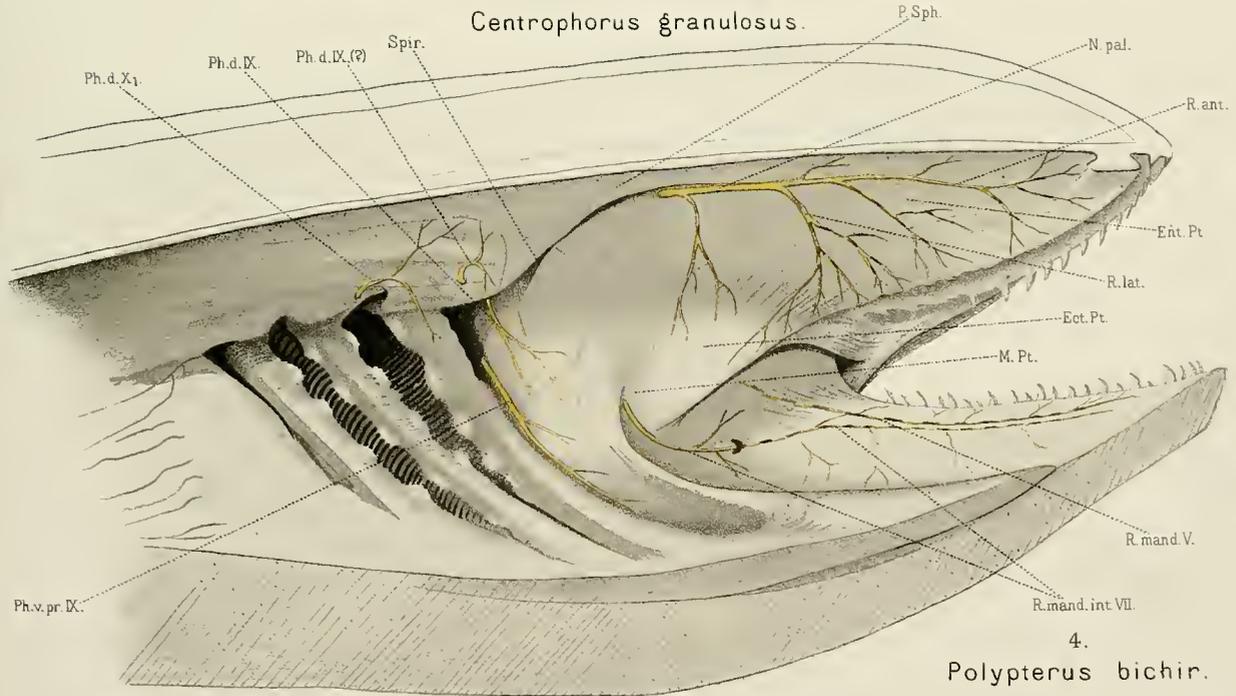
Bezeichnungen wie in Fig. 1. *Lig. q. mand. int.* Ligamentum quadrato-mandibulare internum. *Ph. v. pr. IX, X.* Pharyngeus ventralis praetrematicus des Glossopharyngeus, Vagus. *Ph. v. ps.* Pharyngeus ventralis posttrematicus. Es sind nur die Schleimhautzweige der Rami prae- und posttrematici dargestellt; die perforirenden treten aus einem kleinen Loch aus.

Fig. 4. *Polypterus bichir*. Linke Kopfhälfte von innen. Halb schematisch. Vergr. 2:1. Die Deckknochen sind durch Linien abgegrenzt, die Nerven ebenso bezeichnet, wie in den vorhergehenden Figuren.

P. Sph. Parasphenoid. *Ent. Pt., Ect. Pt., M. Pt.* Ento-, Ecto-, Metapterygoid. *R. lat., R. ant.* Ramus lateralis und anterior des Palatinus. Alle durch Deckknochen überlagerten Nervenstrecken sind punktirt (schwarz-gelb) dargestellt. Der Ramus mandibularis externus des Facialis und der MECKEL'sche Knorpel sind nicht eingetragen, um das Bild nicht zu sehr zu compliciren. Hyomandibulare nicht sichtbar; Spritzloch nur angedeutet.



2. *Centrophorus granulosus.*



4. *Polypterus bichir.*

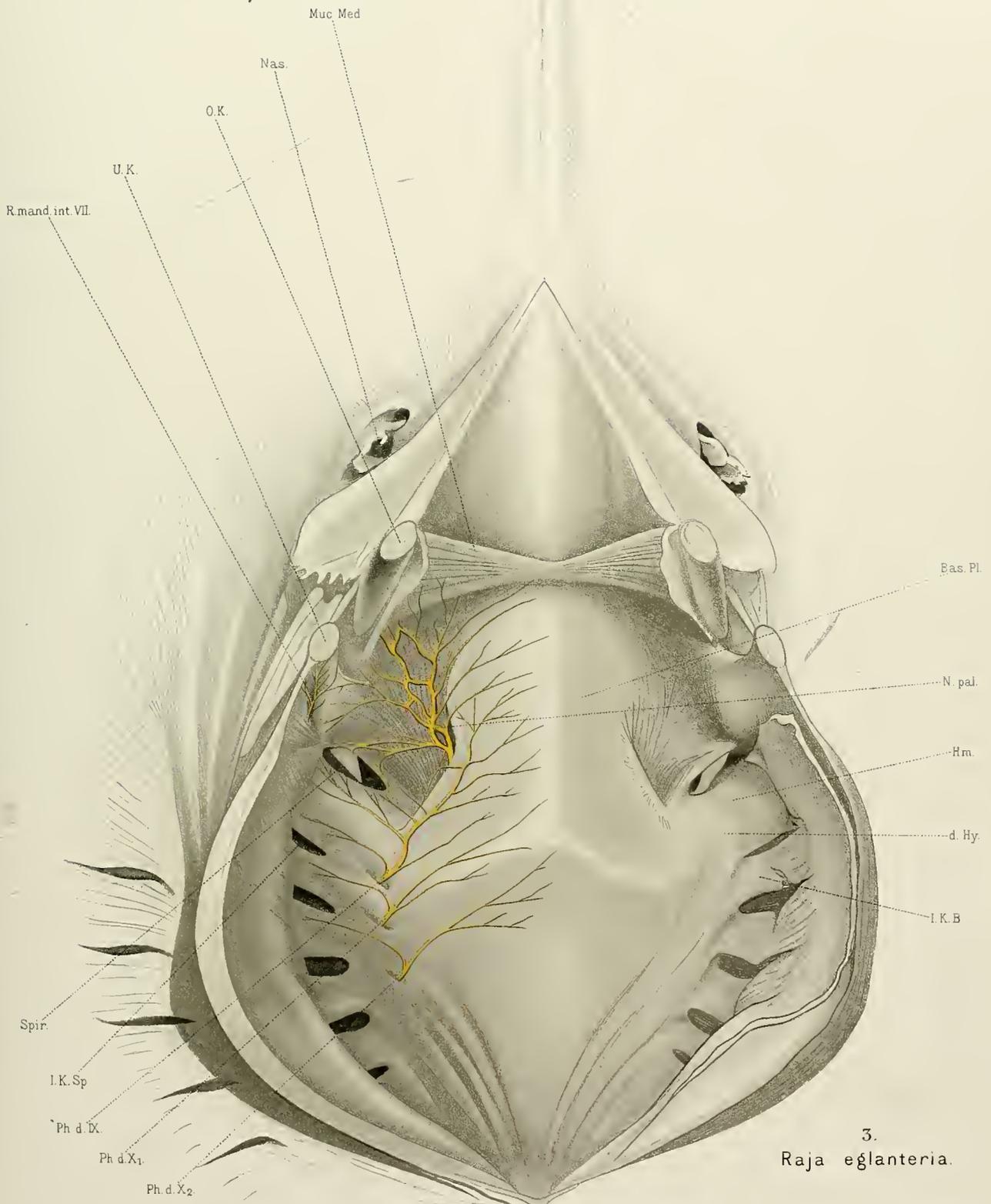
Tafel XXI.

Tafel XXI.

Im Text p. 352 ist Fig. 3 unrichtig als Fig. 1 vermerkt.

Fig. 3. *Raja eglanteria*. Ventralansicht des Rachendaches und der Kiemenhöhle. Vergr. 2:1. Ober- und Unterkiefer sowie Kiemenhöhle in der ventralen Mittellinie aufgeschnitten und stark auseinandergezogen.

Obige Bezeichnungen. *Nas.* Nares. *Bas. Pl.* Basalplatte. *Muc. med.* mediane Schnittfläche der Oberkieferschleimhaut. *d. Hy.* dorsales Hyoidende. *I. K. B.* erster Kiemenbogen. *Spir.* Spritzloch. *I. K. Sp.* erste Kiemenspalte.



3.
Raja eglanteria.

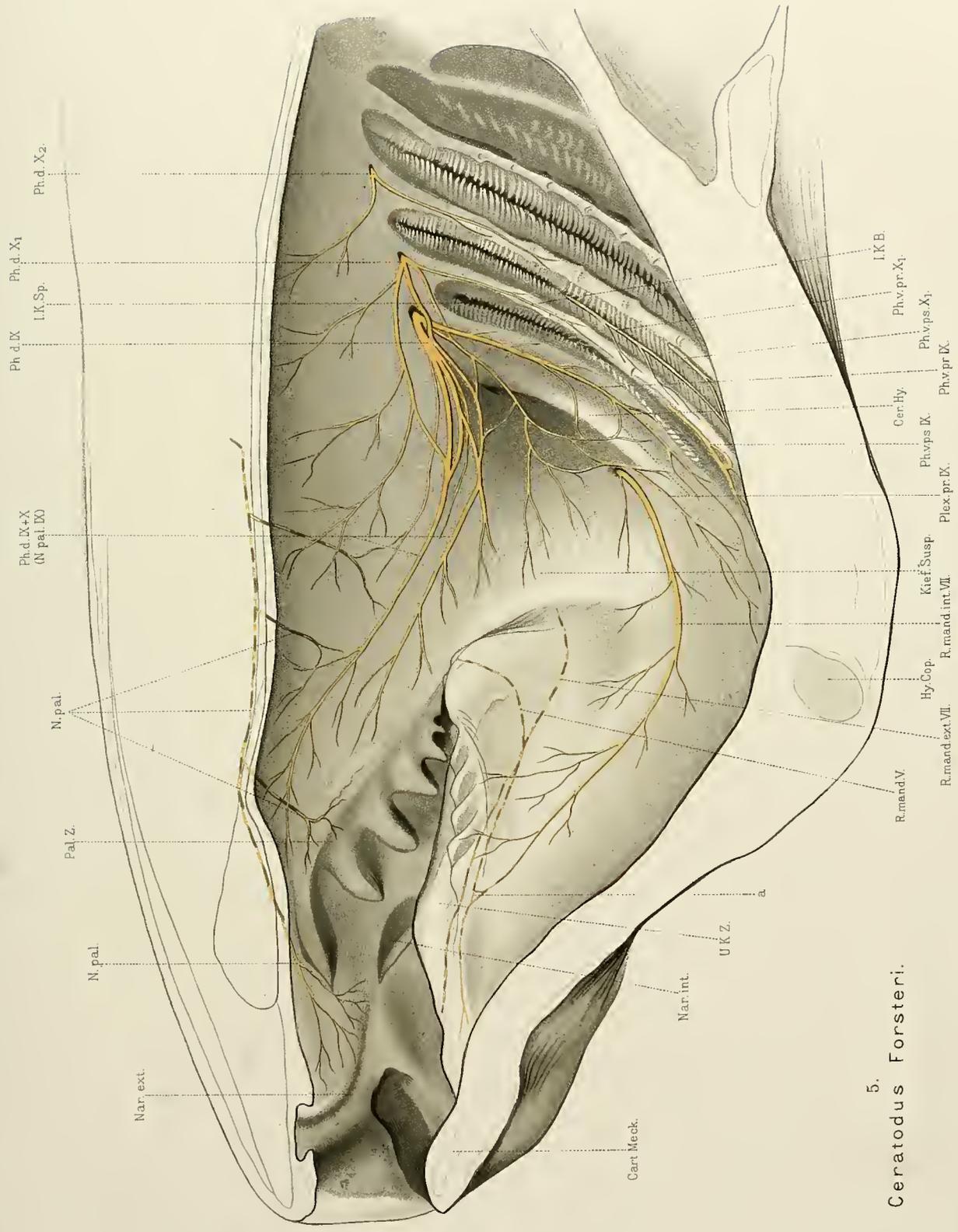
Tafel XXII.

Tafel XXII.

Im Text p. 357 ist Fig. 5 unrichtig als Fig. 1 bezeichnet.

Fig. 5. *Ceratodus forsteri*. Rechte Kopfhälfte. Innenansicht. Vergr. 2 : 1.

Pal. Z., *U. K. Z.* Palatinal- und Unterkieferzahnplatten. *Hy. Cop.* Hyoid-Copula. *Kief. Susp.* Kiefer-Suspensorium. *Cer. Hy.* Ceratohyale. R. mand. V. und R. mand. ext. VII. liegen im Unterkiefer, ersterer über, letzterer aussen vom nicht eingetragenen MECKEL'schen Knorpel; dieser nur an der Symphyse im Querschnitt sichtbar. *a* Anastomose des R. mand. int. VII. mit dem Trigemini im Unterkiefer. Der Pharyngeus ventralis praetrematicus IX. ist bis zu seiner Trennung vom Pharyngeus dorsalis sichtbar, die Pharyngei ventr. X. werden dagegen erst weiter ventral sichtbar. Sonstige Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.



5. Ceratodus Forsteri.

Tafel XXIII.

Tafel XXIII.

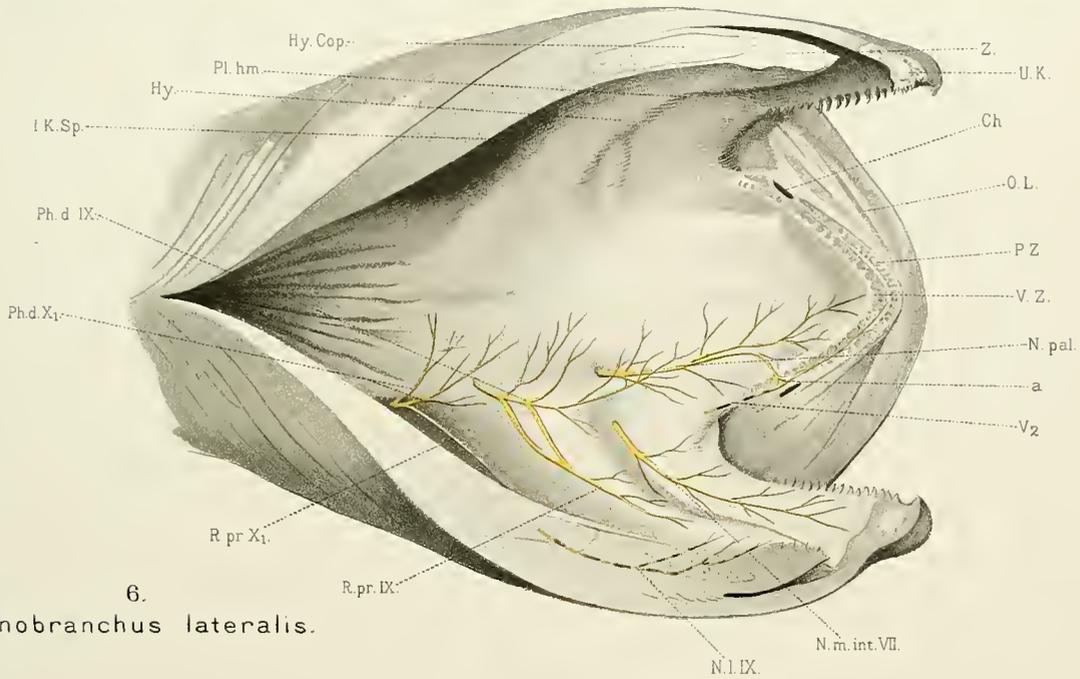
Im Text p. 368 und 371 ist diese Tafel unrichtig mit XXII angegeben.

Fig. 6. *Menobranchus lateralis*. Ventralansicht des Mundhöhlendaches und der Kiemenhöhle. Vergr. 2:1. Unterkiefer und Mundhöhle in der ventralen Mittellinie aufgeschnitten und stark auseinander gezogen.

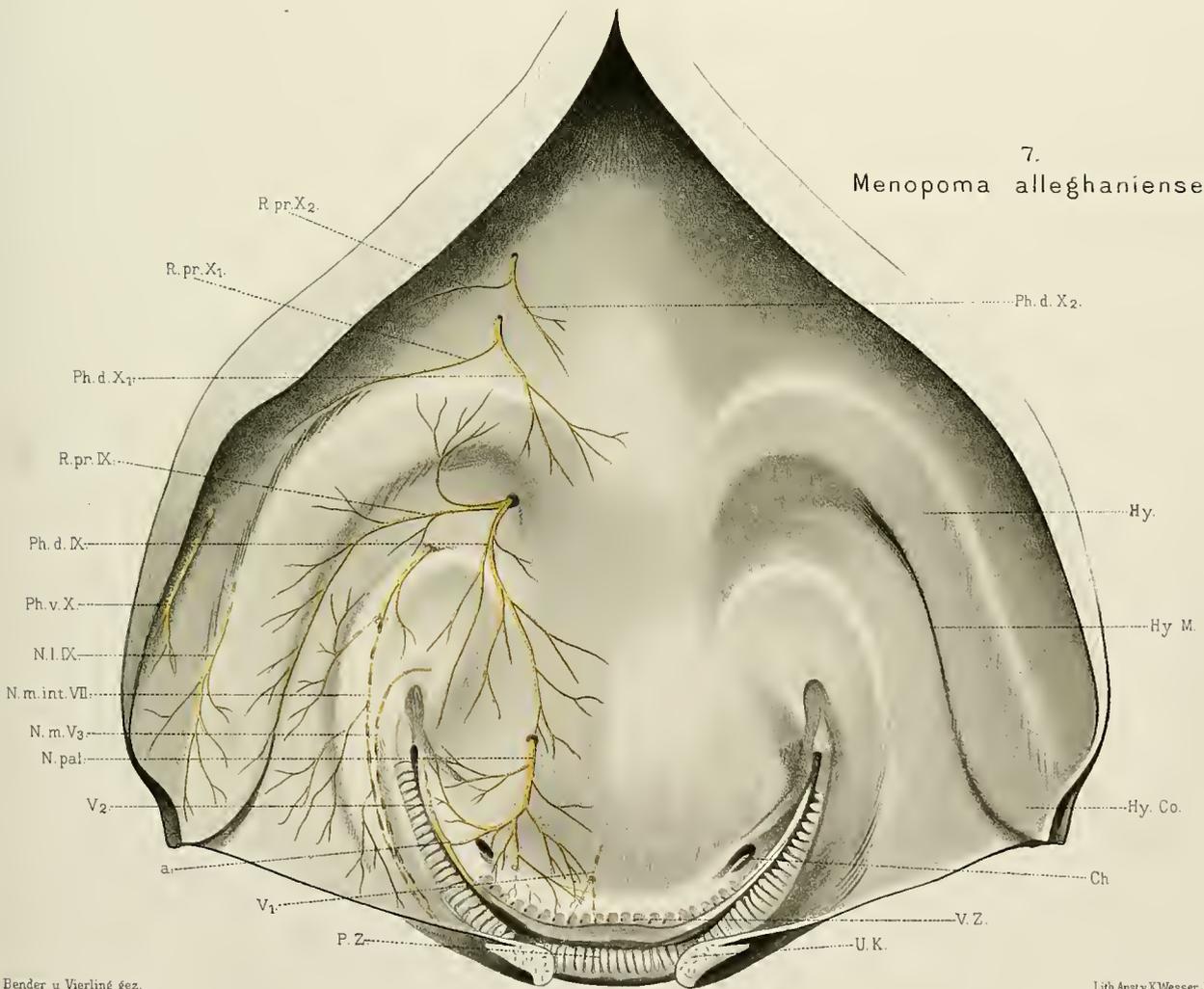
O.L. Oberlippe. *P.Z.*, *V.Z.* Palatin- und Vomerzähne. *Ch.* Choane. *U.K.* Unterkiefer. *Z.* Zunge. *Hy. Cop.* Hyoid-Copula. *Cer. Hy.* Ceratohyale. *Pl. h. m.* Plica hyomandibularis. Nur die erste Kiemenpalte ist noch sichtbar. *V₂* Ast des R. maxillaris trigemini, unterhalb der Deckknochen punktirt. *N. pal.* Nervus palatinus. *a* Anastomose mit *V₂*. *N. mand. int. VII.* Nervus mandibularis internus des Facialis. Bezeichnung der Pharyngei wie oben. Der letzte sichtbare Praetrematicus *X₁* zieht auf dem in der Tiefe gelegenen ersten Kiemenbogen abwärts. *N. l. IX.* Nervus lingualis des Glossopharyngeus, in der Musculatur punktirt.

Fig. 7. *Menopoma alleghaniense*. Ventralansicht, wie Fig. 6. Vergr. 2:1. Bezeichnungen wie oben. Nerven punktirt, soweit sie vom Deckknochen überlagert.

Ph. v. X. Pharyngeus ventralis des ersten Vagusastes.



6. *Menobranchus lateralis*.



7. *Menopoma alleghaniense*.

Tafel XXIV.

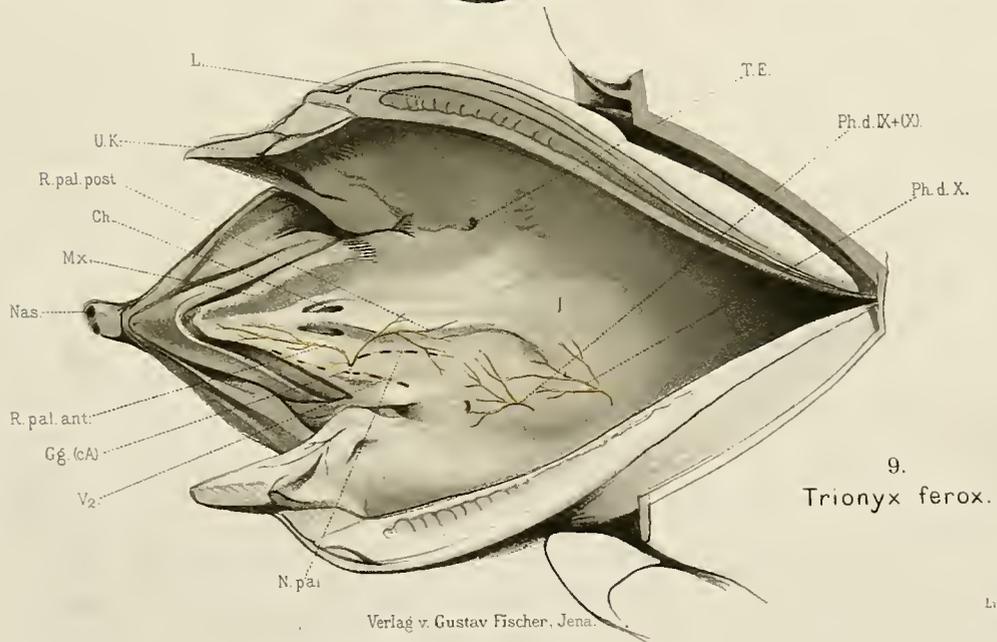
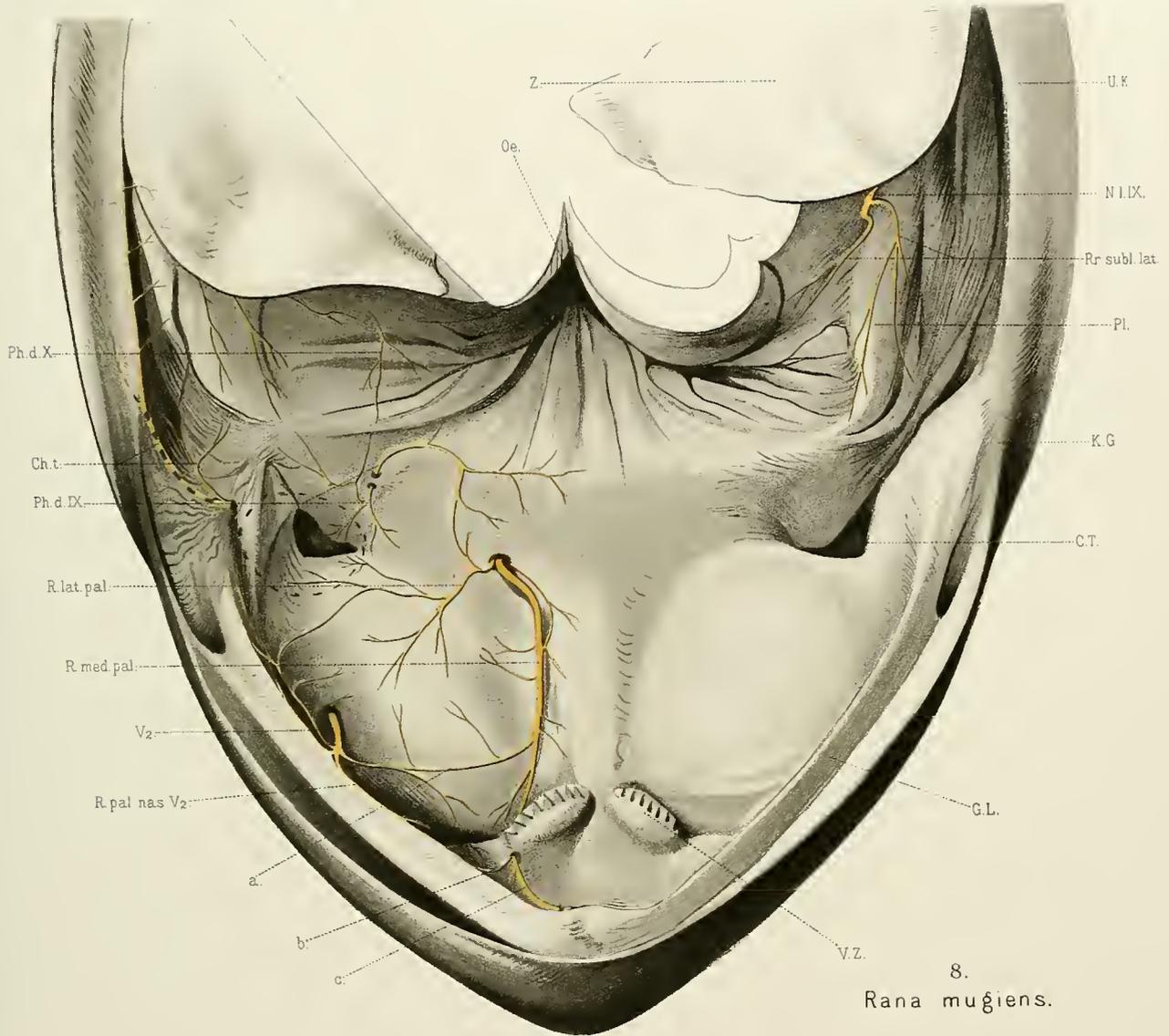
Tafel XXIV.

Fig. 8. *Rana mugiens*. Ventralansicht des Mundhöhlendaches. Vergr. 2:1. Mundboden und Zunge in der ventralen Mittellinie durchschnitten und stark bei Seite gezogen, Rachen weit aufgerissen.

Bezeichnungen wie oben. *G. L.* Gaumenleiste. *K. G.* Kiefergelenk. *C. T.* Cavum tympani; der punktirte Kreis bedeutet die ungefähre Ausdehnung desselben. *Oe.* Oesophaguseingang. *R. med. pal.*, *R. lat. pal.* Ramus medialis und lateralis palatini. *Ch. t.* Chorda tympani, ihre Endäste in der Zunge nicht sichtbar. *Pl.* Falte, durch das Cornu principale des Zungenbeines hervorgerufen. *R. subl. lat. IX.* Ramus sublingualis, vom N. lingualis IX. abgehend. *V₂* Ast des R. maxillaris V. *R. pal. nas.* Ramus palato-nasalis *V₂*. *a* Anastomose des N. palatinus mit *V₂*, *b.* mit dem R. palato-nasalis, *c.* mit *V₁*. *Ph. d. IX.* Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus, *Ph. d. X.* des Vagus.

Fig. 9. *Trionyx ferox*. Ventralansicht wie oben. Vergr. 2:1. (Im Text p. 384 unrichtig als zu Taf. XXV gehörend angegeben.)

Nas. Nares. *Ch.* Choane. *L.* Larynx. *T. E.* Ostium pharyngeum tubae. *Mx.* Maxillare. *N. pal.* Nervus palatinus. *V₂* Ramus maxillaris trigemini. *Gg. (c. A.)* Ganglion palatinum resp. caudale V.-VII.-Anastomose. *R. pal. post.* und *ant.* Ramus palatinus posterior und anterior (BOJANUS). *Ph. d. IX. (+ X.)* Pharyngeus dorsalis des Glossopharyngeus, enthält ausserdem wahrscheinlich Vagusfasern.



Tafel XXV.

Tafel XXV.

Fig. 10. *Hatteria punctata*. Ventralansicht wie oben. Vergr. $1\frac{1}{2}$:1.

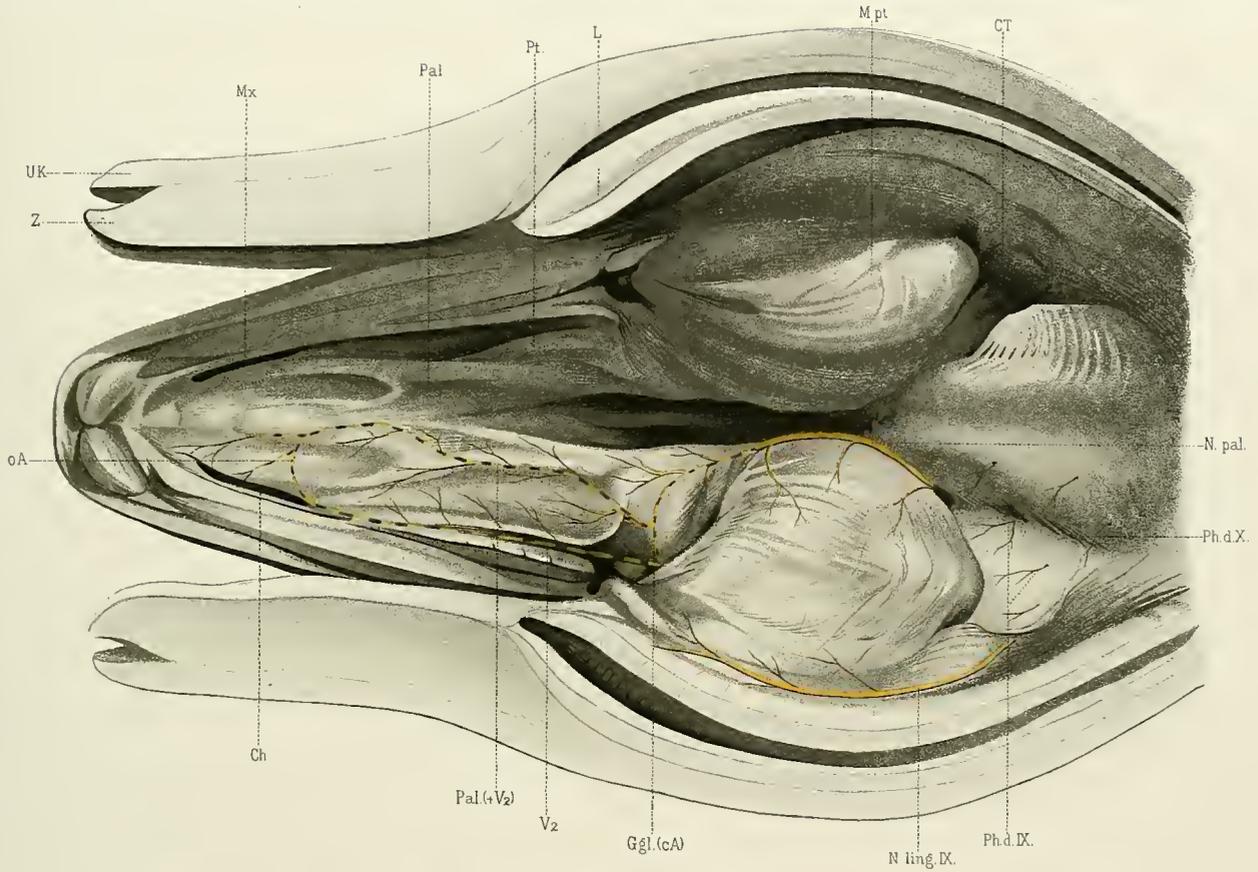
Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Tafeln. *Pt.* Pterygoid. *Pal.* Palatinum. *M. pt.* Musculus pterygoideus. *C. T.* Cavum tympani. *Ggl. (c. A.)* Ganglion palatinum resp. caudale V.-VII.-Anastomose. *o. A.* orale V.-VII.-Anastomose. *N. pal. (+ V₂)* die mit Trigeminafasern untermischte Strecke des Nervus palatinus. Der Plexus tympanicus ist nicht sichtbar.

Fig. 11. *Gecko verticillatus*. Ventralansicht. Vergr. 2:1.

Bezeichnungen wie oben. *V₁* Ast des Ramus ophthalmicus trigemini.

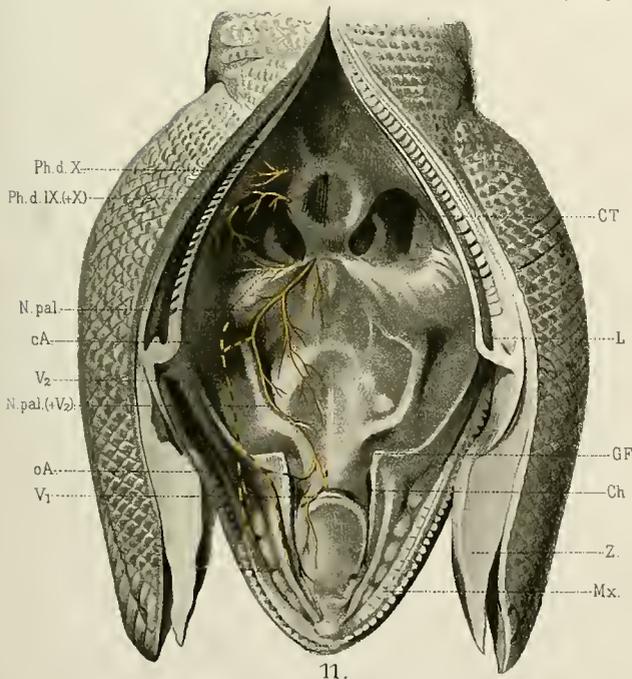
Fig. 12. *Uroplates fimbriatus*. Ventralansicht. Vergr. 2:1.

G. F. Gaumenfortsatz.



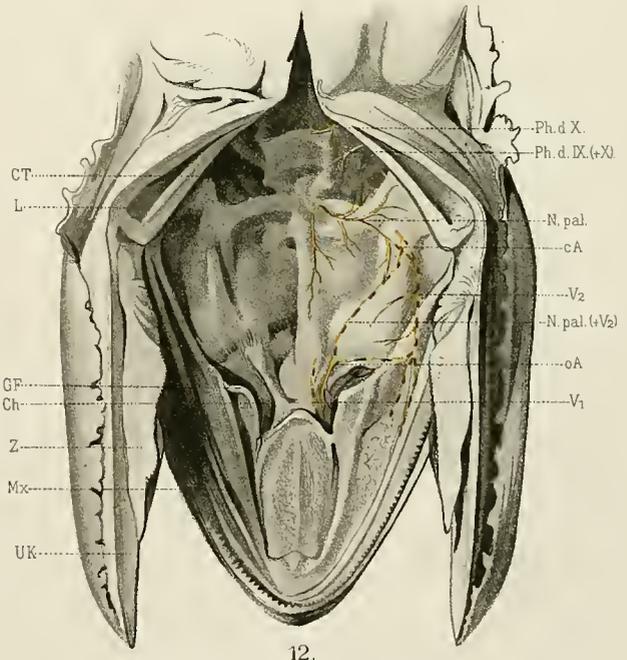
10.

Hatteria punctata.



11.

Gecko verticillatus.



12.

Uroplates fimbriatus.

Tafel XXVI.

Tafel XXVI.

Fig. 13. *Alligator sclerops*. Ventralansicht der hinteren Gegend des Mundhöhlendaches. Vergr. 1:1.

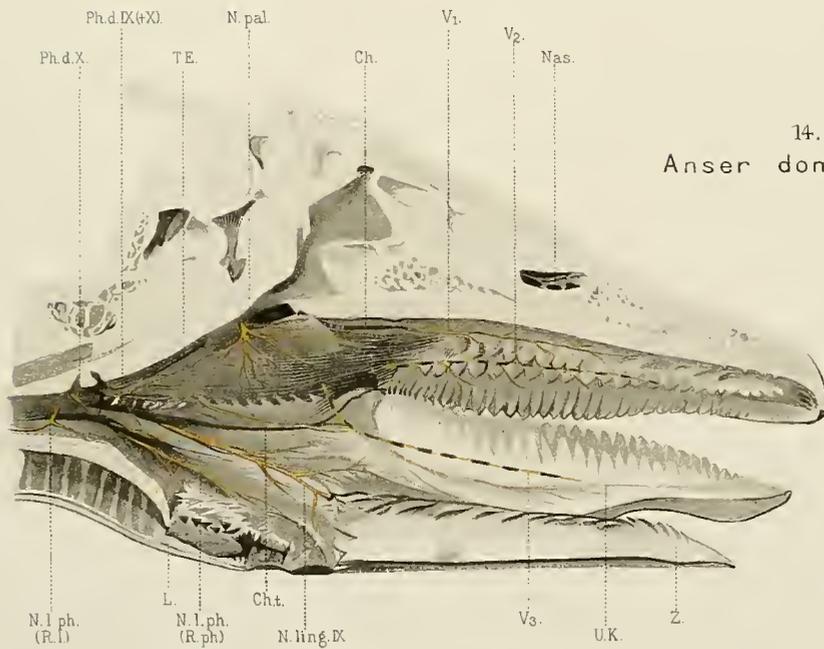
S. T. Sinus tubae. *V. p.* Velum palatinum. Sonst sind wiederum die gleichen Bezeichnungen angewendet.

Fig. 14. *Anser domesticus*. Linke Kopfhälfte von innen. Vergr. 1:1.

Dieselben Bezeichnungen sind verwendet; ausserdem *Ch. t.* Chorda tympani. *V₃* Unterkieferast des Trigeminus. *N. l. ph. (R. ph.)* Ramus pharyngeus des Nervus laryngo-pharyngeus. *N. l. ph. (R. l.)* Ramus laryngeus desselben. *V₁* Ramus internus s. ethmoidalis aus dem Ramus ophthalmicus trigemini.



13.
Alligator sclerops.



14.
Anser domesticus.

Tafel XXVII.

Tafel XXVII.

Fig. 15. *Ornithorhynchus paradoxus*. Ventralansicht. Vergr. $1\frac{1}{2} : 1$. Das Gaumensegel ist in der Mittellinie bis zum harten Gaumen durchschnitten, um die Lage des Ostium pharyngeum tubae und die dort endigenden Schleimhautnerven zu zeigen.

O. Z. Oberkieferzahnplatte. *h. G.* harter Gaumen (Maxillare). × Schnitttrand des Velum palatinum. *R. lar. sup. X.* Ramus laryngeus superior des Vagus. *R. l. ph. IX. + X.* Ramus laryngo-pharyngeus. Sonst bekannte Bezeichnungen.

Fig. 16. *Echidna hystrix*. Ventralansicht. Vergr. $1\frac{1}{2} : 1$. Das Velum palatinum ist durchgeschnitten.

× Schnitttrand desselben. Bezeichnungen wie in Fig. 15. Die Trigeminasäste zur Gaumenschleimhaut (V_2) sind nur angedeutet. Die Pharyngei dorsales IX. + X. bilden zum Theil einen Plexus pharyngeus.

Fig. 17. *Petrogale xanthopus*. Linke Rachenhälfte von innen. Vergr. 1 : 1.

P. s. m. Petrosus superficialis major im Canalis Vidianus, deshalb punktirt; desgleichen V_2 zum Theil. *Ggl.* Ganglion sphenopalatinum. *Rr. nas.* Rami nasales posteriores (nur angedeutet). *I. f.* Isthmus faucium. *Oe.* Oesophagus. Uebrige Bezeichnungen wie oben.
