

UEBER DIE
NASENHÖHLE UND DAS JACOBSON'SCHE ORGAN
DER
LAND- UND SUMPFSCHILDKRÖTEN

EINE VERGLEICHEND-ANATOMISCHE UNTERSUCHUNG

VON

DR. MED. O. SEYDEL

LECTOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT AMSTERDAM.

MIT 38 FIGUREN IM TEXT.

Als ich im Jahre 1890 auf dem Heidelberger anatomischen Institute unter der Leitung unseres hochverehrten Jubilars meine ersten selbstständigen, wissenschaftlichen Untersuchungen anstellte, wurde ich durch Herrn Geheimrath GEGENBAUR auch auf das JACOBSON'sche Organ hingewiesen. In den verflossenen Jahren habe ich, jener Anregung folgend, die Arbeiten über dieses Organ langsam aber stetig fortgeführt. Ein Resultat dieser Bestrebungen war der Aufsatz über die Nasenhöhle der Amphibien.

Die Verfolgung der Fragen, auf welche ich damals gelegentlich der Arbeiten über das Geruchsorgan der Säugethiere hingewiesen wurde, nöthigte mich, bis auf möglichst primitive Verhältnisse zurück zu gehen, in denen sich das JACOBSON'sche Organ erhalten hat. Solchen glaube ich bei bestimmten Perennibranchiaten begegnet zu sein; jedenfalls können die Zustände, in denen das Organ bei den Amphibien auftritt, eine feste Grundlage abgeben, auf der sich eine Vergleichung mit den Formzuständen desselben bei den höheren Wirbelthieren durchführen lässt. Wenn ich im Folgenden die Nasenhöhle der Chelonier einer ernenten Untersuchung unterziehe, um sie dann mit dem Geruchsorgan der Amphibien in Vergleichung zu stellen, so folge ich hier wiederum einem Fingerzeige, den mir GEGENBAUR schon vor längerer Zeit gab, indem er mich, im Gespräch über die mich beschäftigenden Fragen, gerade auf diese Formen aufmerksam machte, unter der Hinzufügung, dass seiner Vermuthung nach gerade bei den Schildkröten Nasenhöhle und JACOBSON'sches Organ Verhältnisse aufweisen, die für die Beurtheilung der Zustände bei anderen Wirbelthieren von Wichtigkeit sein könnten. Dass jene Annahme GEGENBAUR's begründet, dass ferner jene specielle Anregung für mich eine fruchtbringende war, dafür werden so hoffe ich, die folgenden Zeilen Zeugniß ablegen. So sei die vorliegende Arbeit, meinem hochverehrten Lehrer dargebracht, der in erster Linie den Anstoss zu derselben gab: sie begleite der Ausdruck herzlichen Dankes und treuer Ergebenheit.

Die Litteratur über die Nasenhöhle der Chelonier ist wenig umfangreich. Abgesehen von älteren Angaben wären die Arbeiten C. GEGENBAUR'S¹⁾ und B. SOLGER'S²⁾ zunächst zu erwähnen, in denen der Schwerpunkt der Fragestellung auf das Verhalten der Muschelbildung gelegt ist. Weiterhin sind die Beobachtungen von C. K. HOFFMANN³⁾ zu nennen, die in BRONN'S „Klassen und Ordnungen des Thierreichs“ niedergelegt sind. HOFFMANN untersuchte eine Reihe verschiedener Species und weist zuerst auf die Nothwendigkeit der Untersuchungen an Schnittserien zur Feststellung der Epithelverhältnisse hin. Immerhin genügt ein Blick in die citirten Arbeiten, um erkennen zu lassen, dass die Darstellungen, wie sie bis heute vorliegen, nicht ausreichen, um darauf eine Vergleichung der Nasenhöhle der Chelonier mit der anderer Formen basieren zu können. Ich war daher auf erneute Untersuchungen angewiesen. Da mich ausser der Konfiguration des Nasenhöhlenlumens auch das Verhalten des Epithels interessirte, verfuhr ich so, dass ich die in Alkohol konservirten Köpfe mit Salpetersäure entkalkte, die eine Nasenhöhle durch einen sagittalen Schnitt eröffnete und zum Studium der Reliefverhältnisse der Wandung benutzte. Die andere Hälfte des Präparates wurde nach Karminfärbung in Celloidin eingebettet und geschnitten. Ich war bestrebt, von jeder Gruppe der Chelonier wenigstens eine Species zu untersuchen, und wurde bei der Materialbeschaffung in liberalster Weise von Herrn Professor M. WEBER unterstützt.

Die Uebersicht der Befunde liess schnell erkennen, dass die Chersiten (*Testudo*) und Emyden (*Emys*, *Chrysemys*) sich im Bau der Nasenhöhle enger an einander anschliessen, während die wasserlebenden Formen (Thalassiten und Trionyciden) grössere Differenzen gegen die ersteren und auch unter einander aufweisen.

Es schien mir zweckmässig, das Thema in der angedeuteten Weise zu theilen. Ich ziehe hier nur *Testudo* und die Emyden in Betracht und hoffe, die durch die Untersuchung der wasserlebenden Formen gewonnenen Resultate an anderer Stelle bringen zu können.

Durch die Freigebigkeit des Herrn Dr. FÜLLEBORN in Berlin standen mir neben der erwachsenen *Chrysemys* auch gut konservirte Embryonen dieser Species zur Verfügung. Herr Professor Dr. E. ROSENBERG in Utrecht überliess mir zwei Köpfe älterer Embryonen von *Emys lutraria*; ich verdanke es der Liebenswürdigkeit der genannten Herren, dass ich in die Lage gesetzt wurde, die Resultate, die ich durch die vergleichend-anatomische Methode erhielt, durch die outogenetische Untersuchung prüfen zu können.

Die Hauptfrage, die ich mir zu stellen habe, ist die: ist die Gliederung, welche sich am Lumen der Nasenhöhle der Chelonier erkennen lässt, auf die bei Amphibien bestehenden Zustände beziehbar? Hiermit in direktem Verbande steht zunächst die Frage nach der Existenz eines JACONSON'Schen Organs bei den Schildkröten; ein solches ist bisher nicht beobachtet worden; ferner die Frage, ob die seitliche

1) C. GEGENBAUR, Ueber die Nasenmuschel der Vögel. Jen. Zeitschr. VII. 1851.

2) B. SOLGER, Beiträge zur Kenntniss der Nasenwandung und insbesondere der Nasenmuschel der Reptilien. Morph. Jahrb. I. 1875.

3) BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Reptilien.

Nasenrinne der Amphibien in der Nasenhöhe der Chelonier nachweislich sei. Im Anschluss hieran ist dann zu prüfen, ob irgend welche Beziehungen zwischen dem sekundären Gaumen der Schildkröten und dem Initialstadium der Gaumenbildung bestehen, wie es sich bei Urodelen und Anuren findet. Hiermit hängt wieder die Frage nach der Lage und Form der primitiven *Apertura nasalis interna* bei Chelonieren und die nach der Genese des *Ductus naso-pharyngens* zusammen. — Die Untersuchung der knorpeligen Nasenkapsel, die zur Entscheidung aller dieser Fragen nicht ausser Acht gelassen werden durfte, ergab nebenbei einige Resultate, die für die morphologische Beurtheilung des JACOBSON'schen Knorpels der Säugethiere wichtig sind. Auch das Verhalten der Drüsen, sowie die Frage der Muschelbildungen soll, wiederum im Vergleich mit den Zuständen bei Amphibien, zur Besprechung kommen. Endlich ist durch die Vergleichung der Befunde bei *Testudo* und Emyden ein Urtheil darüber anzustreben, wie die Differenzen zwischen beiden Formen aufzufassen seien.

I. *Testudo graeca*.

A. Befunde,

Lumen der Nasenhöhle.

An der Nasenhöhle von *Testudo* lassen sich drei hinter einander liegende Abschnitte unterscheiden: 1. der Einführungsgang, 2. die eigentliche Nasenhöhle und 3. der *Ductus naso-pharyngens*. — Die beiderseitigen Nasenhöhlen sind durch ein schmales Septum von einander getrennt, welches in ganzer Ausdehnung eine knorpelige Grundlage besitzt.

a. Einführungsgang. Von der vorn an der Schnauzenspitze gelegenen *Apertura nasalis externa* aus zieht der Einführungsgang als ein leicht gebogener Kanal nach hinten. Der Anfangstheil ist röhrenförmig, sein Lumen eng und auf dem Frontalschnitt (Fig. 4 A) annähernd kreisförmig. Das hintere Ende erweitert sich trichterförmig gegen die eigentliche Nasenhöhle zu: an der seitlichen und oberen Wand ist dieser erweiterte Theil ziemlich deutlich gegen den vorderen, engeren abgesetzt. Es erweitert sich nämlich das Lumen des Ganges vorwiegend nach oben und nach der Seite, nur andeutungsweise in medialer Richtung und gar nicht nach unten. Der Boden dieses Abschnittes liegt also in einer Flucht mit dem des engeren, röhrenförmigen Abschnittes. Jene schärfere Abgrenzung an Dach und seitlicher Wand kommt durch die plötzlich auftretende Erweiterung des Lumens zu Stande. Fig. 4 B stellt einen Schnitt durch diesen hinteren Theil des Einführungs-

ganges dar. An der scharf markirten Grenze des Einführungsganges gegen die eigentliche Nasenhöhle findet sich eine leichte, wulstförmig vorspringende Erhebung der Wandung.

b. Eigentliche Nasenhöhle. Das Lumen dieses Hauptabschnittes des gesammten Cavum nasale stelle man sich zunächst als einen sagittal gestellten Spalt-raum vor, der durch die mediale (septale) und die laterale Wand begrenzt wird; oben und unten gehen diese Wände in einander über und bilden das Dach und den Boden, ebenso kommt eine vordere und hintere Wand zu Stande; in der ersteren liegt, und zwar etwa in der Mitte der Gesammthöhe des Raumes, die Oeffnung des Einführungsganges, in der letzteren, gerade über dem Boden, die in den Ductus naso-

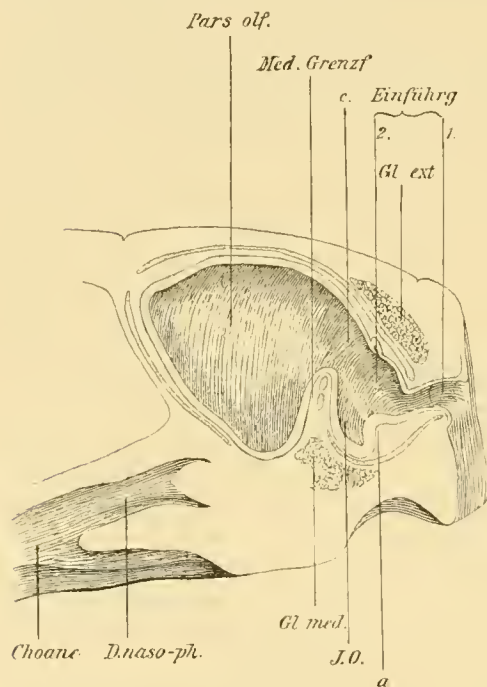


Fig. 1 a.

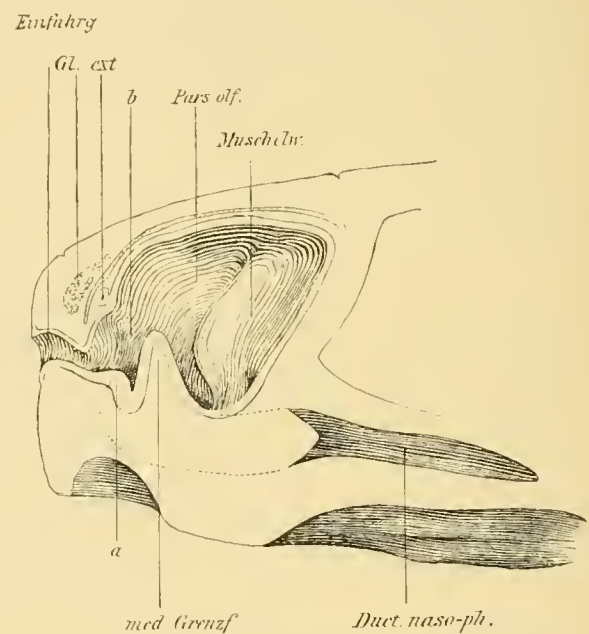


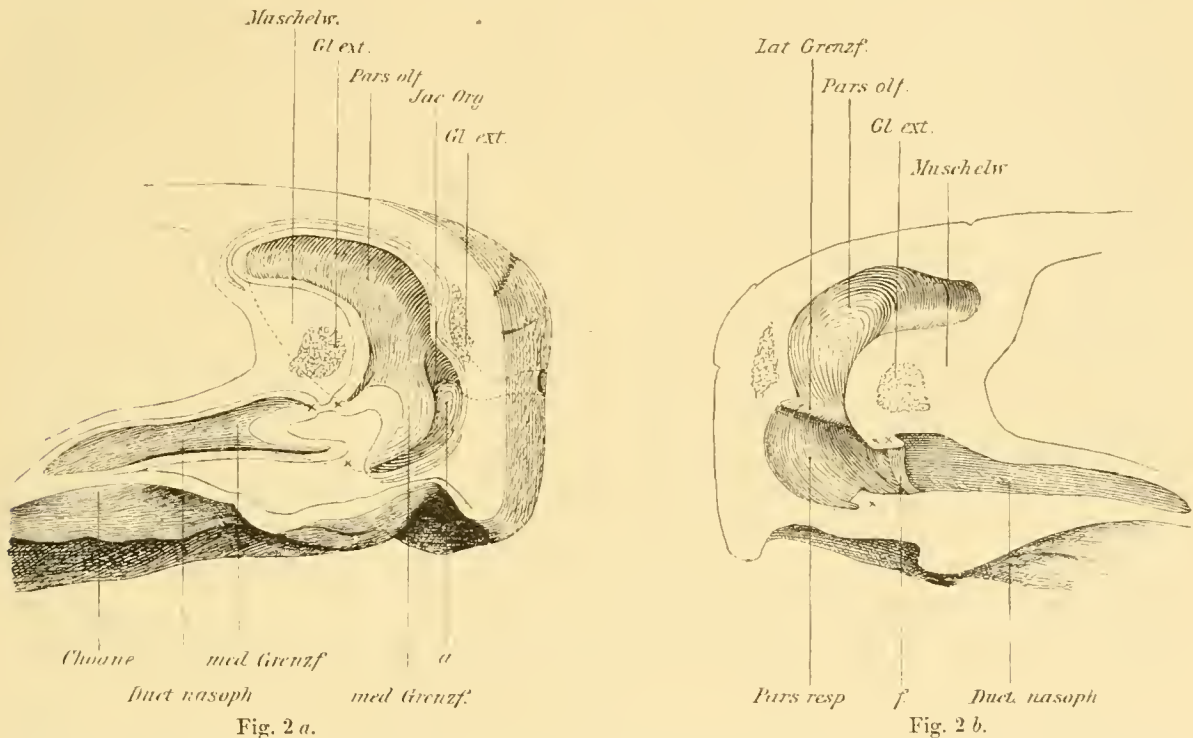
Fig. 1 b.

Testudo graeca. Nasenhöhle, durch einen dicht am Septum geführten Sagittalschnitt eröffnet. *a* mediale, *b* laterale Seite des Präparates. Vergr. ca. 4:1. — Durch den Schnitt ist im Wesentlichen der Einführungsgang mit seinem vorderen 1 und hinteren, trichterförmigen 2 Abschnitt, die Pars olfactoria in ihrer ganzen Ausdehnung, die Abgrenzung dieser beiden Theile gegen einander (*b, c*), endlich das JACOBSON'sche Organ J. O. sichtbar gemacht. Die Pars respiratoria ist in ihrer Ausdehnung und in ihrem Zusammenhang mit dem Duct. naso-pharyng. auf Fig. *b* durch die punktirten Linien angegeben.

pharyngeus führende Oeffnung (innere oder nasale Oeffnung des Duct. naso-phar.). Der einheitliche Spaltraum gliedert sich durch die Reliefverhältnisse der lateralen und medialen Wand in zwei über einander liegende Abschnitte. Der obere sei als Pars olfactoria cavi nasalis, der untere als Pars respiratoria bezeichnet. (Man vergleiche hierzu auch die halbschematischen Umrisse der Fig. 3, *a* und *b*).

Die gegenseitige Abgrenzung beider Abschnitte markirt sich scharf an der lateralen Wand. Ungefähr an der Grenze zwischen unterem und mittlerem Drittel derselben findet sich ein von vorn nach hinten verlaufender, gesimsartiger Vorsprung, der dadurch entsteht, dass sich die Wandung der Pars respiratoria stark in

lateralen Richtung ausbuchtet. Dieser in das Lumen einragende Vorsprung markirt die Grenze zwischen dem oberen und unteren Abschnitt des Cavum (Vergl. Fig. 1 *b*, 2 *b*). Auf den Frontalschnitten der Fig. 4 ist derselbe allenthalben deutlich erkennbar; er sei als laterale Grenzfalte bezeichnet. Diese Grenzfalte verläuft von vorn nach hinten mit geringer Neigung nach unten. Sie beginnt vorn an der unteren Umrandung der Einführungsgangöffnung; von der gleichen Stelle geht die leichte, wulstförmige Erhebung aus, die an der seitlichen Wand in leichtem, nach vorn offenem Bogen



Testudo graeca. Nasenhöhle, durch einen sagittalen Schnitt eröffnet, der mehr lateral geführt ist als in Fig. 1. *a* mediale, *b* laterale Seite des Präparates. Vergr. ca. 4 : 1. Der Muschelwulst ist durchgeschnitten; das die freie Fläche tragende, scheibenförmige Stück, blieb an der medialen Seite des Präparates. Mit punktirter Linie ist in Fig. *a* die hintere Grenze der Pars olfactoria eingetragen. Von der medialen Grenzfalte trennte der Schnitt ein kleines Stück ab, welches lateralwärts kuppenförmig in die Pars respiratoria hineinragte zwischen den Kreuzen). Die Verbindungen dieses Stückes an der lateralen Präparathälfte wurden bei *xx* und *x* durchgeschnitten, um die Uebersicht über die Pars respiratoria, den Ductus nasopharyngeus und die beide trennende Falte *f* zu ermöglichen. Bei *a* die kleine Erhebung, die mit der Cirkumferenz der inneren Oeffnung des Einführungsganges zusammenhängt und das JACOBSON'SCHE Organ nach vorn begrenzt. Man erkennt auch die Rinne, welche diese Erhebung nach hinten mit der medialen Grenzfalte, nach vorn mit der Wand der Pars respiratoria bildet. Die Lage des Einführungsganges wurde in Fig. *a* durch punktirte Linien angegeben.

aufsteigt und die Abgrenzung des Einführungsganges gegen die Pars olfactoria der Nasenhöhle bezeichnet (*b* in Fig. 1 *b*). Dringt man durch die Apertura externa in die Nasenhöhle ein und hat das trichterförmige Stück des Einführungsganges passiert, so biegt der Boden des letzteren in scharfer Knickung nach unten in die vordere Wandung der Pars respiratoria ab: letztere liegt also unter dem Niveau des Einführungsganges. Dagegen gehen die laterale und ebenso die obere oder vielmehr vordere Wand des trichterförmigen Endstückes in die seitliche und in die vordere Wandung der Pars olfactoria über. — Ihr hinteres Ende findet die seitliche Grenzfalte an der

oberen Umrandung der Oeffnung, welche in den Ductus naso-pharyngeus führt. Die Pars respiratoria setzt sich daher direkt in den letzteren fort. (Vergl. Fig. 2 *b*). Das Lumen der Pars olfactoria dehnt sich oberhalb des Endes der lateralen Grenzfalte noch weiter nach hinten aus.

An der medialen Wand treffen wir komplicirtere Verhältnisse. Eine umfangliche, in das Lumen einragende, wulstartige Bildung sei als mediale Grenzfalte bezeichnet. Sie beginnt als eine ganz schwach vorspringende Wulstung vorn und oben an der medialen Wand und bildet hier für eine kurze Strecke die Umrandung der inneren Oeffnung des Einführungsganges (*c* in Fig. 1 *a*). Indem sie sich an der oberen Umgrenzung dieser Oeffnung über die schmale, vordere Wand der eigentlichen Nasenhöhle fortsetzt, steht sie in kontinuierlicher Verbindung mit jenem leichten Wulst, der an der lateralen Wand die Haupthöhle vom Einführungsgang scheidet (*b* in Fig. 1 *b*). — An der medialen Wand (Fig. 2 *a*) verläuft die Grenzfalte zunächst ziemlich steil nach unten und hinten und gewinnt dabei schnell an Mächtigkeit; weiterhin biegt sie gerade nach hinten um und verliert dabei wieder an Umfang. Der schräg nach hinten und unten gerichtete Abschnitt formt einen eigenthümlichen Wulst, der breit von der septalen Wand entspringt und sich mit abgerundeter Fläche nach vorn und lateral in das Lumen vorbuchtet. An der unteren Seite ist dieser Wulst ziemlich scharf von der Nasenwand abgesetzt (Fig. 4 *G*, p. 397), während an der oberen Seite die Fläche der Falte mehr allmählich in die Nasenwandung übergeht. Erst weiter nach hinten, wo die Falte die horizontale Richtung angenommen hat, macht sich auch nach oben eine schärfere Absetzung geltend (Fig. 4 *I* und *K*, p. 397, 398). Im Bereiche der nasalen Oeffnung des Ductus naso-pharyngeus setzt sich die nach oben sehende Fläche der medialen Grenzfalte in Verbindung mit der oberen Umrandung dieser Oeffnung, an welcher die laterale Grenzfalte ihr Ende findet. Die Hauptmasse der medialen Falte setzt sich aber unterhalb dieser Verbindung weiter nach hinten fort und verstreicht allmählich an der septalen Wand des Ductus naso-pharyngeus. (Vergl. Fig. 2 *a*. Durch den sagittal geführten Schnitt ist ein kleines Stück der Grenzfalte, welches abgerundet in lateraler Richtung vorsprang, abgetragen. Das Stück blieb an der anderen Seite des Präparates, welche in Fig. 2 *b* dargestellt ist, wurde aber bei *x* und *xx* abgeschnitten).

Die Grenze zwischen dem respiratorischen Abschnitt und der Pars olfactoria der Nasenhöhle markirt sich an der medialen Wand minder scharf, als an der lateralen. Sie verläuft oberhalb der Falte und folgt der Linie, längs welcher sich diese von der septalen Wand der Nasenhöhle abzuheben beginnt. Sie beginnt vorn an der oberen Peripherie der nasalen Einführungsgang-Oeffnung und zieht im allgemeinen schräg nach hinten und unten, um an der oberen Umrandung der inneren Oeffnung des Ductus naso-pharyngeus zu enden. Da an dieser Stelle eine Verbindung zwischen medialer und lateraler Grenzfalte besteht, so liegt die Oeffnung des Ductus naso-pharyngeus im Bereiche des unteren Abschnittes der Nasenhöhle. Im Ganzen liegt die mediale Grenzfalte weiter nach unten als die laterale, ihre freie Fläche ragt in die Lichtung der Pars respiratoria hinein (vergl. Fig. 4). Während die Kuppe der lateralen

Grenzfalte die Scheidung zwischen dem oberen und unteren Abschnitt der Nasenhöhle markirt, gehört die mediale dem Gebiete der Pars respiratoria an. — Das hintere Ende der Pars respiratoria fällt ungefähr wenigstens mit dem Ende der lateralen Grenzfalte zusammen; dagegen setzt sich die Pars olfactoria noch weiter nach hinten fort. Von der oberen Umrandung der Oeffnung des Ductus naso-pharyngeus steigt der Boden der Pars olfactoria schräg nach hinten und oben an und trifft in spitzem Winkel mit dem Dache derselben zusammen. — Verfolgt man die untere Begrenzung der Pars olfactoria, so beginnt dieselbe vorn und seitlich an der unteren Cirkumferenz der inneren Oeffnung des Einführungsganges, läuft auf der Kuppe der lateralen Grenzfalte zum oberen Rande der Oeffnung des Ductus naso-pharyngeus, biegt auf die mediale Wand um, folgt hier, nach vorn aufsteigend, der Basis der medialen Grenzfalte und umkreist schliesslich medial, oben und lateral die innere Oeffnung des Einführungsganges. Vorn bildet also der wulstige Rand, der die innere Oeffnung des Einführungsganges umzieht, einen Theil der Begrenzung der Pars olfactoria, und zwar der Abschnitt dieses Randes, welcher die laterale und obere Peripherie der Oeffnung umgiebt und an der medialen Wand in den ganz niedrigen Anfangstheil der medialen Grenzfalte übergeht. Ein kleiner Theil der Cirkumferenz der inneren Oeffnung des Einführungsganges gehört demnach dem Gebiet der Pars respiratoria an; es ist derjenige, welcher dem Boden und dem unteren Theil der medialen Wand des Einführungsganges entspricht. Hier treten weitere, wichtige Komplirungen auf. Vom Anfangstheil der medialen Grenzfalte (*c*, Fig. 1 *a*) löst sich der Randwulst der Oeffnung in spitzem Winkel ab und verläuft zunächst nach unten und vorn, um dann, von der medialen Wand auf den Boden des Einführungsganges übergehend, eine laterale Richtung anzunehmen. Dabei springt die anfangs ganz niedrige Wulstung stärker vor, indem der Boden des Einführungsganges zur Bildung der vorderen Wand der Pars olfactoria in rechtem Winkel nach unten abbiegt. Diese deutlichere Wulstung (*a* der Fig. 1 und 2 *a*) hängt nun einmal mit dem Anfangstheil der lateralen Grenzfalte zusammen, ausserdem springt sie aber auch, lateralwärts sehend, in die seitlich stärker ausgewölbte Pars respiratoria als eine kleine, buckelförmige Erhebung vor. Auf Fig. 2 *a* und 3 *a* ist dieselbe zu erkennen und mit *a* bezeichnet. Diese Erhebung bildet also zum Theil die untere Umrahmung der inneren Oeffnung des Einführungsganges; sie setzt sich aber von hier aus gerade an der Stelle, wo die vordere Wand der Pars respiratoria in die mediale umbiegen würde, selbstständiger werdend, nach hinten und unten fort, und verstreicht weiterhin schnell. Diese Wulstung liegt vor der medialen Grenzfalte, und beide Erhebungen fassen ein flach eingesenktes, etwa dreieckiges Feld zwischen sich, das an der medialen Wand der Nasenhöhle und direkt hinter dem Ende des Einführungsganges gelegen ist. Auf Fig. 1 *a* ist dasselbe in ganzer Ausdehnung (*J. O.*) zu erkennen, auf Fig. 2 *a* (*Jac. Org.*) ist es zum Theil durch die mediale Grenzfalte verdeckt. Dieses flache Divertikel sei als Jacobson'sches Organ bezeichnet. Es setzt sich nach unten unterhalb der medialen Grenzfalte in eine schnell verstreichende Rinne fort, die nach vorn durch die Wulstung *a* begrenzt wird. Die Bezeichnung jenes Divertikels als Jacobson'sches Organ wird weiterhin zu begründen sein. Bei seiner

Lage unterhalb der medialen Grenzfalte gehört dasselbe der Pars respiratoria an: da die Wulstungen, zwischen denen es liegt, mit dem Rande der inneren Einföhrungsgangöffnung in Verbindung stehen, so muss die Lichtung des Divertikels sich natürlich gleichfalls zu jener Oeffnung in Beziehung finden.

Die allgemeine Konfiguration der Pars olfactoria ergibt sich aus Figur 1 *a* und *b*. Die mediale Wand derselben ist sanft gegen das Lumen vorgewölbt und biegt oben mit einer abgerundeten Ecke in das Dach, hinten und unten in den Boden, unten und vorn auf die Fläche der medialen Grenzfalte um. — An der lateralen Wand sind zwei Abschnitte unterscheidbar, ein vorderer und ein hinterer. Der vordere Theil

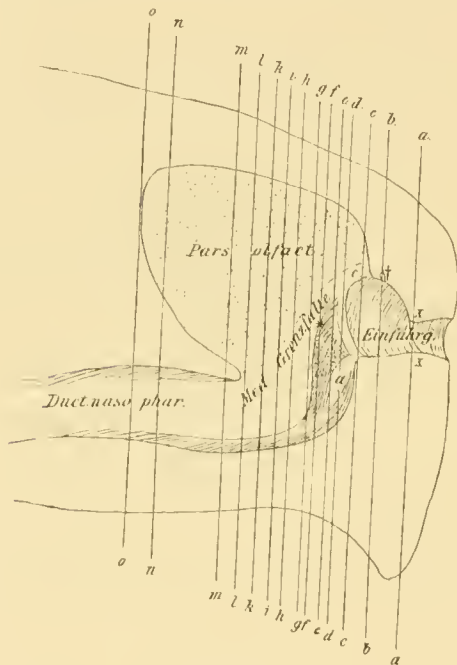


Fig. 3a.

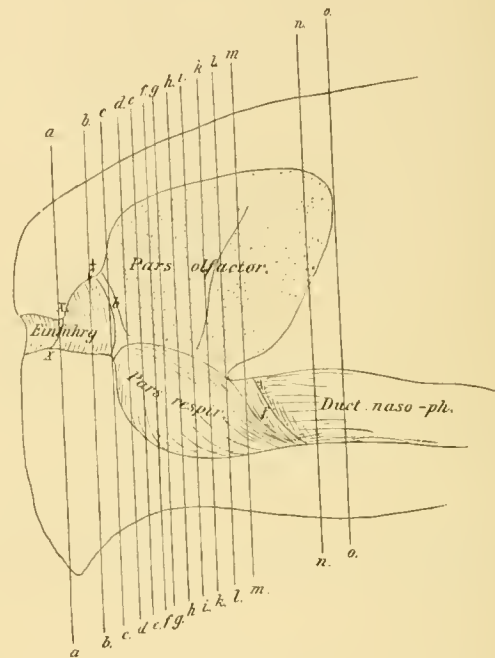


Fig. 3b.

Testudo graeca. Nasenhöhle, *a* mediale, *b* laterale Wand. Nach den Präparaten der Fig. 1 und 2 kombiniert und schematisch dargestellt. Ausdehnung des Sinnesepithels durch Punktirung angedeutet. *xx* hintere Grenze des Plattenepithels. * Mündung der Gl. nasal. med. † Mündung der Gl. nasal. externa. — *a* Wulst, der das JACOBSON'sche Organ von vorn begrenzt; *b, c* Begrenzung der inneren Oeffnung des Einföhrungsganges. *f* Falte am hinteren Ende der Pars respiratoria. — In das Schema wurden die Linien *a—o* unter Berücksichtigung aller einschlägigen Verhältnisse eingetragen; sie geben die Lage der mit den gleichen Buchstaben bezeichneten Schnittbilder der folgenden Figurenreihe an.

ist konkav und geht in sanfter Wölbung in die vordere Wand, in etwas ausgesprochener Biegung in das Dach über. Unten bildet die laterale Grenzfalte die scharfe Begrenzung. Die laterale Wand konvergirt von oben nach unten mit der medialen; das Lumen dieses vorderen Abschnittes der Pars olfactoria ist daher dicht unter dem Dache am breitesten, um nach unten allmählich schmaler zu werden.

Am hinteren Theil ist das Relief der lateralen Wand durch eine scharf abgegrenzte Wulstbildung complicirt; ich bezeichne dieselbe als Muschelwulst. Sie geht von der schmalen, hinteren Wand der Pars olfactoria aus und erstreckt sich von hier nach vorn. Vorn ist der Muschelwulst mit scharfem Rande gegen den übrigen Theil der lateralen Wand abgesetzt. Dieser Rand beginnt am hinteren Ende

der lateralen Grenzfalte, kurz vor der Stelle, wo sich diese mit der medialen Grenzfalte in Verbindung setzt. Von hier steigt er zunächst in der Richtung nach vorn und oben auf, um dann in nahezu rechtem Winkel umzubiegen und nach oben

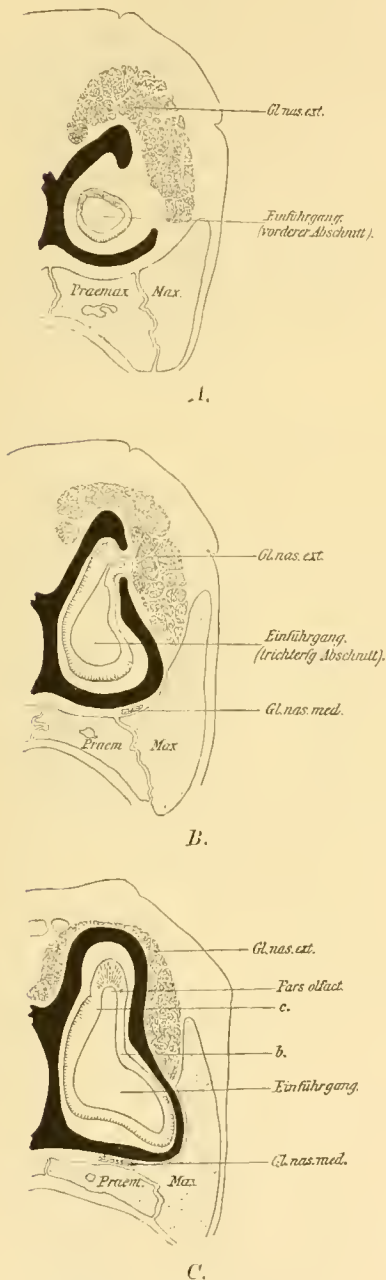


Fig. 4. *Testudo graeca*.

nach unten und hinten, um am Boden der Nasenhöhle auszulaufen; sie springt nach hinten und medial vor und endet mit freiem Rande. — Die mediale Wand der Pars respiratoria wird fast ganz von der Grenzfalte eingenommen; der Boden des Raumes

und hinten weiter zu verlaufen. Auf dieser Strecke wird der Rand des Muschelwulstes allmählich niedriger und undeutlicher, um schliesslich in der Nähe des Daches der Nasenhöhle zu verstreichen. Es ist also vornehmlich der hintere und untere Theil der lateralen Wand der Pars olfactoria, welcher sich wulstförmig gegen das Lumen vorbuchtet; nur nach vorn ist der Wulst scharf abgegrenzt, nach oben verstreicht er allmählich. Im Bereiche des Muschelwulstes reducirt sich das Lumen der Pars olfactoria auf ein Minimum (vergl. Fig. 4 *K u. L*); doch zeigt dasselbe auch in dieser Gegend dicht unter dem Dache der Nasenhöhle annähernd den gleichen Querdurchmesser wie weiter vorn. Der Muschelwulst scheint hinsichtlich seiner Ausbildung individuellen Schwankungen unterworfen zu sein. Bei anderen Thieren der gleichen Species war seine Prominenz geringer, und namentlich seine vordere Abgrenzung viel weniger scharf ausgeprägt, als an dem zur Abbildung gelangten Präparate. Auf den Serienschnitten der Fig. 3 kommt die vordere Begrenzung nicht scharf zum Ausdruck, während die Prominenz sehr deutlich im hinteren Theil der Nasenhöhle erkennbar ist (Fig. 4).

An der Pars respiratoria buchtet sich die laterale Wand unter der Grenzfalte stark seitlich aus; letztere bildet daher eine obere Umwandung des Raumes. (Vergl. Figg. 2 *b u. 4*). In sanfter Wölbung geht die Seitenwand in den Boden über, und ebenso nach vorn in die vordere Wand. Letztere stösst mit der Wulstung, welche das JACOBSON'SCHE ORGAN von vorn her begrenzt (Fig. 2 *a, a*), in einem spitzen Winkel zusammen; es entsteht so eine Rinne, die steil nach median und oben gegen die innere Oeffnung des Einführungsganges ansteigt (vergl. Figg. 1 *b* und 2 *a*). An der lateralen Seite ist die Pars respiratoria hinten scharf gegen den Ductus naso-pharyngens durch eine kleine Schleimhautfalte (*f*, Fig. 2 *b*) abgegrenzt. Dieselbe geht von der Stelle aus, wo die beiden Grenzfalten sich mit einander verbinden, und verläuft von hier schräg

biegt in scharfer Knickung in die untere Fläche der letzteren um (vergl. Fig. 2 a und die Schnittbilder der Fig. 4 G ff.). Die Komplieirungen des Reliefs der medialen Wandung der Pars respiratoria, die die Abgrenzung des JACOBSON'SCHEN Divertikels bedingen, wurden bereits berücksichtigt. Da sich die mediale Grenzfalte kontinuierlich auf die Wandung des Ductus naso-pharyngeus fortsetzt, ist an der medialen Seite eine scharfe Scheidung zwischen Pars respiratoria und diesem Gange nicht ausgeprägt. Bildet doch der Ductus naso-pharyngeus die direkte Fortsetzung der Pars respiratoria nach hinten.

Das Lumen der Pars respiratoria ist gegen das der Pars olfactoria in lateraler Richtung abgebogen, wie das mit aller Deutlichkeit aus den Schnittbildern der Figur 4 ersichtlich ist.

Wir sehen also, dass von der Wandung der eigentlichen Nasenhöhle von der medialen wie von der lateralen Seite her faltenartige Gebilde in das Lumen vorspringen. Beide Falten stehen hinten über der Oeffnung des Ductus naso-pharyngeus in Verbindung. Die gegenseitige Anordnung dieser Vorsprünge bedingt es, dass durch die Länge der Nasenhöhle, im Allgemeinen von vorn nach hinten, eine verengte Stelle des Lumens erkennbar wird. Es kommunicirt der weite, obere Abschnitt des Cavum mit dem weiten, unteren Abschnitt durch einen engen Spalt. Lateral wird dieser Spalt begrenzt durch die freie Kante der lateralen Grenzfalte, so dass er der Anordnung dieser im Allgemeinen folgt, also etwas schräg von vorn und oben nach hinten und unten verläuft. Die zugespitzte Kante der lateralen Grenzfalte ist nicht gegen die Kuppe der septalen gerichtet, sondern gegen die nach oben gewendete Fläche der letzteren; nur ganz vorn, wo die mediale Falte noch unanschnlich ist, ist es ihre Kuppe, die den Spalt begrenzen hilft. Die mediale Grenzfalte beginnt vorn höher oben als die laterale, verläuft aber weiterhin in stärkerer Neigung nach hinten und unten als diese. In Folge dessen ändert sich von vorn nach hinten die Stellung des queren Spaltdurchmessers zur Horizontalebene. Anfänglich von medial und oben nach lateral und unten geneigt, geht er schnell über in die horizontale und dann in die umgekehrte Stellung

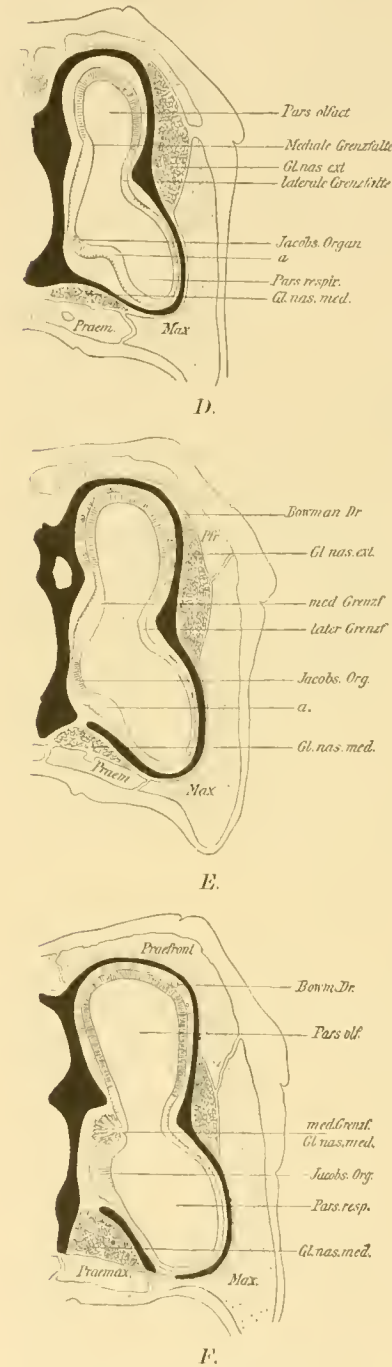


Fig. 4. *Testudo graeca*.

von medial und unten nach lateral und oben (vergl. Fig. 4 E, G und H, in denen die Stellung des Spaltes durch eine punktirte Linie angegeben ist).

Dieser Spalt und ferner die Anordnung der Oeffnungen in der eigentlichen Nasenhöhle muss nothwendig einen Einfluss auf die Stromregulirung innerhalb des Cavum nasale haben. Letzteres dient auch bei Cheloniern als wichtiger Respirationsweg.

Schon oben wurde darauf hingewiesen, dass der nasale Endabschnitt des Einführungsganges gegen die Pars olfactoria gerichtet ist. Der inspirirte Luftstrom findet hierdurch die günstigsten Bedingungen, um auf seiner Passage durch die Nasenhöhle auch durch den oberen Abschnitt zu cirkuliren. Im gleichen Sinne wirkt die Neigung des beschriebenen Spaltes von vorn und oben nach hinten und unten. — Der Exspirationsstrom tritt durch den Ductus naso-pharyngeus ein. Da dieser die Verlängerung des unteren Abschnittes der eigentlichen Nasenhöhle nach hinten darstellt, seine Oeffnung unterhalb jenes Spaltes liegt, der Spalt ferner nach vorn und oben aufsteigt, und endlich ein grosser Theil der Pars olfactoria über und hinter dem Spaltende liegt, so sind die Bedingungen, um in den oberen Theil einzudringen, für den expiratorischen Strom sehr viel ungünstiger als für den inspiratorischen. Ersterer wird vorwiegend die Pars respiratoria als Weg benutzen. Nun liegt der untere Abschnitt lateral gegen den oberen verschoben, und sein vorderes Ende liegt lateral von der inneren Oeffnung des Einführungsganges; durch den allmählichen Uebergang der seitlichen in die vordere Wandung wird der expiratorische Strom am vorderen Ende der Pars respiratoria medianwärts auf den Einführungsgang zu abgelenkt werden. Vorn an der medialen Wand des respiratorischen Abschnittes finden sich die oben beschriebenen Complicirungen der Wandung. Durch die kleine Wulstbildung, die nach vorn und unten das JACOBSON'SCHE ORGAN begrenzt, und die zwischen die untere Fläche der medialen Grenzfalte und die vordere Wand der Pars respiratoria eingeschoben ist, werden zwei Rinnen gebildet; die hintere führt durch die grubige Einsenkung des Jacobson'schen Organs zu der inneren Oeffnung des Einführungsganges, die andere, mehr vorn gelegene, leitet direkt zu dieser Oeffnung hin. Aus diesen Verhältnissen ergibt sich, dass nothwendig der expiratorische Strom theilweise die als JACOBSON'SCHE ORGAN bezeichnete Einsenkung passiren muss, bevor er die Nasenhöhle durch den Einführungsgang verlässt. — Es sei ausdrücklich hervorgehoben, dass ich nicht der Meinung bin, diese aus den

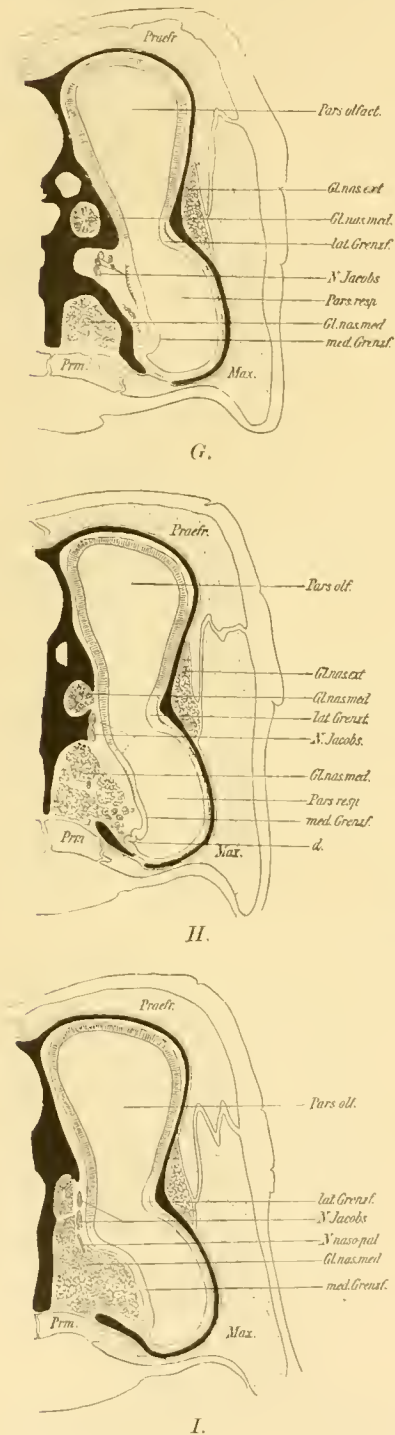
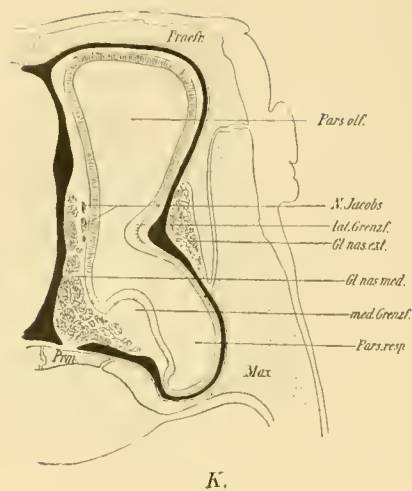
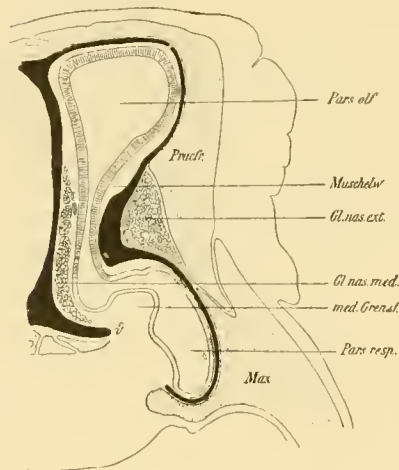


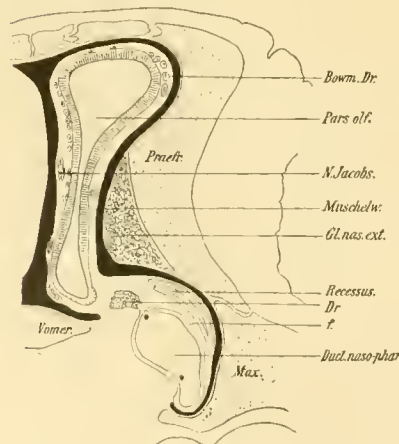
Fig. 4. *Testudo graeca*.



K.



L.



M.

Fig. 4. *Testudo graeca*.

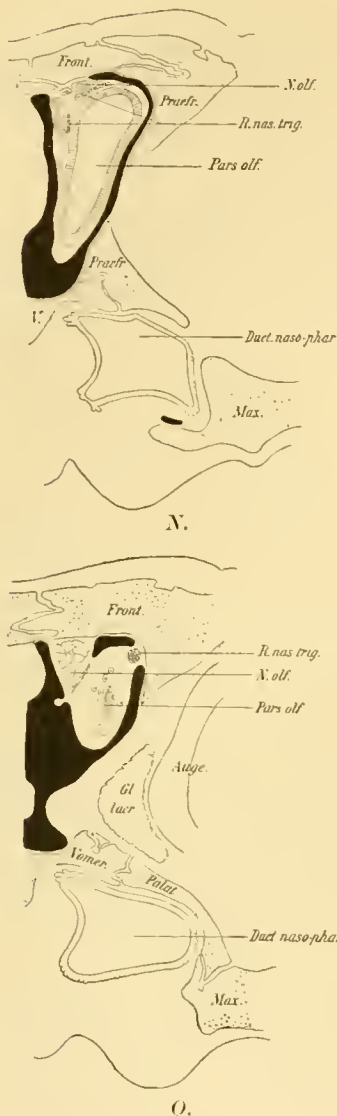
Reliefverhältnissen der Wandungen abgeleiteten Regeln für die Stromregulirung innerhalb des Cavum nasale als absolut gültige aufstellen zu können. Der inspirirte Luftstrom wird sich sogleich in der ganzen Nasenhöhle vertheilen, also auch in den unteren Abschnitt direkt eintreten und dabei auch das JACOBSON'SCHE Divertikel passiren. Umgekehrt kann auch der expirirte Strom in dem oberen Abschnitt cirkuliren. Aber mit Sicherheit lässt sich aus der Konfiguration des Nasenhöhlenlumens schliessen, dass der Eintritt in die Pars olfactoria für den Inspirationsstrom sehr erleichtert, für den expiratorischen Strom erschwert ist; ferner, dass ein Theil des letzteren nothwendig das JACOBSON'SCHE Organ passiren muss.

c. Ductus naso-pharyngeus. Der Ductus naso-pharyngeus ist ein röhrenförmiger Kanal, der an Länge den Längsdurchmesser der eigentlichen Nasenhöhle übertrifft. An seiner medialen Wand läuft die septale Grenzfalte aus; die laterale Wand zeigt keine weiteren Komplikationen. Sein Lumen ist ungefähr oval (vergl. Fig. 4 M, N, O). Unter jener Falte, die an der seitlichen Wandung die Grenze gegen die Pars respiratoria markirt (*f*, der Fig.), buchtet es sich als kleiner, blinder Recessus nach vorn vor. Die Bedeutung dieser Falte ist mir nicht klar geworden. Sie findet sich auch bei anderen Formen. Als Klappenventil kann sie meines Erachtens nicht wirken. Muskelfasern oder sonstige Apparate, die auf eine willkürliche derartige Funktion hindeuten könnten, konnte ich an meinen Präparaten nicht erkennen. Für einen automatischen Verschluss des Kanallumens ist sie zu klein, ausserdem würde dadurch die Funktion der Nasenhöhle als Respirationsweg wenigstens für den Expirationstrom beeinträchtigt.

Der Ductus naso-pharyngeus öffnet sich hinten durch die sehr lang gestreckte, ovale Choane in die Mundhöhle. Zu bemerken wäre noch, dass die Richtung des Kanals von hinten medial, nach vorn lateral ist.

Das Fehlen eines Thränen-Nasenkanales, das bereits von anderen Autoren für die Schildkröten festgestellt¹⁾ wurde, kann ich bestätigen.

¹⁾ Vergl. v. SIEBOLD und STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. II. 1846. p. 189, ferner B. HOFFMANN, Die Thränenwege der Vögel und Reptilien. Diss. Halle 1882, p. 5.

Fig. 4 A—O. *Testudo graeca*.

Nasenhöhle, Frontalschnitte. Ueber die Lage der dargestellten Schnitte orientirt Fig. 3. Bezeichnungen wie dort. — Die Figuren sind mit der Camera gezeichnet und nur in der Ausführung schematisch gehalten. Sinnesepithel schraffirt. Respiratorisches Epithel in Kontouren; die Einkerbungen der basalen Epithel-Kontour sollen die Lage der kleinen Schleimdrüsen andeuten. Plattenepithel parallel der Epitheloberfläche gestrichelt. Knorpel schwarz, Knochen punkirt. Wegen der ** der Fig. M, s. p. 414. BOWMAN'sche Drüsen sind nur auf einigen Figuren eingetragen; vom N. olfactorius sind in den meisten Figuren nur die grösseren der für das JACOBSON'sche Organ bestimmten Aeste eingezeichnet. Nur in N und O sind auch die Hauptäste des Riechnerven eingetragen.

Schleimhaut der Nasenhöhle.

In den Einführungsgang setzt sich von der Apertura externa her mehrschichtiges, in den oberflächlichen Lagen verhorntes Epithel nach hinten fort und erstreckt sich etwa bis zu der Stelle, wo der röhrenförmige Abschnitt in das trichterförmige Endstück übergeht. Hier endet es und stösst in scharf gezogener Linie an das Cylinderepithel, das sich von hier durch das trichterförmige Endstück des Einführungsganges, durch die eigentliche Nasenhöhle hindurch bis in den Ductus naso-pharyngeus als respiratorisches Epithel erstreckt. Jene Grenzlinie steigt schräg von vorn unten nach hinten oben auf. (Vergl. Fig. 3, wo die Grenze durch die Linie *xx*, angegeben ist.) In Fig. 4 A ist ein Schnitt abgebildet, der die Grenzlinie schneidet. An der oberen Peripherie des Lumens findet sich das durch Strichelung angegebene, verhornte Plattenepithel, das medial und lateral sich ganz scharf gegen das respiratorische Epithel des Bodens abgrenzt.

In der eigentlichen Nasenhöhle tragen die Wandungen der Pars olfactoria Riechschleimhaut; diese greift kontinuierlich von der lateralen Wand über das Dach, über die vordere und hintere Wand auf die mediale über. Lateral findet es seine untere Grenze in kurzer Entfernung von der frei vorspringenden Kante der lateralen Grenzfalte; während es sich an der septalen Wand ungefähr bis zu der Stelle abwärts ausdehnt, an welcher sich die mediale Grenzfalte abzuheben beginnt. Das Epithel selbst scheint in seinem Bau durchaus gleichartig zu sein; wenigstens konnte ich an meinen Schnitten nichts von Knospenbildungen erkennen.

Die Pars respiratoria ist mit indifferentem Epithel ausgekleidet, das sich als mehrschichtiges (flimmerndes?) Cylinderepithel darstellt. Dasselbe dehnt sich nach oben auch in geringem Maasse auf die Wandung der Pars olfactoria bis zum unteren Rande der Riechschleimhaut hin aus. Der Uebergang des respiratorischen in das spezifische Epithel ist ein allmählicher.

Jene kleine grubenartige Einsenkung an der medialen Wand der Pars respiratoria, die als JACOBSON'sches Organ bezeichnet wurde, trägt zum Theil Sinnes-

epithel (vergl. Fig. 3 *a*), und zwar in ihrer nach unten und hinten gerichteten Ecke, die zwischen der medialen Grenzfalte und dem kleinen Wulst (*a* der Fig. 2 *a* und 3 *a*) liegt, welcher die Grube nach vorn und unten begrenzt (vergl. Fig. 4, *D*, *E*, *F*). Auf den Schnitten erscheint das Sinnesepithel ziemlich scharf gegen die benachbarte, indifferente Schleimhaut abgegrenzt; auch ist an gut konservirten Total-Objekten mit der Lupe die betreffende Stelle der Grube mit Deutlichkeit zu erkennen. Im histologischen Verhalten erinnert dieses Epithel, was die Form und Anordnung der Zellen und Vertheilung der Kerne anlangt, an das der Regio olfactoria; aber es unterscheidet sich von dem letzteren dadurch, dass Andeutungen einer Gliederung an ihm zu bestehen scheinen. Auf senkrechten Schnitten durch das Sinnesepithel sieht man nämlich, dass seine basale Grenze von Strecke zu Strecke in ziemlich regelmässigen Abständen gegen die Oberfläche hin eingezogen ist. Diese Einziehungen dringen etwa bis zur Mitte der Epitheldicke vor, während die freie Oberfläche völlig eben und glatt erscheint. Es kann durch dieses Bild sehr wohl der Eindruck einer Gliederung des Epithels in knospenartige Bezirke erweckt werden (vergl. Fig. 4 *F*). Thatsächlich liegen die Verhältnisse indess anders. Jene Einkerbungen entsprechen zapfenartigen Erhebungen der Submucosa, die in das im Uebrigen kontinuierliche Epithel hineinragen; an der Basis jeder Erhebung findet sich ein Nervenzweig. Ich vermuthe, dass die Zapfen durch das Eindringen der Nervenfasern in die dicke Epithellage erzeugt werden. — Die Gliederung des Sinnesepithels, wie sie sich an Querschnitten darstellt, ist demnach nur eine scheinbare, und sicherlich darf dieser Zustand nicht mit dem knospenartigen Bau der Riechschleimhaut der Amphibien in Parallele gebracht werden.

Von der eigentlichen Nasenhöhle setzt sich das indifferente Epithel kontinuierlich in den Ductus naso-pharyngeus fort und grenzt an der Cirkumferenz der Choanenöffnung an das Plattenepithel der Mundhöhle.

Der *N. olfactorius* tritt an der hinteren, oberen Ecke des Cavum nasale durch ein Loch in der knorpeligen Nasenkapsel ein; dieses Foramen *n. olfactorii* ist dem knorpeligen Septum benachbart (Fig. 4 *N*). Der Riechnerv ist sehr mächtig und ist schon vor seinem Durchtritt durch die Kapsel in mehrere Aeste zerlegt. Weiterhin tritt ein Theil der Aeste unter dem Dach der Kapsel zur lateralen Wand der Pars olfactoria, ein anderer vertheilt sich längst des Septums; kleine Aeste treten auch direkt zu der schmalen, hinteren und vorderen Wand, so dass sich der *N. olfactorius* von oben und hinten her glockenförmig über die ganze Regio olfactoria ausbreitet. Entsprechend der Stellung der Nasenhöhle lassen sich am Riechnerven ein dorsaler und ventraler Theil nicht unterscheiden, wie bei den Amphibien; seine Aeste zerfallen vielmehr in eine mediale und laterale Gruppe.

Von den medialen Aesten ist einer vorwiegend für das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs bestimmt. Er verläuft am Septum schräg nach unten und vorn, theilt sich früh in zwei Aeste, die weiterhin zwischen der Riechschleimhaut und den Läppchen der Glandula nasalis medialis liegen. In der unteren Hälfte der Wand der Pars olfactoria lösen sich einzelne feine Zweige von diesen Aesten ab und treten zur benachbarten Riechschleimhaut. Kurz bevor die Nerven das JACOBSON'sche Organ erreichen, zerfallen sie in eine grosse Zahl kleinerer Zweige, die an das

Sinnesepithel desselben herantreten. In ähnlicher Weise wie bei Amphibien stellt also der *N. Jacobsonii* nur einen starken Ast des Riechnerven dar, der seine enge Zugehörigkeit zu diesem dadurch erkennen lässt, dass er auch noch Theile der eigentlichen Riechschleimhaut versorgt. Der Verlauf dieser Nerven längs des Septums ist aus Fig. 4 *G ect.* zu entnehmen; sie sind hier als *N. Jacobs.* bezeichnet.

Der *R. nasalis n. trigemini* tritt gleichfalls hinten und oben durch ein eigenes, lateral vom Foramen *n. olfactorii* gelegenes Loch in die Nasenhöhle ein; seine zur septalen Wand ziehenden Zweige müssen sich natürlich mit dem *N. olfactorius* kreuzen (Fig. 4 *N* und *O*).

Drüsen der Nasenhöhle.

Der Reichthum an Drüsen im Bereiche der Nasenhöhle von *Testudo* ist ein ganz enormer. Neben kleineren Drüsen, die allenthalben in der Schleimhaut verstreut und höchstens in die Submucosa eingelagert sind, finden sich grössere, selbstständige, mächtig entfaltete Drüsenkörper.

BOWMAN'sche Drüsen. In der ganzen *Regio olfactoria* sind **BOWMAN'sche** Drüsen in grosser Zahl verstreut. Sie lagern als ziemlich grosse, kugelige oder birnförmige Gebilde in der Submucosa; ihre feinen Ausführungsgänge öffnen sich zwischen den Zellen des Sinnesepithels. Ihre Zahl ist erheblich; ihre Vertheilung unregelmässig; hier und da liegen sie dicht gedrängt neben einander, an anderen Stellen in weiteren Abständen. Sie sind in ihrem Vorkommen auf die Riechschleimhaut der *Pars olfactoria* beschränkt. Sie fehlen im Bereich des Sinnesepithels des **JACOBSON'schen** Organs, wo auch sonstige Drüsenbildungen vermisst werden. In Fig. 4 *E, F* und *M* wurden die **BOWMAN'schen** Drüsen eingetragen.

Schleimdrüsen. Im ganzen Bereiche des indifferenten Epithels der gesammten Nasenhöhle finden sich kleine, tubulöse Schleimdrüsen verstreut. Dieselben stehen zum Theil vereinzelt; sie stellen dann birnförmige oder ganz kurze, schlauchartige Einsenkungen dar, deren meist etwas verbreitertes Ende in die Submucosa hineinragt, während die Hauptmasse des Körpers in die Epithellage eingeschoben ist. Sie besitzen ein ziemlich weites Lumen, das sich nach der freien Oberfläche hin schnell zu dem engen Ausführungsgang verjüngt. Die Zellen dieser Krypten sind im Allgemeinen cylindrisch; der stark abgeplattete Kern liegt am Boden, der Zellleib ist von einer homogenen, glasigen Masse erfüllt, die indess nicht die Mucinreaktion mit Hämatoxylin giebt und auch an Karminpräparaten ungefärbt bleibt. Hier und da liegen 2—6, oder auch mehr solcher Drüsen in direktester Nachbarschaft zu einander; meist besitzen sie dann eine typische, tubulöse Form. In dieser gruppenförmigen Anordnung oder vereinzelt, im Allgemeinen in unregelmässiger Vertheilung finden sich diese Schleimdrüsen im ganzen hinteren Abschnitt der *Pars respiratoria*, ziemlich zahlreich auch in der Schleimhaut des *Ductus naso-pharyngeus*.

An bestimmten Stellen treten diese kleinen tubulösen Drüsen massenhaft auf; die kurzen, ziemlich gestreckten Schläuche liegen dann dicht an einander gedrängt, so dass sie gewissermassen den Epithelbelag der Wandung selbst darstellen. In den

bildlichen Darstellungen der Fig. 4 sind die betreffenden Theile der Wandung durch die gekerbte Linie der basalen Epithelgrenze bezeichnet. Im trichterförmigen Theil des Einführungsganges ist es die mediale Wand und der Boden, an dem sich solche Drüsenanhäufungen finden. Im Beginne der eigentlichen Nasenhöhle treffen wir sie namentlich an der medialen Wand in der Umgebung des JACOBSON'schen Organs. So ist der obere Theil der Einsenkung, der vom Sinnesepithel frei bleibt, ferner der benachbarte Theil der medialen Grenzfalte und die Wulstbildung, die das Organ von vorn begrenzt, durch dieses Verhalten der Schleimhaut ausgezeichnet. Von hier setzen sich die gedrängt stehenden DrüsenSchläuche noch eine Strecke weit nach hinten auf der nach oben gerichteten Fläche der medialen Grenzfalte fort. In der vorderen Hälfte der eigentlichen Nasenhöhle tritt auch auf der Kuppe der lateralen Grenzfalte eine solche Drüsenanhäufung auf. Endlich finden sie sich im Anfangstheil des Ductus naso-pharyngeus an der oberen Cirkumferenz seiner Wandung (Fig. 4 bei *Dr*, ferner Fig. 4 *N*). — Es ist sicher nicht ohne Bedeutung, dass sich gerade im vordersten Theil der Nasenhöhle eine so massenhafte Drüsenentfaltung findet. In derselben Region liegen auch die Ausmündungen der grösseren, selbstständigen Drüsen. Von solchen konnte ich mit Sicherheit zwei konstatiren.

Glandula nasalis externa. Eine dieser grossen Drüsen liegt vorwiegend an der lateralen Wand der Nasenhöhle und ausserhalb der Knorpelkapsel; sie sei deswegen als äussere Nasendrüse bezeichnet (obere Nasendrüse; C. K. HOFFMANN). Ob dieselbe der *Gl. nasal. ext.* der Amphibien zu homologisiren ist, wird noch zu erwägen sein. Die Drüse mündet in das trichterförmige Endstück des Einführungsganges, und zwar dicht unter dem Dache an der lateralen Wand und kurz vor der wulstförmigen Erhebung, die den Einführungsgang von der eigentlichen Nasenhöhle trennt. In Fig. 4 *a* und *b* ist die Stelle der Mündung kenntlich, in Fig. 3 *a* und *b* ist sie mit † bezeichnet; Fig. 4 *B* zeigt sie auf dem Frontalschnitt. Der Ausführungsgang der Drüse, als solcher ziemlich kurz, aber weit, tritt durch eine seitliche Lücke der Knorpelkapsel hindurch, theilt sich nach verschiedenen Richtungen und verliert sich in den mächtigen Packeten der Drüse. Der Drüsenkörper ist in unregelmässiger Weise in Läppchen gegliedert; die Drüse ist tubulös; ihre Schläuche sind unregelmässig gewunden und theilen sich vielfach; nach dem Verhalten des Sekretes dürfte sie zu den Schleimdrüsen gehören.

Verfolgt man die Drüse von ihrer Mündung an, so dehnt sie sich zunächst nach vorn und nach oben aus; medianwärts sich ausbreitend, lagert sie dem Dache der knorpeligen Kapsel auf (Fig. 4 *A—C*). Hier lässt sie sich nach hinten bis zum Rande der *Apertura nasalis externa* des knöchernen Schädels verfolgen. An der Seite dehnt sich der Drüsenkörper weit nach hinten, fast bis an das Ende der knorpeligen Nasenkapsel aus. Er ist hier einer Einbiegung der lateralen Wand der Knorpelkapsel eingelagert. Diese Einbiegung an der Aussenfläche der knorpeligen Kapsel verläuft als Rinne von vorn nach hinten; ihr entspricht an der seitlichen Wand des Nasenhöhlenlumens die laterale Grenzfalte. Vorn ist die Rinne verhältnissmässig unbedeutend, weiter nach hinten im Bereich des Muschelwulstes wird sie tiefer und gewinnt auch nach oben hin an Ausdehnung. Diese Rinne wird zu einem Kanal

abgeschlossen durch den aufsteigenden Fortsatz des Maxillare und das Praefrontale, die sich seitlich über die Einsenkung der Knorpelkapsel hinweglegen. Der Kanal schliesst nach hinten blind ab, indem sich die Einbiegung der knorpeligen Kapsel ausgleicht, und sich die Deckknochen direkt der knorpeligen Wand auflagern. Ein Ueberblick der Zeichnungen der Figur 4 wird diese Verhältnisse verständlich machen. Der ganze beschriebene Hohlraum ist mit den Packeten der Gl. nasalis externa erfüllt.

Glandula nasalis medialis s. interna. Eine zweite, gleichfalls mächtig ausgedehnte Drüse findet sich in vorwiegend medialer Lagerung zum Geruchsorgan. Die Mündung derselben (Fig. 4 *F*) liegt an der medialen Wand, am oberen Rande der als JACOBSON'SCHES Organ bezeichneten Grube, ungefähr auf der Kuppe der hier noch niedrigen medialen Grenzfalte (vergl. auch Fig. 3 *a* bei *). — Der Ausführungsgang besitzt ein enges Lumen und ist von der Oeffnung an in seiner ganzen Peripherie dicht mit kurzen, unregelmässig gewundenen und verzweigten Schläuchen besetzt. Eine Strecke weit lässt sich der Gang so verfolgen, indem er immer im Centrum der Drüsen-schläuche liegt, die rosettenartig von ihm ausgehen. Der Gang verläuft dabei annähernd horizontal nach hinten und tritt in einen kurzen Kanal ein, der von dem stark verbreiterten Septum carthilagineum gebildet wird (Fig. 4 *G*). Weiter nach hinten öffnet sich dieser Kanal (Fig. 4 *H*); das Septum wird schmal. Damit ändern sich die bis hierhin übersichtlichen Verhältnisse der Drüse; sie dehnt sich nun nach unten aus und erfüllt den dreieckigen Raum, der vom knorpeligen Septum, vom Boden der Nasenkapsel und von dem Schleimhautüberzug der medialen Grenzfalte begrenzt wird (Fig. 4 *I*). Die hier liegende Drüsenmasse ist in unregelmässige Läppchen gesondert, von denen jedes aus unregelmässig gewundenen und sich theilenden Schläuchen besteht, die mit Ausführungsgängen von weiterem Lumen zusammenhängen. Die Verbindung des Ganges, welcher den Knorpelkanal durchsetzt, mit den Ausführungsgängen dieser Acini lässt sich ohne Schwierigkeit nachweisen. Von der in Fig. 4 *I* dargestellten Stelle aus setzt sich die Gl. medialis zunächst nach hinten fort. Sie verliert dabei allmählich an Umfang und beschränkt sich nach und nach in ihrer Ausbreitung auf die mediale Wand. Ihre hintersten Läppchen finden sich in kurzer Entfernung hinter der Stelle, wo sich die mediale und laterale Grenzfalte in Verbindung setzen (vergl. Fig. 4 *I—M*). Von der eben bezeichneten Stelle dehnt sich der Drüsenkörper aber auch nach vorn aus. Ein Theil desselben tritt durch eine Lücke im Boden der Knorpelkapsel hindurch und liegt weiter nach vorn unter dem Boden der Knorpelkapsel, zwischen diesem und dem Praemaxillare (Fig. 4 *H, G*). In dieser Lagerung lässt sich der Drüsentheil, indem er nach und nach kleiner wird, sehr weit nach vorn verfolgen (Fig. 4 *B*). Ein kleiner Theil der Drüse setzt sich nach vorn auch oberhalb des Bodens der Knorpelkapsel fort, zwischen diesem und der Schleimhaut gelagert; er gehört, wie aus Fig. 4 *G, H, I* ersichtlich, dem Gebiet der medialen Grenzfalte an; seine Ausdehnung nach vorn ist nur gering.

Den Zusammenhang aller dieser Theile der Gl. medialis mit dem gemeinsamen Ausführungsgang konnte ich an meinen Serien leicht nachweisen. Doch war es mir unmöglich, zu entscheiden, ob nicht auch noch andere Drüsen in Frage kommen. In dem

Winkel, in welchem die Schleimhaut von der medialen Grenzfalte auf den Boden der Pars respiratoria übergeht, fanden sich an verschiedenen Stellen lokale Einziehungen der Schleimhaut (Fig. 4 II bei *d*), die grosse Aehnlichkeit mit Drüsenmündungen hatten. Da gelegentlich an solchen Stellen die Acini der erwähnten Drüsenmasse in direkteste Nachbarschaft zur Schleimhaut treten, so wird der Eindruck hervorgerufen, als ob hier thatsächlich kleinere, selbstständige Drüsen ausmünden, die in ihrem Bau völlig mit der Gl. medialis übereinstimmen und sich dieser in ihrer Ausbreitung direkt anschliessen. Eine sichere Entscheidung zu treffen, war mir an meinen Präparaten unmöglich. — Auch die Gl. nasal. medial. spreche ich als Schleimdrüse an; in ihrem Bau und ihrem histologischen Verhalten konnte ich an meinen Präparaten keine nennenswerthen Unterschiede der Gl. externa gegenüber erkennen.

B. Vergleich mit Amphibien.

Allgemeines Verhalten der Nasenhöhle.

Die Nasenhöhle von *Testudo* weist im Vergleich mit der anderer Reptilien (Saurier, Ophidier, Krokodilier) einfache Zustände auf; und wir dürfen diese einfacheren Verhältnisse wohl auch als die primitiveren auffassen. Den Amphibien gegenüber zeigt die Ausgestaltung der gesammten Nasenhöhle erhebliche Fortschritte.

Nicht nur absolut, sondern auch im Verhältnisse zum ganzen Kopfe ist das Lumen der Nasenhöhle geräumiger geworden. Bei den Amphibien führt das längere oder kürzere Atrium in das Cavum nasale; letzteres war bei *Proteus* und *Menobranchus* einheitlich; bei den meisten Amphibien zeigte es sich mindestens in zwei Abschnitte gesondert, die eigentliche Nasenhöhle und das JACOBSON'sche Organ. Letzteres tritt als blindsack- oder rinnenförmiges Divertikel auf, welches sich rückwärts durch eine rinnenartige Verlängerung bis zur Apertura nasalis interna, bei den höheren Formen durch diese hindurch bis in den Bereich der Mundhöhle fortsetzt. Ich hatte versucht den Nachweis zu erbringen, dass diese seitliche Nasenrinne zunächst als Zuleitungsapparat für das JACOBSON'sche Organ entstand, dass sie sich aber weiterhin zu einem nicht unbedeutenden Nebenraum der Nasenhöhle entfaltete, indem sie einen weitergehenden Einfluss auf die Regulirung des Respirationsstromes gewann. Bei den niederen Amphibien vermittelte die primitive Apertura nasalis interna die Verbindung der Nasenhöhle mit der Mundhöhle. Bei Urodelen und Anuren wurde — als die Folge der Fortsetzung der seitlichen Nasenrinne auf das Mundhöhlendach — ein Stück der Mundhöhle durch die Ausbildung eines Gaumenfortsatzes in engere Verbindung mit der Nasenhöhle gebracht. Die Oeffnung des Nasenkanales wurde hierdurch zur sekundären Choane umgestaltet. Jene Fortsatzbildung wurde als Initialstadium eines sekundären Gaumens gedeutet.

Bei *Testudo* unterscheiden wir zunächst den Einführungsgang, der zwei Abschnitte erkennen lässt, einen vorderen mit Plattenepithel ausgekleideten und einen hinteren, der sich allmählich erweitert, und dessen Wandungen Cylinderepithel tragen.

Daran schliesst sich die eigentliche Nasenhöhle, die durch das Relief der Wandungen in einen oberen und unteren Abschnitt zerfällt. Der obere, als Pars olfactoria bezeichnet, trägt die Riechschleimhaut; der untere, die Pars respiratoria, weist ganz vorn an der medialen Wand eine kleine grubige Einsenkung auf, die mit Sinnesepithel ausgekleidet ist: das JACOBSON'SCHE ORGAN; die übrige Wand ist von indifferentem Epithel überzogen. Als dritter Theil der Nasenhöhle ist der Ductus naso-pharyngeus zu unterscheiden, der die direkte Fortsetzung des unteren Abschnittes nach hinten darstellt und sich mittels der Choane am Dache der Mundhöhle öffnet.

Es wäre nun der Versuch zu machen, die Nasenhöhle von *Testudo* im Speciellen mit der der Amphibien zu vergleichen und zu prüfen, ob sich in den Formverhältnissen hier und dort irgend welche morphologische Beziehungen nachweisen lassen. Es wird zweckmässig sein, als Vergleichsobjekt mit *Testudo* eine primitive Form der Amphibien zu wählen; ich lege meine Befunde bei *Siren* zu Grunde und verweise dabei auf die Figurenreihe im Morphologischen Jahrbuche, Band 23, S. 459—464.

Pars olfactoria von Testudo und die Haupthöhle der Amphibien.

Die Nasenhöhle von *Siren* stellt sich als ein abgeplatteter Kanal dar, der von vorn nach hinten verläuft und vorn und hinten kuppelförmig geschlossen ist. Am vorderen Ende öffnet sich von unten und von der Seite her das Atrium in denselben; kurz vor dem hinteren Ende lateral am Boden liegt die Apertura interna. Das Lumen hat so im Ganzen die Form eines ungefähr horizontal gestellten Spaltes. Die Riechschleimhaut überzieht das ganze Dach, greift von hier auf die kuppelförmige, vordere und hintere, ferner auf die niedrige, laterale und mediale Wand über, von letzterer, namentlich im hinteren Theil des Cavum, auch auf den Boden. Der übrige Theil der Wandung trägt indifferentes Epithel. Im Bereich des letzteren beginnt kurz vor der Apertura interna eine leichte rinnenförmige Einsenkung des Bodens, die schräg nach vorn und medial verläuft und sich dabei schnell vertieft. Die Rinne lässt sich als solche bis zur Mitte der Länge der Nasenhöhle verfolgen; ihr vorderes Ende ist nach vorn zu einem umfänglichen Blindsack ausgestülpt, der unter dem Boden der Haupthöhle liegt; ebenso formirt sich an der medialen Wand des vorderen Rinnenendes ein breiter medianwärts gerichteter Blindsack; letzterer trägt sicher Sinnesepithel. Die Blindsäcke stellen das JACOBSON'SCHE ORGAN vor; ihre rinnenförmige Fortsetzung nach hinten entspricht der seitlichen Nasenrinne der höheren Amphibien. Die ganze Einrichtung ist etwa auf die hintere Hälfte der Nasenhöhle beschränkt. Ein frontaler Schnitt, der durch das vordere Ende des JACOBSON'SCHEN ORGANES geführt ist, zeigt die Verhältnisse wie in der schematischen Figur 5.

In der Amphibienreihe lässt sich eine allmähliche Zunahme der Nasenhöhlenlichtung erkennen, welche von den niederen zu den höheren Formen eine ganz beträchtliche ist. Auf diesen Vorgang sind zwei Momente von Einfluss; einmal die zunehmende Ausbildung des Geruchssinnes, die sich anatomisch durch die Ausdehnung des Riechepithels über die sich vergrößernden Wandflächen dokumentirt; ferner die

Funktion der Nasenhöhle als Respirationsweg. Die Art und Weise, wie die Ausdehnung des Lumens erfolgt, wird von der Schädelform beherrscht. In der Amphibienreihe

ist die allmähliche Anpassung des sich erweiternden Nasenhöhlenlumens an den breiten und platten Schädel ohne Weiteres ersichtlich.

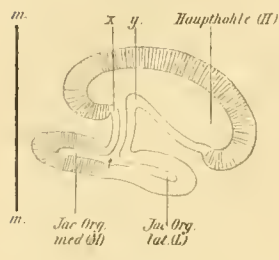


Fig. 5.

Siren. Schematisierter Frontalschnitt durch die Nasenhöhle und das JACOBSON'sche Organ. Der laterale Abschnitt des JACOBSON'schen Organs (Jac. Org. lat.) läuft nach hinten rinnenförmig aus; der mediale (Jac. Org. lat. II) ist nach hinten abgeschlossen. Die Ausbreitung des Sinnesepithels ist durch Strichelung angegeben. *m m* Medianlinie. *x, y* Falten, die den Zugang zum JACOBSON'schen Organ begrenzen. Bei * Mündung der JACOBSON'schen Drüse.

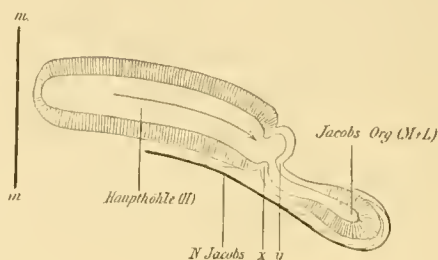


Fig. 6.

Urodel. Schematisierter Frontalschnitt durch die Nasenhöhle und das JACOBSON'sche Organ. — *m m* Medianlinie. *x, y* Falten, die die Rinne des JACOBSON'schen Organ begrenzen. Der Pfeil giebt die Richtung an, in welcher die Entfaltung der Nasenhöhle (vorwiegend) erfolgt ist.

Bei den Schildkröten hat das Lumen der Nasenhöhle im Vergleich zu dem der Amphibien sehr erheblich an Umfang gewonnen. Die Richtung, in welcher die Ausdehnung vorwiegend erfolgt ist, wird auch hier unter dem Einfluss der Schädelform

stehen. Während der Schädel der Amphibien im Allgemeinen durch das Ueberwiegen des queren Durchmessers gegen die Höhe charakterisirt ist, sind an Chelonierschädel der quere und der vertikale Durchmesser fast gleich; gehen wir von den Amphibien aus, so wird nach den Schildkröten hin gerade der Höhendurchmesser des Craniums zugenommen haben. Es wird also auch eben dieser Durchmesser sein, in welchem sich vorwiegend die Entfaltung des Nasenhöhlen-Lumens vollzogen hat. Diese kommt einmal dem mit Riechschleimhaut versehenen Abschnitte der Wandung zu gut, ausserdem aber auch anderen Theilen. Betrachten wir zunächst die Regio olfactoria.

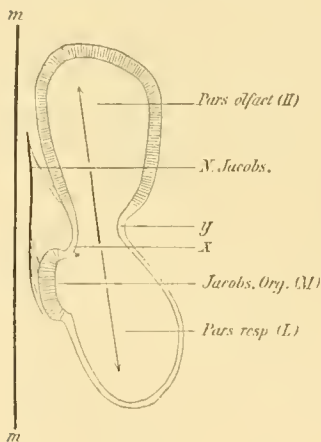


Fig. 7.

Testudo. Schematisierter Frontalschnitt durch die Nasenhöhle und das JACOBSON'sche Organ. *m m* Medianlinie. *x* mediale Grenzsfalte, *y* laterale Grenzsfalte. Der Pfeil giebt die Richtung an, in welcher die Ausdehnung der Nasenhöhle (vorwiegend) erfolgte. * giebt die Lage der Öffnung der Gland. Jacobs. an.

Diese nimmt bei *Siren* das Dach, die vordere, hintere, mediale und laterale Wand des rundlichen Kanales ein. Bei Urodelen (und auch im allgemeinen bei Anuren) entfaltet sich das Lumen der Nasenhöhle im queren Durchmesser; dementsprechend dehnt sich auch die Riechschleimhaut am Boden und am Dache des Kanales in lateraler Richtung aus. Der von den Regio olfactoria begrenzte Theil des Lumens stellt schliesslich einen annähernd horizontal gestellten Spaltraum dar; Dach und Boden, ferner die niedrige mediale, die vordere und hintere Wand dieses Raumes trägt die Riechschleimhaut (Fig. 6.). (Von den hier und da auftretenden Reduktionen des Riechepithels kann hier füglich abgesehen werden.)

Nehmen wir an, dass die Nasenhöhle von *Siren* sich im vertikalen Durchmesser entfaltet, so wird es in erster Linie die mediale und die laterale Wand des Raumes sein, welche sich ausdehnt und der sich vergrössernden

Regio olfactoria als Unterlage dient. Es entsteht ein Spaltraum, der annähernd vertikal und sagittal gestellt ist, und von der ausgedehnten medialen und lateralen Wand, ferner von dem schmalen Dach und der gleichfalls schmalen vorderen und hinteren Wand begrenzt wird. In diesem Verhalten tritt uns die Pars olfactoria der Nasenhöhle von *Testudo* thatsächlich entgegen (Fig. 7). Bei den Amphibien buchtet sich der Geruchssack in mehr oder minder ausgesprochener Weise über den hinteren Rand der primitiven Choane hinweg nach hinten aus und erfährt hier einen kuppelartigen Abschluss. In entsprechender Weise ist die Pars olfactoria von *Testudo* oberhalb der nasalen Öffnung des Ductus naso-pharyngeus nach hinten ausgebuchtet.

Bei *Siren* ist nun ein nicht unbeträchtlicher Theil der Wandungen der eigentlichen Nasenhöhle (namentlich der Boden) mit indifferentem Epithel überzogen; bei anderen Amphibien, z. B. *Proteus*, *Siredon*, ist die Entfaltung desselben nur gering. Nirgends wurde bei Amphibien im Bereiche der Haupthöhle eine scharfe Abgliederung des respiratorischen Theils der Wandung gegen die Riechschleimhaut beobachtet. Auch in der Pars olfactoria von *Testudo* findet sich, allerdings nur in sehr beschränktem Maasse, indifferentes Epithel, das sich kontinuierlich an den unteren Rand der Riechschleimhaut anschliesst. Der als „Pars“ olfactoria bezeichnete Theil des Cavum nasale von *Testudo* deckt sich also nicht genau mit der „Regio“ olfactoria der Amphibien-Nasenhöhle. An der Auskleidung der ersteren betheiligt sich indifferentes Epithel, ebenso wie in der Haupthöhle des Geruchsorgans der Amphibien.

Unter Berücksichtigung aller dieser Thatsachen halte ich es für wahrscheinlich, dass die Pars olfactoria der Nasenhöhle von *Testudo* dem eigentlichen Cavum nasale der Amphibien entspricht. Von einem indifferenten Zustande aus, wie ihn etwa *Siren* bietet, denke ich mir die Pars olfactoria der Schildkröten in der Weise entstanden, dass sich das Lumen der Haupthöhle im vertikalen Durchmesser entfaltetete, indem sich gleichzeitig das Riechepithel über die vergrößerten Wandstrecken ausdehnte, während das indifferente Epithel in der Entwicklung zurückblieb. (In den Schemata der Fig. 5—7 brachte ich diese Auffassung durch die Hinzufügung von (H) hinter die Bezeichnung „Haupthöhle“ beziehungsweise „Pars olfact.“ zum Ausdruck). — Das ursächliche Moment, welches auf die Richtung einwirkt, in der die Entfaltung des Nasenhöhlenslumens erfolgt, wird auch hier, ebenso wie bei den Amphibien, nicht in dem Geruchsorgan selbst, sondern in den Verhältnissen zu suchen sein, die die Form des Vorderkopfes bedingen.

Jacobson'sches Organ und Pars respiratoria von *Testudo*, Jacobson'sches Organ und seitliche Nasenrinne der Amphibien.

Wohl bei allen Amphibien erscheinen das JACOBSON'SCHE ORGAN und seine rinnenförmige Verlängerung ziemlich scharf gegen das Lumen der eigentlichen Nasenhöhle abgesetzt. Bei *Siren* wird der Zugang zu den Blindsäcken durch Schleimhautfalten gebildet, die durch die scharfe Umbiegung des Bodens der Haupthöhle nach unten entstehen (Fig. 5, *x*, *y*). Der zwischen den Falten gelegene Spalt führt von oben

her in die Blindsäcke, von denen sich der eine nach vorn und lateral, der andere nach medial ausstülpt (Fig. 5, Jac. Org., lat. und med.). Man kann die Beziehung beider zu einander vielleicht auch so ausdrücken, dass der grosse, laterale, nach vorn entfaltete Blindsack an seiner medialen Wand noch eine besondere, median gerichtete Ausstülpung trägt. Nur der laterale Blindsack setzt sich rückwärts in die Rinne fort.

Der laterale Blindsack von *Siren* ist es, der sich bei Amuren mächtig nach vorn entfaltet hat und nun einen grossen Nebenraum der Nasenhöhle darstellt. Er trägt ganz vorn an der medialen und vorderen Wand an scharf umschriebener Stelle das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs, während er sich nach hinten in die unfängliche seitliche Nasenrinne fortsetzt. Die Abgliederung des ganzen Raumes vom Cavum nasale ist hier noch ausgesprochener als bei *Siren*, einmal durch die Ausdehnung des blindsackartigen Theiles des Raumes (JACOBSON'sches Organ), ferner durch die weitere Ausbildung der Falten, die die rinnenförmige Verlängerung (die seitliche Nasenrinne) begrenzen. Durch die Ausdehnung der Nasenhöhle im Querdurchmesser wird bei Amuren endlich der Spalt, welcher das JACOBSON'sche Organ, beziehungsweise den seitlichen Nasengang mit dem Cavum nasale verbindet, in lateraler Richtung verschoben. (Vergl. die Figuren von RANA, Morph. Jahrb. XXIII, S. 512 ff.)

Bei Urodelen sind das einfacher gebaute JACOBSON'sche Organ und seine Fortsetzung, die seitliche Nasenrinne, gleichfalls mehr oder weniger deutlich durch Faltenbildungen gegen das Lumen der Nasenhöhle abgegrenzt (Fig. 6, *x*, *y*) und haben eine ausgesprochen laterale Lage zum Geruchssack gewonnen.

Ich bin nun der Meinung, dass der ganze Apparat des JACOBSON'schen Organs, wie er sich bei *Siren* findet, die Anlage für die gesammte Pars respiratoria der Nasenhöhle von *Testudo* enthält.

Bei *Siren* liegt der Spalt, der in die Blindsäcke führt, am Boden der Nasenhöhle, und der Nebenraum liegt unter der Haupthöhle. Erfolgte nun bei den Schildkröten die Entfaltung des Nasenhöhlenslumens vorwiegend im vertikalen Durchmesser, so wird diese ursprüngliche Lage des Nebenraumes zur Haupthöhle erhalten bleiben; er liegt auch weiterhin unterhalb derselben und steht nach oben mit ihr in Verbindung. Bei der Entfaltung des gesammten Nasenhöhlenslumens participirt nun auch der Nebenraum: die Ausdehnung desselben betrifft — in analoger Weise wie bei Amuren — in erster Linie den lateralen, nach vorn gerichteten Blindsack von *Siren*. Der mediale Blindsack betheiligt sich nicht an der Ausdehnung, oder doch in sehr viel geringerem Maasse; er behält das Sinnesepithel, das er bereits bei *Siren* trug, und bewahrt seine Lage an der medialen Wand des Nebenraumes.

Die absolute Zunahme der Raumverhältnisse des Cavum hat weiterhin zur Folge, dass der enge Spalt, der bei *Siren* die Verbindung des Nebenraums mit der Haupthöhle vermittelt, an Breite gewinnt. Beide Theile des Cavum treten so in eine weit offene Kommunikation; der untere Abschnitt verliert hierdurch seinen Charakter als Appendix der Haupthöhle, stellt vielmehr einen integrierenden Bestandtheil des gesammten Cavum dar. Die Falten, welche bei *Siren* die enge Spaltöffnung begrenzen, erhalten sich und stellen nun, da durch die vorwiegende

Entfaltung des Lumens im senkrechten Durchmesser die gesammte Höhlung (Haupthöhle + Nebenraum) die Form eines sagittal gestellten Spaltes aufweist, falten- oder wulstartige Prominenzen der medialen und lateralen Wand dar. Bei diesen Umbildungen verliert endlich der untere Raum — im Gegensatz zu den Anuren — seine Form als Blindsack; doch findet sich noch eine Andeutung hiervon in der schwach nach vorn vorgebuchteten, vorderen Wand desselben.

Diesen Verhältnissen entspricht die eigentliche Nasenhöhle von *Testudo* in allen wesentlichen Punkten (vergl. Fig. 7). Wir unterscheiden den oberen Abschnitt, die Pars olfactoria, die die Riechschleimhaut trägt und der eigentlichen Nasenhöhle von *Siren* zu homologisiren sein dürfte. Die mediale (*x*) und laterale (*y*) Grenzfalte trennen diesen von dem unteren Abschnitt, die als Pars respiratoria bezeichnet wurde. Die Grenzfalten entsprechen den Falten, die den spaltförmigen Zugang zum JACOBSON'schen Organ bei *Siren* begrenzen; wie jene tragen sie indifferentes Epithel. Streng genommen müsste man als Grenze zwischen oberem und unterem Abschnitt die gegen das Lumen gerichteten Kuppen der Falten annehmen. Bei der Darstellung des Befundes legte ich nur aus Opportunitätsgründen an der medialen Wand die Grenze an die Basis der Falte. Die Pars respiratoria kann man als bodenständige Rinne auffassen, die auch nach vorn eine abschliessende Wand empfängt, nach oben in weiter Kommunikation mit der Pars olfactoria steht. Vorn, an ihrer medialen Wand trägt sie das ziemlich scharf umgrenzte JACOBSON'sche Organ. Die ganze Pars respiratoria leite ich von den Blindsäcken von *Siren* ab, und zwar entspricht das JACOBSON'sche Organ von *Testudo* dem kleinen, medial gerichteten Blindsack, der auch bei *Siren* mit spezifischem Epithel ausgekleidet ist [Fig. 5 u. 7 (*M*)]; den ganzen übrigen Theil der Pars respiratoria homologisire ich dem nach vorn und lateral entfalteten Blindsack von *Siren* [Fig. 5 u. 7 (*L*)] mit seiner rückwärts verlaufenden, rinnenförmigen und mit indifferentem Epithel versehenen Fortsetzung.

Bei *Siren* liegt nun das vordere Ende des zu den Blindsäcken führenden Spaltes ungefähr in der Mitte der Länge der Nasenhöhle. Dagegen schliesst bei *Testudo* die Pars respiratoria direkt an das Ende des Einführganges an, und das JACOBSON'sche Organ findet sich im vordersten Theile der Nasenhöhle. In der That liegt hierin auf den ersten Blick etwas Befremdendes. Aber es wird zugegeben werden müssen, dass bei den recht eingreifenden Umgestaltungen, die sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung an der Nasenhöhle vollziehen, selbst in ausgedehnterem Maasse sich die relative Lage der einzelnen Theile zu einander verändern kann. Findet sich doch auch das hintere Ende des JACOBSON'schen Organs, beziehungsweise seine Fortsetzung bei einigen Formen am medialen Rande der Apertura nasalis interna (Gymnophionen) bei anderen am lateralen (Perennibranchiaten, Urodelen, Anuren). Verschiebungen treten auch zwischen der Mündung des Thränenkanals und dem vorderen Ende des JACOBSON'schen Organs in der Amphibienreihe auf. Bei *Siredon* in einigem Abstand von einander, nähern sie sich einander bei Urodelen; schliesslich wird bei Gymnophionen die nasale Mündung sogar in das JACOBSON'sche

Organ aufgenommen. Bei Anuren verschiebt sich das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organes bis in die vordere Spitze des unteren Blindsackes und liegt so thatsächlich noch vor einer durch die vordere Cirkumferenz der Apertura nasalis externa gelegten Frontalebene. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse, die durch lokale Verschiedenheiten der Wachstumsintensität zu Stande kommen können, verliert jene Thatsache meines Erachtens an Gewicht. Wird auch im Allgemeinen aus jener Differenz der Lage kein Grund abzuleiten sein, der gegen die durchgeführte Vergleichung geltend zu machen ist, so ist es im Speciellen schwer auszumachen, nach welchem Modus sich jene Lageveränderung vollzogen hat. Es wäre daran zu denken, dass durch Rückbildungen im vordersten Abschnitt der eigentlichen Nasenhöhle, die aber durch eine stärkere Entfaltung hinterer Partien kompensirt worden wäre, sich die Verschiebung des JACOBSON'schen Organs nach vorn vollzogen habe.

Das Verhalten des Einführganges bei *Testudo* lässt einen solchen Gedanken aufkommen. Bei Amphibien ist das Atrium im Allgemeinen kurz; stellt es einen etwas längeren Kanal dar, wie bei *Siren* oder *Proteus*, so ist es in seiner ganzen Länge mit Plattenepithel ausgekleidet. *Testudo* dagegen zeigt einen sehr langen Einführgang, der deutlich in zwei Abschnitte gesondert ist; den vorderen, der cylinderförmig gestaltet und mit Plattenepithel ausgekleidet ist; den hinteren, der trichterförmig erweitert und gegen die eigentliche Nasenhöhle scharf abgesetzt ist, und dessen Epithel mit dem indifferenten Epithel der eigentlichen Nasenhöhle übereinstimmt.

Man könnte daran denken, dass dieser hintere Abschnitt des Einführganges durch eine Reduktion der vordersten Partie der Nasenhöhle entstanden sei. Einen Beweis für diese Meinung zu führen, bin ich indess nicht in der Lage. Erscheint es mir doch an und für sich nicht berechtigt, allein nach dem Verhalten des Epithels der Wandung Schlüsse auf die Homologie der betreffenden Hohlräume zu ziehen.

Apertura nasalis interna, sekundäre Choane, sekundärer Gaumen.

Bei *Siren* setzt sich die rinnenförmige Verlängerung des JACOBSON'schen Organes bis zur Apertura interna fort; sie endet lateral, kurz vor der letzteren. Bei *Siredon* lässt sie sich bis in die Apertura hinein verfolgen, an deren lateraler Umrandung sie ausläuft; bei Urodelen und Anuren dehnt sie sich durch die innere Nasenöffnung hindurch und zwar wieder an der seitlichen Umrandung derselben bis auf das Mundhöhlendach aus. An letzterem wird der Boden der Rinne durch einen Fortsatz des Mundhöhlendaches gebildet, der an der vorderen Umwandung der Apertura interna beginnt und lateralwärts und nach hinten gegen den Kiefferrand ausläuft (Fig. 8). Hierdurch wird einmal ein Theil der Mundhöhle in engere Beziehung zur Nasenhöhle gebracht, ferner die Verbindungsöffnung

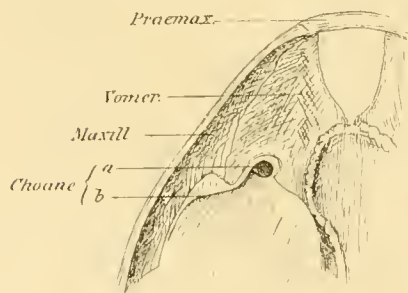


Fig. 8.

Salamandra; knöchernes Mundhöhlendach. Lage der Choane eingetragen. *a* primitiver, *b* sekundärer Theil der Choanenöffnung.

zwischen Mund- und Nasenhöhle in der Weise abgeändert, dass sich an die primitive Oeffnung (Fig. 8, Choane, *a*) seitlich ein langgezogener Spalt anschliesst, der von dem erwähnten Fortsatz, den ich als Gaumenfortsatz bezeichnete, und dem Dache der Mundhöhle begrenzt wird (Fig. 8, Choane, *b*). Hierdurch erhält die Verbindung zwischen Mund- und Nasenhöhle bei Urodelen und Anuren den Charakter einer (sekundären) Choane, und jener Fortsatz stellt den Anfang eines sekundären Gaumens dar.

Diese Zustände bei Urodelen und Anuren zeigen, wie durch Differenzirungen im Bereiche der Nasenhöhle (Ausbildung der seitlichen Nasenrinne) Veränderungen an der Kommunikationsöffnung zwischen Cavum nasale und Cavum oris und damit auch am Mundhöhlendache hervorgerufen werden.

Ist nun die Pars respiratoria der Nasenhöhle von *Testudo* wirklich in der oben ausgeführten Weise von der seitlichen Nasenrinne der Amphibien abzuleiten, so ist zu erwarten, dass sich auch im Verhalten der Apertura nasalis interna und des sekundären Gaumens bei den Schildkröten der Anschluss an die Zustände bei Amphibien nachweisen lässt. Dies ist in der That der Fall. An der Apertura interna sind bei *Testudo* die gleichen Modifikationen zu erkennen, wie sie bei Urodelen durch die Ausbildung der seitlichen Nasenrinne bedingt sind, und im Princip erfolgt die Bildung des sekundären Gaumens bei den Schildkröten in gleicher Weise wie bei den Amphibien, nur ist bei den ersteren dieser Process viel weiter geführt. Bestehende Unterschiede erklären sich aus der divergenten Richtung, in welcher hier und dort die Ausgestaltung des Vorderkopfes erfolgt ist.

Es wäre zunächst das Verhalten der primitiven Choane in ihrer Lage und Form bei *Testudo* festzustellen. Wir haben dieselbe an der Grenze zwischen Pars respiratoria und Ductus naso-pharyngeus zu suchen. Die direkte Beziehung, die der Rest der primitiven Choane (Fig. 8, *a*) bei Urodelen noch zur Mundhöhle hat, ist hier durch die Ausbildung des Nasenrachenganges verloren. Bei *Testudo* besitzt die Pars respiratoria in ihrer ganzen Länge eine knorpelige Umwandlung, die der untere Theil der knorpeligen Nasenkapsel bildet. Hierin kommt zum Ausdruck, dass dieser Theil der Nasenhöhle wirklich dieser zuzurechnen ist und sich nicht etwa bei der Bildung des sekundären Gaumens erst später derselben angeschlossen hat. Das trifft bei den Säugethieren z. B. für den unterhalb des Maxillo-turbinalen gelegenen Theil des Nasenhöhlenlumens zu. — Die Pars respiratoria von *Testudo* setzt sich nach hinten kontinuierlich in den Ductus naso-pharyngeus fort; an der medialen Wand fehlt eine scharfe Abgrenzung zwischen beiden Abschnitten, an der lateralen ist eine solche durch die kleine Schleimhautfalte gegeben, welche nach hinten vorspringt und mit der Wand des Nasenrachkanals einen kleinen Recessus bildet (*f*, Fig. 2 *a*). Bei Amphibien finden sich gelegentlich an der primitiven Choane ähnliche Falten- und Recessusbildungen. Ich erinnere an die Falte, die bei *Siren* am medialen Rande der Apertura interna besteht; ferner an den von SARASIN'S für *Ichthyophis* beschriebenen Choanenschleimbeutel; derselbe stellt gleichfalls einen Recessus dar, der durch eine vom Rande der primitiven Choane nach der Mundhöhle zu vorspringende Schleimhautfalte gebildet wird. Doch glaube ich nicht

annehmen zu dürfen, dass diese Bildungen zu jener Falte bei *Testudo* in Beziehung gebracht werden müssen. — Etwa bis zu dieser Falte dehnt sich nach hinten auch die knorpelige Umwandlung der Pars respiratoria aus; den Wandungen des Nasenrachenanges dagegen fehlen knorpelige Einlagerungen. Durch jene Falte wird die Stelle der Apertura nasalis interna markirt, und die Lage der letzteren stimmt mit der Stellung der Falte überein. Die primitive Choane ist also steil von vorn und oben nach hinten und unten gestellt.

Es fragt sich zunächst, wie diese Stellung der Apertura interna von den Zuständen bei Amphibien abzuleiten ist. Bei Perembibranchiaten liegt die Apertura nasalis interna in dem schwach gewölbten Dache der Mundhöhle; ihre Stellung ist etwa horizontal. Bei der lateralen Lage der Geruchssäcke ist der Abstand zwischen der rechten und linken Oeffnung ein sehr beträchtlicher. Schon bei Urodelen ist die Verschiebung der inneren Nasenöffnungen gegen die Medianebene und damit die Verringerung ihres Abstandes von einander nachweislich. Durch die Verschmälerung des internasalen Septums nähern sie sich bei den Cheloniern noch mehr, so dass nur ein schmaler Zwischenraum die beiderseitigen trennt. Auch bei Urodelen, die bereits die sekundäre Choane besitzen, bleibt die Stellung der Oeffnungen doch noch annähernd horizontal.

Die senkrechte Einstellung der Apertura interna bei Cheloniern ist mit der Entfaltung des Nasenhöhlenlumens im Höhendurchmesser in Verbindung zu bringen. Diese erfolgt nicht ausschliesslich nach oben, sondern auch in der Richtung nach

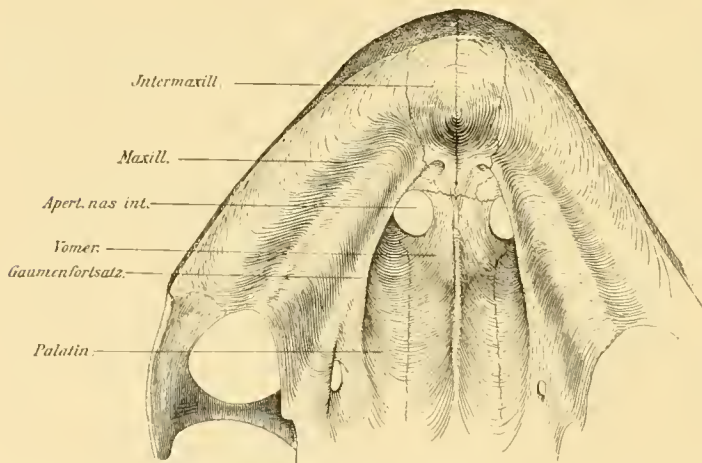


Fig. 9.

Testudo. Knöcherner Gaumen.

unten. Die Folge hiervon ist, dass der Boden der Nasenhöhle, der zugleich das Mundhöhlendach bildet, im Vergleich zur Basis des Schädels in ein tieferes Niveau zu liegen kommt. Sehr deutlich prägt sich das bekanntlich am skelettirten Schädel aus (Fig. 9). Das Intermaxillare und die Maxillaria fassen mit ihrer Gaumenfläche eine Vertiefung zwischen sich, die eben die untere Fläche der Schädelbasis darstellt und von Theilen des Vomer und Palatinum gebildet wird. Die

seitliche Umwandlung dieser Einsenkung bildet das Palatinum, weiter nach vorn der Oberkiefer. Vorn finden sich im Bereiche der Einsenkung zwei Oeffnungen, die in die Cavitäten der Nasenhöhlen führen und durch das schräg nach unten gerichtete Vorderende des Vomer von einander getrennt sind. Diese Löcher im knöchernen Schädel entsprechen in ihrer Lage den Aperturæ nasales internæ. Am Vomer sind demnach zwei Abschnitte

unterscheidbar, ein hinterer, der als lange, breite Platte der Schädelbasis anliegt, und ferner ein kürzeres, vorderes Ende, das pfeilerartig von hinten oben nach vorn unten zwischen die inneren Nasenöffnungen eingeschoben ist; letzteres fusst auf dem hinteren Rande der eigentlichen Gaumenfläche; dabei schiebt sich zwischen dasselbe und das Intermaxillare von der Seite her ein schmaler, quer gerichteter Fortsatz des Maxillare. Diese Fortsätze der Maxillaria erreichen sich jedoch nicht in der Medianlinie. Der vordere Theil des Vomer ist gegen den hinteren in scharfer Knickung abgebogen — Die Ableitung von den bei Amphibien bestehenden Verhältnissen ist einfach (vergl. die schematischen Figuren 10 A und B). Durch die Entfaltung der Nasenhöhle im vertikalen Durchmesser wird der Boden des eigentlichen Cavum nasale nach unten verschoben: Intermaxillaria und die Gaumentheile der Maxillaria folgen dieser Bewegung, während die Basis cranii und die ihr aufgelagerten knöchernen

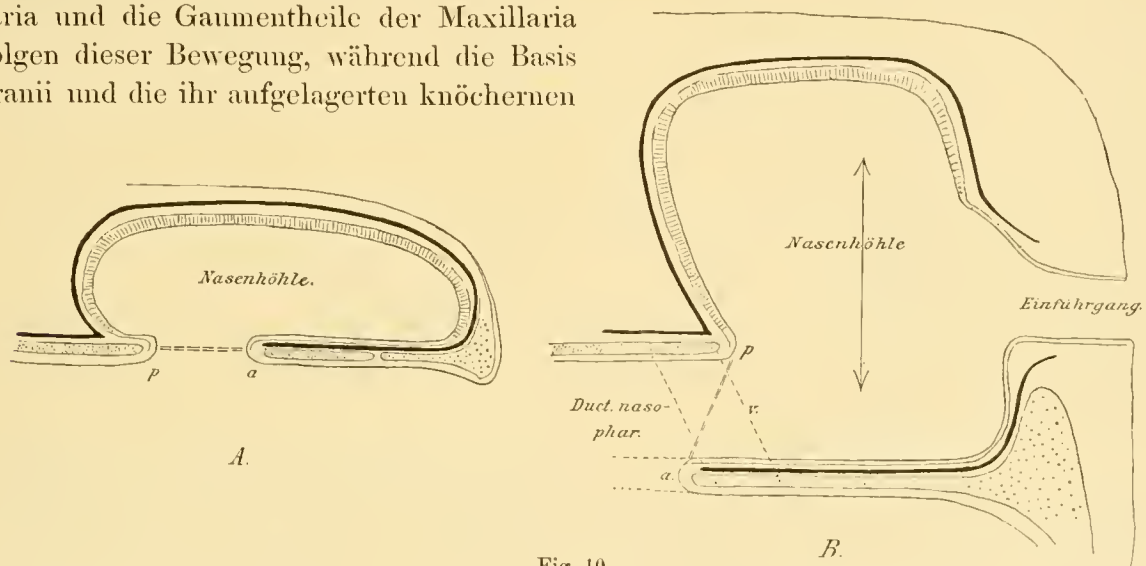


Fig. 10.

Sagittalschnitte durch die Nasenhöhle. *a* von einem Amphibium, *b* von einer Schildkröte. Schema zur Darstellung der Lagenveränderung der Apertura nasalis interna (*pa*) durch die Verschiebung des Mundhöhlendaches. Vomer eng punktiert. In Fig. *b* ist durch punktirte Linien (*v*) das vordere, abgelenkte Stück des Vomer eingetragen, das die beiderseitigen Aperturæ internæ von einander scheidet.

Theile die ursprüngliche Lage behalten. Der vordere Rand der Apertura nasalis interna (*a* der Fig. 10) verschiebt sich mit dem Nasenhöhlenboden nach unten, während der hintere (*p*) seine Lage beibehält. So geht die Oeffnung aus der horizontalen in eine schräg von hinten oben, nach vorn unten geneigte Stellung über. Das vorderste Stück des Vomer, soweit es die mediale Wand für die Oeffnung bildet, behält seine Beziehung zu derselben und nimmt eine entsprechend schräge Richtung an. An den Weichtheilen kombiniert sich mit dieser Verschiebung des Nasenhöhlenbodens noch eine Ausdehnung des letzteren nach hinten, wodurch dann die Apertura interna die steil von oben vorn, nach unten hinten geneigte Stellung erhält. Es entspricht demnach die obere Umrandung der Apertura nasalis interna von *Testudo* der hinteren der Amphibien, die untere der vorderen.

Nun wird bei Cheloniern die Apertura interna als solche nicht unmodificirt

übernommen; die Modifikationen sind wiederum auf Zustände bei Amphibien beziehbar. Bei Urodelen zeigt ein Frontalschnitt durch die horizontal gestellte Choane die Verhältnisse wie im Schema der Fig. 11. Indem sich die seitliche Nasenrinne (*R*) durch die Apertura interna hindurch nach hinten ausdehnt, wird die laterale Umrandung der primitiven Oeffnung gewissermaassen in seitlicher Richtung ausgebuchtet. Ganz analoge Verhältnisse lassen sich auch bei den Cheloniern erkennen. In dem Schema der Fig. 12 stellt das punktiert gezeichnete Oval die vertikal gestellte, unmodifizierte Apertura interna vor. Denken wir uns die seitliche Umrandung derselben in ähnlicher Weise wie bei Amphibien durch Einfluss der seitlichen Nasenrinne lateralwärts ausgebuchtet und die Ausbuchtung entsprechend der Entfaltung des Gesamtlumens der Nasenhöhle umfänglicher werdend, so wird die Apertura interna ihre Gestalt in der Weise verändern, wie es in Fig. 12 durch die ausgezogene Linie dargestellt ist. Das links zwischen den beiden Asterisci liegende Stück des Randes erhält sich ohne Modifikation und gehört zu dem Rest der eigentlichen Apertura interna. Er entspricht dem Randstück, welches bei Urodelen den primitiven Theil der Choanenöffnung (Fig. 8 Choane *a*) an der medialen Seite ungrenzt. Dagegen ist der rechts (lateral) von den Asterisci liegende Theil des Randes lateralwärts und nach unten ausgebuchtet und wird durch die Wandung der seitlichen Nasenrinne gebildet (vergl. Fig. 8 Choane *b* und den Frontalschnitt der Fig. 11). Diesen Erwägungen entsprechen die tatsächlichen Verhältnisse. In Fig. 4 *M* p. 398 ist ein Schnitt dargestellt, der durch die Gegend der Apertura nasalis interna geführt ist. Das Relief der Wandung des Ductus naso-pharyngeus findet sich hier in Uebereinstimmung mit der schematischen Fig. 12. Die Asterisci bezeichnen auch hier die Grenze zwischen der eigentlichen Apertura interna und dem seitlich davon liegenden Theil der Oeffnung, welcher der entfalteten seitlichen Nasenrinne entspricht. Zu berücksichtigen ist bei der Fig. 4 *M*, dass die Schnittrichtung nicht mit der Stellung der Apertura zusammenfällt. Ferner wird die laterale Umrahmung der modificirten Apertura interna noch durch die Faltenbildung (*f*) complicirt, für welche bei Urodelen — soweit mir bekannt — keine entsprechende Bildung besteht. — Eine genauere Vergleichung der Choane, wie sie die Urodelen besitzen, mit der Apertura interna von *Testudo* lässt auch in speciellen Verhältnissen eine weitgehende Uebereinstimmung erkennen.

Bei Urodelen wird der Theil der Choanenöffnung, der aus der Apertura interna hervorgeht, nach hinten in der Weise umrandet, dass sich der Boden der eigentlichen Nasenhöhle mit dem Dache der seitlichen Nasenrinne verbindet (s. die punktirte Linie *a* der Fig. 11, ferner Morph. Jahrb. XXIII p. 503); auf diese Weise wird das Lumen der seitlichen Nasenrinne von Cavum nasale abgeschlossen. Dem hinteren Rande der Urodelenchoane entspricht die obere Umrahmung der Apertura interna von *Testudo*; und diese letztere wird, wie oben ausgeführt (p. 392), durch die Verbindung der medialen Grenzfalte mit der lateralen gebildet. Die Pars olfactoria setzt sich oberhalb dieser Verbindung nach hinten fort. Da sich die Hauptmasse der medialen Grenzfalte selbstständig noch weiter rückwärts verfolgen lässt, so können wir diese Verhältnisse auch so ausdrücken, dass die laterale Grenzfalte hinten

ihr Ende findet, indem sie sich mit dem Boden des hinteren, kuppelförmig abgeschlossenen Theiles der Pars olfactoria verbindet. Die Pars olfactoria ist der eigentlichen Nasenhöhle der Urodelen zu homologisiren, die laterale Grenzfalte entspricht der oberen Schleimhautlippe, welche die seitliche Nasenrinne begrenzt. So ergibt sich auch in diesen Verhältnissen eine Uebereinstimmung. — Die vordere Umgrenzung des primitiven Abschnittes der Urodelenchoane liegt am Boden der eigentlichen Nasenhöhle, medial von der bodenständigen Schleimhautfalte, die die seitliche Nasenrinne begrenzt, zwischen dieser und dem seitlichen Rand der Regio olfactoria. In Fig. 11 ist dieses Verhalten durch die punktirte Linie β angedeutet. (Vergl. auch Morph. Jahrb. XIII p. 499 Fig. 12 *K* und *L*.) Aus dieser Schleimhautfalte geht bei *Testudo* die mediale Grenzfalte hervor; der entsprechende Theil der Umrandung



Fig. 11.

Frontalsehnitt durch die Choane eines Urodels. Schema. *H* Nasenhöhlen. *R* seitliche Nasenrinne. *mm* Medianlinie. Die punktirte Linie α verbindet den medialen und lateralen Rand der primitiven Choane; die unterbrochene Linie β bezeichnet die durch die Ausbildung des Gaumenfortsatzes entstandene sekundäre Choane. Ausserdem giebt die Linie α an, wie die hintere, β , wie die vordere Umgrenzung der Oeffnung zu Stande kommt.

der Apertura interna muss sich medial an diese anschliessen. Dem bodenständigen, lateralen Rande der Regio olfactoria der Urodelen entspricht bei *Testudo* der mediale, untere Rand des Riechepithels (vergl. Figg. 5 und 7, p. 406). Das Stück der Umgrenzung der Apertura interna von *Testudo*, welches dem vorderen Rande des primitiven Theiles der Urodelenchoane entspricht, ist demnach zu suchen an der medialen Seite zwischen der medialen Grenzfalte und dem unteren Rand des Riechepithels, wobei die veränderte Stellung der Apertur zu berücksichtigen ist. Ihm entspricht das Stück, das in Fig. 12 links zwischen den beiden Asterisci liegt. Dass es sich nicht, wie nach den obigen Ausführungen zu erwarten wäre, bis zum unteren Rand der Apertur ausdehnt, wird durch die viel stärkere Entfaltung des aus der seitlichen Nasenrinne hervorgegangenen Abschnittes bedingt. — Die Apertura interna gehört bei Perennibranchiaten dem Boden der Nasenhöhle selbst an; bei Urodelen kompliziert

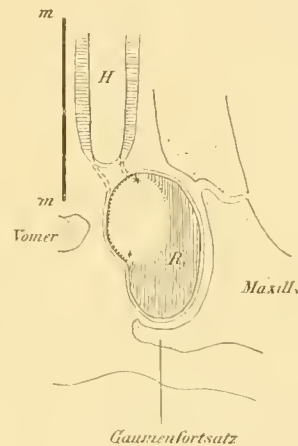


Fig. 12.

Apertura nasalis interna von *Testudo*. Schema. Frontal-schnitt durch die Apertur; man sieht von hinten her auf die etwa senkrecht gestellte Oeffnung. *H* Pars olfactoria der Nasenhöhle. *mm* Medianlinie. Das punktirte Oval bezeichnet die Form der primitiven Choane. In Folge der durch die Lumensentfaltung der Pars respiratoria bedingten Erweiterung, nimmt die Oeffnung, die durch die doppelte Kontourlinie umschriebene Form an. Der links von ** liegende, stark punktirte Theil der Umrahmung entspricht dem Reste der Wandung der primitiven Choane, der bei Urodelen an dem medialen und hinteren Rande bestehen bleibt. Der schraffierte Theil der Oeffnung *R* entspricht der seitlichen Nasenrinne der Amphibien.

sich dieses Verhalten, indem eben der laterale Rand durch die seitliche Nasenrinne ausgebuchtet wird, wie das auf den Frontalschnitten zu erkennen ist; der Rest der primitiven Choane, der sich bei den Urodelen als ein Theil der Kommunikationsöffnung zwischen Mund- und Nasenhöhle erhält, liegt auch weiterhin im Bereiche des eigentlichen Cavum nasale. Demnach muss auch der Theil der Apertura interna von *Testudo*, welcher der unmodificirten Oeffnung entspricht, dem Gebiete der Pars olfactoria angehören; das trifft thatsächlich zu, wenn wir, wie oben begründet, die Grenze zwischen Pars olfactoria und respiratoria auf die Kuppen der Grenzfalten verlegen. Jener Theil der Umrahmung steht bei Urodelen horizontal, bei *Testudo* fast vertikal, und während er bei ersteren noch die Kommunikationsöffnung zwischen Mund- und Nasenhöhle umranden hilft, ist er durch die Entstehung des Ductus naso-pharyngeus bei den Schildkröten von der Mundhöhle abgedrängt und liegt an der Grenze zwischen Cavum nasale und Nasenrachengang.

Bei Urodelen läuft die seitliche Nasenrinne am Mundhöhlendach als eine medianwärts geöffnete Rinne aus; ihr Boden wird durch den Gaumenfortsatz gebildet, der an der vorderen Umrandung des primitiven Theiles der Choanenöffnung beginnt. Bei *Testudo* schliesst an die Apertura interna der ziemlich lange Ductus naso-pharyngeus an. Derselbe empfängt nur oben und seitlich eine knöcherne Umwandung, die von Theilen des Vomer, Palatinum und Maxillare aufgebaut wird; Boden und mediale Wand des Kanals werden durch Weichtheile gebildet. Die knöchernen Theile verbinden die tiefer liegende Fläche des Schädelgrundes mit der höher liegenden Gaumenfläche. Die Gaumenfläche des Maxillare springt medianwärts mit zugeschärftem Rande um ein Weniges vor und bildet einen schwach ausgeprägten Processus palatinus. Am skelettirten Schädel markirt sich die Apertura nasalis interna mit aller Deutlichkeit (Fig. 9). Wie bei den Urodelen der Gaumenfortsatz an den vorderen Choanenrand anschliesst, so schliesst bei *Testudo* der Proc. palatinus des Oberkiefers an die untere Umrahmung der Apertura interna an und verläuft von hier nach hinten und lateral, um allmählich zu verstreichen. Am knöchernen Schädel von *Testudo* schliesst demnach an die Apertura interna eine Rinne an, die sich medianwärts öffnet, und es erscheint am Skelett die Gaumenbildung bei *Testudo* ebenso weit geführt wie an dem mit den Weichtheilen überkleideten Mundhöhlendach der Urodelen; die Unterschiede, die bestehen, beziehen sich wesentlich nur auf die Stellung der Apertura interna und die grössere räumliche Entfaltung des Lumens der Rinne (vergl. Fig. 8 und Fig. 9).

Durch die Schleimhaut wird die Rinne am knöchernen Gaumen von *Testudo* zu einem Kanal abgeschlossen, und dieser Ductus naso-pharyngeus erscheint als eine röhrenförmige Verlängerung der (modificirten) Apertura interna nach hinten. Es macht keine Schwierigkeiten, sich vorzustellen, dass das hinter der Apertura interna gelegene Stück der seitlichen Nasenrinne der Urodelen sich von vorn nach hinten fortschreitend zu einem Kanal abschliesst, der dann mutatis mutandis mit dem Ductus naso-pharyngeus von *Testudo* übereinstimmen würde.

Es ergibt sich aus dieser Vergleichung, dass in der Pars respiratoria, im JACOBSON'schen Organ, in der Apertura interna und im Ductus naso-pharyngeus von

Testudo Zustände gegeben sind, die an das JACOBSON'sche Organ, an die seitliche Nasenrinne und an die Choane der Amphibien (Perennibranchiaten, Urodelen) angeschlossen werden können, und die in bestimmter Richtung weiter gebildet wurden.

Meine Untersuchungen über die Amphibiennasenhöhle hatten mich zu der Ansicht geführt, dass die seitliche Nasenrinne bei niederen Amphibien (*Siren* und *Siredon*) zunächst als ein Hilfsapparat für das JACOBSON'sche Organ entsteht, indem sie den Expirationsstrom auf dieses zuleitet; sie besitzt so von vornherein einen gewissen Einfluss auf die Stromregulirung innerhalb der Nasenhöhle. Diese Leistung erweitert sich bei Urodelen und Anuren; die Rinne wird in ausgesprochenerer Weise zu einer Bahn für die Respirationsluft; dieser Umstand führt zu ihrer weiteren Ausgestaltung, wobei die Beziehung zum JACOBSON'schen Organ erhalten bleibt. Das gleiche Moment wird die umfängliche Entfaltung des Lumens der seitlichen Nasenrinne bei Cheloniern herbeigeführt haben; sie ist hier zum fast ausschliesslichen Wege für die Athmungsluft durch das Cavum nasale geworden; das JACOBSON'sche Organ behält dabei seine von Anfang an gegebene Lage in der respiratorischen Bahn. Die Entfaltung der seitlichen Nasenrinne und ihre Ausdehnung nach hinten führte bei Urodelen und Anuren weiterhin zu Veränderungen an der Kommunikationsöffnung zwischen Mund- und Nasenhöhle. Durch die Ausbildung des Gaumenfortsatzes und die durch ihn geschaffene sekundäre Choane wird ein Theil des Mundhöhlenlumens in engere Verbindung mit der Nasenhöhle gebracht. Die Bedeutung dieser Veränderung liegt darin, dass durch sie der Zutritt der inspirirten Luft zum Kehlkopfeingang, und umgekehrt der Eintritt der expirirten in die Nasenhöhle erleichtert und gesichert wird. Das gleiche ursächliche Moment dürfte bei den Cheloniern weiter gewirkt haben und führte zur Entfaltung auch des hinteren Rinneentheiles in der Höhe wie in der Länge und ferner zum Abschluss desselben zu einem Kanal, den Ductus naso-pharyngeus, wodurch die Choanen weit nach hinten gegen den Kehlkopfeingang verschoben wurden. Die Vorgänge am Mundhöhlendach bei den Cheloniern werden dabei in der gleichen Richtung weiter geführt, in welcher sie sich bei den Amphibien eingeleitet hatten. Das Stück der seitlichen Nasenrinne, das hinter der Apertura interna im Bereiche des Mundhöhlendaches verläuft, wird zunächst durch eine Schleimhautbrücke zu einem röhrenförmigen Kanal abgeschlossen (*Testudo*); erst weiterhin kommt es dann zur ergiebigeren Betheiligung der benachbarten, knöchernen Gebilde an der Umwandlung des Kanals. Indem sich Maxillare, Palatinum und auch der Vomer mit Fortsatzbildungen in die Schleimhautbrücke hinein ausdehnen, entsteht der geschlossene sekundäre, knöcherne Gaumen. — Gerade in den zuletzt berücksichtigten Verhältnisse zeigen die Chelonier Anschlüsse an die höheren Amphibien. Es liegt mir fern, daraus Schlüsse auf eine phyletische Zusammengehörigkeit zwischen diesen und Cheloniern zu ziehen; das verbietet, abgesehen von allen anderen Instanzen, schon die Schädelform mit den Konsequenzen, die sich aus dieser für die Nasenhöhle ergeben. In der Breitenentfaltung des Amphibienschädels und der daraus folgenden Entwicklung der Nasenhöhle im queren Durchmesser ergibt sich eine ausgesprochene Divergenz gegen die Chelonier, wo die Ausdehnung des Vorder-

kopfes im vertikalen Durchmesser alle Umbildungen an der Nasenhöhle beeinflusst. Jene Uebereinstimmungen in der Gaumenbildung u. s. w. sind daher nur als Parallelismen der Entwicklung aufzufassen. Der Apparat, aus dem sich die seitliche Nasenrinne der Amphibien, sowie die Pars respiratoria mit ihrer Fortsetzung in den Ductus naso-pharyngeus entwickeln, ist bereits bei niederen Amphibien (*Siren*) in den Blindsäcken des JACOBSON'schen Organs und ihrer rinnenförmigen Verlängerung gegen die Apertura nasalis interna hin vorhanden. Die weitere Differenzirung dieser Theile verläuft bei den höheren Amphibien und bei den Schildkröten im Princip in ähnlicher Weise, aber im Speciellen werden die Entwicklungsvorgänge hier wie dort durch besondere Faktoren in verschiedene Bahnen gedrängt, sie schreiten überdies bei den Schildkröten weit über den von den Amphibien erreichten Grad der Ausbildung hinaus fort.

Diese Divergenz der Entwicklung kommt auch in der Beziehung der knöchernen Theile des Mundhöhlendaches zur Choane zum Ausdruck. Bei den niederen Amphibien stehen dieselben noch in loser Verbindung mit der Apertura interna; lateral liegt das Maxillare, medial Vomer und Palatinum. Bei *Salamandra* ist es fast ausschliesslich der Vomer, der die Choanenöffnung umrandet. Der Ausschnitt in seinem plattenartig verbreiterten Theil umgrenzt die Oeffnung medial, vorn, und erstreckt sich auch noch lateral in den Gaumenfortsatz hinein; an der Bildung des letzteren ist in geringer Weise auch das Maxillare betheilig. Ein Ueberblick über die Abbildungen, die WIEDERSHEIM in seiner Arbeit über den Urodelschädel giebt, lässt bei allen Salamandrinen die enge Beziehung des Vomer zur Choane erkennen. Bei *Testudo* wird die Apertura interna des knöchernen Schädels nur medial vom Vomer, unten und lateral vom Maxillare, oben auch noch durch einen Theil des Praefrontale umrandet. Den knöchernen, gering entwickelten Boden für den Ductus naso-pharyngeus bildet allein das Maxillare.

Bei anderen Schildkröten, die einen hochentwickelten, sekundären, knöchernen Gaumen besitzen, betheiligten sich dann auch noch Palatinum und Vomer an der Bildung desselben. Es sind demnach bei den Schildkröten andere knöcherne Theile des Mundhöhlendaches, die zur Choane in Beziehung treten, als bei den Urodelen. Diese Thatsache kann nun m. E. für die Beurtheilung der Gaumenbildung überhaupt nur in zweiter Linie in Betracht gezogen werden.

Es sind die gleichen Ursachen, die den ersten Anstoss zur Bildung des sekundären Gaumens gaben und die fortwirkend die weitere Ausgestaltung desselben bedingten. Unter diesem Gesichtspunkt erscheint der Vorgang der Gaumenbildung bei Amphibien und bei Cheloniern als ein durchaus einheitlicher. Die Thatsache, dass in den beiden Gruppen verschiedene knöcherne Gebilde als Stützapparate Verwendung finden, kann, wie ich glaube, an jener Auffassung nichts ändern. Die Ausbildung der Knochen des Mundhöhlendaches hängt von ganz anderen Momenten ab; als ein solches ist z. B. wohl die Ausgestaltung des Gebisses heran zu ziehen. Der mit Zähnen bewaffnete Vomer der Amphibien bedarf einer breiten, festen Stütze am Mundhöhlendach, während auf der anderen Seite das mit dem schneidenden Horn-

kiefer ausgestattete Maxillare einer solchen benöthigt. So wird hier der Vomer, dort der Oberkiefer sich grössere Flächen an Mundhöhlendache erobern: es wird bei Urodelen der eine, bei Cheloniern der andere eine engere Beziehung zur Kommunikationsöffnung zwischen Mund- und Nasenhöhle erlangen und sich weiterhin den an dieser Stelle wirksamen Momenten unterwerfen. Kann ich also den Unterschieden, die in der speciellen Bildung des sekundären Gaumens bei Urodelen einerseits, *Testudo* andererseits bestehen, einen principiellen Werth für die Auffassung der Gaumenbildung überhaupt nicht beimessen, so sind dieselben doch bei der Abwägung der phyletischen Beziehungen zwischen Urodelen und Cheloniern selbstverständlich in Rechnung zu ziehen. In Zusammenhalt mit anderen, bereits besprochenen Verhältnissen scheint mir auch in dieser Thatsache ein Grund dafür zu liegen, bei der Ableitung der Zustände bei *Testudo* von einer tiefstehenden Form aus zu gehen, wo — wie bei den Perennibranchiaten — Maxillare und Vomer sich in gleicher Weise an der knöchernen Umgrenzung der Apertura nasalis interna betheiligen. Von solcher Form würde die Entwicklung der Urodelen und Chelonier in divergenter Richtung erfolgt sein.

Nasendrüsen.

Es wäre schliesslich noch auf die Frage einzugehen, wie sich die grossen Drüsen der Nasenhöhle von *Testudo* zu den Drüsenbildungen bei Amphibien verhalten. Hier wie dort bestehen solche grössere Drüsen einmal an der lateralen Seite des Geruchssackes, Gl. nasales externae; ferner solche an der medialen Seite desselben, die sich längs des Septum ausbreiten.

Bei Amphibien bestehen meist mehrere Gl. nasales externae; dieselben münden allgemein in der Nähe der äusseren Nasenöffnung, an der Stelle, wo das Plattenepithel des Atriums an das respiratorische Epithel der Nasenhöhle anschliesst. Die Grösse dieser Drüsen ist meist unbedeutend.

Bei Reptilien besteht, soweit mir bekannt, nur eine Glandula externa, die in verschiedenem Grade ausgebildet sein und oft sehr erhebliche Dimensionen erreichen kann. Bei Sauriern, Ophidiern¹⁾ und auch bei manchen Schildkröten z. B. *Emys*, findet sich die Mündung dieser Drüse an der Grenze zwischen dem Plattenepithel, welches von der Apertura externa gegen das Lumen der Nasenhöhle vordringt; und zwar an der seitlichen Wand des Lumens mehr oder weniger dem Dache genähert. Der Drüsenkörper liegt hier immer der knorpeligen Nasenkapsel von aussen auf und zwar vorwiegend ihrer seitlichen Wand. In wichtigen Merkmalen stimmen also diese Drüsen mit denen der Amphibien überein; so dass sie, wie das BORN²⁾ schon

1 BORN G., Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. III. Morph. Jahrb. VII.

2 BORN, G., Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morph. Jahrb. V; s. a. GAUPP, E., Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. XIV. p. 463; WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. 1893.

ausgesprochen hat, mit den multiplen Gl. nasales externae der Amphibien in Beziehung gebracht werden dürfen.

Was die Lage des Drüsenkörpers anlangt, so zeigt die Gl. externa von *Testudo* Uebereinstimmung mit den Zuständen bei Amphibien und den übrigen Reptilien. Sie liegt an der lateralen Seite der Knorpelkapsel, dehnt sich aber, bei ihrer enormen Entfaltung, namentlich vorn auch auf die vordere und obere Fläche derselben aus. In der Mündung weist sie indess eine Abweichung von den typischen Verhältnissen auf; das Ende ihres Ausführungsganges findet sich am Dache des erweiterten Theiles des Einführungsganges im Bereiche des Cylinderepithels, eine kurze Strecke hinter dem Ende des Plattenepithels. Trotz der Bedeutung, die gerade der Lage der Mündungsstelle allgemein für die Beurtheilung der Homologie von Drüsenbildungen zuzuerkennen ist, glaube ich doch im vorliegenden Falle nicht aus dieser Differenz einen Grund ableiten zu dürfen, der gegen die Homologisirung der Gl. nasal. ext. von *Testudo* mit der gleichnamigen Drüse anderer Reptilien geltend zu machen wäre.

Das Bestehen der äusseren Nasendrüsen bereits bei Amphibien, ihre Ausbildung unter Bewahrung der für jene typische Lage der Mündung bei Sauriern, Ophidiern nicht nur, sondern auch bei anderen Schildkröten, lässt die Drüse als eine fest in den Organismus eingebürgerte Einrichtung erkennen. Das schliesst allerdings nicht aus, dass sie hier und da durch Drüsenbildungen, die von anderer Stelle aus ihre Entstehung nehmen, ersetzt werden könnte. Ein hierher gehöriges Beispiel liefern die Drüsen des JACOBSON'schen Organs. Doch ist jedenfalls die Möglichkeit zuzugeben, dass die Mündung der Drüse eine Verschiebung erfahren und so die typische Lage aufgegeben hat.

Die mediale, grössere Drüse der Amphibien findet sich allenthalben in Beziehung zum JACOBSON'schen Organ. In ihrer Lage zeigt sie — ausgenommen die Gymnophionen — eine Uebereinstimmung darin, dass sie sich unter dem Boden des Geruchskanals hin gegen das Septum erstreckt. Bei *Siren*, wo sie sehr stark ausgebildet ist, dehnt sie sich von der Mündung an gleichmässig nach vorn und hinten längst des Septum aus, während sie sich bei Urodelen und Anuren hauptsächlich nach hinten entfaltet. Ueberall stellt sie eine vielfach verzweigte, tubulöse Drüse dar, deren Schläuche bald lose an einander gefügt, bald dicht an einander gedrängt sind. In der Zahl und Lage der Drüsenmündungen bestehen dagegen Differenzen. Bei *Siren* beobachtete ich nur eine Mündung, die am Boden des JACOBSON'schen Organs, gerade an der Grenze des Sinnesepithels des medialen Blindsackes sich fand. Auch bei Anuren (*Rana*) sah ich nur eine Mündung; dieselbe liegt am hinteren Rande des Sinnesepithels des JACOBSON'schen Organs; bei Urodelen kommen zwei bis drei selbstständige Drüsen vor, die am vorderen Ende des JACOBSON'schen Organs ausmünden. Bei *Ichthyophis* bestehen nach SARASIN viele, kleine Drüsen, die in das schlauchförmige JACOBSON'sche Organ an dem Rande zwischen Sinnesepithel und indifferentem Epithel ausmünden. Dass die Drüse von *Siren* und die der Anuren komplet homolog seien, ist mir wahrscheinlich; wie sich die multiplen Drüsen der Urodelen zu der einfachen Drüse von *Siren* und *Rana* verhalten, bleibe unent-

schieden; aber sicherlich sind die vielen, kleinen Drüsen von *Ichthyophis* Bildungen, die zwar physiologisch gleichwerthig mit den JACOBSON'schen Drüsen der übrigen Amphibien sind, die aber morphologisch nicht mit jenen übereinstimmen.

Die Gl. medialis von *Testudo* zeigt nun in der Lage ihres Körpers, wie in ihrem Charakter als tubulöse Drüse Uebereinstimmung mit den Drüsen des JACOBSON'schen Organs der Amphibien. Dass sie sich den Formverhältnissen der knorpeligen Kapsel anpasst und durch die bodenständige Oeffnung derselben sich auch ausserhalb des Knorpelgerüsts ausdehnt, ist bei ihrer mächtigen Entfaltung nichts Befremdendes. Ihre Mündung liegt unterhalb der medialen Grenzfalte, an der vorderen und oberen Umrandung des Sinnesepithels des JACOBSON'schen Organs. Das Drüsensekret wird demnach über die sensorielle Schleimhaut des Organes ergossen; die funktionelle Beziehung desselben zum accessorischen Sinnesorgan der Nasenhöhle in dem a. O. besprochenen Sinne ist also auch hier nachweislich, so dass wir die Drüse mit Fug und Recht als JACOBSON'sche bezeichnen dürfen. In den obigen Ausführungen glaubte ich den Nachweis erbracht zu haben, dass das JACOBSON'sche Organ von *Testudo* dem medialen Abschnitt der Blindsackbildungen von *Siren* entspricht, so dass die Drüsen hier und dort mit gleichwerthigen Abschnitten der Nasenhöhle in Verband stehen. Aber bei *Siren* fand sich die Mündung am Boden der Blindsackbildungen; stellt man sich nun die Entfaltung dieses Abschnittes in der oben ausgeführten Weise vor, so müsste die entsprechende Stelle bei *Testudo* am unteren Rande des Sinnesepithels zu suchen sein (Vergl. Figg. 5 und 7, p. 406). Bei Anuren, bei denen das Sinnesepithel des unteren Blindsackes gleichfalls von dem medialen Abschnitt des JACOBSON'schen Organs von *Siren* abzuleiten sein dürfte, liegt die Drüsenmündung am hinteren Rande desselben. Man kann sagen *Siren*, *Rana* und *Testudo* zeigen in allmählichem Uebergange die Verlagerung der Drüsenmündung. Ohne daran zu denken, dass die Anuren von den primitiven Amphibienformen zu den Cheloniern hinüberleiteten, möchte ich doch die Möglichkeit einer entsprechenden Wanderung der Drüsenmündung nicht absolut von der Hand weisen. Indess in Hinblick auf die berührten Verhältnisse in der Amphibienreihe, ferner mit Rücksicht auf den Reichthum an kleinen, tubulösen Drüsen, der sich gerade bei *Testudo* im ganzen vorderen Abschnitt der Nasenhöhle im Bereiche des indifferenten Epithels geltend macht, neige ich zu der Ansicht, dass eine komplette Homologie mit der Drüse von *Siren* nicht vorliegt, dass es sich vielmehr, veranlasst durch die veränderten lokalen Bedingungen, um eine Neubildung der Drüse handelt.

Gerade bei *Testudo* fällt nun die mächtige Drüsenentfaltung im vorderen Abschnitt der Nasenhöhle auf. Zu der Gl. medialis und externa kommen noch die unzähligen, kleinen, tubulösen Drüsen, die dem respiratorischen Epithel eingelagert sind und sich vom Einführungsgange her noch weit in die eigentliche Nasenhöhle hinein erstrecken. Ueberall bei Amphibien, Reptilien und Säugethieren finden wir die Mündungen umfangreicher Drüsen in der Nähe der äusseren Nasenöffnung. Ihre allgemeine Verbreitung lässt auf ihre wichtige, funktionelle Bedeutung schliessen. Diese wird einmal darin zu suchen sein, dass der Respirationsweg feucht erhalten,

und die Schleimhaut vor dem Eintrocknen geschützt wird. Das Feuchtbleiben der Wandungen der Respirationswege kommt aber auch der eingeathmeten Luft zu gute; einmal wird der Feuchtigkeitsgehalt der Respirationsluft auf diese Weise erhöht, ferner werden kleine, körperliche Beimengungen an den feuchten Wandungen haften bleiben: die Athmungsluft wird so gereinigt. Diese kleinen Partikelchen werden durch das abfliessende Drüsensekret entfernt. Eine derartige Vorstellung ist seit lange gang und gäbe für die Funktion der kleinen Schleimdrüsen der tieferen Respirationswege. Es erscheint mir wohl denkbar, dass gerade am Anfang der letzteren in Anpassung an die gleiche Leistung eine stärkere Entfaltung der Drüsen und die allmähliche Ausbildung einzelner, sehr grosser, stattgefunden hat. Ist doch gerade die eintretende Inspirationsluft noch am stärksten verunreinigt, und wird so gerade am Anfange des Athmungsweges jene Leistung am lebhaftesten in Anspruch genommen. Besonders bei den niedrigen Wirbelthieren, denen im Bereiche der Nasenhöhle besondere Filtrirapparate für die Athmungsluft fehlen, wie sie bei Säugthieren durch die complicirt gebauten Muschelbildungen gegeben sind, würde diese Bedeutung der in der Nähe der äusseren Nasenöffnung mündenden Drüsen einleuchten. Thatsächlich treten dieselben ja auch erst bei Amphibien auf, bei denen das Cavum nasale in den Dienst der Athmung tritt, und ihre Ausbildung bei Reptilien geht Hand in Hand mit der Entfaltung des Nasenhöhlenlumens. Die Drüsen würden so als Schutzapparate für den Organismus wirksam sein. Vielleicht geht diese Funktion noch weiter. Es wäre möglich, dass dem Sekret bestimmte Eigenschaften zukämen, die kleine Parasiten verhindern, in die Kavitäten des Vorderkopfes einzudringen, beziehungsweise schädigend auf die eingedrungenen einwirken. Ich denke hierbei in erster Linie an Bakterien etc., deren pathogener Einfluss auf diese Weise paralysirt werden könnte. Auch unter diesem Gesichtspunkt würde die Anhäufung von kleinen Drüsen, oder die Entfaltung einzelner gerade am Beginn des Cavum nasale durchaus verständlich erscheinen. Als Analogie hierfür liessen sich die Schleimdrüsen des Cervix uteri anführen; der Umstand, dass unter normalen Verhältnissen das Cavum uteri keimfrei gefunden wird, wird dem Einflusse des Sekrets der Cervixdrüsen zugeschrieben.

Muschelbildungen.

Die Wandungen der eigentlichen Nasenhöhle von *Testudo* werden durch Vorsprünge, die gegen das Lumen gerichtet sind, complicirt; sie wurden oben als Muschelwulst, mediale und laterale Grenzfalte bezeichnet. Der morphologische Werth dieser Bildungen ist ein verschiedenartiger. Der Muschelwulst liegt im Bereiche der Pars olfactoria, an der lateralen Wand derselben und stellt sich als eine schwach prominente Erhebung dar, die mit Riechepithel überzogen ist. Er ist bedingt durch eine Vorbuchtung der knorpeligen Nasenkapsel gegen das Lumen, welcher an der Aussenfläche der letzteren eine Einsenkung entspricht. Dieser Ein-

senkung ist der Körper der Glandula nasalis externa eingelagert. Den Muschelwulst von *Testudo*, der auch in geringerer Ausbildung bei Emyden wiederkehrt, erachte ich der Muschel der Saurier für homolog. Die Lage an der lateralen Wand der Nasenhöhle und die Beziehung zur Gland. nasal. ext. begründen diese Annahme. Im Anschlusse an die Auffassung BORN's hatte ich früher meine Ansicht über die Genese der Sauriermuschel entwickelt (Morph. Jahrb. XXIII p. 536). Der Muschelwulst von *Testudo* liefert ein schönes Beispiel dafür, wie durch die Entfaltung der Drüse, also durch ein von aussen wirkendes Moment, eine gegen das Lumen gerichtete Hervorragung der Nasenhöhlenwand entsteht, deren Oberfläche zur Ausbreitung der Riechschleimhaut benutzt wird. Er stellt ein Zwischenglied dar, zwischen den geringen Spuren einer Wulstbildung, die bei Amphibien nachweislich sind, und den höher entwickelten Muschelbildungen der Saurier. Der Vergleich mit den Amphibien ergibt als weiteres bestätigendes Merkmal für die aufgestellte Homologie die Lage des Wulstes oberhalb der der seitlichen Nasenrinne entsprechenden Pars respiratoria.

Es bildet demnach der Muschelwulst von *Testudo* und *Emys* ein Glied in jener, schon von BORN besprochenen Reihe, welche bei den Amphibien mit den leichten Einbiegungen der lateralen Wand der Nasenhöhle beginnt, die hier durch die Auflagerung des Thränenkanals und der äusseren Nasendrüsen bedingt sind; und welche ihr Ende findet in der mittleren Muschel der Vögel und in der unteren Muschel der Säuger. Ich schliesse mich hinsichtlich der Fassung des morphologischen Begriffs der Muschel an BORN¹⁾ an, der mit Recht hierbei den Schwerpunkt auf die Entstehungsgeschichte der Hervorragung und auf ihre Beziehung zur Riechschleimhaut legt. Als Muschelbildungen bezeichne ich solche, gegen das Lumen gerichtete Vorrangungen der Nasenhöhlenwand, welche im Bereiche der Regio olfactoria entstehen, und die sich im direkten Dienste des Geruchssinnes zu umfänglichen Vorsprüngen entfalten können, indem ihre freie Oberfläche sich unter gleichzeitiger Entfaltung der Riechschleimhaut vergrössert. Es gehören also nur solche Bildungen hierher, die von ihrer ersten Entstehung an die Beziehung zur Endausbreitung des N. olfactorius besitzen. Dabei ist es gleichgiltig, ob andere Faktoren bestehen, die den ersten Anstoss zur Bildung der Hervorragung geben, und welcher Art diese sind. Ich rechne demnach unter die Muschelbildungen auch den Muschelwulst von *Testudo* (und *Emys*), ferner auch die obere Muschel (Riechhügel, GEGENBAUR) der Vögel: den Anstoss zum ersteren giebt die Gl. nasalis externa, zur letzteren der Sinus orbitalis. Es dürfte zweckmässig sein, diese Bildungen, die zwar als deutlich umgrenzte Erhebungen der Nasenhöhlenwand erscheinen, die aber doch in ihrer formalen Ausgestaltung noch weit hinter den höher differencirten Muschelbildungen zurückstehen, als Muschelwülste zusammenzufassen, wodurch einmal ihr anatomischer Charakter bezeichnet, ausserdem ausgedrückt werden soll, dass diese Wulstung den Vorläufer darstellen kann für freier und selbstständiger in die Nasenhöhle einragende Vorsprünge. Für solche letztere könnte die Bezeichnung Muschel reservirt bleiben. Hierher würden die Muscheln der

1) BORN, Morph. Jahrb. V. p. 135.

Saurier und Ophidier, ferner die Siebbeinmuscheln der Säugethiere zu rechnen sein. Nun kann eine Muschel die ursprünglich bestehende Beziehung zur Endausbreitung des *N. olfactorius* im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verlieren; die Riechschleimhaut entzieht sich ihr, und der Vorsprung übernimmt andere Funktionen, unter deren Einfluss er sich noch weiter differenzieren kann (Regulierung, Filtration des Luftstromes innerhalb des Cavum nasale u. s. w.) Hierher würde ich die mittlere (ächte) Muschel der Vögel und die untere Muschel (Maxillo-turbinale) der Säugethiere rechnen, unter der durch GEGENBAUR begründeten Voraussetzung, dass sie der Sauriermuschel homolog seien. Auch für diese rechtfertigt sich die Bezeichnung als Muschel durch ihre Geschichte; um ihre Besonderheit hervorzuheben, möchte ich sie respiratorische Muscheln benennen und ihnen die eben besprochenen als Riechmuscheln gegenüberstellen. Dass die hier aufgestellten Gruppen von Muschelbildungen nicht scharf umgrenzt werden können, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden. Zwischen Muschelwulst und freien Muscheln kommen, wie BORN schon hervorhebt, alle Uebergänge vor. Die Siebbeinmuscheln der Säuger sind keine reinen Riechmuscheln, da sie nur in ihrem, der Lamina cribrosa angeschlossenen Teile die Olfactoriusausbreitung tragen, während ihr vorderer, oft äusserst complicirt gestalteter Abschnitt indifferentes Epithel trägt und accessorische Funktionen zu leisten hat.

Den Muschelbildungen stelle ich alle selbstständigen Vorsprünge der Nasenwandungen gegenüber, deren Entstehung und Gestaltung keine Beziehung zur Ausbreitung des Riechnerven hat. Vielleicht könnte man sie als unächte Muschelbildungen zusammenfassen und ihnen die bisher besprochenen als ächte Muschelbildungen gegenüberstellen. Zweckmässiger dürfte es indess sein, für derartige Bildungen je nach den speciellen Verhältnissen besondere Namen zu gebrauchen. In diese Gruppe stelle ich die mediale Grenzfalte von *Testudo*. Wie ich oben zu begründen versuchte, ist sie der Schleimhautlippe homolog, welche bei Urodelen die seitliche Nasenrinne gegen den Boden der Nasenhöhle abgrenzt; mit dieser korrespondirt eine zweite Schleimhautlippe, die den in die Rinne führenden Spalt von oben begrenzt. Ihr entspricht die laterale Grenzfalte von *Testudo*. Bei Urodelen sind es mansehnliche Falten der Schleimhaut, deren Bedeutung eben in der Abgrenzung des Lumens der seitlichen Nasenrinne gegen das der Haupthöhle liegt. Nicht viel anders verhält sich bei *Testudo* die laterale Grenzfalte, die auch nur die Grenze zwischen Pars olfactoria und Pars respiratoria der Nasenhöhle markirt. Bei ihrer starken Prominenz wird man ihr indess einen grösseren Einfluss auf die Cirkulation der Luft in der Nasenhöhle nicht absprechen können. Dagegen hat sich die mediale Grenzfalte zu einer stark prominirenden Wulstung entfaltet, die das Relief der septalen Wand in sehr viel ausgesprochener Weise complicirt, als der Muschelwulst; sie erhält auch eine knorpelige Stütze durch einen Vorsprung des Septums. Ihre funktionelle Bedeutung liegt, wie ich das oben ausführte, gleichfalls in der Regulierung des Luftstromes, der bei der Athmung die Nasenhöhle passirt. Sie liefert uns ein gutes Beispiel, wie auch ohne direkte Beziehungen zur Endausbreitung des *N. olfactorius* Prominenz der Wandungen entstehen können, die hinsichtlich ihrer formalen Ausgestaltung sehr

wohl mit ächten Muschelbildungen in Parallele gestellt werden können. Ihre physiologische Leistung im Allgemeinen differirt nicht von der eines einfach gebauten Maxillo-turbinale, wie es etwa die Primaten besitzen. — In diese Gruppe ist auch die sogenannte Muschel von *Chelone* (GEGENBAUR, SOLGER) zu rechnen, deren Bedeutung wiederum darin liegt, differente Abschnitte des Nasenhöhlenlumens von einander abzugrenzen. Aechte Muschelbildungen vermisste ich sowohl bei den Seeschildkröten wie bei den Trionyciden, soweit meine Erfahrungen reichen. Auch die Vorhofsmuschel der Vögel (GEGENBAUR) dürfte hierher zu rechnen sein. —

Uebersieht man die Differenzirungen, die die Nasenhöhle von den niedrigen Amphibien an bis zu den Cheloniern hin erfährt, so lässt sich eine grosse Summe von Einzelercheinungen unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen. Von dem Augenblicke an, in dem bei Amphibien die Kavität des Geruchsorganes in den Dienst der Respiration gezogen wird, macht sich der Einfluss dieser neuen Funktion auf die Gestaltung desselben geltend; eine ganze Reihe von Einrichtungen werden successive durch die Anpassung an die erweiterte Leistung hervorgerufen und ausgebildet. Eine der ersten hierher gehörenden Thatsachen ist die Abgliederung des JACOBSON'schen Organs von der Regio olfactoria, die Richtigkeit der von mir über seine Genese entwickelten Anschauung vorausgesetzt¹⁾, dem als accessorischem Geruchsorgan die Aufgabe zukommt, den expirirten Strom und damit den Mundhöhleninhalt einer besonderen sinnlichen Kontrolle zu unterwerfen. Fast gleichzeitig treten die Drüsenbildungen auf; ihre Bedeutung wird wohl in erster Linie darin zu suchen sein, dass ihr Sekret eine schützende Decke für die Schleimhaut bildet; ausserdem haben sie je nach den speciellen Verhältnissen besondere Leistungen zu erfüllen. Gleichzeitig beginnt die Entfaltung des Lumens der Nasenhöhle: die vergrösserten Wandflächen kommen zum Theil der Regio olfactoria zu Gute; die Dignität des Organes steigt, und das Organ vervollkommt sich zunächst nur durch die Vermehrung und Ausbreitung seiner specifischen Sinneselemente. Erst später werden Einragungen der Wand in den Dienst des Geruchssinnes gezogen und zu Muschelbildungen weiter ausgestaltet. Auch das indifferente Epithel gewinnt an Ausdehnung; eine bestimmte Strecke des letzteren tritt zum JACOBSON'schen Organ in engere Beziehung und formirt die rinnenförmige Verlängerung desselben, durch welche der expiratorische Strom dem Sinnesorgan zugeführt wird. Dieser Theil gewinnt einen weitergehenden Einfluss auf die Regulirung der Luftcirculation innerhalb der Nasenhöhle, er entfaltet sein Lumen, wird zu einem grösseren Nebenraume und schliesslich, als Pars respiratoria, zu einem wesentlichen Theile der Nasenhöhle. Er dient nun als der hauptsächliche Weg für die Athmungsluft. Die Ausgestaltung dieses Abschnittes beeinflusst die Kommunikationsöffnung zwischen Mund- und Nasenhöhle. Seine rinnenförmige Fortsetzung auf das Mundhöhlendach verändert Form und Charakter der Oeffnung und bedingt die Entwicklung eines Gaumenfortsatzes. Durch den Abschluss der Rinne zum Kanal entsteht ein neuer Abschnitt der Nasenhöhle, der Ductus naso-pharyngeus; die primitive Verbindungs-

1 Morph. Jahrb. Bd. 23. p. 529.

öffnung zwischen Mund- und Nasenhöhle verliert ihre Bedeutung als solche; sie wird durch die sekundäre Choane ersetzt. Durch die Ausbildung knöcherner Theile in den Wandungen des Ductus naso-pharyngeus entsteht der sekundäre Gaumen. Durch die letztgenannten Einrichtungen wird der Athmungsluft ein gesicherter Weg von der Nasenhöhle zum Kehlkopfeingange geschaffen. Mancherlei andere Momente mögen noch von Einfluss auf die specielle Ausgestaltung dieser Theile sein; der erste Anstoss zu ihrer Bildung geht jedenfalls von der Nasenhöhle aus. — So ist es eine grosse Summe verschiedenartigster Einrichtungen, die am Cavum nasale auftreten und zu deren Entstehung und weiterer Ausgestaltung die Ursache in letzter Instanz darin zu suchen ist, dass die Nasenhöhle als wichtiger Weg für die Athmungsluft in den Dienst der Respiration gestellt wurde. Auf den speciellen Entwicklungsgang, den das Geruchsorgan und seine einzelnen Theile durchlaufen, wirken andere Faktoren ein. Den Gesetzen, die die Bildung des Vorderkopfes und des ganzen Schädels beherrschen, kann sich das Geruchsorgan nicht entziehen, und es ordnet sich diesen unter. Besonderheiten in der Lebensweise vermögen schliesslich den Gang der Differenzirung in besondere Bahnen zu drängen.

II. Emydae (*Emys europaea*, *Chrysemys picta*).

A. Befund.

Aus der Gruppe der Emyden wurden *Emys europaea* und *Chrysemys picta* untersucht; beide Formen zeigen im Bau der Nasenhöhle Uebereinstimmung, so dass sie gemeinsam besprochen werden können.

Lumen der Nasenhöhle.

Wie bei *Testudo* haben wir am Cavum nasale drei Abschnitte zu scheiden, den Einführungsgang, die eigentliche Nasenhöhle und den Ductus naso-pharyngeus.

a. Einführungsgang. Der Einführungsgang stellt wie bei *Testudo* einen röhrenförmigen Kanal dar, dessen hintere Hälfte sich gegen die eigentliche Nasenhöhle zu trichterförmig erweitert. Der Boden des Rohres liegt in seiner ganzen Länge ungefähr horizontal, die Erweiterung im hinteren Ende kommt durch Auseinanderweichen der seitlichen Wände und durch das schräge Ansteigen des Daches nach hinten und oben zu Stande. Der Einführungsgang grenzt sich in der ganzen Peripherie seiner Wandung scharf gegen die eigentliche Nasenhöhle durch eine leichte,

wulstförmige Erhebung ab (Fig. 13 und 14 *g.*) Dieser „Grenzwall“ springt an der medialen Wand mit sanft abgerundeter Oberfläche vor, während er am Dach und an der seitlichen Wand lippenförmig nach hinten gegen die eigentliche Nasenhöhle einragt. Auf Fig. 15, *C—E* ist der Grenzwall bei *gg* durchschnitten.

b. Eigentliche Nasenhöhle. Dringt man vom Einführungsgange in die eigentliche Nasenhöhle ein, so dehnt sich diese von der inneren Oeffnung des ersteren sowohl nach oben wie nach unten aus.

Wiederum sind zwei über einander angeordnete Abschnitte an ihr unterscheidbar, deren Abgrenzung gegen einander durch das Relief der medialen und lateralen Wand bedingt wird. Der untere (*Pars respiratoria*) setzt sich nach hinten in dem *Ductus naso-pharyngeus* fort.

An der lateralen Wand wird die Grenze zwischen dem oberen Abschnitt (*Pars olfactoria*) und der *Pars respiratoria* durch die laterale Grenzfalte markirt, die ähnlich wie bei *Testudo* durch eine seitliche Ausbuchtung der Wand im Bereiche der *Pars respiratoria* zu Stande kommt. Diese Ausbuchtung ist viel weniger ausgeprägt als bei der Landschildkröte, in Folge dessen springt auch die Grenzfalte viel weniger stark vor. (Vergl. auch Fig. 15, in welcher dieselbe mit *a* bezeichnet ist.) Die laterale Grenzfalte beginnt vorn an der oberen Peripherie der inneren Oeffnung des Einführungsganges und hängt hier mit dem Grenzwall zusammen; sie verläuft schräg nach hinten und unten gegen die obere Umrandung der inneren Oeffnung des *Ductus naso-pharyngeus*. Die Falte ist bei den Emyden stärker geneigt als bei *Testudo*; bei letzterer geht sie vom Boden der inneren Oeffnung des Einführungsganges aus. — Die mediale Grenzfalte beginnt vorn gleichfalls an der oberen Peripherie der Einführungsgangöffnung und verläuft schräg nach hinten und unten im leichten, nach hinten und oben offenen Bogen. Von Anfang an ist sie selbstständig und hängt nicht wie bei *Testudo* zunächst mit der wulstförmigen Begrenzung am Ende des Einführungsganges zusammen. Im Ganzen ist sie bei den Emyden minder voluminös als bei *Testudo* und zeigt auch sonst noch einige Besonderheiten. Im Anfangstheile springt sie nur wenig vor, um dann plötzlich — etwa in dem Niveau, das dem Boden des Einführungsganges entspricht, — stärker zu prominiren; dieser niedrige Theil der Falte liegt also gerade der Mündung des Einführungsganges gegenüber. Der untere, längere Abschnitt der Falte, der stärker hervorragt und auch dicker ist als der Anfangstheil, läuft an der medialen Wand nach hinten und unten gegen den Boden der eigentlichen Nasenhöhle aus und setzt sich, undeutlicher werdend, noch in den Bereich des *Ductus naso-pharyngeus* fort. Er springt lateralwärts und etwas nach unten geneigt in das Lumen vor, so dass sich eine untere und obere Fläche an ihm unterscheiden lässt. Von der oberen Fläche der medialen Falte zweigt in einiger Entfernung vom Boden der Nasenhöhle eine leichte Erhebung ab, die an der medialen Wand gerade nach hinten verläuft und auf die obere Umrandung der nasalen Oeffnung des *Ductus naso-pharyngeus* zustrebt; sie wird nach hinten höher, geht auf die schmale, hintere Wand der Nasenhöhle über, um sich so mit dem hinteren Ende der lateralen Grenzfalte in Verbindung zu setzen (Fig. 13 *b, F*). Bei *Testudo* wurde

diese Verbindung durch die viel mächtigere Falte direkt hergestellt. Auf Fig. 15 ist die mediale Grenzfalte mit a_1 bezeichnet. Auf den Schnitten springt die Falte viel weniger in die Augen als an den Totalpräparaten. Die Abgrenzung der Pars olfactoria gegen die Pars respiratoria wird bei Emyden zunächst durch die Linie gegeben, an welcher sich die nach hinten und oben schende Fläche der medialen Grenzfalte von der septalen Wand abzuheben beginnt, und wird weiterhin durch den kleinen, von der Hauptfalte abzweigenden

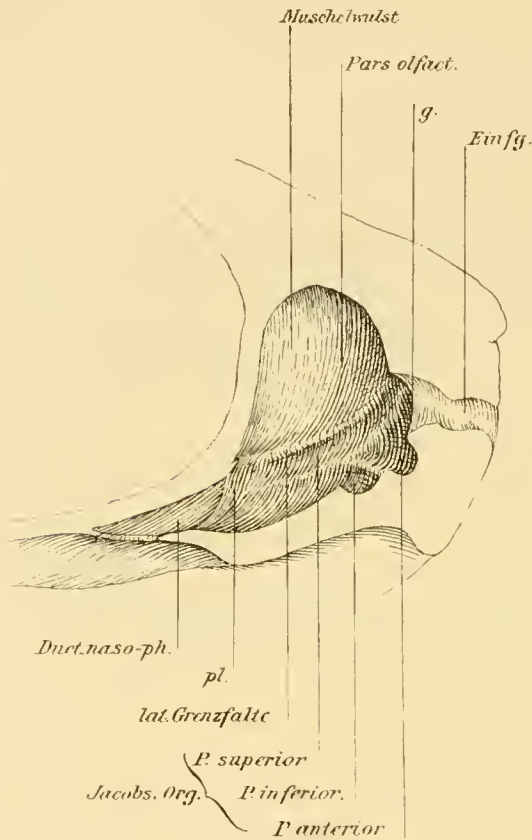


Fig. 13 a.

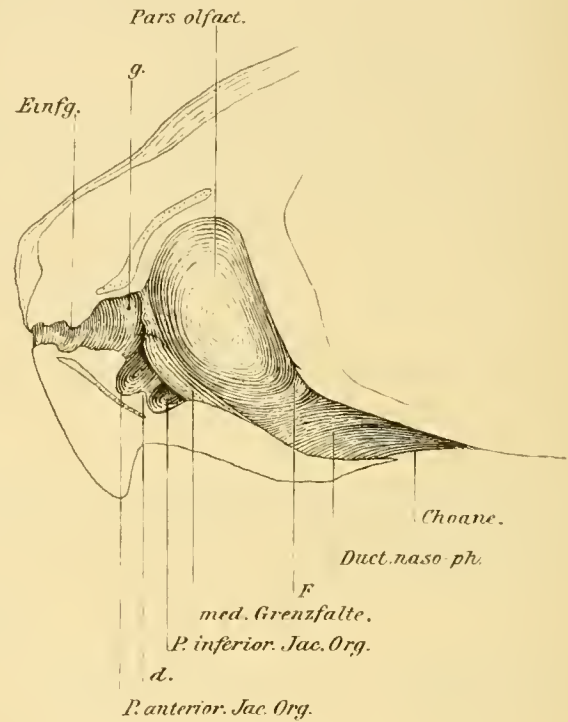


Fig. 13 b.

Chrysemys picta. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle. *a* laterale, *b* mediale Seite des Präparates. Vergr. ea 10 : 1. *g* Grenze des Einführungsganges gegen die eigentliche Nasenhöhle Grenzwall. *F* Wulst an der Grenze zwischen Pars olfactoria und P. respiratoria; *pl* Falte, die die P. respiratoria gegen den Duct. naso-pharyngeus abgrenzt. *d* Leiste zwischen vorderem und unterem Abschnitt des JACOBSON'Schen Organs; auf Fig. *A* ist die Fortsetzung derselben und ihre Verbindung mit der lateralen horizontalen Leiste zu erkennen (s. den Text). Der Schnitt ist etwas medial von der tiefsten Stelle der Nasenhöhle geführt, so dass das hintere Ende der medialen Grenzfalte, das sich in den Duct. naso-pharyng. fortsetzt, an der lateralen Hälfte des Präparates verblieb; in Folge dessen ist im Bereiche der Pars respiratoria die mediale Wandung nur unvollständig zur Ansicht gebracht. (Vergl. Fig. 14.)

Wulst (*F*) markirt (vergl. a. Fig. 14.); an der seitlichen Wand ist sie durch die laterale Grenzfalte gegeben.

Das Lumen der Pars olfactoria stellt sich als ein sagittal gestellter Spaltraum dar von ungefähr dreieckiger Gestalt (Fig. 13). Eine untere Seite des Dreieckes wird durch die Verbindung mit der Pars respiratoria gegeben; die beiden anderen Seiten durch die vordere und hintere, schmale Wand, die oben mit starker Abrundung in einander übergehen. Die vordere Wand geht von der oberen Umrandung der

Mündung des Einführungsganges aus und verläuft nach oben und hinten; die hintere beginnt an der oberen Cirkumferenz der Oeffnung des Ductus naso-pharyngeus und verläuft nach oben und vorn. Die Kuppe des Raumes liegt ungefähr über der Mitte seiner Verbindung mit der Pars respiratoria.

Die mediale Wand ist von vorn nach hinten sanft ausgehöhlt; die untere Grenzlinie verläuft im starken, nach oben offenen Bogen; wenn sie sich auch vorn und hinten mit der Grenzfalte der lateralen Wand verbindet, so greift sie doch eben

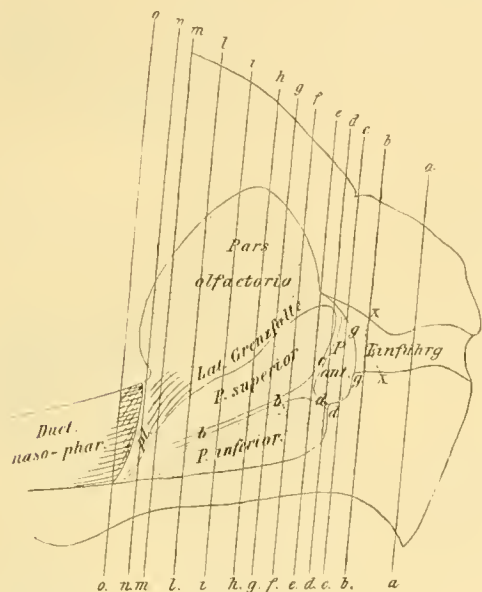


Fig. 14 a.

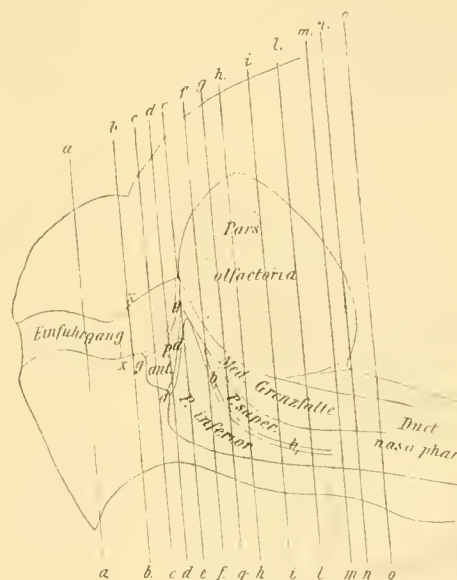


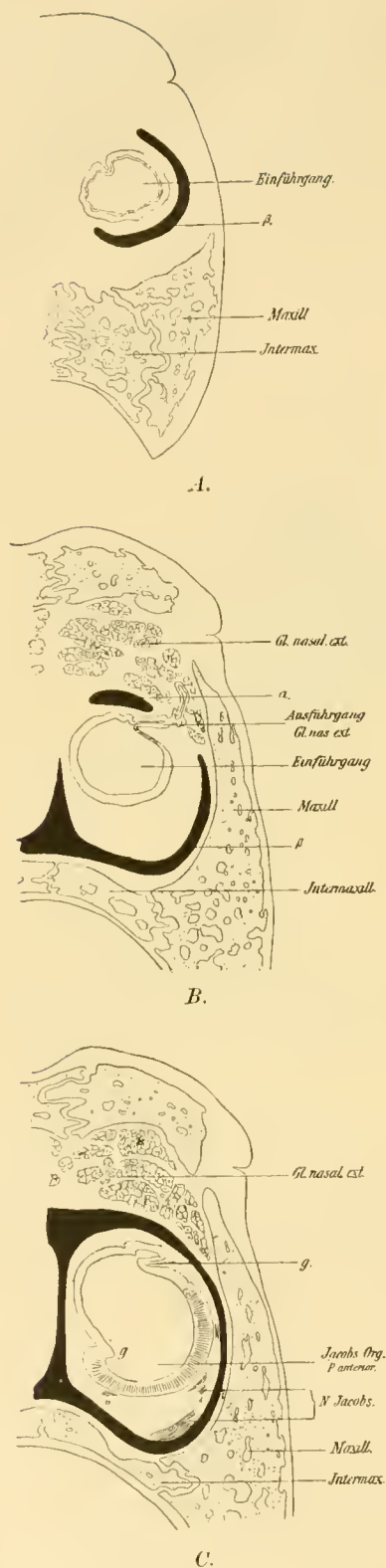
Fig. 14 b.

Emys europaea. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle. *a* laterale, *b* mediale Seite des Präparates. Schematisch. Die Linien *a—o* geben die Lage der Schnitte an, die in der folgenden Figur dargestellt sind. Die punktirte Linie *x* bezeichnet die hintere Grenze des Plattenepithels. *gg* Ende des Einführungsganges. Ausdehnung des Sinnesepithels in der eigentlichen Nasenhöhle durch Punktirung angegeben. Unterhalb der Grenzfalten das JACOBSON'sche Organ mit seinen drei Abschnitten: Pars anterior, superior, inferior. *c, d, b, b,* bezeichnen die Leisten, die das JACOBSON'sche Organ in seine Theile zerlegen. *pl* Falte, die die Pars respiratoria gegen den Duct. naso-pharyngeus abgrenzt.

durch die starke Biegung tiefer abwärts aus als letztere. — Die laterale Wand lässt deutlich einen Muschelwulst erkennen. Derselbe geht von der hinteren Wand und dem hinteren Ende der Grenzfalte aus und verstreicht nach oben und nach vorn allmählich. Er ist bei den Emyden minder ausgeprägt als bei *Testudo*; seine Prominenz ist geringer, und die scharfe Absetzung des vorderen Randes fehlt. Bei *Chrysemys* ist er etwas stärker entwickelt als bei *Emys*. Bei der ersteren nimmt er fast die hinteren $\frac{2}{3}$ der gesamten lateralen Wand in Anspruch, während er bei *Emys* auf die Hälfte der Wand beschränkt ist; auch springt er bei letzterer noch weniger vor als bei *Chrysemys*.

Der vordere Theil der lateralen Wand der Pars olfactoria ist leicht ausgehöhlt und geht in sanfter Wölbung in die vordere Wand über.

Die untere Begrenzung der Pars olfactoria an der seitlichen Wand verläuft bei *Chrysemys* in ziemlich gerader Linie.

Fig. 15. *Emys europaea*.

Der scheinbar nach unten konvexe Verlauf auf Fig. 13a ist durch die Ausbuchtung der Wand in seitlicher Richtung bedingt. Bei *Emys* dagegen zeigt die laterale Grenzfalte thatsächlich eine leichte, nach unten konvexe Biegung (Fig. 14a).

Die Pars respiratoria zeigt komplizierte Verhältnisse ihrer Wandungen. Das Lumen derselben stelle man sich zunächst als röhrenförmig vor. Die in lateraler Richtung schwach ausgewölbte seitliche Wand geht allmählich in den Boden, dieser in die mediale Wand über. Nach oben hängt das Lumen kontinuierlich mit dem der Pars olfactoria zusammen, nach hinten setzt es sich direkt in den Duct. naso-pharyngens fort. — Die beiden Grenzfalten beginnen an der oberen Cirkumferenz der Mündung des Einführungsganges; folglich dehnen sich vorn die mediale und die laterale Wand der Pars respiratoria entsprechend nach oben aus. Die Oeffnung des Einführungsganges liegt also thatsächlich im Bereiche der Pars respiratoria. Der Grenzwall, der die innere Oeffnung des Einführungsganges umgiebt, biegt nun nach beiden Seiten und nach unten scharf um und geht in eine vordere Wand der Pars respiratoria über. Medial ist diese vordere Wand nur klein; sie geht schnell auf den niedrigen Anfangstheil der medialen Grenzfalte über. Nach unten gewinnt indess die vordere Wand an Ausdehnung und setzt sich in sanfter Wölbung in den Boden der Nasenhöhle fort. In lateraler Richtung nimmt die Ausdehnung der vorderen Wand wieder gegen den Beginn der lateralen Grenzfalte ab und setzt sich, gewölbt, in die Seitenwand der Pars respiratoria fort.

An der medialen Wand folgt die Grenze gegen die Pars olfactoria der oberen Ursprungslinie der medialen Grenzfalte; letztere springt also in das Lumen der Pars respiratoria vor. Von oben vorn nach hinten unten verlaufend, divergirt sie mit dem Grenzwall an der Oeffnung des Einführungsganges. So entsteht an der medialen Wand zwischen der Grenzfalte und dem Rande der Einführungsgangsoffnung ein Recessus, der sich nach oben schnell verjüngt und sein Ende medial in der Höhe des Daches der Oeffnung des Einführungsganges findet (Fig. 13b).

Hinten an der lateralen Wand erscheint die Pars respiratoria wiederum durch eine kleine Schleimhautfalte

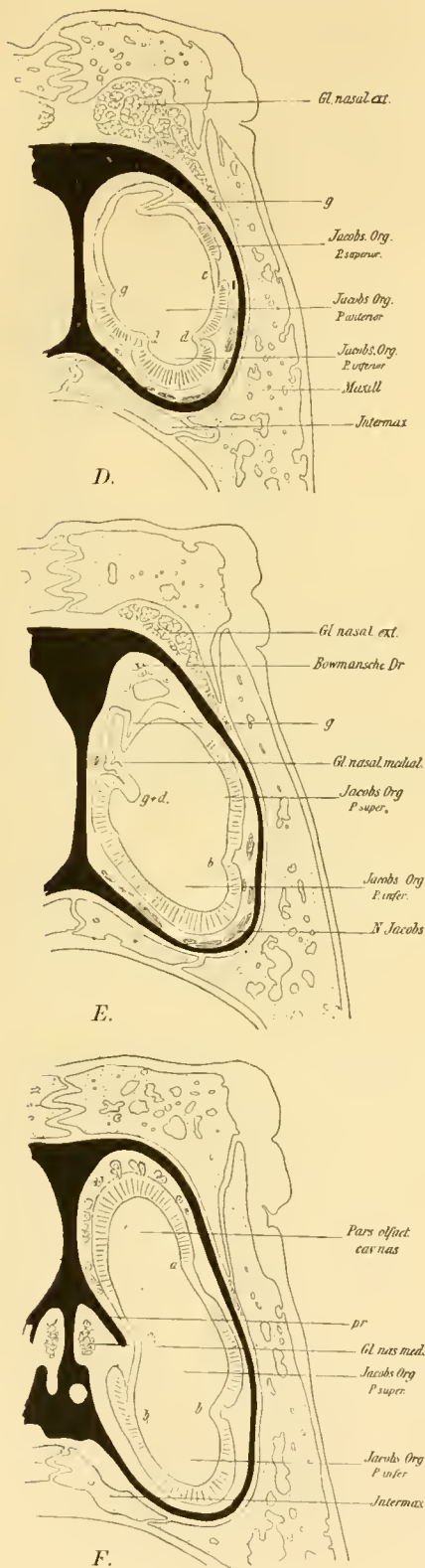


Fig. 15. *Emys europaea*.

(Fig. 13 a, pl) scharf vom Nasenfaltenkanal abgegrenzt. Wie bei *Testudo* geht dieselbe vom hinteren Ende der lateralen Grenzfalte und von der Stelle, wo sich diese mit der medialen Grenzfalte in Verbindung setzt, aus und verläuft schräg nach hinten und unten; sie wird dabei kleiner und verliert sich gegen den Boden; sie springt nach hinten und medial mit freiem Rande vor.

An der lateralen Wand der Pars respiratoria, ungefähr in der Mitte ihrer Höhe, verläuft nun von hinten nach vorn eine kleine, leistenförmige Erhebung (vergl. Fig. 14 a, wo sie mit *bb* bezeichnet ist, und Fig. 13 a); sie beginnt unendlich im hinteren Ende der Pars respiratoria, um nach vorn schnell deutlicher zu werden. In der Nähe des vorderen Endes der Pars respiratoria theilt sich die Leiste in zwei Schenkel; der eine verläuft an der lateralen Wand im Bogen nach vorn und oben und endet, indem er sich mit dem Beginn der lateralen Grenzfalte in Verbindung setzt (*c* in Fig. 14 a). Der zweite Schenkel (*d*) biegt, im Winkel zum ersten, medialwärts ab; zieht über den Boden der Pars respiratoria, der hier schon in die vordere Wand umbiegt, hinweg gegen die untere Fläche der medialen Grenzfalte und läuft schliesslich nach oben in jenem Recessus an der medialen Wand aus; er ist dabei gerade nach der oberen Ecke desselben, also auf den Beginn der medialen Grenzfalte zu, gerichtet. (Auf Fig. 13 b ist dies nicht deutlich zu übersehen, weil das obere Ende der Leiste unter der Grenzfalte versteckt liegt. Vergl. die etwas schematisirte Fig. 14 b). Noch im Bereiche dieses Recessus löst sich von der unteren Fläche der Grenzfalte eine kleine, leistenförmige Erhebung ab, die schräg nach unten und hinten zieht; sie divergirt zunächst in spitzem Winkel mit der Grenzfalte, um weiterhin gerade nach hinten umzubiegen und dann dem unteren Rande derselben parallel zu verlaufen; sie nähert sich dabei dem Boden der Nasenhöhle und verstreicht kurz vor dem Ende der Pars respiratoria. (Vergl. Fig. 14 b bei *b₁*; auf Fig. 13 konnte sie wegen der Schnittführung nicht zu Ansicht gebracht werden.)

Unter Berücksichtigung dieser Reliefverhältnisse der Wandung lassen sich im Bereiche der Pars respiratoria mehrere Abschnitte unterscheiden (vergl. Fig. 14). Erstens ein vorderer Abschnitt. Derselbe wird begrenzt nach vorn vom Grenzwall der Oeffnung des Einführungsganges; nach hinten, an der medialen Wand zunächst vom Anfangstheil der medialen Grenzfalte, ferner vom medialen (*d*), dann, an der lateralen Wand, vom lateralen (*c*) Schenkel der horizontalen Leiste (*b*). Dieser Abschnitt bildet den vordersten Theil der Pars respiratoria (P. ant.); er schliesst direkt an das Ende des Einführungsganges an. Medial beginnt er schmal in dem vor dem Beginn der medialen Grenzfalte gelegenen Recessus; nach unten zu gewinnt er an Ausdehnung, um sich an der lateralen Wand nach oben hin wiederum zu verjüngen.

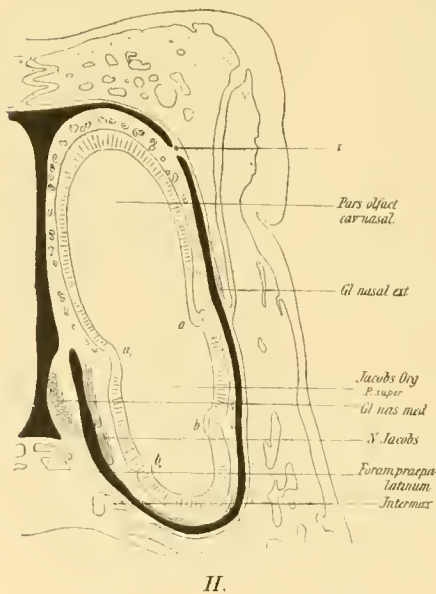
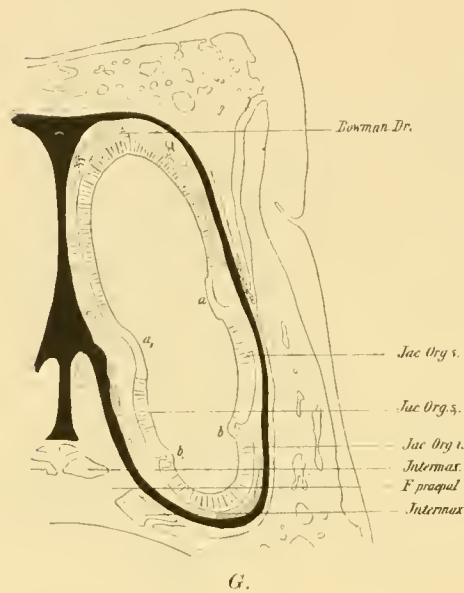


Fig. 15. *Emys europaea*.

Ein zweiter Abschnitt liegt als leichte, rinnenförmige Einsenkung zwischen lateraler Grenzfalte und der horizontalen Leiste der lateralen Wand (*b*); er wird nach vorn gegen den vorderen Abschnitt durch den lateralen Schenkel der horizontalen Leiste (*c*) und die Verbindung desselben mit dem Beginn der lateralen Grenzfalte abgegrenzt. Er gehört der seitlichen Wand der Pars respiratoria an und sei als oberer, lateraler Abschnitt bezeichnet (Fig. 14a, P. superior).

Ein oberer, medialer Abschnitt (Fig. 14 b, P. sup.) liegt zwischen der medialen Grenzfalte und der horizontalen Leiste der medialen Wand (*b*₁); er verjüngt sich nach vorn und grenzt sich hier durch die Verbindung beider Falten ab.

Ein vierter Abschnitt endlich nimmt hauptsächlich den Boden der Pars respiratoria ein; er sei als unterer oder bodenständiger Abschnitt bezeichnet. Er wird umschlossen von der horizontalen Leiste der lateralen Wand (*b*), die ihn hier vom oberen Abschnitt scheidet; weiter vom medialen Schenkel dieser Leiste (*d*), der ihn gegen den vorderen Abschnitt begrenzt, und endlich von der horizontalen Leiste der medialen Wand (*b*₁), durch die er vom medialen, oberen Abschnitt geschieden ist. Dieser untere Abschnitt (Fig. 14, P. inferior) nimmt hinten den Boden der Pars respiratoria ein; nach vorn zieht er sich hoch an der medialen Wand hinauf und erstreckt sich mit verjüngtem Ende in den Recessus der medialen Wand.

Am Lumen der Pars respiratoria wird hierdurch eine Scheidung in drei Theile angedeutet. Scharf ist der vordere Abschnitt gesondert, der als ausgedehntes Divertikel der Mündung des Einführungsganges angeschlossen ist und diese von unten her an der medialen wie an der lateralen Seite umgreift. Ebenso ist der untere Abschnitt als eine am Boden verlaufende Rinne, die vorn auf die mediale Wand über-

greift, deutlich umschrieben. Die oberen Abschnitte der medialen und lateralen Wand begrenzen nun zusammen einen dritten Theil des Lumens, den man sich als röhrenförmig vorstellen könnte; Dach und Boden der Röhre sind offen, so dass das Lumen in weiter Kommunikation mit dem bodenständigen Abschnitt und mit der Pars olfactoria steht. Im ganzen mittleren Abschnitt der Nasenhöhle ist dieses Verhalten deutlich (Fig. 15, G, H, I; in Fig. II ist die Abgrenzung durch punktirte Linien angegeben). Dieser Theil dehnt sich an der lateralen Wand viel weiter nach vorn aus als an der medialen.

Das Lumen der Pars olfactoria und der Pars respiratoria erscheint auf den Frontabschnitten im Ganzen etwas schräg gegen die Medianebene gestellt; von oben nach unten weicht es etwas in lateraler Richtung gegen diese ab. Die starke seitliche Abbiegung der Pars respiratoria gegen die Pars olfactoria, die bei *Testudo* besteht, fehlt hier; nur im hintersten Theil der eigentlichen Nasenhöhle tritt sie andeutungsweise auf. (Vergl. Fig. 15, L, M.) Daher tritt bei den Emyden auch die laterale Grenzfalte viel weniger scharf hervor als bei *Testudo*. Doch ist auch bei den Emyden an der Grenze zwischen Pars olfactoria und Pars respiratoria durch die auf einander zustrebenden Grenzfasalten eine spaltartig verengte Stelle des Lumens zu erkennen; dieser Grenzspalt ist etwas schräger gestellt als bei *Testudo*; er liegt in ganzer Länge der Oeffnung des Einführungsganges gerade gegenüber. Wenn nun auch diese letztere dem Bereiche der Pars respiratoria angehört, so wird doch, eben durch die Lagebeziehung der Mündung zum Grenzspalt, der inspirirte Luftstrom direkt auf den letzteren zugeführt und findet so wiederum günstige Bedingungen für den Eintritt

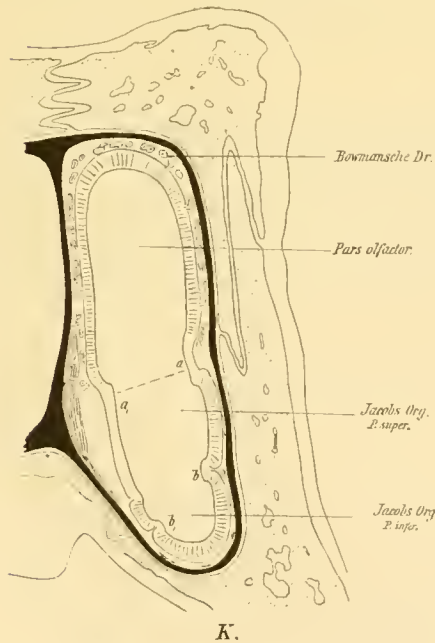
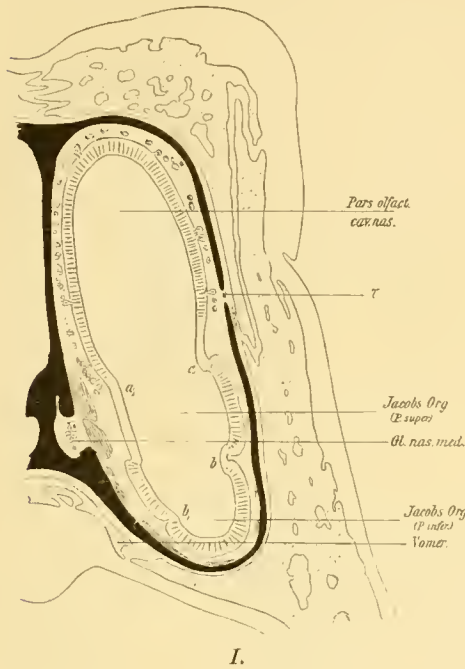


Fig. 15. *Emys europaea*.

in die Pars olfactoria. Erleichtert wird der Eintritt noch dadurch, dass der Anfangsteil der medialen Grenzfalte niedrig ist, an seiner freien Kante gewissermaassen einen leichten Ausschnitt besitzt. — Der expiratorische Strom tritt wie bei *Testudo*

vom Ductus naso-pharyngeus her direkt in den unteren Abschnitt der Nasenhöhle ein und wird vorzugsweise diesen als Weg benutzen, indem er unter dem Grenzspalt hinstreicht. Jenes System von Leisten an den Wandungen der Pars respiratoria wird nicht ohne Einfluss auf die Richtung des Luftstromes bleiben können.

Ductus naso-pharyngeus. Der Nasenrachengang zeigt bei Emyden in allen wesentlichen Punkten die gleichen Verhältnisse wie bei *Testudo*. An der medialen Wand läuft allmählich die mediale Grenzfalte nach hinten aus (Fig. 15 N, O bei a_1). Die laterale Wand ist ausgewölbt und geht in sanfter Biegung in das Dach und den Boden des Kanales über. An ihr findet sich die bereits erwähnte Falte (pl), die die Grenze gegen die eigentliche Nasenhöhle bildet; seitlich von derselben bildet der Ductus naso-pharyngeus wieder einen ziemlich tiefen Recessus. Derselbe ist auf Fig. 15 M und N durch den Schnitt getroffen. Nach hinten öffnet sich der Ductus mit der Choane in die Mundhöhle. Die Lichtung des Kanals verläuft von hinten nach vorn und etwas lateral.

Schleimhaut der Nasenhöhle.

Im Einföhrungsgange findet sich von der Apertura nasalis externa an mehrschichtiges, verhorntes Plattenepithel, das sich nach hinten bis ungefähr an die Stelle erstreckt, wo die trichterförmige Erweiterung des Ganges beginnt. Auf Fig. 14 ist seine hintere Grenze durch die punktirte Linie ar angegeben. Am Dache reicht es weiter nach hinten als am Boden. In scharfer Linie grenzt es sich gegen das nach hinten anschliessende Cylinderepithel ab. Dieses kleidet das trichterförmige Endstück des Einföhrungsganges aus und hängt dann kontinuierlich mit dem indifferenten Epithel der eigentlichen Nasenhöhle zusammen.

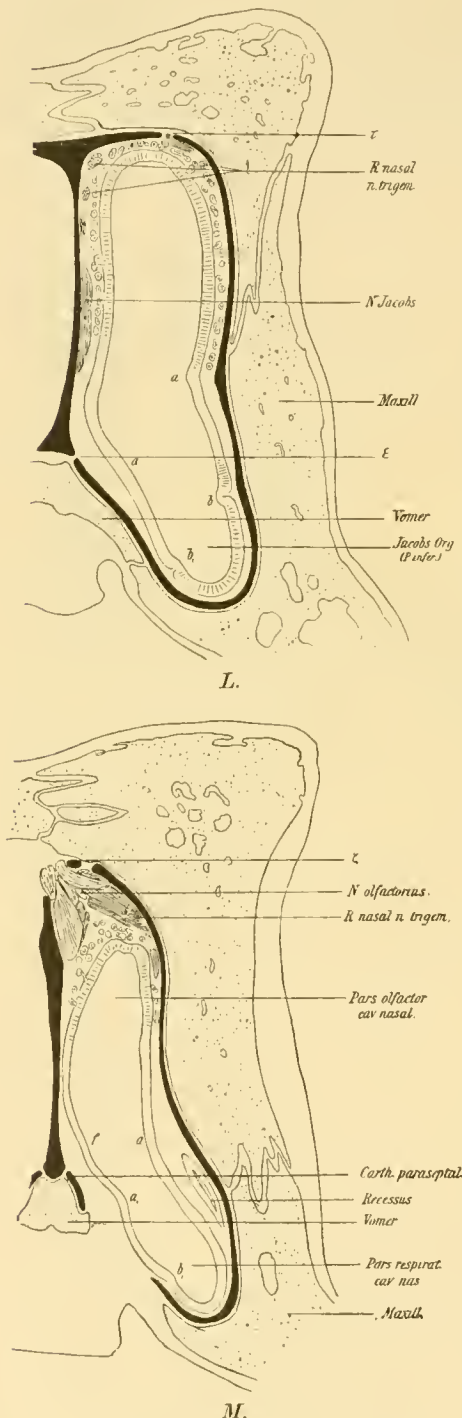


Fig. 15. *Emys europaea*.

Die Wandflächen der Pars olfactoria sind mit Riechepithel überzogen, welches von der septalen Wand aus kontinuierlich über das schmale Dach, die schmale vordere und hintere Wand auf die laterale Wand übergeht. Die untere Grenze des Riechepithels fällt ungefähr mit der unteren Abgrenzung der Pars olfactoria zusammen; nur ganz hinten erstreckt sich das Riechepithel von obenher nicht ganz bis an diese heran. (Vergl. Fig. 14, in welcher das Riechepithel in seiner Ausdehnung durch Punktirung angegeben ist; ferner Fig. 15.)

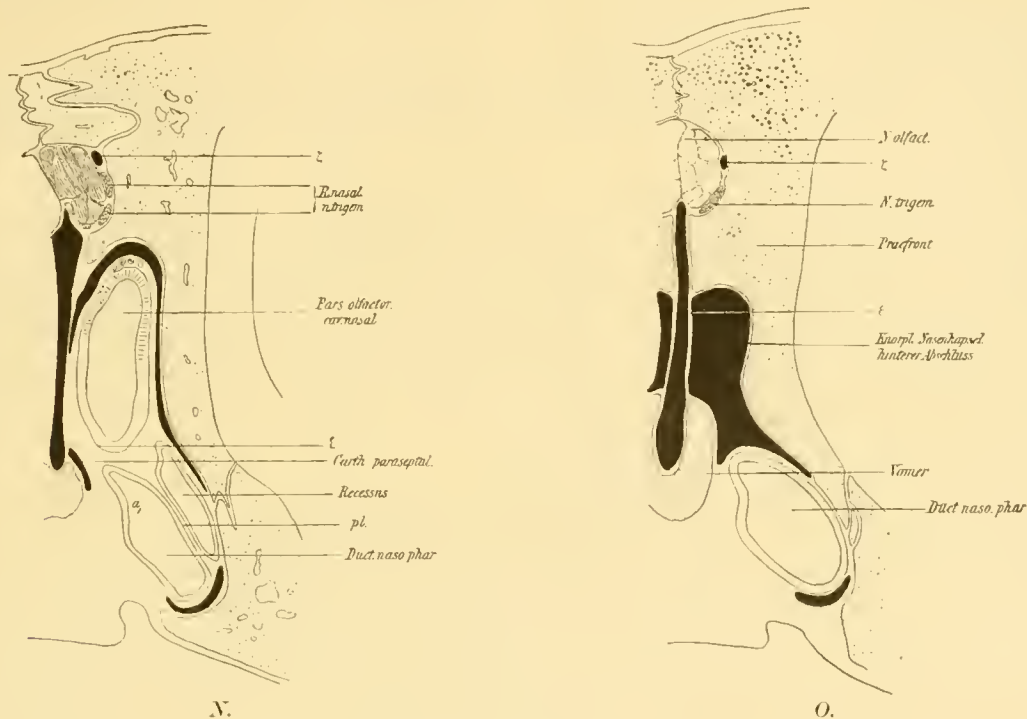


Fig. 15 A—O. *Emys europaea*.

Frontalschnitte durch die Nasenhöhle. Figuren mit der Kamera gezeichnet in der Ausführung schematisch, wie in Fig. 4. — In Fig. 14 ist die Lage der Schnitte durch die Linien A—O angegeben. *a*, mediale, *a* laterale Grenz-falte. *α* und *β* Fortsätze der Knorpelkapsel, die den Einföhrang umgeben; *τ* in Fig. H, J, L Nervenlöcher. *ε* Spalt, der den hinteren Theil der Knorpelkapsel vom Septum scheidet; *ζ* Knorpelbalken, der das Foramen olfactorium von der Oeffnung für den Nasenäst des Trigemini scheidet. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 14. — In Fig. G sind die Epitheldistrikte des JACOBSON'schen Organs gesondert bezeichnet: *i* der bodenständige, *s*, der obere mediale, *s* der laterale Streifen. In Fig. H und K ist durch die punktirte Linie *a*, *a* die Lage des Grenzspaltes, in Fig. H durch die Linie *bb*, die Abgrenzung der Pars inferior des JACOBSON'schen Organs gegen die Pars superior angegeben.

Das Sinnesepithel erscheint auf meinen Präparaten kontinuierlich, ohne Andeutungen von Knospenbildungen und geht allmählich in das benachbarte indifferente Epithel über.

Sinnesepithel findet sich in grosser Verbreitung auch an den Wandflächen der Pars respiratoria. Wir konnten hier vier Abschnitte der Wandung unterscheiden, die durch die Grenz-falten und ein System von leistenförmigen Erhebungen abgegrenzt wurden. In allen vier Abschnitten findet sich Sinnesepithel, während die Leisten und Grenz-falten von indifferentem Epithel überzogen werden. Der Uebergang zwischen beiden Epithelarten ist allenthalben ein allmählicher. Im unteren, im medialen und

lateralen, oberen Abschnitt geht das Sinnesepithel nach hinten gleichfalls allmählich in einfaches Cylinderepithel über. Am frühesten ist das am medialen Abschnitt der Fall, dann folgt der laterale und endlich der untere. — Im vorderen Theile der Pars respiratoria ist demnach das indifferente Epithel auf die Grenzfalten und die leistenförmigen Erhebungen beschränkt; so verhält es sich etwa bis zum Beginn des hinteren Drittels ihrer Länge; hier dehnt es sich zunächst über die mediale, dann über die laterale Wand und schliesslich auch über den Boden hin aus, so dass eine kurze Strecke vor dem Beginn des Ductus naso-pharyngeus die ganze Wandung der Pars respiratoria indifferentes Epithel trägt.

Im histologischen Verhalten konnte ich an meinen Präparaten an dem Sinnesepithel der Pars respiratoria selbst keinen Unterschied gegen das der Regio olfactoria erkennen. Doch nahm ich von einer speciell hierauf gerichteten Untersuchung Abstand.

Ich fasse diese verschiedenen Sinnesepithelbezirke unter der Bezeichnung JACOBSON'sches Organ zusammen, das also den grössten, vorderen Theil des unteren Abschnittes der eigentlichen Nasenhöhle einnimmt; die Begründung hierfür wird noch zu liefern sein. Nach dem, was oben über die Raumverhältnisse der Pars respiratoria gesagt wurde, gliedert sich das JACOBSON'sche Organ in drei Abschnitte, einen vorderen, einen unteren und einen oberen (in den Figuren als JACOBSON'sches Organ Pars anterior, inferior, superior bezeichnet).

Der mächtige Riechnerv tritt von der oberen Kuppe der eigentlichen Nasenhöhle von hinten her durch ein Loch der Knorpelkapsel zur Schleimhaut. Auf Fig. 15 *M* ist die Eintrittsstelle dargestellt. Seine Aeste vertheilen sich von hier aus wie bei *Testudo* an den Wandungen der Pars olfactoria in der Weise, dass sich auch hier eine mediale und eine laterale Astgruppe unterscheiden lässt. Von der medialen Gruppe sind einige sehr starke Aeste für das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs bestimmt. Dieselben ziehen am knorpeligen Septum hin schräg nach vorn und unten und kommen, in mehrere Zweige gespalten, in das Bereich des oberen Abschnittes des JACOBSON'schen Organs. Ob auf dieser Verlaufsstrecke auch Zweige zur Schleimhaut der Pars olfactoria abgegeben werden, konnte ich nicht entscheiden. Die dicken Zweige des N. Jacobsonii liegen zunächst noch dicht bei einander; schon im mittleren Drittel der Höhe des Septums lösen sich feinere Aestchen ab, die in mehr lateraler Richtung unter dem Boden der Nasenhöhle hinweg laufen, um dann an der lateralen Wand aufzusteigen; in feinere Zweige gespalten, treten sie zum Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs. Auf Fig. 15 *H*, *I*, *K* sind solche Aestchen zwischen Schleimhaut und Knorpelkapsel am Boden der Nasenhöhle angedeutet. Die Hauptmasse des N. Jacobsonii verläuft aber an der septalen Wand schräg nach vorn, umgreift weiterhin das vordere Ende des unteren Abschnitts und den vorderen Abschnitt des JACOBSON'schen Organs, immer zwischen Knorpelkapsel und Schleimhaut gelagert (vergl. Fig. 15 *C—E*, N. Jacobsonii). Die Zweige erreichen so von vorn und unten her die laterale Wand der Nasenhöhle und steigen nun an der seitlichen Wand in der Richtung nach hinten und oben auf. Das JACOBSON'sche Organ wird also von

der medialen Seite her von Zweigen des N. Olfactorius versorgt, die dasselbe von unten und vorn umgreifen und so auf die laterale Seite desselben gelangen. Obgleich sich an der lateralen Wand nur der schmale Streifen indifferenten Epithels, der die Grenzfalte überzieht, zwischen dem unteren Rande der Riechschleimhaut der Pars olfactoria und dem oberen Rande des Sinnesepithels des JACOBSON'schen Organs einschiebt, konnte ich doch an zwei verschiedenen Präparaten nirgends erkennen, dass laterale Aeste des N. olfactorius bis in das Bereich des JACOBSON'schen Organs hinabreicheten.

Die Oeffnung für den N. olfactorius in der knorpeligen Nasenkapsel liegt medial, dicht dem Septum angeschlossen; sie ist durch einen Knorpelstreifen (Fig. 15, M, ζ) von der lateral daneben gelegenen Oeffnung für den R. nasalis trigemini geschieden. Von letzterem sei nur ein Zweig erwähnt, der dem N. Jacobsonii vergesellschaftet am Septum abwärts verläuft und sich in der Nähe des Bodens der Kapsel in zwei Zweige spaltet. Der eine Zweig tritt durch ein Loch im Boden der Knorpelkapsel, durchsetzt den knöchernen Gaumen, und gelangt zur Schleimhaut der Mundhöhle; der andere bleibt in der Nasenhöhle und folgt den Verzweigungen des JACOBSON'schen Nerven. Ob noch andere Trigemimuszweige zum JACOBSON'schen Organ treten, habe ich nicht festgestellt.

Drüsen der Nasenhöhle.

Im erweiterten Ende des Einführungsganges kommen ganz vereinzelt kurze, tubulöse Schleimdrüsen vor, die denen bei *Testudo* gleichen.

Im Bereiche der Riechschleimhaut der Pars olfactoria der Nasenhöhle finden sich BOWMAN'sche Drüsen in sehr grosser Zahl. Derartige Drüsen fehlen absolut in der Schleimhaut des JACOBSON'schen Organs. An zwei in Schnittserien zerlegten Köpfen konnte ich keine Spur derselben entdecken. In diesem Punkte ergibt sich also ein markanter Unterschied im Verhalten der mit Sinnesepithel ausgestatteten Schleimhaut im Bereiche der Pars olfactoria auf der einen, im Bereiche des JACOBSON'schen Organs auf der anderen Seite.

Glandula nasalis externa. Auch bei Emyden finden sich zwei grössere Drüsen in Verbindung mit der Nasenhöhle, die aber an Mächtigkeit weit hinter denen bei *Testudo* zurückstehen. Die eine, als äussere Nasendrüse bezeichnete, mündet an Dache des Einführungsganges, gerade an der Grenze des Plattenepithels (Fig. 15 b). Ihr ziemlich weiter Ausführgang tritt von hier aus durch einen Ausschnitt in der knorpeligen Nasenkapsel in seitlicher Richtung hindurch, um sich dann schnell unter vielfacher Verzweigung im Drüsenkörper zu verlieren. Dieser lagert dem vorderen Ende der Knorpelkapsel auf und schiebt sich in einen nischenförmigen Raum ein, der von der Knorpelkapsel und den Deckknochen der Nasenregion (Praefrontale, aufsteigender Fortsatz des Oberkiefers) umwandet wird. In dem Maasse, als die Nasenhöhle nach hinten zu an Höhe gewinnt, verengt sich dieser Raum, und verliert

die Drüse an Umfang. Allmählich rückt sie mehr an die laterale Seite der Nasenkapsel, und spärliche Acini, eingepresst zwischen Knorpel und Knochen, lassen sich weit nach hinten verfolgen. Ueber Lage und Ausdehnung orientirt Fig. 15. — Von der geringeren Ausdehnung namentlich nach hinten abgesehen, zeigt diese Drüse die gleiche Lagerung, wie die gleichbenannte von *Testudo*. In der Mündung ergiebt sich ein Unterschied. Bei *Testudo* liegt dieselbe im Bereich des trichterförmigen Endstücks des Einführungsganges und zwar im Bereich des Cylinderepithels, bei *Emys* gehört sie dem cylindrischen Stück des Einführungsganges an und liegt — wie bei Amphibien — an der Grenze des Plattenepithels.

Glandula nasalis medialis. Die am Septum gelagerte Drüse hat im Vergleich zu der entsprechenden bei *Testudo* eine minimale Ausdehnung. Ihre Mündung findet sich an der medialen Wand oben in dem Recessus, der zwischen dem vorderen Ende der medialen Grenzfalte und dem Grenzwall liegt, welcher den Einführungsgang begrenzt und zwar im Bereiche des vorderen Abschnittes des JACOBSON'schen Organs. Der in Fig. 15 *E* dargestellte Schnitt liegt dicht hinter der Mündungsstelle. Auf der halbschematischen Fig. 14 *b* ist die Lage der Mündung an der Stelle zu suchen, wo die Linie *dd* den Buchstaben *g* berührt. Der Drüsengang verläuft am Septum nach hinten, verzweigt sich schnell, und der kleine Drüsenkörper liegt dann unter einem vom Septum schräg nach unten und lateral ausgehenden Knorpelvorsprung (*pr*, Fig. 15, *F*), der in die mediale Grenzfalte einragt. Weiter nach hinten sind die Drüsenschläuche in einen, den Boden der Knorpelkapsel von oben nach unten durchsetzenden Kanal eingelagert. Ihrem Charakter nach stellt sie sich als tubulöse Drüse dar, deren Schläuche sich vielfach theilen und unregelmässig gewunden sind.

Von den BOWMAN'schen Drüsen abgesehen, die bei den Emyden mindestens ebenso zahlreich sind wie bei *Testudo*, zeigen die Drüsen der Nasenhöhle bei ersteren im Vergleich zur letzteren eine ungleich geringere Ausbildung. Einmal fehlen die bei der Landschildkröte so stark entfalteten kleinen Schleimdrüsen im vorderen Theil der Nasenhöhle so gut wie ganz. Die bei *Testudo* weit ausgedehnte Gland. medialis ist nur klein und unscheinbar, und auch die äussere Nasendrüse steht in ihrer Grösse weit hinter der von *Testudo* zurück.

B. Vergleich mit *Testudo*.

Stellen wir die bei *Emys* beobachteten Verhältnisse denen bei *Testudo* gegenüber, so ergiebt sich eine Uebereinstimmung im allgemeinen Plan des Nasenhöhlenbaues. Der enge Einführungsgang erweitert sich nach hinten trichterförmig und geht mit scharfer Grenze in die eigentliche Nasenhöhle über; diese lässt die beiden über einander angeordneten Abschnitte erkennen, die durch den Grenzspalt mit

einander zusammenhängen; der untere Abschnitt setzt sich nach hinten in den Ductus naso-pharyngens fort: an der lateralen Wand markirt eine Falte die Abgrenzung. Im Speziellen ergeben sich jedoch mannigfache Differenzen.

Pars olfactoria.

Betrachten wir zunächst die Pars olfactoria der eigentlichen Nasenhöhle. Bei *Testudo* stellt sich der Spaltraum derselben auf dem sagittalen Durchschnitt ungefähr viereckig dar. Er ist durch die breite mediale und laterale, durch die schmale, vordere und hintere Wand, endlich durch das schmale Dach abgegrenzt. Vorn öffnet sich das Ende des Einführungsganges in denselben, nach unten steht er durch den Grenzspalt mit der Pars respiratoria in Verbindung. Die hintere Wand verläuft von der hinteren, oberen Ecke des Raumes schräg nach unten und vorn; das Lumen buchtet sich über das hintere Ende des Grenzspaltes noch eine ziemliche Strecke weit nach hinten aus. Bei den Emyden dagegen ist die Form des Raumes ungefähr dreieckig: die vordere und hintere Wand stossen oben in einem abgerundeten Winkel zusammen; die hintere Wand verläuft von vorn und oben nach hinten und unten gegen das Ende des Grenzspaltes; es fehlt also hier die nach hinten gerichtete Ausbuchtung des Lumens.

Bei *Testudo* tritt der N. olfactorius an der hinteren, oberen Ecke der Pars olfactoria durch die knorpelige Kapsel in die Nasenhöhle ein (Fig. 18, p. 448). Bei den *Emys*-Arten ist das an der gerade nach oben gerichteten Kuppe der Fall (Fig. 17). Diese beiden Punkte sind demnach gleichwerthig. Wenn wir von *Testudo* ausgehen, so können wir sagen, dass bei *Emys* und *Chrysemys* die Eintrittsstelle des Riechnerven sich nach vorn verschoben hat, und zwar auf Kosten des Daches der Pars olfactoria, welches bei dieser Verschiebung in seiner Ausdehnung eingeschränkt wurde. Hand in Hand hiermit geht eine Stellungsveränderung der hinteren Wand, die aus ihrer von unten vorn nach oben hinten gerichteten Stellung bei *Testudo* in die nach vorn und oben aufsteigende der Emyden übergeht; ihr oberes Ende folgt der Verschiebung des Olfactorinseintrittes, ihr unteres behält die Beziehung zur oberen Umrandung der nasalen Oeffnung des Ductus naso-pharyngens. Die Folge dieses Vorganges ist nicht allein eine Gestaltsveränderung der Pars olfactoria, sondern auch eine Einschränkung ihres Lumens und ihrer Wandflächen, kurz eine Reduktion der Pars olfactoria. Eine solche macht sich ferner noch geltend in einer Abnahme ihres queren Durchmessers, wie aus dem Vergleich der Frontalschnitte in Fig. 4, p. 396 und Fig. 15, p. 431 hervorgeht. Sie kommt auch zum Ausdruck durch das Verhalten des Muschelwulstes, der sich bei *Testudo* mit seinem vorderen Rande scharf absetzt und im Ganzen eine nicht unbedeutende Vorwölbung der lateralen Wand bildet, während er sich bei den Emyden viel weniger scharf abgrenzt und nur eine flache, wenig prominente Erhebung darstellt. Bei der Landschildkröte ist in ausgesprochener Weise das knorpelige Nasenskelett an der Bildung des Muschelwulstes betheiligt, was bei den Emyden

nur andeutungsweise der Fall ist. Endlich tritt eine Einschränkung der Pars olfactoria an der lateralen Wand durch Lageveränderung der Grenzfalte ein.

Bei *Testudo* findet sich das vordere Ende der lateralen Grenzfalte in gleicher Höhe mit dem Boden des Einführganges; sie verläuft von hier nach hinten mit geringer Neigung nach unten. Bei Emyden dagegen beginnt die Falte der lateralen Wand in der Höhe des Daches des Einführganges und verläuft von hier in ausgesprochener Neigung nach hinten und unten. Das hintere Ende der Grenzfalte zeigt bei *Testudo* und bei den Emyden die gleichen Beziehungen zur oberen Circumferenz der inneren Oeffnung des Nasenrachenganges. Von *Testudo* ausgehend, könnte man diese Veränderungen so zum Ausdruck bringen, dass bei Emyden die laterale Grenzfalte eine Drehung nach oben um ihren hinteren Endpunkt erfahren habe; daher die höhere Lage des vorderen Endes und die stärkere Neigung der ganzen Falte. Die Folge hiervon ist eine entsprechende Beschränkung der lateralen Wand im Bereiche der Pars olfactoria und eine Zunahme derselben im Bereiche der Pars respiratoria. Eine weitere Folge ist die schon oben berücksichtigte, relative Lageveränderung der inneren Oeffnung des Einführganges zu den beiden Abschnitten der Nasenhöhle. Endlich entsteht dadurch, dass sich nun bei Emyden die Pars respiratoria lateral vom Ende des Einführungsganges weiter aufwärts ausbuchtet, die scharfe, faltenartig vorspringende Abgrenzung zwischen Einführgang und eigentlicher Nasenhöhle. Der schwache Grenzwulst, der bei *Testudo* an der lateralen Wand die Grenze des Einführganges gegen die Pars olfactoria markirt, schwindet entweder, oder wird bei dieser Umbildung in die faltenartig vorspringende Abgrenzung der Emyden übernommen. An der medialen Wand der Pars olfactoria lässt sich eine entsprechende Einschränkung nicht nachweisen. Bei *Testudo* und bei Emyden verläuft die Grenze zwischen Pars olfactoria und Pars respiratoria an der medialen Wand vom Dache des Einführungsganges im Bogen nach hinten gegen die obere Circumferenz der inneren Oeffnung des Ductus naso-pharyngeus. Wenn wir *Testudo* als Ausgangspunkt nehmen, wird sich also bei Emyden die Reduktion der Pars olfactoria äussern, einmal durch die Verkürzung des Daches im sagittalen Durchmesser, welche die von vorn oben nach hinten unten geneigte Stellung der hinteren Wand zur Folge hat, und die mit der Verlagerung des Olfactoriuseintrittes Hand in Hand geht. Hierdurch wird die Pars olfactoria im sagittalen Durchmesser verkürzt und zwar in zunehmendem Maasse von unten nach oben. Ferner findet an der lateralen Wand eine Einschränkung von unten her statt, die vorn am grössten ist, um nach hinten allmählich abzunehmen. Hiermit vergesellschaftet sich eine geringe Abnahme des Querdurchmessers und endlich eine Verkleinerung des Muschelwulstes. Von vorn herein scheint es mindestens ebenso gerechtfertigt, den umgekehrten Weg zu gehen, und die ausgebildeteren Zustände der Pars olfactoria bei *Testudo* von den einfacheren bei *Emys* und *Chrysemys* abzuleiten. Hierauf ist noch zurückzukommen.

Pars respiratoria und Jacobson'sches Organ.

Das umgekehrte Verhalten, wie in der Pars olfactoria, ergibt sich bei dem Vergleich zwischen *Testudo* und *Emys* für die Pars respiratoria. Der hervorstechendste Unterschied liegt in der ungleich grösseren Entfaltung des Sinnesepithels bei Emyden; ferner in den Reliefverhältnissen der Wandung; dazu kommt noch eine grössere Entfaltung des Lumens, die an der lateralen Seite auf Kosten der Pars olfactoria, an der medialen Seite auf Kosten der entsprechenden Grenzfalte erfolgt.

An der medialen Grenzfalte von *Testudo* kann ein niedriger Anfangstheil unterschieden werden, der gleichzeitig die Grenze zwischen Pars olfactoria und Einführungsgang angiebt. Weiterhin trennt sich der Wulst, der das Ende des Einführungsganges markirt, von der Grenzfalte; letztere entfaltet sich zu einem umfanglichen Gebilde, das mit breiter Basis von der Nasenwand entspringt und in nach oben offenem Bogen nach hinten und unten verläuft. Bei Emyden ist die mediale Grenzfalte im Ganzen minder umfanglich. Auch hier beginnt sie vorn mit einem niedrigeren Abschnitt am Dachtheil des Einführungsganges. Sie ist aber von ihrem Anfange an selbstständig, da sie von dem Ende des Einführungsganges durch ein ziemlich tief eingesenktes Thal getrennt ist. Hierdurch, sowie durch eine schärfere Absetzung der nach hinten, gegen die Pars olfactoria gerichteten Fläche empfängt der Anfangstheil eine schärfere Ausprägung.

Bei *Testudo* liegt das kleine JACOBSON'SCHE ORGAN an der medialen Wand in dem kleinen, dreieckigen Recessus, der von der entsprechenden Grenzfalte und dem wulstigen Ende des Einführungsganges gebildet wird. Wir brauchen uns nur vorzustellen, dass dieser Recessus sich medianwärts tiefer einsenkt und sich ferner mit seinem oberen, schon bei *Testudo* spitz zulaufenden Ende weiter nach oben ausdehnt, um die Reliefverhältnisse der Wand entstehen zu sehen, wie sie die Emyden bieten. Durch die Ausdehnung des Recessus, die nach der gegenseitigen Lage der Theile mit Nothwendigkeit zwischen dem Ende des Einführungsganges und der medialen Grenzfalte erfolgen muss, wird einmal der Beginn der letzteren nach vorn schärfer markirt werden, andererseits aber auch der Grenzwulst am Ende des Einführungsganges auch an der medialen Wand deutlicher hervortreten, indem die letztere am Ende des Ganges in ausgeprägter Knickung in die Wandung des vertieften Recessus umbiegt. (Vgl. Fig. 1 a, p. 390 und Fig. 13 b, p. 428.)

An den niederen Anfangstheil der medialen Grenzfalte schliesst nun auch bei Emyden ein stärker prominenter, wulstförmig vorspringender Abschnitt, der an der medialen Wand in nach hinten und oben offenem Bogen nach hinten verläuft. Dieser Theil ist viel weniger umfangreich als bei *Testudo*; dadurch, dass er mit minder breiter Basis von der Wand entspringt, wird unterhalb desselben Raum gewonnen. Die Pars respiratoria empfängt daher bei den Emyden unterhalb der Grenzfalte eine höhere, mediale Wandung, als es bei *Testudo* der Fall sein konnte. Die geringere Ausbildung der medialen Grenzfalte führt weiter nach hinten zu den Modifikationen

in der Abgrenzung der Pars olfactoria gegen die Pars respiratoria; bei *Testudo* war es die obere Fläche der Falte selbst, die sich mit dem hinteren Ende der lateralen Grenzfalte an der oberen Umrandung der inneren Oeffnung des Ductus naso-pharyngeus in Verbindung setzte. Bei Emyden ist es eine unbedeutende Erhebung der Wand, die von der oberen Fläche der medialen Grenzfalte ausgeht und jene Verbindung herstellt, während die eigentliche Grenzfalte sich wie bei *Testudo* in den Ductus naso-pharyngeus fortsetzt, um an dessen medialer Wandung allmählich auszulaufen. Es ergibt sich demnach in erster Linie an der medialen Seite der Pars respiratoria eine Vergrößerung des unter der Grenzfalte liegenden Wandabschnittes eben durch eine Reduktion der letzteren. Dieses Verhalten kombinirt sich mit der oben besprochenen Verlagerung des vorderen Endes der lateralen Grenzfalte, die an der seitlichen Wand zu einer Ausbreitung der Pars respiratoria nach oben führt. An der lateralen wie an der medialen Seite ist diese Entfaltung am ausgesprochensten im vorderen Theile der Nasenhöhle, und so kommt es, dass bei den Emyden das innere Ende des Einführungsganges von unten und von beiden Seiten her von der Pars respiratoria umfasst wird. Oben wurde bereits angegeben, welche Einrichtungen bestehen, um trotzdem dem Inspirationsstrom den Eintritt in die Pars olfactoria zu erleichtern.

Die durch die Vergrößerung der Wandung gewonnene Fläche ist bei Emyden mit Sinnesepithel überzogen, das sich von vorn her weit nach hinten, fast durch die ganze Pars respiratoria ausdehnt und durch die Reliefverhältnisse der Wandung in mehrere Abschnitte gegliedert erscheint. Bei *Testudo* ist der weitaus grösste Theil der Wandungen der Pars respiratoria mit indifferentem Epithel bekleidet; nur an beschränkter Stelle, in dem unbedeutenden Recessus zwischen medialer Grenzfalte und dem Wulst, der das Ende des Einführungsganges bezeichnet, findet sich Sinnesepithel. Wenn wir die Zustände bei Emyden von *Testudo* aus beurtheilen, müssen wir annehmen, dass sich das Sinnesepithel von jener Stelle aus über die Wandung der Pars respiratoria hin ausgebreitet habe, und dass es später durch das Auftreten jener Leisten in verschiedene Distrikte zerlegt wurde. In der That ist als Stütze für eine solche Annahme das Verhalten der Innervation verwerthbar. Es wurde erwähnt, dass die Olfactoriusäste, die die Sinnesepithelbezirke der Pars respiratoria versorgen, an der medialen Wand der Nasenhöhle zunächst nach vorn und unten verlaufen. Die weiteren Verzweigungen dieser Aeste umgreifen zum Theil die Pars respiratoria von unten, um dann an der lateralen Wand wieder aufzusteigen, zum grösseren Theil ziehen die Zweige um das vordere Ende der Pars respiratoria hin, um dann an der seitlichen Wand ascendirend nach hinten zu ziehen. Dieses Verhalten scheint mir darauf hinzuweisen, dass thatsächlich das Sinnesepithel von einem vorderen Bezirk der medialen Wand der Pars respiratoria, etwa wie es *Testudo* zeigt, sich über die vordere Wand und den Boden der Pars respiratoria hinweg auf die laterale Wand und gleichzeitig nach hinten ausgebreitet habe.

Es liegt nahe, die Ausdehnung der Wandflächen im Bereiche der Pars respiratoria bei Emyden in ursächlichen Verband mit einer zunehmenden Dignität des

JACOBSON'schen Organs zu bringen. Diese kommt morphologisch durch die Entfaltung des Sinnesepithels, seine Verbreitung über grössere Abschnitte der Wandung und endlich durch seine Gliederung in einzelne Bezirke zum Ausdruck.

Bei *Testudo* liegt das kleine JACOBSON'sche Organ an der medialen Wand unterhalb der medialen Grenzfalte. Bei Emyden nimmt es den Boden der Pars respiratoria ein und erstreckt sich von hier — von der Gliederung abgesehen — bis an die untere Fläche der Grenzfalten heran: die Falten selbst, speciell die nicht unbedeutliche Oberfläche der medialen, die wir ja noch in die Pars respiratoria einbezogen, sind mit indifferentem Epithel überzogen. Es ist also bei *Testudo* und bei *Emys* der gleiche Abschnitt der Nasenhöhle (die Pars respiratoria), in welchem das Sinnesepithel auftritt, bei ersterer in geringer, bei letzterer in sehr grosser Ausdehnung.

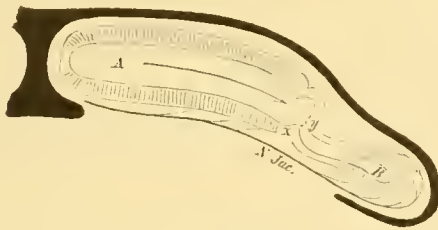


Fig. 16 A.

Salamandra. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle. Schema. *A* Haupthöhle; *B* seitliche Nasenrinne und JACOBSON'sches Organ. *xy* Falten, die beide Räume von einander abgrenzen. *N. Jac.* JACOBSON'scher Nerv in seinem Verlauf um das Organ.

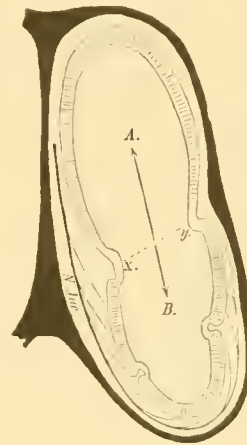


Fig. 16 B.

Emys. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle. Schema. *A* Pars olfactoria = der Haupthöhle von *Salamandra*. *B* Pars respiratoria und JACOBSON'sches Organ (= der seitlichen Nasenrinne und JACOBSON'sches Organ von *S.*). *x* mediale, *y* laterale Grenzfalte = den Falten *xy* von *S.* *N. Jac.* JACOBSON'scher Nerv in seiner Lagebeziehung zum JACOBSON'schen Organ. Der Pfeil giebt in jeder der Figuren die Richtung an, in der die Ausdehnung des Cavum nasale erfolgt ist.

Gerade den unteren Abschnitt des Cavum nasale, welcher zwischen den beiderseitigen Grenzfalten liegt, verglichen wir oben mit dem JACOBSON'schen Organ der Amphibien und seiner rinnenförmigen Fortsetzung. Der Umstand, dass bei Emyden der grösste Theil der Pars respiratoria das JACOBSON'sche Organ selbst darstellt, lässt sich als ein neues Moment verwerthen, welches für die Berechtigung der aufgestellten Homologie spricht. Vergleichen wir den Befund bei Emyden mit Zuständen, wie sie *Siredon* und die Urodelen aufweisen, unter Berücksichtigung der verschiedenen Richtung und des verschiedenen Maasses der Entfaltung des Nasenhöhlenlumens, so wird die Uebereinstimmung evident (s. Fig. 16). Bei Urodelen liegt das rinnenförmige JACOBSON'sche Organ lateral zur eigentlichen Nasenhöhle; vom Boden der Rinne erstreckt sich das Sinnesepithel auf ihre obere und untere und die unbedeutende, vordere Wand. Bei *Emys* liegt das JACOBSON'sche Organ unter der Haupthöhle, und vom Boden der Pars respiratoria dehnt sich das Sinnesepithel auf die seitlichen und auf die vordere Wand derselben aus. Hier wie dort grenzen schmalere oder breitere

Streifen indifferenten Epithels, die mehr oder weniger deutlich zu Falten erhoben sind (x, y), das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs von dem der Regio olfactoria ab. Bei Urodelen ist es der ventrale Theil des Olfactorius, der Zweige zum JACOBSON'schen Organ entsendet; diese umgreifen dasselbe von unten und der Seite her, um so zur oberen Wand der Rinne zu gelangen. Bei Emyden sind es mediale Olfactoriuszweige, die unter dem Boden der Pars respiratoria hin zur lateralen Wand ziehen. Endlich liegt das JACOBSON'sche Organ der Urodelen und ebenso die Pars respiratoria der Emyden innerhalb der knorpeligen Nasenkapsel.

Trotz der grossen Verschiedenheiten, die durch den allgemeinen Bau der Nasenhöhle bedingt sind, ergibt sich demnach zwischen Urodelen und Emyden eine Uebereinstimmung in wesentlichen Punkten. Bei den ersteren zeigt sich nun das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs geschlossen, einheitlich; dagegen ist es bei den Sumpfschildkröten in einzelne Bezirke gegliedert, so dass sich — wie oben ausführlich besprochen — am JACOBSON'schen Organ im Ganzen drei Abschnitte unterscheiden lassen. Hierin kommt neben der Entfaltung des Lammens und der Ausbreitung des spezifischen Epithels über die vergrösserten Wandflächen eine höhere Differenzirung zum Ausdruck. Dass diese verschiedenen Bezirke aus einer einheitlichen Anlage abzuleiten sind, geht mit aller Deutlichkeit aus der Innervation hervor und lässt sich auch aus ontogenetischen Thatsachen beweisen.

Der Vergleich der Emyden mit den Urodelen bestätigt demnach die Auffassung, dass der bodenständige, zwischen den Grenzfalten liegende Theil der Pars respiratoria dem JACOBSON'schen Organ und der seitlichen Nasenrinne der Amphibien homolog sei. Die Fortsetzung der Pars respiratoria nach hinten in den Ductus nasopharyngeus verhält sich bei den Emyden in allen wesentlichen Punkten wie bei *Testudo*. Für diesen Theil der Nasenhöhle treffen die oben ausgeführten Erwägungen zu.

Beurtheilung der Befunde bei *Testudo* und *Emys*.

Es wäre endlich noch die Frage zu erörtern, wie sich die Befunde bei den Emyden zu denen bei *Testudo* verhalten. Bei *Testudo* ist die Pars olfactoria der Nasenhöhle besser ausgestaltet als bei den Emyden; das Lammens ist grösser und damit auch die Flächenausdehnung der Riechschleimhaut; der Muschelwulst ist schärfer ausgeprägt. Dagegen ist bei *Emys* und *Chrysemys* das JACOBSON'sche Organ ungleich höher entwickelt als bei *Testudo*, indem es fast die ganze Pars respiratoria der Nasenhöhle für sich beansprucht. Die Ausbildung der Drüsen ist bei den Emyden eine viel geringere als bei *Testudo*.

Die Zustände bei der einen oder bei der anderen Form können als die primitiveren hingestellt werden, und je nachdem kann die Ableitung versucht werden durch die Annahme der Ausbildung der Pars olfactoria und der Reduktion des JACOBSON'schen Organs oder umgekehrt durch die Reduktion der Pars olfactoria unter Ausgestaltung des letzteren.

Beim Vergleich von *Testudo* mit den Amphibien zeigte sich, dass die Ableitung der Befunde bei ersterer ohne Schwierigkeit von niederen Formen der Amphibienreihe, von Zuständen, wie sie etwa *Siren* bietet, möglich sei; der Schwerpunkt wurde dabei auf das Verhalten des JACOBSON'schen Organs gelegt. Wiederum in Rücksicht auf diesen Theil der Nasenhöhle scheinen die Emyden eher einen Anschluss an Urodelen-ähnliche Formen zu gestatten. Die geringe Entwicklung der Nasenhöhlendrüsen, die geringe Entfaltung der Pars olfactoria, namentlich des Muschelwulstes scheint der Auffassung günstig, dass gerade diese Formen die primitiveren Verhältnisse bewahrten. Diese Auffassung würde sich auch mit den Ansichten der Systematiker decken, die wohl in erster Linie im Hinblick auf den Ausbildungsgrad des Panzers den Chersiten die höchste Stelle im System zuweisen¹⁾. Es liegt nicht in meiner Absicht hier auf die Frage nach der Stellung der verschiedenen Cheloniergruppen im System näher einzugehen; ich bin mir wohl bewusst, dass für die Entscheidung derselben die gesammte Organisation in Betracht gezogen werden müsste. Die Frage, die ich an dieser Stelle allein zu berücksichtigen habe, ist die: zeigt das periphere Geruchsorgan der Emyden (*Emys*, *Chrysemys*) oder das der Chersiten (*Testudo*) die primitiveren Verhältnisse?

Eine Reihe von Gründen scheint mir dafür zu sprechen, dass gerade bei den landlebenden Formen sich die Nasenhöhle auf einer primitiveren Stufe der Entwicklung erhalten habe, während die der Sumpfschildkröten stärker veränderte Zustände aufweise.

In einer früheren Arbeit hatte ich die Auffassung zu begründen versucht, dass das JACOBSON'sche Organ in der Amphibienreihe entstehe. Bei allen Amphibien, die auf diese Verhältnisse untersucht sind, stellt das Organ nur einen Nebenraum der Nasenhöhle dar, der in der Grösse seines Lumens fast überall gegen den Umfang der Nasenhöhle zurücktritt; stets ist die Flächenausbreitung seines spezifischen Epithels geringer als die der Riechschleimhaut. Das JACOBSON'sche Organ erhebt sich demnach bei Amphibien eben wegen dieses Verhaltens zur Haupthöhe des Cavum nasale nicht über eine verhältnissmässig niedrige Entwicklungsstufe.

Die Chelonier zeigen im Vergleich zu den Sauriern und Ophidiern in der gesammten Nasenhöhle ziemlich primitive Zustände. Diesbezüglich ist auf die geringe Complicirung der Wandflächen im Bereich der Regio olfactoria zu verweisen, ferner auf die Thatsache, dass das JACOBSON'sche Organ wie bei den Amphibien noch als ein Theil des Cavum nasale selbst erscheint. Unter Berücksichtigung aller dieser Umstände kann ein wenig ausgebildetes JACOBSON'sches Organ sehr wohl als ein primitiver Zustand aufgefasst werden. Die Möglichkeit, den Befund am gesammten Geruchsorgan von *Testudo* mit bestimmten Formverhältnissen gerade bei niederen Amphibien in direkte Beziehung zu bringen, scheint mir dieser Auffassung günstig zu sein. Dem gegenüber findet sich bei den Emyden das JACOBSON'sche Organ nicht nur durch die Ausdehnung des Sinnesepithels über grosse Strecken, sondern auch

1) s. u. a. E. HAECKEL, Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. 1895.

durch eine Gliederung desselben in mehrere Abschnitte hochentwickelt. Es stellt nicht mehr einen verhältnissmässig unbedeutenden Anhang der Nasenhöhle vor; die Flächenausbreitung seines spezifischen Epithels wetteifert vielmehr mit der der Riechschleimhaut. Die Möglichkeit, dass das kleine JACOBSON'sche Organ von *Testudo* durch Reduktion von einem hochentwickelten abzuleiten sei, ist jedenfalls in Betracht zu ziehen; ist doch auch in der Saurierreihe eine Rückbildung desselben bei *Chamaeleo* bekannt (BORN); unter den Säugethieren haben es z. B. manche Fledermäuse und Primaten verloren; sein Fehlen bei Vögeln dürfte gleichfalls durch Rückbildung zu erklären sein. — Nun liegt aber, wie ich glaube, in der Art und Weise, wie sich bei den Emyden der *N. olfactorius* am JACOBSON'schen Organ verzweigt, ein Hinweis darauf, dass sich hier das Sinnesepithel von einer beschränkten Stelle, die in ihrer Lage vorn an der medialen Wand unter der Grenzfalte mit der Lage des Organs bei *Testudo* übereinstimmt, ausgebreitet habe. Auch entwicklungsgeschichtliche Vorgänge, die weiter unten zur Sprache kommen, glaube ich in diesem Sinne deuten zu dürfen. Ich sehe mich so zu der Annahme gedrängt, dass das hochentwickelte accessorische Geruchsorgan der Emyden von einfacheren Zuständen, wie sie sich bei *Testudo* verwirklicht finden, abzuleiten sei. Ein kurzer vorläufiger Ueberblick über das Verhalten des Organs bei anderen Schildkröten ergibt Verhältnisse, die sich mit dieser Annahme im Einklang befinden. Die Nasenhöhle von *Trionyx spec.* zeigt im allgemeinen Bau Aehnlichkeit mit der der Emyden; aber der untere Abschnitt der eigentlichen Nasenhöhle ist hier noch viel umfanglicher, zeigt gleichfalls eine Gliederung in einzelne Abschnitte, und seine Wandungen tragen Sinnesepithel, das der BOWMAN'schen Drüsen entbehrt. Die Pars olfactoria ist noch viel kleiner als bei den Emyden; von einem Muschelwulst fehlt jede Andeutung. Sowohl hinsichtlich der Grösse des Lumens, wie in der Flächenausbreitung des Sinnesepithels übertrifft das JACOBSON'sche Organ bei weitem die Pars olfactoria. — Die Thalassiten zeigen in der Gestaltung des peripheren Geruchsorgans eine hohe Differenzirung. Es sei auf die Abbildung verwiesen, die GEGENBAUR in seinem Aufsatz über die Nasenhöhle der Vögel auf Taf. I, Figg. 1 und 2 von *Chelonia caucana* giebt. Die Recessusbildungen, die GEGENBAUR als *ri* und *rs* bezeichnet, stellen den wichtigsten Theil des JACOBSON'schen Organs vor, während der mit *N* bezeichnete Raum der Pars olfactoria der übrigen Chelonier gleich zu setzen ist. Die Begründung für diese Auffassung hoffe ich später liefern zu können. Auch bei den marinen Schildkröten übertrifft das JACOBSON'sche Organ die eigentliche Pars olfactoria hinsichtlich des Lumens und der Flächenausbreitung des Sinnesepithels. — Im Hinblick auf die Thatsache, dass bei den Amphibien, wo doch jedenfalls die Wurzel des Chelonierstammes zu suchen ist, das JACOBSON'sche Organ, gerade hinsichtlich der Entfaltung des Sinnesepithels, auf einer niedrigen Entwicklungsstufe beharrt; im Hinblick ferner darauf, dass der Vergleich zwischen *Testudo* und Emyden die zunehmende Ausbreitung des spezifischen Epithels bei letzteren wahrscheinlich macht, lassen sich die Schildkröten in eine Reihe bringen, in der die landlebenden Formen (*Testudo*) mit gering entwickeltem JACOBSON'schen Organ den Anschluss an die Amphibien vermitteln; auf diese würden die Sumpf-

schildkröten (*Emys*, *Chrysemys*) folgen, während die im Wasser lebenden Trionyciden und Thalassiten mit ihrem hochdifferenzirten JACOBSON'Schen Organ das Ende der Reihe darstellen würden.

Oben suchte ich den Nachweis zu liefern, dass die Pars olfactoria der Chelonier dem eigentlichen Cavum nasale der Amphibien homolog sei. In der Amphibienreihe macht sich in der Ausgestaltung der eigentlichen Nasenhöhle ein Fortschritt geltend, der wesentlich durch die Entfaltung des Lumens und durch die Ausbreitung des Riechepithels über grössere Wandstrecken zum Ausdruck kommt. — Hier und da erfährt auch das indifferente Epithel eine stärkere regionale Entfaltung, Verhältnisse, die wir hier vernachlässigen dürfen. — Sieht man von dem Unterschiede ab, der zwischen Amphibien und Cheloniern in der Richtung besteht, in welcher die Entfaltung des Nasenhöhlenlumens erfolgt, so sind hinsichtlich der Ausgestaltung der Pars olfactoria bei *Testudo* die gleichen Principien erkennbar.

Im Vergleich zu den Amphibien ist auch bei *Testudo* der wesentlichste Fortschritt in der weiteren Entfaltung des Lumens und in der grösseren Flächenausdehnung der Riechschleimhaut gegeben. Es kommt allerdings noch die Ausbildung des Muschelwulstes hinzu. Indess lässt sich bereits bei Amphibien (*Siredon*, Salamanderlarve) eine schwache Einbiegung der lateralen Nasenwand im Bereiche der Regio olfactoria erkennen. Ihre Bedeutung für die Genese der Muschelbildung wurde von BORN und auch an anderer Stelle von mir gewürdigt. Aus allem ergibt sich wohl, dass in dem Ausbildungsgrade der Regio olfactoria der Abstand zwischen Amphibien und *Testudo* nicht so sehr gross ist; jedenfalls erscheint der Unterschied im Verhalten des JACOBSON'Schen Organs bei den Amphibien auf der einen, bei Emyden auf der anderen Seite ungleich grösser. Wenn nun die Pars olfactoria von *Testudo* eine höhere Ausbildung zeigt, als die der Emyden, so liegt darin wohl kein Moment, das mit zwingender Notwendigkeit als ein Beweis für die höhere phyletische Entwicklung des peripheren Geruchsorgans von *Testudo* geltend gemacht werden müsste. Eine derartige Annahme wird noch unwahrscheinlicher, wenn Thatsachen beigebracht werden können, die für einen Rückbildungsvorgang im Bereiche der Pars olfactoria bei anderen Cheloniern sprechen. Ein solches Moment scheint sich mir aus dem Verhalten des Nervus olfactorius zu ergeben.

Bei Amphibien tritt der Olfactorius von hinten und oben an den Geruchsack heran. Bei Cheloniern erreicht er ebenso das Dach der Pars olfactoria. Bei den ersteren dehnt sich das Gehirn bekanntlich von hinten her ziemlich weit nach vorn zwischen die Augen aus; der Riechnerv ist daher kurz. Bei Cheloniern sind die beiderseitigen Augenhöhlen durch das dünne Septum interorbitale getrennt, der Nervus und Bulbus olfactorius liegen dicht unter dem Schädeldach in einem von Knochen und Knorpel umwandeten Kanal. Die Entstehung des schmalen Septum interorbitale, sowie die Verlagerung des Bulbus olfactorius nach oben wird in erster Linie mit einer stärkeren räumlichen Entfaltung des Auges und seiner Hilfsorgane in Verband zu bringen sein, die eine Vergrösserung der Orbita zur Folge hat.

Testudo wie *Emys* lassen die angedeutete Lagerung des Nervus und Bulbus

olfactorius dicht unter dem Schädeldach in gleicher Weise erkennen; aber der Riechnerv selbst ist bei *Testudo* ganz kurz (vgl. Fig. 18), während er bei *Emys* eine nicht unbedeutende Länge besitzt (Fig. 17). Betrachtet man die skeletirten Schädel der genannten Formen, so kann man leicht konstatiren, dass bei der Landschildkröte die Augenhöhlen gerade in ihrem oberen Theil räumlich minder stark entfaltet sind als die von *Emys*. Dieses Verhalten wird von Einfluss sein müssen auch auf die hintere Wand des Cavum nasale, die die vordere Begrenzung der Orbita bilden hilft. Die von hinten unten nach vorn oben geneigte Stellung derselben bei *Emys* wird mit der stärkeren Ausdehnung der Augenhöhle in ihrem oberen Theil in Verband zu bringen sein; die letzteren drängen sich zwischen die Nasenhöhle und das vordere

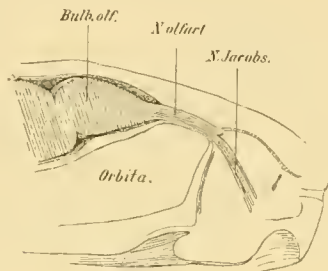


Fig. 17.

Emys europaea. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf; zur Demonstration der Länge des N. olfactorius. Im Bereiche der Nasenhöhle ist die Schleimhaut vom Septum abgetrennt, man erkennt in ihr die schräg nach vorn unten gerichteten Zweige des N. Jacobsonii.

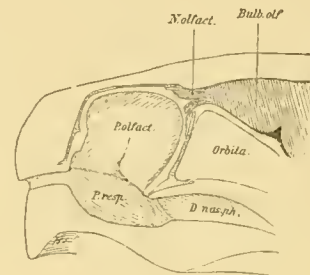


Fig. 18.

Testudo graeca. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf zur Demonstration des N. olfactorius, der der Länge nach durchgeschnitten ist. Die septale Wand der Nasenhöhle ist entfernt.

Ende des Gehirns ein; die Folge hiervon wird die Verlängerung des Nervus olfactorius sein. Im Hinblick auf die Zustände bei Amphibien werden die geringer entfaltete Augenhöhle und der kürzere Riechnerv als primitive Merkmale angesprochen werden dürfen. Die umfanglichere Orbita und der in die Länge gezogene Olfactorius kennzeichnen einen Fortschritt, der sich unter der Wirkung der gleichen Faktoren vollzog, die die Entstehung des schmalen Septum interorbitale veranlassten. Die Stellungsveränderung der hinteren Nasenhöhlenwand hat weiter die geringere Entfaltung des Lumens der Pars olfactoria des Cavum nasale zur Folge. Wir kommen so zu der Vorstellung, dass die Vergrößerung der Orbita auf Kosten der Nasenhöhle erfolge. Alle diese Thatsachen in ihrem Zusammenhange betrachtet, erlauben m. E. die Schlussfolgerung, dass an der Pars olfactoria der Emyden eine Reduktion stattgefunden hat; in der im Vergleich zu *Testudo* geringeren Entwicklung derselben würde also kein primitives Merkmal gegeben sein.

Bei marinen Schildkröten ist die Pars olfactoria noch kleiner als bei Emyden; von einem Muschelwulst fehlt jede Andeutung; dabei ist der Nervus olfactorius noch viel mehr in die Länge ausgezogen. Auch die Süßwasserformen zeigen eine hochgradig reducierte Pars olfactoria.

Unter Berücksichtigung des Verhaltens dieses Abschnittes der Nasenhöhle

lassen sich die Schildkröten wiederum in eine Reihe bringen, in der die landlebenden Formen den Beginn, die wasserlebenden den Abschluss bilden; zwischen beiden stehen die Sumpfschildkröten.

Ein primitives Merkmal zeigt *Testudo* endlich im Verhalten des sekundären, knöchernen Gaumens. Wie oben ausgeführt, erhebt sich die Gaumenbildung am skeletirten Schädel kaum über den Grad, wie er in der Amphibienreihe erreicht wird. Thatsächlich sind allerdings die Verhältnisse durch den bindegewebigen Abschluss des Ductus naso-pharyngens viel weiter geführt. Auch in dieser Hinsicht weisen die übrigen Chelonier die fortgeschritteneren Zustände auf; der harte Gaumen zeigt eine hohe Entwicklungsstufe; der bei *Testudo* noch bindegewebige Abschnitt der Wandung des Ductus naso-pharyngens wird durch knöcherne Theile gebildet.

Es ergeben sich also bei *Testudo* eine ganze Reihe von Zuständen im Bereiche des Vorderkopfes, die sehr wohl als primitive aufgefasst werden dürfen, und ich glaube hiermit die Berechtigung dafür nachgewiesen zu haben, wenn ich oben bei dem Vergleich zwischen *Testudo* und Emyden die erstere als den Ausgangspunkt wählte. Die Nasenhöhle der Landschildkröte ist durch eine wohl ausgestaltete Pars olfactoria und durch ein kleines, im Bereiche der Pars respiratoria gelegenes Jacobson'sches Organ gekennzeichnet. Bei den Emyden zeigt die Pars olfactoria die Anzeichen einer beginnenden Rückbildung, während das Jacobson'sche Organ sich stärker entfaltet und fast die ganze Pars respiratoria in Besitz genommen hat. Der Ausfall von Sinneselementen, der durch die an der Pars olfactoria platzgreifende Reduktion hervorgerufen wird, wird gewissermaassen kompensirt durch die Ausbreitung der spezifischen Schleimhaut des Jacobson'schen Organs. In der gleichen Richtung, wie ich sie durch den Vergleich zwischen Chersiten und Emyden abzuleiten suchte, bewegt sich die Differenzirung der gesammten Nasenhöhle bei den wasserlebenden Schildkröten. Die Pars olfactoria erleidet eine weitergehende Reduktion, während sich das accessorische Geruchsorgan mehr und mehr ausgestaltet. Es liegt der Gedanke nahe, dass sich bei den landlebenden Formen primitive Verhältnisse im Bereiche der Nasenhöhle erhalten, während die Umgestaltungen derselben in den übrigen Gruppen Anpassungen an das Wasserleben seien. —

Es sei nochmals darauf hingewiesen, dass bei *Testudo* sowohl als bei den Emyden, und, wie ich vorläufig bemerken will, ebenso bei Trionyciden und Thalassiten das Jacobson'sche Organ — in ähnlicher Weise wie bei Amphibien — einen Theil der Nasenhöhle selbst bildet, und dass eine direkte Verbindung mit der Mundhöhle nicht besteht. Eine Beziehung zur letzteren ist aber — wiederum wie bei Amphibien — dadurch gegeben, dass das Organ in den Theil der Nasenhöhle eingeschaltet ist, oder den Theil derselben bildet, welcher als hauptsächlichster Weg für den Expirationsstrom dient. Aus dem Relief der Wandungen des Cavum nasale konnte abgelesen werden, dass für den letzteren ungünstigere Bedingungen bestehen für einen Eintritt in die Pars olfactoria; ihm ist der Weg durch den unteren Abschnitt der Nasenhöhle angewiesen, in dem sich eben das Jacobson'sche Organ findet. Zwar streicht auch der inspiratorische Strom über das Sinnesepithel des letzteren

hinweg, und es besteht die Möglichkeit, dass auch er hierbei eine Erregung der nervösen Endapparate auszulösen vermag, doch ist wichtig, dass gerade der durch die Apertura externa eintretende Strom nothwendig in die Pars olfactoria eindringen muss, während dem umgekehrt gerichteten der Zutritt zu derselben erschwert ist. Die Abdrängung des expiratorischen Stromes von der Regio olfactoria, die schon bei den höheren Amphibien deutlich genug in die Erscheinung trat, ist bei den Cheloniern noch schärfer ausgeprägt. Bei den ersteren ist das JACOBSON'sche Organ gerade in die Bahn eingeschaltet, in der sich der von der Mundhöhle aus eintretende Strom vorwiegend bewegen muss; ebenso verhält es sich bei den Schildkröten. Es wird also auch für diese die Erregung der nervösen Endapparate des JACOBSON'schen Organs durch Vermittelung des expiratorischen Stromes zuzugeben sein, so dass bei den Schildkröten auf eine ähnliche Funktion des accessorischen Geruchsorganes geschlossen werden darf, wie ich sie für die Amphibien nachzuweisen suchte.

Bei wasserlebenden Cheloniern sieht man gelegentlich, dass diese Wasser in ziemlich lebhaftem Strome durch die Nasenöffnungen austossen. Eine Kontrolle des Mediums, in dem diese Formen leben, durch Vermittelung des Geruchssinnes wird für sie von Wichtigkeit sein; suchen sie doch auch ihre Nahrung in demselben. Vielleicht verbreitet diese Erwägung Licht über die doch immerhin auffallende Thatsache, dass gerade bei den im Wasser lebenden Schildkröten das JACOBSON'sche Organ sich so umfänglich gestaltet, während die Pars olfactoria mehr und mehr und zum Theil zu Gunsten des ersteren eingeschränkt wird. Da die Nasenhöhle der Schildkröten als wesentlicher Weg für die Respirationsluft dient, so erscheint eine Prüfung des Wassers durch den Geruchssinn etwa durch Ansaugen ausgeschlossen, um so mehr, wenn man die Lage der Choanen zum Kehlkopfeingang berücksichtigt. Dagegen wird eine derartige Kontrolle sehr wohl möglich sein, und zwar ohne nennenswerthe Störungen des Athmungsprocesses, wenn das Wasser von den Choanen aus durch die Nasenhöhle getrieben wird. Es wird dabei den Bahnen folgen, die dem expiratorischen Strome angewiesen sind, und in dieser Bahn liegt das JACOBSON'sche Organ. — Weiterhin halte ich es nicht für unwahrscheinlich, dass die sinnliche Kontrolle der Inspirationsluft gegenüber der Prüfung des umgebenden Mediums bei wasserlebenden Formen an Bedeutung zurücktritt, auch in Hinblick auf das Aufsuchen der Nahrung. So würden sich zwanglos die Ausgestaltung des JACOBSON'schen Organs und die Rückbildung der Pars olfactoria als eine Anpassung an das Wasserleben erklären lassen. Hiermit würde eine Ausdehnung der physiologischen Leistung des JACOBSON'schen Organs anzunehmen sein, die sich mit den morphologischen Verhältnissen in Einklang befindet. Zu der Kontrolle des Mundhöhleninhaltes durch den expiratorischen Respirationsstrom, wie sie bei den Amphibien anzunehmen ist, kommt hier noch die Kontrolle des umgebenden Mediums durch einen gleichfalls von der Mundhöhle aus passirenden Strom. In gewissem Sinne übernimmt also das JACOBSON'sche Organ der wasserlebenden Chelonier die Funktion, die bei allen luftlebenden Thieren und auch bei den wasserlebenden Amphibien der Regio olfactoria der Nasenhöhle zukommt.

C. Knorpelige Nasenkapsel der Emyden.

Befund.

Von *Emys* unterzog ich auch die knorpelige Nasenkapsel einer näheren Untersuchung. Von dem älteren der mir von Herrn Professor E. ROSENBERG zur Verfügung gestellten Embryonen fertigte ich ein Plattenmodell der Kapsel an, nach dem die beigegefügteten Figuren gezeichnet wurden. Ebenso wie das Relief der Nasenwandung bei diesem Embryo bereits die definitiven Verhältnisse aufweist, so zeigt auch das Knorpelskelett, von geringfügigen Differenzen abgesehen, Uebereinstimmung mit den Zuständen bei der erwachsenen Schildkröte.

Die Knorpelkapsel umgibt die Nasenhöhle allseitig und lässt in ihrer gesamten Formgestaltung ähnliche Verhältnisse erkennen, wie die Nasenhöhle selbst (vergl. Fig. 15, p. 430ff.). Das schmale Septum carthilagineum scheidet die beiden Nasenhöhlen; nach oben geht es kontinuierlich in das Dach, nach unten in den Boden der Kapsel über, nur im hinteren Theil bestehen in dieser Hinsicht Besonderheiten. Rückwärts setzt sich das Septum nasale ohne Unterbrechung in das Septum interorbitale fort. Vorn endet es, etwa dem inneren Ende des Einführganges entsprechend, mit freiem, nach vorn unten schräg abfallenden Rande. Seitlich schliessen hier die in den Wandungen des Einführganges eingelagerten Theile in Form von nach vorn gerichteten Fortsätzen der Kapsel an. Oben bildet ein nach vorn spitz zulaufender Fortsatz das knorpelige Dach für den Einführgang (Fig. 19 α), während ein stumpfer, nach lateral und oben in eine Spitze ausgezogener sich in den Boden einlagert (Fig. 19 β). Auch bei der erwachsenen Schildkröte finden sich diese beiden Fortsätze. Der untere ist mächtiger entfaltet; mit schmaler Basis löst er sich von der Kapsel ab und bildet, indem er sich nach lateral und oben entfaltet, für die ganze seitliche Peripherie des Einführganges eine knorpelige Wand (Fig. 15, A und B bei β). Sein oberer Rand ragt gegen den oberen Fortsatz heran, beide zusammen umschliessen unvollständig einen ziemlich umfänglichen Ausschnitt der Wandung, durch welchen der Ausführgang der äusseren Nasendrüse hindurchtritt. Auf Fig. 19 ist die Lage derselben mit γ bezeichnet (vergl. auch Fig. 15 B).

Von diesen, den Einführgang umgebenden Fortsätzen biegt die Wand der völlig geschlossenen Kapsel nach oben und unten zur Bildung der vorderen Wandung für die Pars olfactoria und respiratoria um, seitlich setzt sie sich in die laterale Wandung fort. Die vordere Wand geht oben allmählich in das Dach, die untere nach unten in den Boden der Kapsel über. Der Vergleich von Fig. 19 mit den Frontalschnitten der Fig. 15 dürfte eine Vorstellung über die speciellen Verhältnisse geben. — Der Boden zeigt in der Medianebene, wo also das Septum auf ihm fusst, einige Besonderheiten; die orale Fläche desselben verläuft in der Medianebene ungefähr horizontal von vorn nach hinten. Ganz vorn, dem inneren Ende des Einführganges

entsprechend, schliesst sich seitwärts der Boden der Kapsel gleichfalls horizontal gestellt an (Fig. 15 B). Aber mehr nach hinten ändert sich das in der Weise, dass der Bodentheil der Kapsel von der Medianebene an zunächst schräg nach unten und lateral gestellt ist, um dann erst gerade in die laterale Richtung umzubiegen. Dies Verhalten leitet sich vorn im Beginn der eigentlichen Nasenhöhle ein und wird

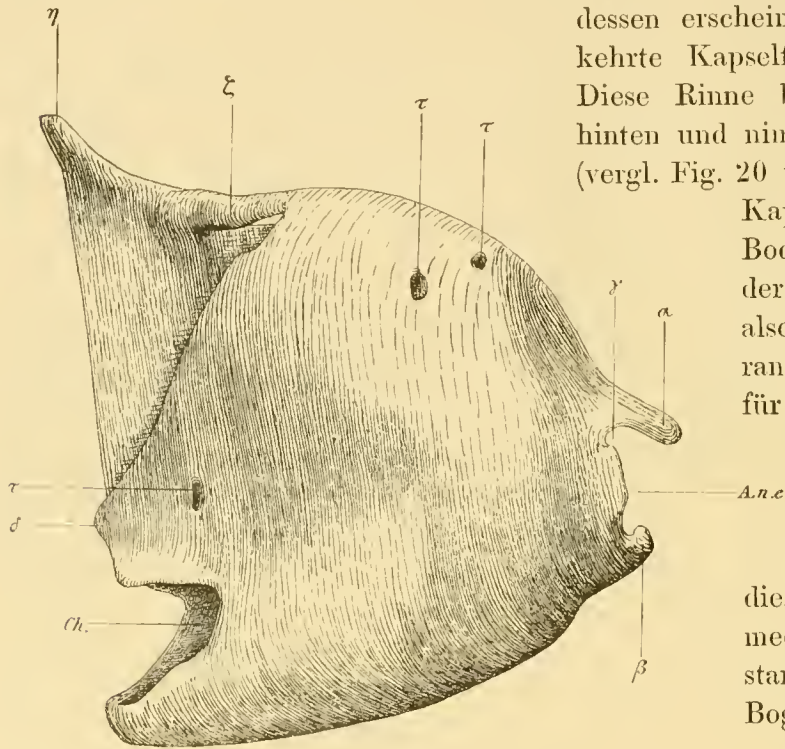


Fig. 19.

Emys latraria. Embryo 14 mm Schildlänge. Knorpelige Nasenkapsel; seitliche Ansicht. Nach einem Plattenmodell. — *A. n. e.* Apertura nasal. externa. *α, β* Fortsatzbildungen, die den Einführung umwandern. *γ* Lage des Ausführungsganges der *Gl. nasal. ext.* *δ* hinteres Ende des die Pars olfactoria umschliessenden Abschnittes. *Ch.* Choanenausschnitt. *ξ* Knorpelbalken, der seitlich das *For. olfact.* abgrenzt. *η* Fortsatz des Septums, der die Olfactoriarinne bildet. *τ* Nervenlöcher. Vergr. ca. 25:1.

nach hinten immer deutlicher. In Folge dessen erscheint die der Mundhöhle zugekehrte Kapselrinne rinnenförmig vertieft. Diese Rinne beginnt vorn, verläuft nach hinten und nimmt dabei schnell an Tiefe zu (vergl. Fig. 20 und Fig. 15). Die Theile der Kapsel, die den eigentlichen Boden für die Pars respiratoria der Nasenhöhle bilden, liegen also tiefer als der untere Septalrand. Hinten endet der Boden für die Pars respiratoria mit freiem Rande, der eine nach hinten sehende Oeffnung der Kapsel (Choanenausschnitt) begrenzen hilft; dieser Rand verläuft von oben medial, nach unten lateral in starkem, nach hinten offenem Bogen (Fig. 19 u. 20, *Ch.*).

An der Seitenwand der Kapsel macht sich eine leichte Einbiegung geltend, die in ihrer Lage der lateralen Grenzfalte entspricht. Vorn kaum angedeutet, prägt sie sich weiter nach hinten immer deutlicher aus. Hinten in

der Höhe der Pars respiratoria der Nasenhöhle endet die laterale Wand mit freiem Rande; auch dieser Rand verläuft in gerade nach hinten offenem Bogen und bildet die äussere Umrahmung der Choanenausschnitt der Kapsel; unten hängt er kontinuierlich mit dem von dem Bodentheil gebildeten Rande zusammen. Die Umrahmung der Choanenausschnitt wird nach oben vervollständigt (vergl. Figg. 19, 20, 21), indem der hintere, freie Rand des Kapselbodens nach oben und medial aufsteigt und sich dicht neben dem unteren Ende des Septum cartilagineum mit dem von der lateralen Wand gebildeten Rande vereinigt (Fig. 21); gerade über dieser Vereinigungsstelle findet sich ein kleiner, stumpfer, nach hinten gerichteter Höcker (*δ*). Die Choanenausschnitt der Kapsel ist demnach allseitig von Knorpel umrandet und sieht gerade

nach hinten; sie liegt dabei tiefer als die orale Endfläche des Septums (vergl. Fig. 21). Von der mit δ bezeichneten Erhebung, die das hinterste Ende der seitlichen Kapselwand markirt, steigt die laterale Wand in einer schräg nach oben vorn verlaufenden Linie längs des Septums auf (Fig. 19); sie hängt aber hier nicht mit dem Septum zusammen, sondern ist von ihm durch einen engen Spalt getrennt (Fig. 21 ϵ , vergl. auch Fig. 15 *N* u. *O*, ϵ). Dieser Spalt setzt sich noch auf die orale Fläche der Kapsel fort (Fig. 20 ϵ und Fig. 15 *L* und *N* bei ϵ), so dass die basale Fläche des Septums mit der benachbarten Wandung der Pars respiratoria nicht in Verbindung steht. Der hinterste Theil der Nasenkapsel ist also vom Septum losgelöst.

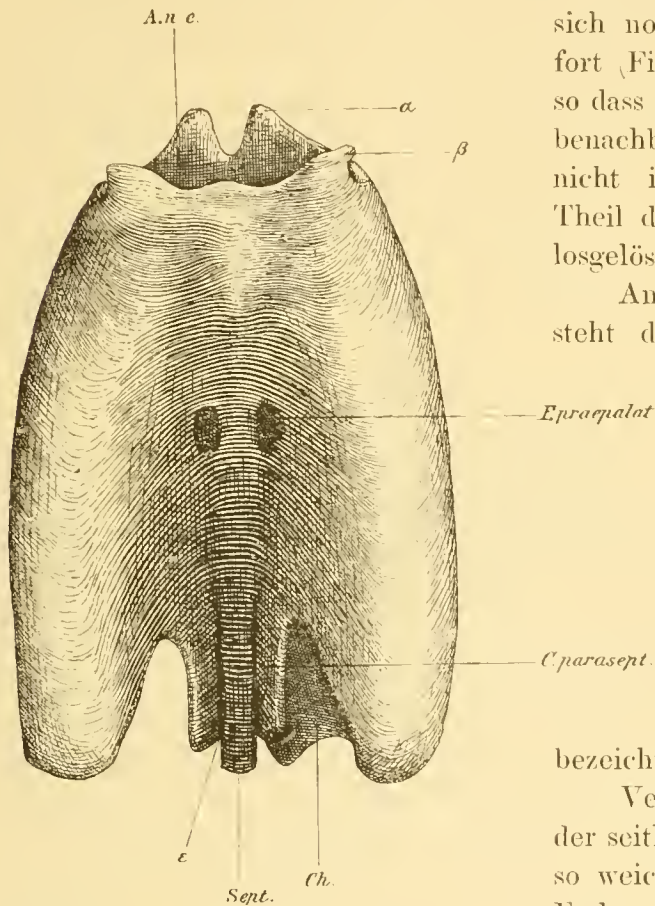


Fig. 20.

Emys lutraria. Knorpelige Nasenkapsel. Ventrale Ansicht des Modells der Fig. 19. Bezeichnungen wie dort. ϵ Spalt, der die Carthilago paraseptalis vom Septum trennt.

An der oralen Fläche der Kapsel entsteht durch diesen Spalt und ferner durch die Choanen-Oeffnung der Kapsel ein schmaler, nicht sehr langer Knorpelstreifen, der zwischen dem unteren Rande des Septums und der genannten Oeffnung liegt; er verbindet den vorderen geschlossenen Bodentheil der Kapsel mit dem hinteren Ende derselben (s. Fig. 20, ferner Fig. 15 *M* und *N*, wo er als Carthilago paraseptalis bezeichnet wurde).

Verfolgt man den freien, hinteren Rand der seitlichen Kapselwand nach oben (Fig. 21), so weicht derselbe, in der Nähe des oberen Endes der Kapsel plötzlich in lateraler Richtung vom Septum ab, biegt dann nach vorn und endlich wieder medianwärts um; hier löst sich ein runder Knorpelpfeiler von ihm ab, der in leichter Krümmung nach hinten und wenig nach oben zieht, um sich mit dem oberen Rande des Septum cartilagineum zu vereinigen (Figg. 21 und 22 ζ). Die beiderseitigen Knorpelpfeiler divergiren von hinten nach vorn (Fig. 22) und fassen eine Oeffnung zwischen sich, die sich über den vorderen Stützpunkt derselben hinaus durch einen Ausschnitt im Dach der Nasenkapsel zu einem längsovalen Loch gestaltet: in dieses ragt der obere, freie Rand des Septum cartilagineum hinein und theilt dasselbe in eine rechte und linke Hälfte. Durch diese Oeffnungen treten die Riechnerven in die Kapsel ein (Fig. 21, *F. n. olf.*). In Fig. 15 *M*, p. 434 ist diese Oeffnung im Frontalschnitt dargestellt,

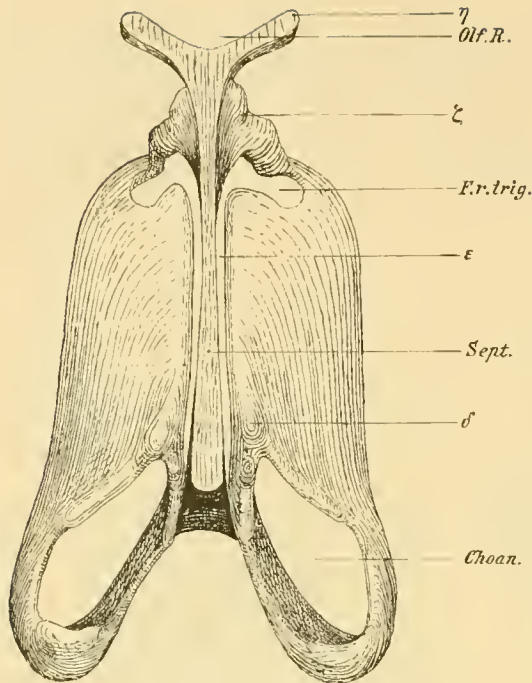


Fig. 21.

Emys lutraria. Knorpelige Nasenkapsel. Ansicht des Modells der Fig. 19 und 20 von hinten. Das Septum interorbitale (*Sept.*) ist abgeschnitten. η Fortsatz des Septums, der die Olfactoriusrinne (*Olf. R.*) bildet. ζ Knorpelbalken, der das Foramen olf. vom Foramen rami nasalis trigemini (*F. r. trig.*) trennt. ϵ Spalt, zwischen hinterem Theil der Kapsel und Septum. δ Vorsprung des hinteren Endes der Kapsel. *Choan.* Choanenausschnitt, in den man von hinten hineinsieht.

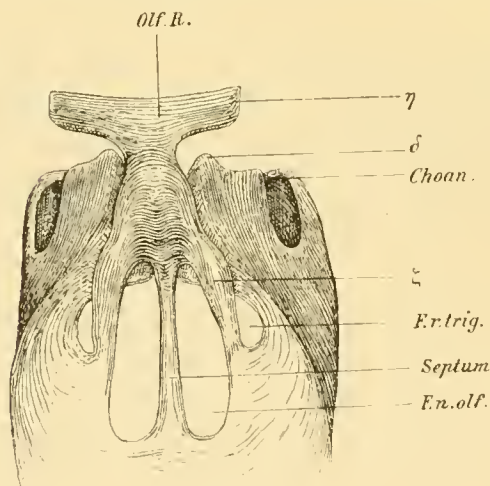


Fig. 22.

Emys lutraria. Knorpelige Nasenkapsel. Obere Ansicht desselben Modells (der vordere, in der Zeichnung nach unten gerichtete Theil des Modells ist nicht mit gezeichnet). *Olf. R.* Rinne für den Nerv. u. Bulbus olfact., die durch die Fortsätze (η) des Septum interorbit. gebildet wird. ζ Knorpelbalken, die vom Dach der Kapsel zum oberen Rande des Septums ziehen, und das Riechnervenloch (*F. n. olf.*) vom Trigeminalloch (*F. r. trig.*) scheidet. Die beiderseitigen Riechnervenlöcher durch den freien, oberen Rand des Septum internasale (*Septum*) geschieden. δ hinteres Ende der Knorpelkapsel. *Choan.* Choanenausschnitt.

(ζ der Knorpelpfeiler). Durch die zweite Oeffnung, die hinten und lateral vom Riechnervenloch liegt (Figg. 21 und 22, *F. r. trig.*), und die vorn und medial vom Knorpelpfeiler, nach unten und lateral von jenem Ausschnitt in der seitlichen Kapselwand begrenzt wird, tritt ganz vorn der Nasenast des *N. trigeminus* hindurch. Jener enge Spalt, der den hinteren Abschnitt der Knorpelkapsel vom Septum abgliedert, hängt kontinuierlich mit diesem Foramen rami trigemini zusammen.

Das Septum internasale setzt sich nach hinten kontinuierlich in das Septum interorbitale fort. Nachdem sich die Knorpelpfeiler, die das Foramen olfactor. umrahmen, mit dem oberen Rande des Interorbitalseptums verbunden haben, bilden dieselben durch breite, nach den beiden Seiten vorspringende, plattenartige Fortsätze (η) eine Rinne, die von oben her durch die Schädeldachknochen zu einem Kanal abgeschlossen wird; in diesem ist der Nervus und Bulbus olfactorius eingebettet (Olfactoriusrinne Figg. 21, 22). Fig. 23 stellt einen Frontalschnitt durch diesen Theil des Septum interorbitale dar; er ist derselben Serie entnommen, nach der die Modelle gefertigt wurden. (Bei δ ist das hinterste Ende der knorpeligen Nasenkapsel getroffen.)

Die innere Wandfläche der Knorpelkapsel zeigt an der lateralen Seite eine leichte Vorwölbung, die der Einbiegung entspricht, welche die äussere Fläche bietet. Diese Vorwölbung bezeichnet die Lage der lateralen Grenzfalte. Vorn nur angedeutet springt sie im hinteren Abschnitt der eigentlichen Nasenhöhle etwas deutlicher vor; sie bildet hier die Grundlage für den Muschelwulst (vgl. Fig. 15).

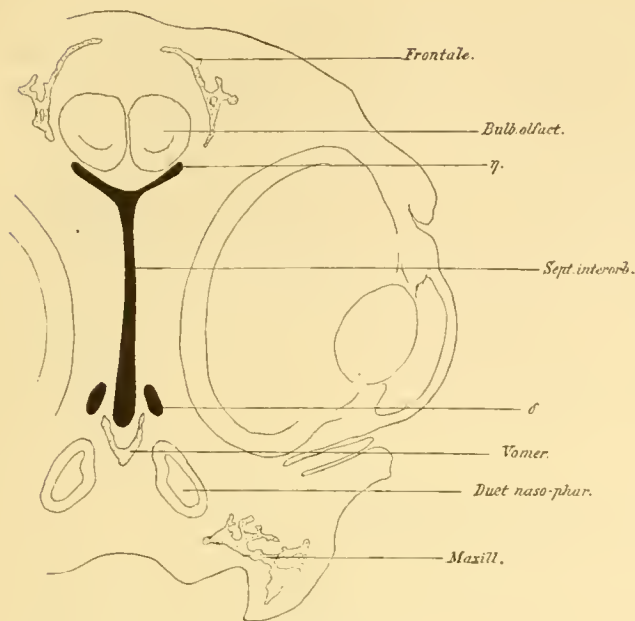


Fig. 23.

Emys lutraria. Embryo 14 mm Schildlänge. Frontalschnitt durch den Kopf, dicht hinter dem Ende der Nasenhöhlen; bei δ ist das Ende der knorpeligen Nasenkapseln getroffen. Bei η rinnenförmige Verbreiterung des Septum interorbitale, in welche der (Nervus und) Bulbus olfactorius eingelagert ist. Vergr. 15:1.

verdickt erscheint. Jene Nische ist nach hinten nur unvollständig abgeschlossen; sie setzt sich in einen kurzen Kanal fort, welcher die verdickte Stelle des Bodens steil nach unten und etwas nach hinten durchsetzt; dieser Kanal öffnet sich an der Mundhöhlenfläche der Kapsel. Die längsovale Oeffnung ist in Fig. 20 zu sehen und wurde dort als For. praepalatinum bezeichnet. Von der Stelle an, an der sich der Fortsatz mit dem Boden verbindet, lässt sich eine leichte Verdickung der Kapselwand weiter nach hinten verfolgen. Sie ist nur unbedeutend und verstreicht schnell; ihre Lage entspricht der Fortsetzung der medialen Grenzfalte. Gerade oberhalb des Canalis praepalatinus ist diese Wulstung von einer Oeffnung durchbrochen, die mit jenem Kanal kommuniziert. Der Canalis praepalatinus öffnet sich also mit einfachem Loche an der unteren Fläche der Kapsel; ferner besitzt er zwei Oeffnungen nach dem Innern der Kapselhöhle; die eine liegt vor und unter dem beschriebenen Vorsprung, die andere dahinter. Auf Fig. 15 sind diese Verhältnisse auf den Frontalschnitten erkennbar. Auf Fig. 15 *F* sieht man den schirmartig vorspringenden Fortsatz (*pr*); in der Nische, die er mit dem Septum bildet, liegt die Gl. medialis. Auf Fig. *G* hat sich der Fortsatz mit der Auftreibung des Bodens verbunden; die Nische ist in den Canalis praepalatinus übergegangen und letzterer hat sich nach unten geöffnet. Der folgende Schnitt zeigt die hintere, obere und die untere Oeffnung des Canalis praepalatinus; in Fig. *I* ist noch das hintere Ende der oberen Oeffnung getroffen. Aus dem Vergleich der Figuren erhellt einmal die

Eine weitere Complicirung tritt an der septalen Wand der Kapsel im Bereiche der medialen Grenzfalte auf. Im vorderen Theil des Septums, etwa in der Mitte seiner Höhe springt ein plattenartiger Fortsatz vor, der der medialen Grenzfalte eingelagert ist: auf Fig. 15 *F*, p. 431 ist er im Schnitt getroffen und mit *pr* bezeichnet. Die Ursprungslinie des Fortsatzes verläuft am Septum schräg von vorn und oben nach hinten und unten, entsprechend der Richtung der Grenzfalte; der Fortsatz selbst springt lateralwärts und nach unten geneigt in das Lumen der Kapsel vor. Er wurde bereits von SOLGER und von HOFFMANN gesehen. Der schirmartige Fortsatz bildet mit dem Septum cartilagineum eine kleine Nische. Der Vorsprung selbst verliert sich nach unten gegen den Boden der Kapsel, der hier etwas

Beziehung des Fortsatzes und der bodenständigen Wulstung zur medialen Grenzfalte (a_1); ferner erkennt man die Beziehung der Gl. nasalis medial. zu jener Perforation des Bodens. Von der unter dem Fortsatze gelegenen Nische aus erstrecken sich die Schläuche der Drüse in den Kanal, dessen Lumen sie zum Theil erfüllen. Der Kanal wird ferner durchsetzt von Gefäßen und von Zweigen des Nasenastes des Trigemini, die vom Septum nasale absteigend, durch die Oeffnung der Knorpelkapsel zum Gaumen treten. Mit der Oeffnung des Canalis praepalatinus der Knorpelkapsel korrespondirt bei Emyden das Foramen praepalatinum im knöchernen Gaumen. Dass diese Kanalbildung in der Knorpelkapsel und im knöchernen Mundhöhlendach nichts mit dem Foramen incisivum der Säugethiere zu thun hat, braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden.

Vergleich mit Testudo und Amphibien.

Das Knorpelskelet der Nase von *Testudo* habe ich zwar nicht an Modellen untersucht, doch geben die Schnittbilder der Fig. 4 auf pag. 395 ff. wohl eine hinreichende Uebersicht über sein Verhalten. Das Septum cartilagineum ist wie bei *Emys* schmal. Nur im vorderen Theil der Nasenhöhle, und zwar an der Stelle, wo die mediale Grenzfalte als ein mächtiger Wulst vorspringt, findet sich eine starke Verdickung desselben, die als Unterlage für jene Falte dient. Die Konfiguration des Knorpels wird an dieser Stelle noch complicirt durch die Beziehung zur Glandula nasalis medialis, die sich eine Strecke weit in eine kanalartige Höhlung dieser Verdickung einlagert. Ausserdem besteht längs des oralen Endes des Septums eine Unterbrechung der Kontinuität der Kapsel, die sich als langgezogene Lücke ziemlich weit nach hinten erstreckt. Im Allgemeinen lassen sich diese Verhältnisse des Septums bei *Testudo* auf die an gleicher Stelle befindlichen Fortsätze und Lücken von *Emys* beziehen; doch sind sie bei der Landschildkröte wohl durch die mächtig entfaltete Drüse complicirter gestaltet. An der lateralen Kapselwand ist die Einbuchtung, die der seitlichen Grenzfalte entspricht, und ebenso die gegen das Lumen vorspringende Einbiegung, die dem Muschelwulst zu Grunde liegt, sehr viel schärfer ausgeprägt, als bei *Emys*. Dagegen ist die Wölbung der gegen die Mundhöhle gekehrten Fläche der beiderseitigen Kapseln weniger ausgeprägt, als es bei *Emys* der Fall ist. Erst im hintersten Theile der Nasenhöhle wird dieselbe ausgesprochen, so dass hier der Theil der Nasenkapsel, der den Boden für die Pars respiratoria bildet, beträchtlich tiefer steht als der basale Rand des Septums. Am hinteren Ende zeigt die Nasenkapsel von *Testudo* eine wichtige Differenz gegen *Emys*. Verfolgt man die Schnittbilder der Figur 4, so sieht man wie das vorn schmale, untere Ende des Septums sich weiter hinten durch einen horizontal gestellten, plattenförmigen Fortsatz verbreitert (Fig. 4 L bei θ). Kurz nachdem sich die Pars olfactoria gegen den Beginn des Ductus naso-pharyngeus abgeschlossen hat, verschmilzt der laterale Rand dieser Platte mit dem unteren Theil der knorpeligen Grundlage für den Muschelwulst.

Das hintere Ende der Pars olfactoria wird von einer geschlossenen Knorpelkapsel umwandet, die mit dem Septum in ununterbrochenem Verbande steht. Diese trägt oben die Oeffnungen für den N. olfactorius und den Nasenast des Trigemini.

Der wichtigste Unterschied liegt darin, dass bei der Landschildkröte der hintere Theil der Knorpelkapsel, der die Pars olfactoria umwandet, mit dem Septum kontinuierlich verbunden ist, während er bei *Emys* und ebenso bei *Chrysemys* durch einen engen Spalt von demselben losgelöst ist. —

In den Befunden am Knorpelskelett kommen einige der bereits oben berührten Verhältnisse ziemlich scharf zum Ausdruck; der Vergleich derselben mit der Nasenkapsel der Amphibien scheint mir für die entwickelten Auffassungen neue Stützpunkte zu liefern. Als Vergleichsobjekt nehme ich das Nasenskelett einer Salamanderlarve, die kurz vor der Metamorphose steht. Ich wähle gerade dieses Objekt, weil hier einmal die Nasenkapsel ziemlich vollständig den Geruchssack umgiebt, andererseits aber specielle Eigenthümlichkeiten, die die erwachsene Form aufweist, noch nicht allzusehr zur Geltung kommen. Eine Form der Perennibranchiaten heranzuziehen, schien mir unzweckmässig, weil bei diesen, soweit sie mir specieller bekannt sind, die Nasenkapsel minder vollständig ist. Es wäre zunächst die Lage der Eintrittsöffnung des N. olfactorius und des Hauptastes des N. trigeminus zu berücksichtigen. Bei *Emys* findet sich das Foramen olfactorium an der hinteren und oberen Ecke der Knorpelkapsel; die beiderseitigen Oeffnungen liegen in direktester Nachbarschaft, der freie Rand des Septum bildet die Grenze zwischen ihnen. Ausserdem wird jede Oeffnung lateral und hinten von einem Knorpelbalken umgrenzt, der vom Dache der Nasenkapsel zum oberen Rande des Septum interorbitale (Fig. 21) hinzieht. Dieser scheidet das Riechnervenloch vom Trigeminiusloch, welches seinerseits lateral und hinten durch einen Ausschnitt der Kapselwand gebildet wird (Fig. 22).

Testudo zeigt einfachere Verhältnisse. Auch hier liegen die Foramina olfactoria direkt neben einander: der freie obere Rand des Septum scheidet die stark in die Länge gezogenen Oeffnungen. Lateral davon findet sich das wenig umfangliche Foramen trigemini, das allseitig von Knorpel umschlossen und durch eine schmale Knorpelbrücke vom Foramen olfactorium getrennt ist (Fig. 4 O, p. 399).

Bei der Salamanderlarve zeigt sich das folgende Verhalten. Das internasale Septum ist sehr breit, und in dasselbe buchtet sich von hinten her die Kranialhöhle ein; das vordere Ende der letzteren schiebt sich also — wie bekannt — zwischen die hinteren Enden der Nasenhöhlen ein (vergl. Fig. 27). Die hintere, mediale Wandung der Nasenkapsel bildet also gleichzeitig einen Theil der vorderen, lateralen Wand der Schädelhöhle. Den vorderen, kuppelartigen Abschluss der letzteren bildet das Septum carthilagineum. Die Wandung dieses Abschnittes der Gehirnkavität setzt sich kontinuierlich in die seitlichen Wandungen des Primordialeraniums fort. Die hintere Fläche der Nasenkapseln setzt sich scharf gegen die Aussenseite des knorpeligen Schädels ab, indem sie in beinahe rechtem Winkel lateralwärts vorspringt; aber auch dieser Theil der Nasenkapsel steht in kontinuierlichem Verbande mit der Seitenwand der Gehirnkapsel. Fig. 24 stellt ein Modell der knorpeligen Nasenkapsel der



Salamanderlarve dar; man sieht von hinten her in das vordere kuppelartig vertiefte Ende der Schädelhöhle (*Cav. cr.*); bei *a, a* sind die seitlichen Wandungen derselben durchschnitten; seitlich von diesen Flächen schliesst die hintere Wand der Nasenkapsel an. Das Foramen olfactorium (*F. olf.*) findet sich natürlich im Bereich der Schädelhöhle und liegt als eine grosse, rundliche Oeffnung an der vorderen und seitlichen Wand der letzteren. Das Loch für den Trigeminus (*F. r. trig.*) dagegen findet sich ausserhalb des Craniums und durchbohrt die hintere Wand der Nasenkapsel; es ist sehr umfänglich, rundlich und allseitig von Knorpel umrandet. *Siredon* zeigt im erwachsenen Zustande ähnliche Verhältnisse, nur ist die Trigeminusöffnung lateral nicht abgeschlossen, weil sich Dach und Boden der Knorpelkapsel nicht vereinigen. Der Vergleich der Fig. 24 mit Figg. 21 u. 22

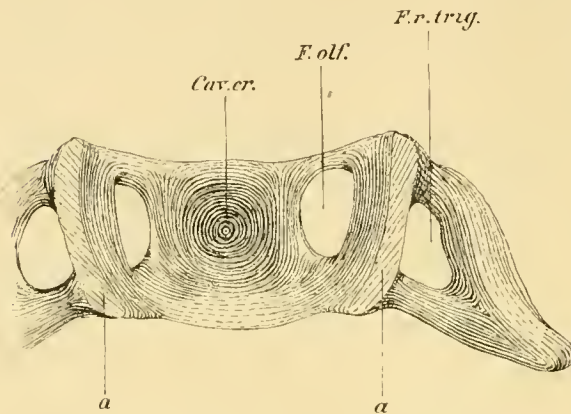


Fig. 24.

Salamandra maculata, Larve, kurz vor der Metamorphose. Knorpelige Nasenkapsel, hintere Ansicht; nach einem Plattenmodell. Bei *a, a* sind die Wände des Knorpeleraniums durchschnitten. Man sieht von hinten in das vordere Ende der Schädelhöhle (*Cav. cr.*). *F. olf.* Riechnervenloch. *F. r. trig.* Oeffnung für den R. nasal. n. trigemini in der hinteren Wand der Nasenkapsel. Vergl. auch die im Morph. Jahrb. Bd. 23, p. 494 dargestellte, ventrale Ansicht desselben Modells.

wird besser als die Beschreibung die Differenzen erkennen lassen, die zwischen der Urodelenlarve und den Cheloniern bestehen. Und doch braucht man sich für die Erklärung dieser Verschiedenheiten nur jene Momente zu vergegenwärtigen, die auf die Umgestaltung der Nasenhöhle selbst von Einfluss waren: die Entfaltung des Schädels im Höhendurchmesser und die Ausdehnung der Augenhöhlen. Die beigefügten schematischen Figuren 25—28 mögen dazu dienen, um meine Vorstellung über diese Vorgänge verständlich zu machen. Figg. 25 und 26 sind als Frontalschnitte, Figg. 27 und 28 als Horizontalschnitte

durch die Knorpelkapsel in der Höhe des Foramen olfactorium gedacht. Vorn im Bereiche der Nasenhöhlen wird das breite Septum cartilagineum der Urodelen zu einer schmalen Knorpelplatte reducirt; dabei schwindet vorn der Internasalaum, hinten die Vorbuchtung der Gehirnhöhle; ein Moment, das hier wirksam ist, wird wohl jedenfalls in der Erweiterung des Nasenhöhlenlumens zu suchen sein. In ähnlicher Weise wird hinter der Nasenhöhle der vorderste Abschnitt des Primordialcraniums gewissermassen zusammengedrückt durch die Entfaltung der Augen und ihrer Hilfsapparate; das Lumen dieses Abschnittes schwindet; es entsteht das Septum interorbitale. Hierdurch kommen die beiderseitigen Riechnervenlöcher in direkte Nachbarschaft zu einander (Figg. 26 und 28). Durch die Entfaltung des Schädels im vertikalen Durchmesser dehnt sich entsprechend auch das Knorpelseptum aus; der Olfactorius wird nach oben verlagert. — Der vorderste Abschnitt der Gehirnhöhle schwindet im Bereiche der Augenhöhlen nicht vollständig; er wird nur in seinem Lumen erheblich reducirt und gleichfalls nach oben gedrängt. Er besteht als jene Rinne fort, die sich

am oberen Rande des Interorbitalseptums findet und durch die Schädeldachknochen zu einem Kanal abgeschlossen wird, welchem die Riechnerven eingelagert sind (Fig. 27 Cav. cranii, Fig. 28 Olfactoriusrinne).

Der Nasenast des Trigemini tritt bei der Salamanderlarve lateral von der Verbindung der Schädelwand mit der Nasenkapsel durch ein gesondertes Loch in der Hinterwand der letzteren (Fig. 27). Er wird bei Schildkröten gleichfalls nach oben gedrängt; das Loch in der Kapsel bleibt in nächster Nachbarschaft zum Foramen olfactorium, wird aber von ihm geschieden sein durch die Reste der Kranialwand, die sich nach vorn in Verbindung mit dem Dachtheil der Nasenkapsel finden müssen. (Vergl. Figg. 27 und 28.) Diese Theile finden sich bei *Emys* wieder in dem Knorpelbalken (§ der Fig. 21), der die beiden Nervenlöcher scheidet und sich vom Dache der Nasenkapsel zum oberen Rande des Interorbitalseptums erstreckt. — Bei den Urodelen hängt die Nasenkapsel kontinuierlich mit den Seitenwänden des Primordialcraniums zusammen; es würde nach alledem zu erwarten sein, dass bei den Schildkröten die Nasenkapsel mit dem Interorbitalseptum in ununterbrochenem Zusammenhange stehe. Dieses Verhalten findet sich thatsächlich bei *Testudo*. In Folge dessen ist auch das Foramen rami trigemini hier allseitig knorpelig umrandet und stellt eine kleine Oeffnung vor, die lateral neben dem umfänglichen Foramen olfact. liegt und durch eine schmale, kurze Knorpelbrücke von ihm getrennt ist. Der Abschluss des Riechnervenloches nach hinten erfolgt bei *Testudo* direkt durch die hintere Kapselwand, die kontinuierlich mit dem Septum zusammenhängt. Man findet also bei *Testudo* nicht die freien Knorpelbalken, die die beiden Oeffnungen scheiden, wie bei *Emys*. Dagegen ist bei *Emys* hinten die Seitenwand der Nasenkapsel durch einen Spalt vom Septum gelöst; dieser Spalt setzt sich vom Foramen trigemini aus nach unten fort und dehnt sich auch auf den Boden der Kapsel aus, so dass der hintere Theil der Nasenkapsel nicht mehr im Verband mit dem Septum steht. Erst durch diese Ablösung der hinteren Partie der Knorpelkapsel vom Septum, die von dem vergrößerten Foramen trigemini ausgegangen zu sein scheint, entstehen die Balken (§, Figg. 21, 22), die das Foramen olfactorium bei *Emys* seitlich begrenzen. In der Loslösung der hinteren Kapselpartie vom Septum kommt ein Fortschritt in der Differenzirung des knorpeligen Nasengerüsts zum Ausdruck. Diese Selbstständigkeit der Knorpelkapsel in ihrem hinteren Theil findet sich auch bei den höheren Reptilien (Saurier) und auch bei den Säugethieren. Wie sich jene Abgliederung im Speciellen vollzieht, und welche Bedeutung ihr zukommt, konnte ich nicht ausmachen. Bedeutungsvoll ist es vielleicht, dass der Spalt, welcher die Scheidung hervorruft, an die Trigeminiöffnung anschliesst. Für die Beziehungen zwischen *Testudo* und *Emys* ergibt sich hieraus ein neues Moment, welches für das primitivere Verhalten der ersteren Form spricht.

Bei der Salamanderlarve und den Urodelen überhaupt ist die der Mundhöhle zugekehrte Fläche der Nasenkapsel ziemlich plan, nur in geringem Maasse gewölbt (Fig. 25); die Choanenausschnitte finden sich in der Nähe des hinteren Endes der Kapseln und liegen in der Ebene des Nasenhöhlenbodens; die Oeffnungen sehen daher gerade nach unten (Fig. 25).

Die Mundhöhlenfläche des knorpeligen Nasenskeletts der Chelonier zeigt dagegen eine sehr starke Wölbung. Dieselbe kommt in der Weise zu Stande, dass die Bodentheile der beiderseitigen Kapseln gegen den unteren Rand des Septums stark nach unten abgebogen sind (Fig. 26); diese Abbiegung nimmt von vorn nach hinten zu. Dieses Verhalten des Bodens der Knorpelkapsel werden wir zu dem in Beziehung bringen dürfen, was oben über die Entfaltung des Nasenhöhlenlumens gesagt wurde;



Fig. 25.

Urodelenlarve. Frontalschnitt durch die knorpelige Nasenkapsel in der Gegend des Foram. olfactorium. Schema.

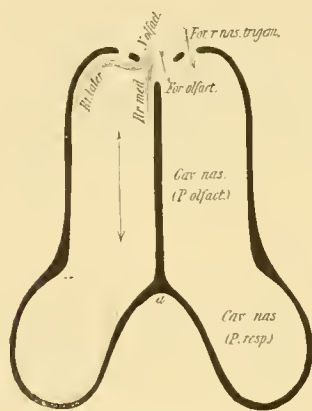


Fig. 26.

Chelonier. Frontalschnitt durch die Nasenkapsel in der Gegend des Foram. olfactorium. Schema. Das auf der linken Seite punktiert eingetragene Oval zeigt die Stellung der Apertura nasal. interna an. Der Pfeil bezeichnet die Richtung, von der die Ausdehnung der Nasenhöhle erfolgte. *a* in dieser und der vorigen Figur bezeichnet homologe Punkte des Bodens der Nasenkapsel in der Medianebene, um die Verschiebung der Bodentheile nach unten bei Chelonieren zu illustriren.

es liegt hierin ein Hinweis darauf, dass die Ausdehnung desselben thatsächlich nach unten erfolgt sein muss. Die Abbiegung betrifft aber nur den vorderen Abschnitt des Nasenhöhlenbodens bis zur vorderen Umrandung des Choanenausschnitts. Der hintere Rand des letzteren hat seine ursprüngliche Lage in der Höhe des unteren Endes des Septums behalten. Die Folge hiervon ist, dass der Choanenausschnitt seine Lage geändert hat. Die Oeffnung steht vertikal und sieht gerade nach hinten. Die punktirte Linie auf Fig. 26 giebt die Stellung der Oeffnung an (s. a. Fig. 24). Diese Verhältnisse, die sich aus dem Vergleich der Knorpelkapseln ergeben, sind in Uebereinstimmung mit dem, was oben über die Lage der Apertura nasalis interna ausgeführt wurde. Allerdings deckt sich der Choanenausschnitt der Knorpelkapsel nicht genau mit der Apertura interna weder bei der Salamanderlarve, noch bei den Schildkröten, aber die verschiedene Einstellung der Oeffnung tritt doch mit aller Schärfe in die Erscheinung.

3. Cartilago paraseptalis und Jacobson'scher Knorpel.

Der Spalt, durch welchen bei *Emys* der hintere Theil der Knorpelkapsel vom Septum abgegliedert ist, greift auch eine kurze Strecke weit auf den Boden derselben über (Fig. 20, ϵ). Hierdurch wird ein schmaler Knorpelstreifen abgegliedert, welcher vorn mit dem geschlossenen Bodentheil der Kapsel, hinten mit dem kuppelförmigen Abschluss für die Pars olfactoria in kontinuierlichem Verbande steht, der ferner längs des unteren Randes des Septums von vorn nach hinten verläuft und medial den Choanenausschnitt begrenzt. Er sei als Cartilago paraseptalis bezeichnet. Bei *Testudo* steht er noch mit dem Septum in kontinuierlicher Verbindung (Fig. 4 K, ϑ , p. 398). Bei *Emys* ist der vordere, geschlossene Bodentheil der Kapsel sehr umfanglich, der Choanenausschnitt fast vertikal gestellt und in Folge dessen dieser

Knorpelstreifen sehr kurz. Bei Sauriern kommt vielfach ein ganz ähnlicher, von vorn nach hinten, längs des unteren Randes des Septum earthilagineum sich hinziehender Knorpelstreifen vor. BORN beschreibt denselben eingehend in seiner Arbeit.

In Fig. 29 brachte ich die ventrale Fläche der knorpeligen Nasenkapsel eines kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryos von *Lacerta agilis* zur Ansicht. Die Zeichnung wurde nach einem Plattenmodell entworfen und soll zur Orientirung über Form und Anordnung der Cartilago paraseptalis dienen. Wie bei *Emys* verbindet dieser streifenförmige Knorpel den vorderen, geschlossenen Theil der Nasen-

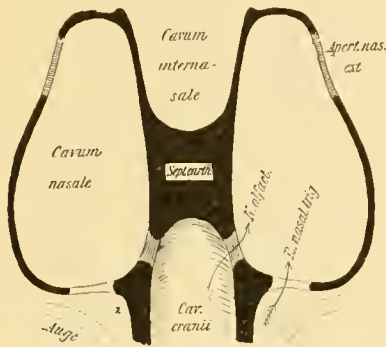


Fig. 27.

Urodelenlarve. Horizontalschnitt durch die knorpelige Nasenkapsel. Schema. Zur Illustration der Lage des Cavum cranii zu den Nasenhöhlen, sowie der Lage der Oeffnungen für den Riechnerv und den Hauptnasenast des N. trigeminus. *x* Verbindung der seitlichen Kranialwand mit der Nasenkapsel.

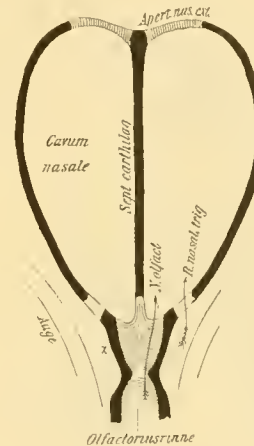


Fig. 28.

Chelonier. Horizontalschnitt durch die knorpelige Nasenkapsel, durch Foramen olfact. und Trigemino-loch. Schema. Die Olfactoriusrinne entspricht dem Cav. cranii der Urodelenlarve. Durch die Verschmälerung des Septums sind die beiden Riechnervenlöcher ganz nahe an einander gerückt, nur durch das Septum von einander getrennt. Die Trigeminoöffnung ist vom Riechnervenloch durch Kapseltheile getrennt, die nach hinten mit den Wandungen der Olfactoriusrinne zusammenhängen (*x*). Bei *Testudo* stehen dieselben in kontinuierlichem Verband mit dem Septum und dem hinteren Theile der Kapsel; bei *Emys* stellen sie in Folge der Ausdehnung des Trigemino-loches und der Lösung des hinteren Kapseltheiles vom Septum freie Knorpelbalken vor (z der Fig. 22), die das Nasenhöhlen-dach und den oberen Rand des Sept. interorbitale verbinden.

kapsel mit dem hinteren, kuppelförmigen Stück (*k*), dem das Ende der Pars olfactoria der Nasenhöhle eingelagert ist. Ein enger Spalt trennt das kuppelförmige Endstück und den Streifen vom Septum. Der Streifen bildet endlich die mediale Begrenzung einer Oeffnung im Boden der Knorpelkapsel, die als Choanenausschnitt aufzufassen ist. Der vordere, geschlossene Abschnitt der Nasenkapsel ist bei Sauriern nur sehr kurz im Verhältniss zur Längsausdehnung der Nasenkapsel; er zeigt ferner Komplikationen durch die Beziehung zum JACOBSON'schen Organ, die übrigens bei erwachsenen Thieren viel ausgeprägter sind, als bei dem vorliegenden Embryo; andererseits ist der Choanenausschnitt stark in die Länge gezogen. So erscheint jener Knorpelstreifen als ein langes, schmales Gebilde, das in gewissem Grade an der Bildung des Knorpelbodens betheilig ist. Bei einigen Sauriern erfährt derselbe eine mehr oder weniger starke Reduktion; diese führt zu einer Unterbrechung des Knorpelstreifens, und die Verbindung des hinteren, vom Septum gelösten Kapseltheiles mit dem vorderen,

geschlossenen Abschnitte längs des unteren Septalrandes ist dann aufgehoben. Bei den Säugethieren erscheint der vordere geschlossene Kapseltheil noch unansehnlicher als bei Sauriern; der Choanenausschnitt des Knorpelgerüsts ist schmal und sehr stark in die Länge gezogen; der hintere Theil der Kapsel, in welchem das Ende des Geruchsorganes eingelagert ist, ist gleichfalls ohne direkte Verbindung mit dem knorpeligen Septum. Die mediale Begrenzung des Choanenausschnittes fand ich nun bei einem Embryo von *Halmaturus*¹⁾ durch einen Knorpelstreifen gebildet, der vorn mit dem Boden des geschlossenen Kapselabschnittes zusammenhängt, längs des unteren Randes des Septum cartilagineum nach hinten zieht, um sich mit dem hinteren,

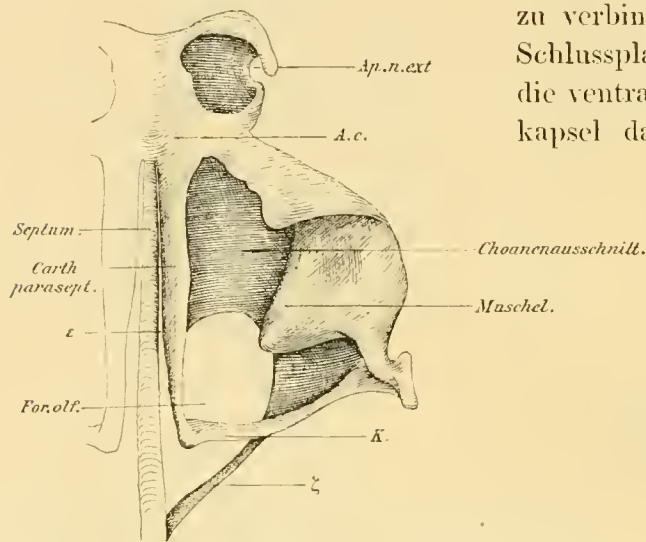


Fig. 29.

Lacerta agilis. Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen. Knorpelige Nasenkapsel, ventrale Fläche. Nach einem Plattenmodell. Die Cartilago paraseptalis verbindet den vorderen, geschlossenen Theil der Kapsel (A. c.) mit dem hinteren, kuppelförmigen Abschluss derselben (κ). ε Spalt zwischen der Cart. parasept. und dem Septum. Ap. n. ext. äussere Nasenöffnung. ζ Knorpelbalken, der das Dach der Nasenkapsel mit dem Sept. cartilag. interorbitale) verbindet und lateral das sehr grosse Foramen olfactorium (For. olf.) begrenzt.

die Nasenhöhle abschliessenden Theile der Kapsel zu verbinden; er geht direkt in die Anlage der Schlussplatte (Zuckerkanal) über. Fig. 30 stellt die ventrale Ansicht eines Modelles der Knorpelkapsel dar und wird in Verbindung mit den Frontalschnitten (Fig. 31) über die hier in Frage stehenden Verhältnisse orientiren. Der fragliche Knorpelstreifen ist als Cart. paraseptalis bezeichnet. Diese, wie mir scheint, zweckmässig gewählte Benennung ist zuerst von SPURGAT vorgeschlagen. Das vorderste Stück desselben ist röhrenförmig gestaltet und bildet die knorpelige Umhüllung des JACOBSON'schen Organs; weiter nach hinten geht die Röhre in einen einfachen, rundlichen Streifen über. Ob sich die Verbindung mit dem hinteren Theile der Knorpelkapsel beim erwachsenen Thiere erhält, weiss ich nicht. Wahrscheinlich vollzieht sich eine Reduktion des Knorpelstreifens mindestens

in seinem hinteren, nicht mehr zum JACOBSON'schen Organ in Beziehung stehenden Abschnitte. Damit wäre dann der Zustand erreicht, in welchem uns der „JACOBSON'sche Knorpel“ bei vielen Säugethieren entgegentritt: ein nach hinten frei endender Knorpelfortsatz, der vom vorderen, geschlossenen Bodentheil der Nasenkapsel (Anulus cartilagineus SPURGAT) ausgeht, sich längs des unteren Randes des Septum cartilagineum nach hinten erstreckt und eine Umscheidung für das JACOBSON'sche Organ bildet. Die Verbindung mit dem hinteren Theil der Knorpelkapsel, wie sie bei *Halmaturus* noch nachweislich ist, habe ich bei Embryonen anderer Säugethiere (*Talpa*, *Mus*, *Tarsius*) nicht zu

1) Die fertige Serie stellte mir Herr Professor G. RUGE zur Verfügung.

Gesicht bekommen. Bekanntlich macht bei erwachsenen Thieren, die mit einem gut entwickelten JACOBSON'schen Organ versehen sind, gelegentlich die Reduktion des

JACOBSON'schen Knorpels, meist wohl unter Ausbildung knöcherner Theile, erhebliche Fortschritte (Rodentia).

Aus diesen Thatsachen ergibt sich, dass der JACOBSON'sche Knorpel der Säugethiere aufzufassen ist als ein Theil des Bodens der Knorpelkapsel, der die ursprünglich bestehende Verbindung mit dem Septum cartilagineum und dem hinteren Theile der Nasenkapsel aufgegeben und durch die Beziehung zum JACOBSON'schen Organ eine weitere Ausgestaltung erfahren hat. Die Auffassung des JACOBSON'schen Knorpels als einen losgelösten Theil des Knorpelskelettes wurde bereits früher von KÖLLIKER 1877¹⁾, später auch von RÖSE 1893²⁾, in neuester Zeit endlich von SPURGAT 1896³⁾ vertreten, jedoch immer nur beiläufig, und ohne dass der Versuch für eine thatsächliche Begründung gemacht worden wäre. Neben dieser einen Möglichkeit bestand immer noch die zweite, dass der Fortsatz eine Neubildung dar-

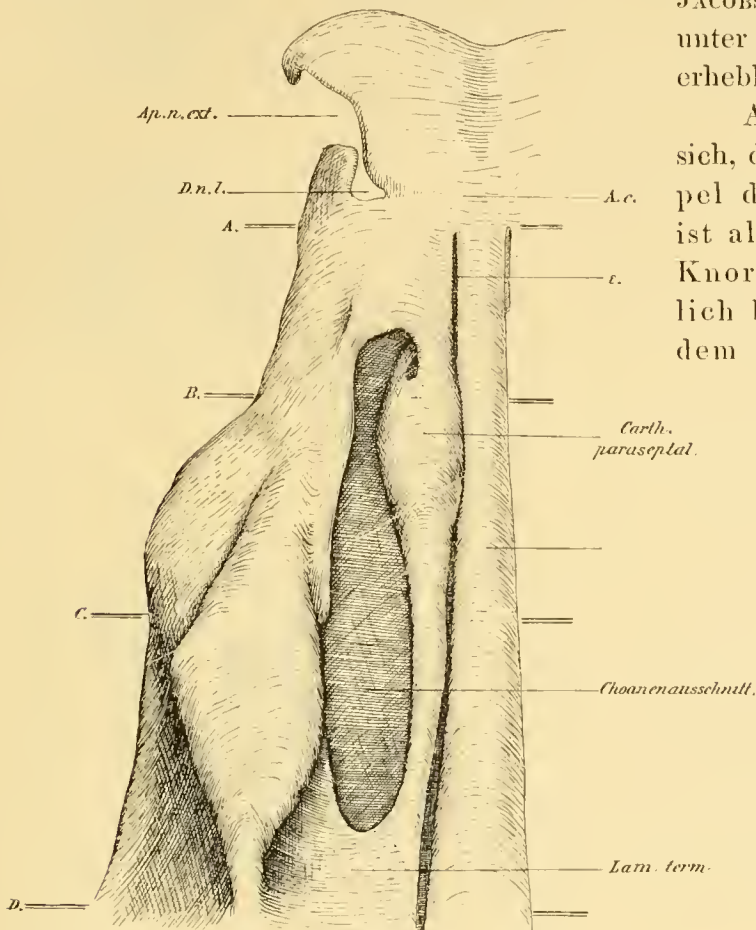


Fig. 30.

Halmaturus. Embryo 1,5 cm Länge. Knorpelige Nasenkapsel, ventrale Fläche; nach einem Plattenmodell. *A. c.* vorderer, geschlossener Theil der Kapsel (Anulus cartilagin. SPURGAT. ϵ Spalt zwischen Septum und Cartilago paraseptalis; der letztere ist vorn röhrenförmig gestaltet und umschliesst das JACOBSON'sche Organ; hinten hängt er mit der Schlussplatte (*Lam. term.*) zusammen, vorn mit dem geschlossenen Bodentheil der Kapsel. — *Ap. n. ext.* Aeussere Nasenöffnung. Bei *D. n. l.* tritt der Thränenkanal durch die Nasenkapsel. Die Doppellinien *A—D* markiren die Lage der Schnitte der folgenden Figur 31.

stelle, die durch die Anpassung der Kapsel an das Organ entstanden wäre. Beispiele für derartige Differenzirungen der knorpeligen Nasenkapsel fehlen nicht. Der Gaumenfortsatz der Kapsel bei erwachsenen Salamandrinen gehört hierher, ferner der oft sehr umfängliche Fortsatz, der bei Sauriern die am Dache der Mund-

1) KÖLLIKER, A., Ueber die JACOBSON'schen Organe des Menschen. Festschrift für RINECKER, p. 8.

2) RÖSE, C., Ueber das rudimentäre JACOBSON'sche Organ der Krokodile und des Menschen. *Anat. Anz.* 1893, p. 469.

3) SPURGAT, F., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Thiere. *Morph. Arb.*, herausgegeben von G. SCHWALBE 1896, V. Bd. 3, Heft.

höhle verlaufende Rinne begleitet (s. BORN, Die Nasenhöhlen und die Thränenangang der amnioten Wirbelthiere, Morph. Jahrb. V, p. 106); endlich wären hier die Fortsatzbildungen zu erwähnen, welche bei Säugethieren zum Ductus nasopalatinus in Beziehung treten. Man darf bei derartigen Erwägungen nicht den hohen Grad der Plasticität vergessen, der an den knorpeligen Theilen des Nasenskeletts besteht. Nach den oben besprochenen Thatsachen erscheint mir eine derartige Genese des JACOBSON'schen Knorpels ausgeschlossen. Er stellt einen abgegliederten Theil der Kapsel dar. Der Befund, auf den sich diese Auffassung vornehmlich stützt, ergab sich bei dem *Halmaturus*-Embryo, bei welchem der Fortsatz noch in kontinuierlicher Verbindung mit der knorpeligen Anlage der Schlussplatte, und damit auch mit dem hinteren Ende der Knorpelkapsel, besteht. Wichtig erscheint mir nun, dass die Genese des JACOBSON'schen Knorpels keineswegs veranlasst wird durch das JACOBSON'sche Organ selbst. Die Entstehung der Cartilago paraseptalis überhaupt, d. h. die Abgliederung des Theiles des Bodens, welcher die mediale Begrenzung des Choanenauschnittes der Kapsel bildet, vom Septum cartilagineum, ist vielmehr eine Theilerscheinung des Vorganges, der zur Loslösung der ganzen hinteren Partie der Nasenkapsel vom Septum führt.

Bei Amphibien lässt sich von einer derartigen Sonderung noch nichts erkennen. Unter den Schildkröten fanden sich neben solchen Formen, bei denen die Kapsel hinten kontinuierlich mit dem Septum in Verbindung steht (*Testudo*), andere, bei denen die Ablösung vollzogen ist (*Emys*). Welche Ursachen auf diesen Process einwirken, bleibt unentschieden. Es erscheint jedenfalls in Hinblick auf die Zustände der knorpeligen Nasenkapsel bei Amphibien gerechtfertigt, den Befund bei *Testudo* als den primitiveren zu deuten. Dass diese Differenzirung in irgend einer Hinsicht

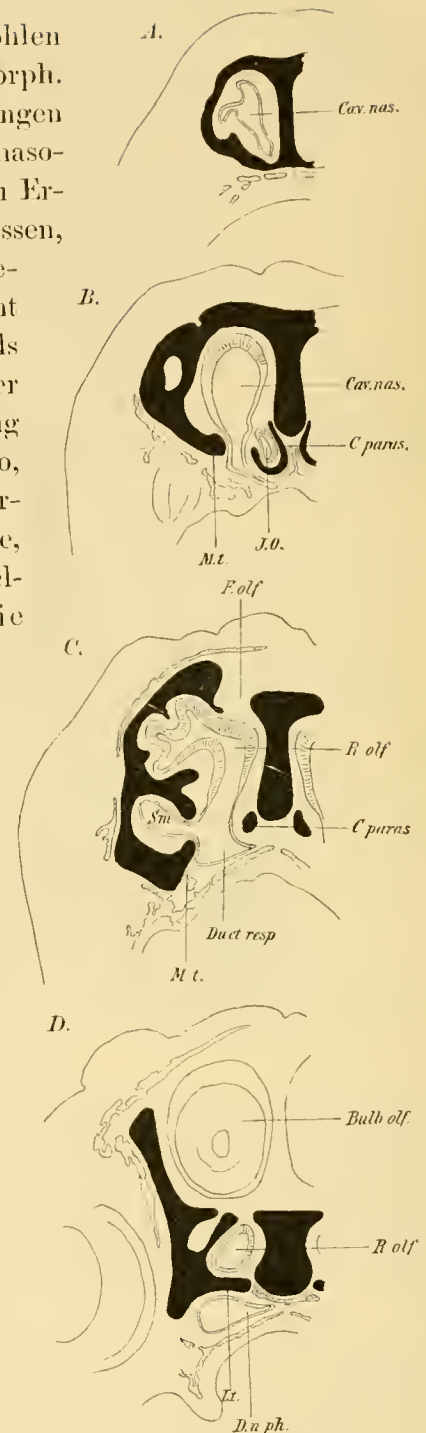


Fig. 31 A—D.

Halmaturus. Embryo 1,5 m Länge. Frontalschnitte durch die Nasenhöhle; A durch die vordere Gegend der Nasenhöhle, wo die Knorpelkapsel noch geschlossen ist; B durch den röhrenförmig das JACOBSON'sche Organ umschliessenden Theil der Cartilago paraseptalis; Schnitt C hat oben das Foram. olfact. (*F.olf.*) getroffen, darunter die durch die Riechwülste complicirte Regio olfactoria, ferner den Sinus maxillaris (*S.m.*) und den hinteren, einfach gestalteten Theil der Cartilago parasept. Schnitt D geht durch die Schlussplatte (*L.t.*) und durch den hintersten, kuppelförmig abgeschlossenen Theil der Regio olfactoria (*R.olf.*). — *D.n.ph.* Ductus naso-pharyngeus. *M.t.* knorpelige Anlage des Maxillo-turbinale. *C. paras.* Cartilago paraseptalis. Auf Fig. 30 ist die Lage der Schnitte angegeben.

bedeutungsvoll sein muss, ergibt sich daraus, dass wir bei allen höherstehenden Formen die Lösung der hinteren Kapseltheile aus dem Verbande mit dem Septum wiederkehren sehen (Saurier, Ophidier, Krokodilier, Mammalier). In Folge dessen findet sich bei allen diesen Formen die *Cartilago paraseptalis* (oder mindestens Reste derselben). Bei *Emys* ist der Paraseptalknorpel nur kurz; seine Längenentfaltung bei Sauriern wird durch die Verhältnisse bedingt sein, die die Nasenhöhle der Saurier überhaupt und im Speciellen das Mundhöhlendach in ihrer Gestaltung beeinflussen. Das wichtigste Moment für die uns hier beschäftigenden Fragen ist die Längsausdehnung des Choanenausschnittes der Knorpelkapsel, die nothwendig die grössere Länge der *Cartilago paraseptalis* zur Folge hat. Eine Beziehung des JACOBSON'schen Organs zur letzteren besteht höchstens in Andeutung, und zwar dadurch, dass das vorderste Ende des Knorpelstreifens das JACOBSON'sche Organ umwandeln hilft. Entstehung wie Entfaltung der *Cartilago paraseptalis* erfolgt demnach ohne Einwirkung des JACOBSON'schen Organes. Bei den Säugethieren lagert sich das röhrenförmige Organ dem Knorpelstreifen an, und der letztere erfährt Umgestaltungen, die eben durch diese neue Beziehung veranlasst sind. — Ein Ueberblick über die verschiedenen Wirbelthiergruppen lehrt, dass ganz verschiedene Theile der knorpeligen Nasenkapsel mit dem JACOBSON'schen Organ in Verbindung treten können. Schon RÜSE (*Anat. Anz.* 1893, pag. 469) betont diese Thatsache mit genügender Schärfe. Es kann demnach nicht aus dem Verhalten des Organs zur Knorpelkapsel ein Kriterium für die Prüfung der Homologie desselben in der Wirbelthierreihe abgeleitet werden, ebensowenig können homologe Theile der Kapsel nach ihren Beziehungen zum JACOBSON'schen Organ bestimmt werden. Bei den Differenzirungen des peripheren Geruchsorganes erfährt der häutige Geruchsack ergiebige Verschiebungen innerhalb des knorpeligen Gerüsts. Homologe Abschnitte des letzteren können so zu ganz verschiedenen Theilen des häutigen Apparates in Nachbarschaft treten. Dokumentirt sich hierin eine gewisse Unabhängigkeit zwischen Knorpelkapsel und häutigem Geruchssack, so tritt doch auf der anderen Seite die engste Beziehung beider zu einander dadurch in die Erscheinung, dass sich das Knorpelgerüst oft in genauester Weise den formalen Verhältnissen des letzteren anpasst. Es liegt in diesen Verhältnissen durchaus nichts Besonderes, tritt uns doch die gleiche Erscheinung allenthalben in den gegenseitigen Beziehungen zwischen Skelett und Weichtheilen entgegen.

D. Zur Entwicklungsgeschichte der Nasenhöhle der Emyden.

Die Embryonen von *Chrysemys picta*, die mir in reicher Zahl durch die Liberalität des Herrn Dr. FÜLLEBORN zur Verfügung standen, waren in den Eischalen in Chromessigsäure konservirt und zeigten einen recht guten Erhaltungszustand. Die Köpfe von zwei Embryonen von *Emys lutvaria*, die ich Herrn Professor E. ROSENBERG in Utrecht verdanke, waren bereits gefärbt und in Celloidin eingebettet. Gern ergreife

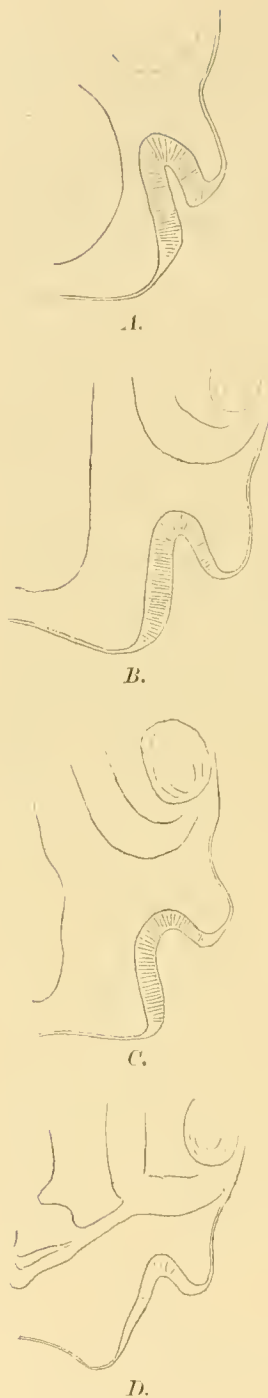


Fig. 32 A—D.

Chrysemys picta. Embryo 4,5 mm Länge (Nackenkürmung bis zur hinteren Extremität). Gliedmaassen stummelförmig Embryo I. Frontalschnitte durch die primitive Riechgrube.
Vergr. 40: 1.

ich die Gelegenheit, beiden Herren auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank für das Material auszusprechen.

Es ist nicht meine Absicht, hier eine ausführliche Darstellung der Entwicklung des Vorderkopfes zu geben; ich beschränke mich vielmehr auf einige Notizen über die Differenzierung des Nasenhöhlenlumens, um daran einige der oben berührten, morphologischen Fragen auch vom ontogenetischen Standpunkte aus zu beleuchten.

Das jüngste Stadium, das ich in Betracht ziehe, entstammt einem Embryo von 4,5 mm Länge von der Nackenkürmung bis zur Anlage der hinteren Extremitäten über den Rücken gemessen; die Extremitätenanlagen sind noch stummelförmig (Embryo I; Fig. 32 A—D).

Die Nasenhöhle bildet hier eine sagittal verlaufende, spaltförmige Rinne, die sich an der freien Oberfläche des Kopfes nach vorn und unten und etwas seitlich öffnet, und vom äusseren und inneren Nasenfortsatz begrenzt wird. Vorn ist der Spaltraum am tiefsten eingesenkt (A) und erhält eine vordere Wand von entsprechender Höhe. Nach hinten nimmt die Tiefe des Spaltes ab, durch Auseinanderweichen der Spaltränder wird auch sein Lumen weiter (B, C); der Spalt geht mehr in die Form einer flachen Rinne über, die am hinteren Ende des äusseren Nasenfortsatzes verstreicht (D). Die Wandungen der Nasenhöhle sind mit embryonalem Riechepithel überzogen, das als hohes, kernreiches Cylinderepithel erscheint. Es setzt sich bis an die Ränder des Spaltes, beziehungsweise der Rinne fort, wo es in allmählichem Uebergange in das Epithel der Körperoberfläche übergeht. Das letztere setzt sich bereits aus einer basalen Lage kubischer und einer oberflächlichen Lage abgeplatteter Zellen zusammen. Die Epithelanskleidung des Riechorgans erscheint durchaus einheitlich.

In diesem Stadium liegt also noch die primitive Riechgrube vor, die indess in ihrem vorderen Theil bereits stark in die Tiefe gesenkt erscheint.

Ein etwas älterer Embryo (Embryo II), bei dem die hintere Extremitätenanlage noch stummelförmig erscheint, während an der vorderen die Gliederung anfängt deutlich zu werden, zeigt am Geruchsorgan wichtige Veränderungen (Fig. 33). Auch hier erscheint die Nasenhöhle als ein von vorn nach hinten gestellter Spaltraum, der sich nach unten und etwas nach lateral mit einem Schlitz öffnet. Die Ränder des letzteren sind nahe an einander gerückt; nur gerade am vordersten Ende des

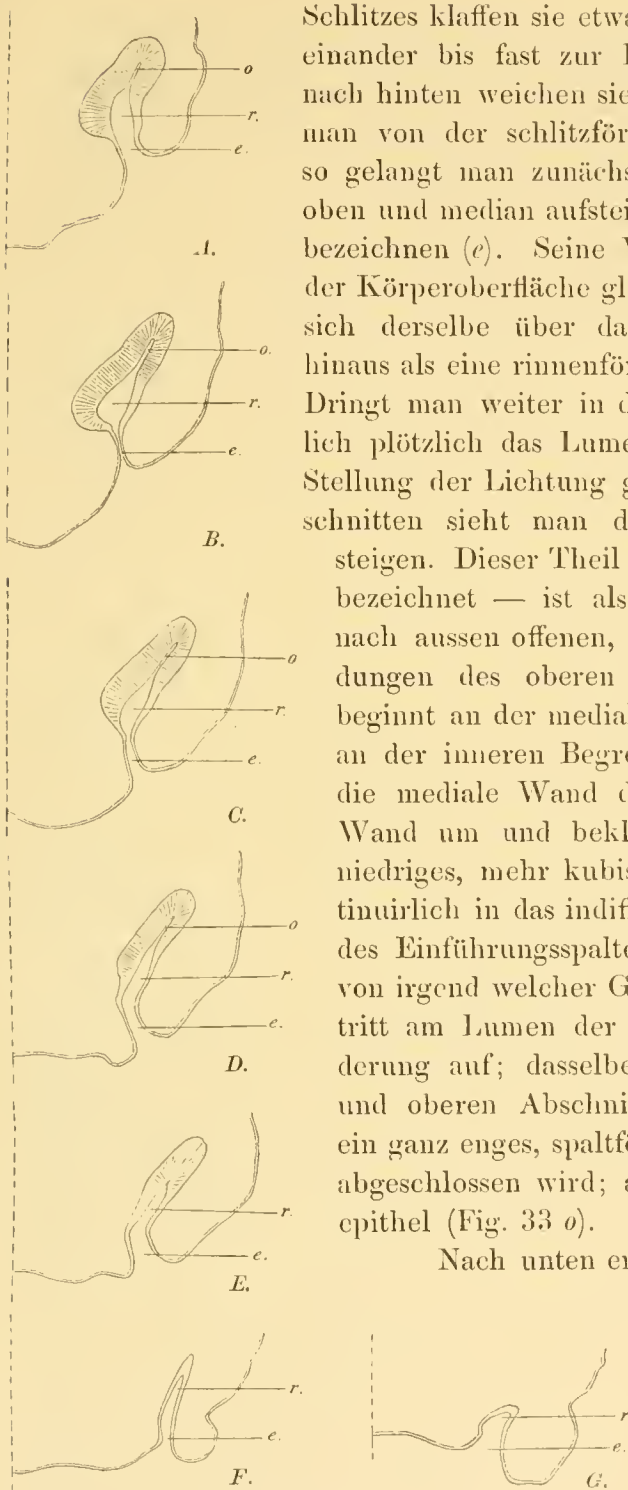


Fig. 33 A—G.

Chrysemys picta. Embryo 5 mm Länge. Beginnende Gliederung an der vorderen Extremität (Embryo II). Frontalschnitte durch die Riechgrube. Vergr. 40: 1. *o* pars olfactoria. *r* pars respiratoria. *e* Einführungspalt.

Schlitzes klaffen sie etwas mehr; um ein wenig weiter nach hinten einander bis fast zur Berührung sich zu nähern; noch weiter nach hinten weichen sie wieder etwas mehr aus einander. Dringt man von der schlitzförmigen Oeffnung in den Nasenspalt ein, so gelangt man zunächst in einen engen Raum der schräg nach oben und median aufsteigt, ich will ihn kurz als Einführungsspalt bezeichnen (*e*). Seine Wandungen tragen ein Epithel, das dem der Körperoberfläche gleicht. Nach vorn und nach hinten dehnt sich derselbe über das Bereich des eigentlichen Nasenspalt hinaus als eine rinnenförmige Verlängerung aus (Fig. 33 *F* und *G*). Dringt man weiter in den Nasenspalt ein, so erweitert sich ziemlich plötzlich das Lumen desselben, gleichzeitig ändert sich die Stellung der Lichtung gegen die Medianebene; auf den Frontalschnitten sieht man das Lumen nach oben und lateral aufsteigen. Dieser Theil des Nasenspalt — er sei als Haupthöhle bezeichnet — ist also gegen den Einführungsspalt in einem nach aussen offenen, stumpfen Winkel abgelenkt. Die Wandungen des oberen Theiles tragen Riechepithel. Dasselbe beginnt an der medialen Wand des Spaltraums ziemlich genau an der inneren Begrenzung des Einführungsspalt, überzieht die mediale Wand der Kavität, biegt oben auf die laterale Wand um und bekleidet deren obere Hälfte, um dann in niedriges, mehr kubisches Epithel überzugehen, das sich kontinuierlich in das indifferente Epithel der entsprechenden Wand des Einführungsspalt fortsetzt. Am Riechepithel selbst ist von irgend welcher Gliederung nichts nachzuweisen. Dagegen tritt am Lumen der Haupthöhle ziemlich deutlich eine Sonderung auf; dasselbe lässt sich wiederum in einen unteren und oberen Abschnitt scheiden. Der obere Abschnitt zeigt ein ganz enges, spaltförmiges Lumen, das nach vorn und hinten abgeschlossen wird; alle Theile seiner Wandung tragen Riechepithel (Fig. 33 *o*).

Nach unten erfährt dieser Theil eine Erweiterung seines Lumens und geht damit in den zweiten Abschnitt über (Fig. 33 *r*). Die Erweiterung des Lumens kommt einmal dadurch zu Stande, dass an der lateralen Wand das hohe Cylinderepithel in das viel niedrigere indifferente übergeht; lateral wird demnach der untere Abschnitt von diesem indifferente Epithel begrenzt. Ferner

macht sich an der medialen Wand eine leichte Ausbuchtung in medialer Richtung geltend. Diese tritt schon ganz vorn, gerade am Anfange des Spaltraumes auf, wird nach hinten deutlicher (Fig. 33 B), um dann allmählich abzunehmen und zu verstreichen (Fig. 33 C, D). Es besteht also an der medialen Wand des unteren Abschnittes eine ganz leichte, muldenförmige Einsenkung; der Epithelüberzug derselben wird durch die ununterbrochene

Fortsetzung des Riechepithels des oberen Abschnittes gebildet. — Der obere Abschnitt ist nach hinten abgeschlossen (Fig. 33 E); der untere setzt sich weiter nach hinten als ein enger Spaltraum fort; das Sinnesepithel an seiner medialen Wand geht dabei allmählich in indifferentes Epithel über; sein Lumen ist noch deutlich gegen den Einführungsspalt abgeknickt; etwas weiter nach hinten endet auch dieser Abschnitt mit einer hinteren Wand, dagegen setzt sich der Einführungsspalt als eine lateral vom Oberkieferfortsatz begrenzte Rinne weiter fort, um nach hinten schnell zu verstreichen.

In diesem Stadium ist die ganze, primitive Riechgrube in die Tiefe gelagert, sie erhält hier auch nach hinten einen deutlichen Abschluss, während sie bei dem jüngeren Embryo nach hinten ohne scharfe Grenzen rinnenförmig auslief; doch besteht auch hier noch die nach unten und lateral gerichtete, schlitzförmige, einheitliche Oeffnung. Bei dem jüngeren Embryo trat das Riechepithel bis an die auf der freien Oberfläche liegenden Ränder des Spaltes heran und ging hier in das Epithel des Integumentes über. Bei Embryo II dagegen sind die Grenzen der Riechschleimhaut in das Innere des Spaltraumes verlegt. Bei der fortschreitenden Tieflagerung der Riechgrube wird also auch indifferentes Epithel in Mitleidenschaft gezogen; die ursprünglich (bei Embryo I) an der Oberfläche lagernden Spaltränder gerathen so gleichfalls in die Tiefe. Bei Embryo II werden, wie bei dem jüngeren, die ursprünglich an der Oberfläche gelegenen Spaltränder durch den Uebergang des spezifischen Epithels in das indifferente charakterisirt sein. An der medialen Wand fällt diese Stelle ungefähr mit der inneren Begrenzung des Einführungsspaltcs zusammen; an der lateralen dagegen liegt sie bereits im Bereiche der Haupthöhle. Die Ausdehnung des Sinnesepithels überwiegt demnach an der medialen Wand, ein Verhalten, das auch schon bei Embryo I ausgesprochen war. Ferner zeigt die laterale Wand in ihrer unteren Hälfte indifferentes Epithel, das erst mit der Einsenkung der Riechgrube in das Bereich derselben einbezogen wurde. Die Riechschleimhaut selbst ist noch durchaus einheitlich; von einer Unterbrechung derselben ist nichts erkennbar; die Gliederung des Nasenspaltes hat sich allein am Lumen vollzogen. Der obere, engere Abschnitt des Spaltraumes (Fig. 33 o) wird als die Anlage der Pars

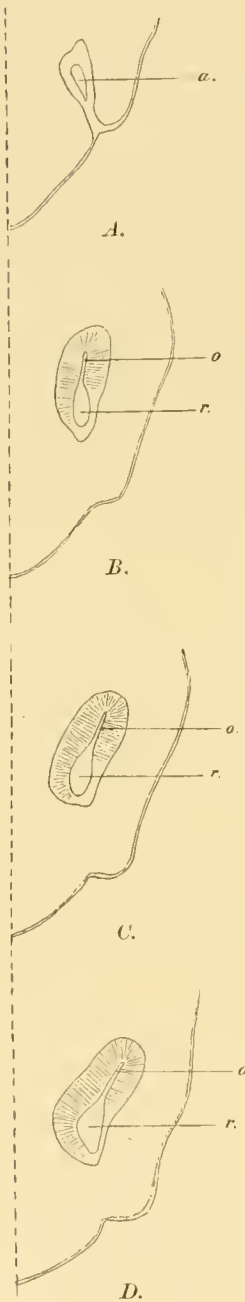


Fig. 34.

Chrysemys. Embr. III.

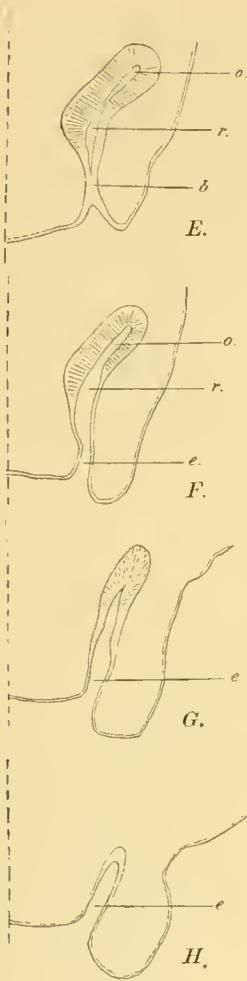


Fig. 34 A—D.

Chrysemys picta. Embryo mit deutlich werdender Schildanlage (Embr. III). Nasenhöhle. Frontalschnitte. Vergr. 40 : 1. *a* Einföhrungsgang. *o* pars olf. *r* pars respiratoria der Nasenhöhle. *e* Rest des Einföhrspaltes. *b* beginnender Verschluss des letzteren.

olfactoria, der untere, erweiterte (Fig. 33 *r*), als die der Pars respiratoria aufzufassen sein; demnach würde der muldenförmige Sinnesepithelbezirk an der medialen Wand des letzteren die Anlage des JACOBSON'schen Organes vorstellen.

Bei Urodelen legt sich nach BURCKHARDT das JACOBSON'sche Organ als ein ganz kleines Divertikel am unteren, medialen Rande des Riechepithels an. Bei *Chrysemys* dagegen wird der ganze Sinnesepithelbezirk in die Anlage einbezogen, welcher der unteren Hälfte der medialen Wand der primitiven Riechgrube angehört. Doch bieten die Verhältnisse hier und dort insofern Uebereinstimmung, als die Organanlage im Bereiche des Sinnesepithels auftritt. Es zeugen also auch die Chelonier dafür, dass das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organes von dem der Riechgrube abzuleiten sei, einen different gewordenen Abschnitt desselben darstelle. Ferner ist es auch bei Schildkröten der mediale, untere Rand des Sinnesepithels der Riechgrube, über dem die Organanlage auftritt. Der Unterschied liegt also nur darin, dass die Anlage des Organs bei den Chelonieren von vornherein viel umfänglicher auftritt als bei Urodelen.

Ein dritter, wiederum älterer Embryo (Embryo III), bei dem eben die Schildanlage deutlich geworden ist, und dessen Extremitäten deutlich gegliedert sind, zeigt an der Nasenhöhle als wichtigsten Fortschritt den Abschluss nach unten. Im grösseren, vorderen Theil des Geruchsorgans ist dieser Abschluss vollzogen, und er ist, wie ein Vergleich mit dem Embryo II zeigt, dadurch zu Stande gekommen, dass die einander zugekehrten Wände des Einführungsspalt in ganzer Breite mit einander verschmolzen; letzterer ist daher auf Fig. 34 B—D nicht mehr nachweislich. Auf dem weiter hinten liegenden Schnitt E sieht man das Epithel des Bodens der Nasenhöhle mit dem des Mundhöhlendaches durch eine Epithelbrücke in Verbindung, die eben durch die Aneinanderlagerung und Vereinigung der Oberflächen des Einführungsspalt entstanden ist. Kurz dahinter (F), noch im Bereiche des Geruchsorganes selbst, öffnet sich die Nasenhöhle nach unten; damit

tritt der Einführungsspalt (*e*) mit aller Deutlichkeit in die Erscheinung. — Nach vorn setzt sich die eigentliche Nasenhöhle in einen kurzen Kanal fort, den wir als den definitiven Einführungsgang zu betrachten haben (*a* Fig. 34 A). Kurz vor dem vorderen Ende der eigentlichen Nasenhöhle setzt sich die Epithelauskleidung des Kanales gleichfalls mit dem Epithel der Oberfläche brückenartig in Verbindung. Vorn öffnet sich der Kanal, lässt sich aber noch als rinnenförmige Fortsetzung bis an das vordere Kopfende verfolgen. Aus diesen Befunden ist wohl der Schluss erlaubt, dass die Abschnürung des Nasenhöhlenlumens durch Verschluss des Einföhrungs-

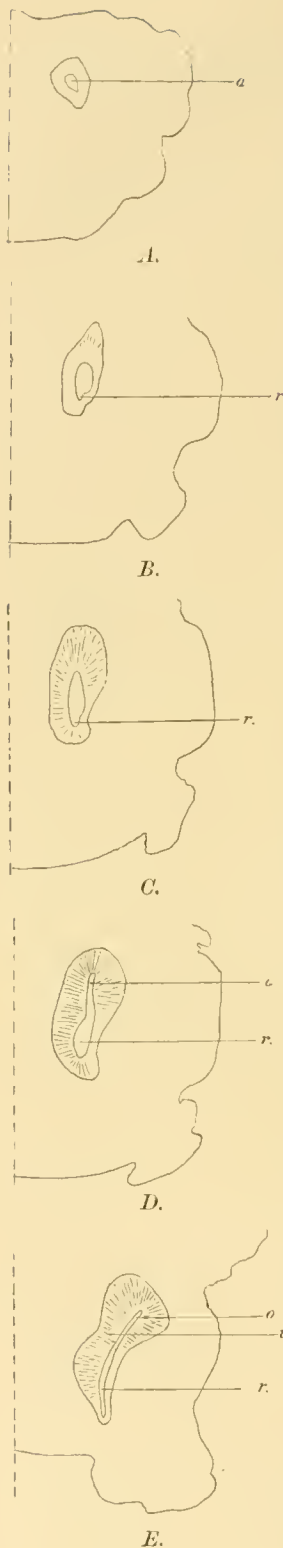


Fig. 35.
Chrysemys. Embryo IV.

spaltes in der Nähe des vorderen Endes der eingesenkten Riechgrube beginnt und sich von hieraus schnell nach hinten unter Bildung eines Bodens für das Cavum nasale ausdehnt; dass der gleiche Vorgang langsamer auch nach vorn fortschreitet, wodurch die rinnenförmige Verlängerung des Einführungspaltes nach vorn, die bei Embryo II erwähnt wurde, zu dem als Einführungsgang bezeichneten Kanal abgeschlossen wird. Unter Berücksichtigung dieses Vorganges ergibt sich also auch für Schildkröten (*Chrysemys*), dass das Atrium der Nasenhöhle erst sekundär zu der letzteren hinzutritt. Die Befunde sprechen dafür, dass der ganze Einführungsgang auf diese Weise gebildet wird. Das trichterförmig erweiterte Endstück desselben ist wahrscheinlich hierin einbegriffen.

An der eigentlichen Nasenhöhle sind wieder die zwei Abschnitte des Lumens zu unterscheiden. Die Pars olfactoria (*o*), die einen engen Spalt darstellt, ist allseitig von Sinnesepithel umwandet. Der untere Abschnitt (*r*) mit weiterem Lumen trägt an der medialen Wand Sinnesepithel, das mit aller Deutlichkeit die median gerichtete, muldenförmige Ausbuchtung erkennen lässt. Seine laterale Wand besitzt indifferentes Epithel, das sich auch auf den Boden der Nasenhöhle fortsetzt und hier an das spezifische Epithel der medialen Wand grenzt. Diese Grenze fällt ungefähr mit der Nahtstelle der Ränder des Einführungspaltes zusammen, die sich durch eine leichte Verdickung des indifferenten Epithels kennzeichnet. Nach vorn setzt sich der untere Theil unter allmählicher Abnahme des Lumens in den Einführungsgang fort. Eine scharfe Abgrenzung gegen denselben kann ich nicht erkennen; dieselbe wird durch das Aufhören des Sinnesepithels an der medialen Wand und durch die Verringerung des Höhendurchmessers des Lumens markirt. Die die eigentliche Nasenhöhle nach hinten begrenzende Wand fällt ziemlich gleichmässig nach hinten unten ab, so dass die bei Embryo II erwähnte, schärfere Abgrenzung zwischen oberem und unterem Abschnitt fortfällt. In Fig. 34 *G* ist die Pars olfactoria abgeschlossen, in Fig. 34 *II* auch die untere Partie; es besteht hier allein noch die rinnenförmige Fortsetzung des Einführungspaltes.

Das Sinnesepithel ist auch in diesem Stadium noch durchaus einheitlich. Für das respiratorische Epithel wird aus dem Befunde an diesem Embryo, in Zusammenhalt mit den an den jüngeren gemachten Beobachtungen, ersichtlich, dass dasselbe thatsächlich von aussen her mit der Einsenkung der primitiven

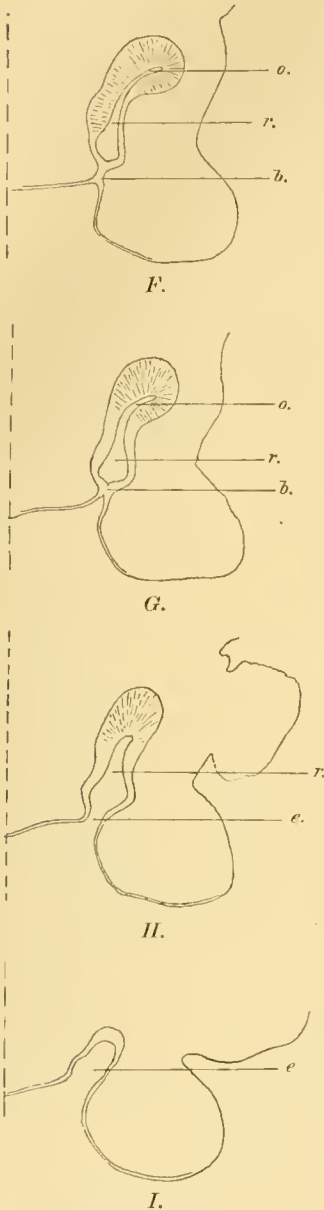


Fig. 35 A—I.

Chrysemys picta. Embryo mit 4 mm langer Schildanlage (Embryo IV). Nasenhöhle, Frontalschnitt. Vergr. 40:1. *i* Stelle, wo sich die Sonderung des Sinnesepithels des JACOBSON'schen Organs von dem der Pars olf. einleitet. Bezeichnungen im übrigen wie in Fig. 34.

Riechgrube und dem Abschluss der Nasenrinne in die eigentliche Nasenhöhle hineinbezogen wird. Es lassen sich diese, hier direkt zu beobachtenden Thatsachen als eine Stütze für die a. O. vertretene Auffassung verwerthen, dass die geschlossene Pars respiratoria auch in der Phylogenie mit dem Abschluss der primitiven Riechgrube ihre Entstehung nimmt.

Es sei noch hervorgehoben, dass in diesem Stadium das Sinnesepithel des als JACOBSON'sches Organ gedeuteten Abschnittes durchaus auf die mediale Spaltwand beschränkt ist; dass ferner dem indifferenten Epithel, das die laterale Wand und den Boden des unteren Abschnittes bekleidet, relativ eine viel grössere, regionale Ausbreitung zukommt als bei den erwachsenen Emyden.

Ein wenig älterer Embryo (Embryo IV; Fig. 35), bei dem ich die Länge der Schildanlage auf 4 mm bestimmte, zeigt die ganze Nasenhöhle schon erheblich in die Länge gestreckt; der Schluss des Einführungspaltes hat sich nach hinten bis fast an das Ende der Riechgrube ausgedehnt; auch der Einführungsgang hat an Länge gewonnen.

Das Lumen des Einführungsganges ist vorn annähernd cylindrisch (*a*, Fig. 35 A); sein hinteres Ende erweitert sich und geht in die eigentliche Nasenhöhle über. Zunächst tritt eine geringe Erweiterung nach unten und dann auch medianwärts auf. Die kleine, auf Fig. 35 B und C mit *r* bezeichnete Einsenkung setzt sich in die Pars respiratoria fort. Schnell erweitert sich das Lumen auch nach oben, so dass eigentlich nur durch dieses Verhalten der Lichtung eine deutliche Abgrenzung des Einführungsganges gegen die eigentliche Nasenhöhle gegeben ist. An der letzteren sind wieder die beiden über einander liegenden Abschnitte unterscheidbar. Vorn ist die Sonderung beider durch die ausgesprochene Differenz im Lumen sehr deutlich ausgeprägt (Fig. 35 D); weiter nach hinten, dem mittleren Drittel des ganzen Geruchsorganes entsprechend, wird diese Scheidung minder deutlich, da im Vergleich zu den jüngeren Stadien die Lichtung der Pars respiratoria auf einen schmalen Spalt beschränkt ist, der die direkte Fortsetzung des Lumens der Pars olfactoria nach unten bildet (Fig. 35 E). Erst im hinteren Ende findet auf's Neue eine Erweiterung der Pars respiratoria im queren Durchmesser statt. In Fig. 35 F und G erkennt man bei *b* wieder die Zellbrücke, die den Epithelbelag des Nasenhöhlenbodens mit dem Epithel des Mundhöhlendaches in Verbindung setzt; auf dem folgenden Schnitt öffnet sich

respiratoria im queren Durchmesser statt. In Fig. 35 F und G erkennt man bei *b* wieder die Zellbrücke, die den Epithelbelag des Nasenhöhlenbodens mit dem Epithel des Mundhöhlendaches in Verbindung setzt; auf dem folgenden Schnitt öffnet sich

wieder der Einführungsspalt (*r*); im hinteren Ende der Nasenhöhle besteht keine nennenswerthe Differenz gegen das jüngere Stadium.

Macht sich nun auch am Lumen der Nasenhöhle bei diesem Embryo die Scheidung in zwei Abschnitte nicht so ausgeprägt geltend wie bei den jüngeren, so wird dieselbe doch deutlich durch das Verhalten des Epithels markirt. Auch bei diesem Embryo findet sich Sinnesepithel an der ganzen medialen Wand der Nasenhöhle; aber während bisher eine Sonderung im Bereiche desselben nicht zu erkennen war, tritt eine solche hier auf und zwar durch eine Einziehung der basalen Fläche des Epithels, die in der Nähe des vorderen Endes der Nasenhöhle an der Grenze zwischen Pars olfactoria und respiratoria erkennbar wird (Fig. 35 *E*) und sich von hier nach hinten bis zum Ende des JACOBSON'schen Organes verfolgen lässt. Es wird also das Sinnesepithel der medialen Wand durch einen Streifen in zwei Partien geschieden, in dessen Bereich das Epithel minder hoch ist, ohne indess Besonderheiten im histologischen Verhalten erkennen zu lassen. Ferner ist auf Fig. 35 *C* und *D* als ein weiterer Unterschied gegen den Embryo III fest zu stellen, dass sich das Sinnesepithel im vordersten Theil der Pars respiratoria von der medialen Wand auch auf den Boden ausgedehnt hat; weiter nach hinten zeigt es sich indess wie früher auf die mediale Wand beschränkt, wo es dicht am Boden an das indifferente Epithel anstösst. Das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organes dehnt sich auch hier nicht so weit nach hinten aus, wie das der Pars olfactoria; auf Fig. 35 *F* ist gerade noch sein hinteres Ende getroffen; der folgende Schnitt *G* liegt nur wenig weiter rückwärts; Pars olfactoria (*o*) und Pars respiratoria (*r*) sind deutlich von einander gesondert, aber auch an der medialen Wand der letzteren besteht indifferentes Epithel. — Die wichtigsten Fortschritte, die Embryo IV gegen Embryo III erkennen lässt, liegen einmal darin, dass sich das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organes von dem der Pars olfactoria abzugliedern beginnt, und ferner darin, dass das erstere sich auf den Boden und die laterale Wand der Pars respiratoria auszudehnen anfängt.

Ein Embryo, bei dem die Länge der Schildanlage 5 mm beträgt (Embryo V), zeigt die Entwicklung der Nasenhöhle so weit gefördert, dass alle drei Haupttheile: Einführungsgang, Haupthöhle mit ihren zwei Abschnitten und Ductus naso-pharyngeus angelegt sind (Fig. 36).

Der Einführungsgang (*a*) hat sich erheblich in die Länge gestreckt: in seinem vorderen Theil ist das Lumen durch die Proliferation des Epithels der Wandung auf ein Minimum reducirt, ein Verhalten, das ja auch für die Embryonen anderer Thiergruppen in diesem Entwicklungsstadium bekannt ist (Fig. 36 *A*). Die Abgrenzung gegen die Haupthöhle zeigt ähnliche Verhältnisse wie bei Embryo IV. Das hintere Ende des

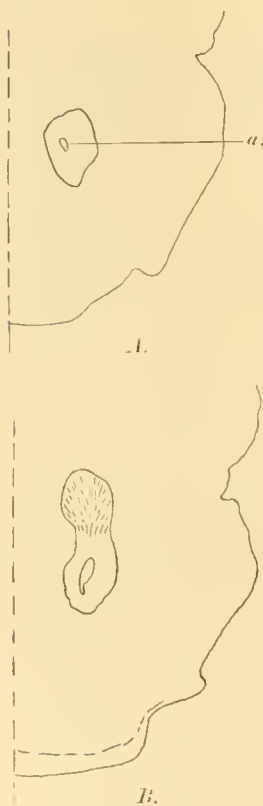


Fig. 36.
Chrysemys. Embryo V.

Einführungsganges zeigt eine deutliche Erweiterung des Lumens (Fig. 36 B); das Dach desselben biegt dann plötzlich nach oben in die vordere Wand der Pars olfactoria um, während der Boden sich mehr allmählich in den Boden der Pars respiratoria fortsetzt, wobei das Lumen auch nach unten an Ausdehnung gewinnt. Die Abbildung, die H. RATHKE in seiner Untersuchung „Ueber die Entwicklung der Schildkröten“ auf p. 253 Fig. IV giebt, dürfte ungefähr diesem Stadium entsprechen.

Ueber die Pars olfactoria (*o*) ist, abgesehen von ihrer grösseren räumlichen Entfaltung nichts Besonderes zu erwähnen. Dagegen haben sich im Bereiche des unteren Abschnittes der eigentlichen Nasenhöhle weitere Fortschritte geltend gemacht. Zunächst ist eine Abgrenzung zwischen dem Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organes und dem der Regio olfactoria deutlicher ausgeprägt, und zwar besonders im vorderen und hinteren Theil des Geruchsorganes, wo sich ein schmaler Streifen niedrigen Epithels zwischen beide einschleibt; die Zellen desselben sind pallisadenförmig, in ein- oder mehrschichtiger Lage, während die Zellen im Bereiche des eigentlichen Sinnesepithels die charakteristische, hohe, schlanke Cylindrerform aufweisen; der Uebergang in das letztere erfolgt allmählich. Im mittleren Abschnitt der Nasenhöhlenlänge besteht eine Strecke, auf welcher diese Sonderung eben erst angedeutet ist; die Kontinuität des Sinnesepithels also noch deutlich erkennbar ist (Fig. 36 D).

Bei der Entwicklung des JACOBSON'schen Organes kommt also zunächst die muldenförmige Einsenkung des Epithels, erst viel später die Abgliederung des Epithels von dem der Regio olfactoria zur Geltung. Diese letztere dürfte an der Grenze der durch das Oberflächenrelief bereits von einander gesonderten Partien durch Vorgänge im Bereiche des Sinnesepithels selbst zu Stande kommen, die wesentlich in der Rückbildung der specifischen Sinneszellen und damit in der Ueberführung des Epithels in die indifferente Form bestehen werden. Doch dürfte auch das subepitheliale Bindegewebe nicht unbetheiligt bleiben; die Einsenkung der basalen Epithelfläche, die als erstes Zeichen der beginnenden Sonderung auftritt, weist darauf hin. Die Abgliederung des Sinnesepithels des JACOBSON'schen Organes von dem der Regio olfactoria vollzieht sich demnach in ähnlicher Weise wie bei Urodelen, wo ebenfalls die Einwucherung von Bindegewebe von der basalen Fläche des Epithels her, ferner die Umbildung des Sinnesepithels in indifferentes den Vorgang charakterisirte.

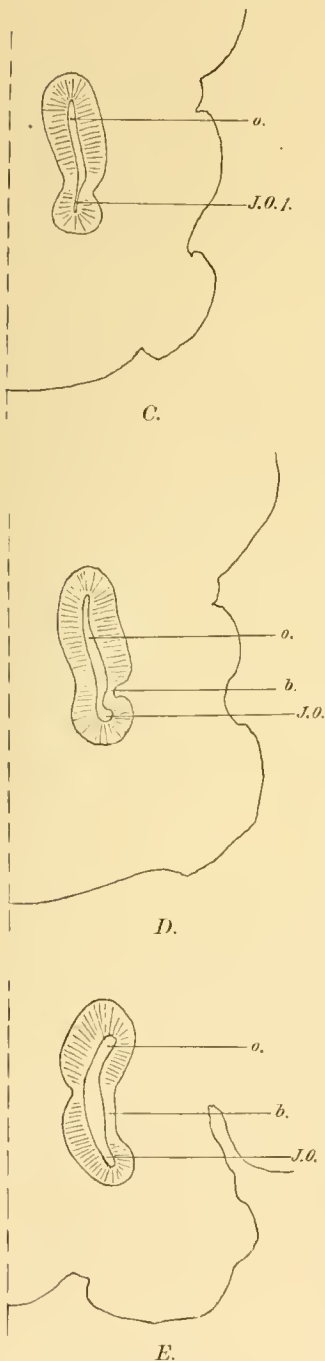


Fig. 36.

Chrysemys. Embryo V.

Festschrift für Gegenbaur. II.

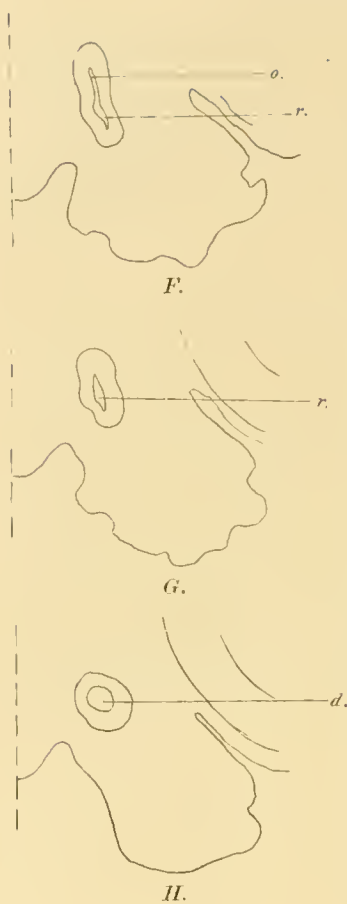


Fig. 36 A—II.

Chrysemys picta. Embryo 5 mm Schildlänge (Embryo VI). Frontalschnitte durch die Nasenhöhle. Vergr. 40:1. *a* Einführungsgang. *o* Pars olfactoria. *J. O. I* vorderster Theil des JACOBSON'schen Organs. *J. O.* hinterer Theil des JACOBSON'schen Organs. *b* Indifferentes Epithel der lateralen Wand. *r* pars respiratoria. *d* Ductus naso-pharyngeus.

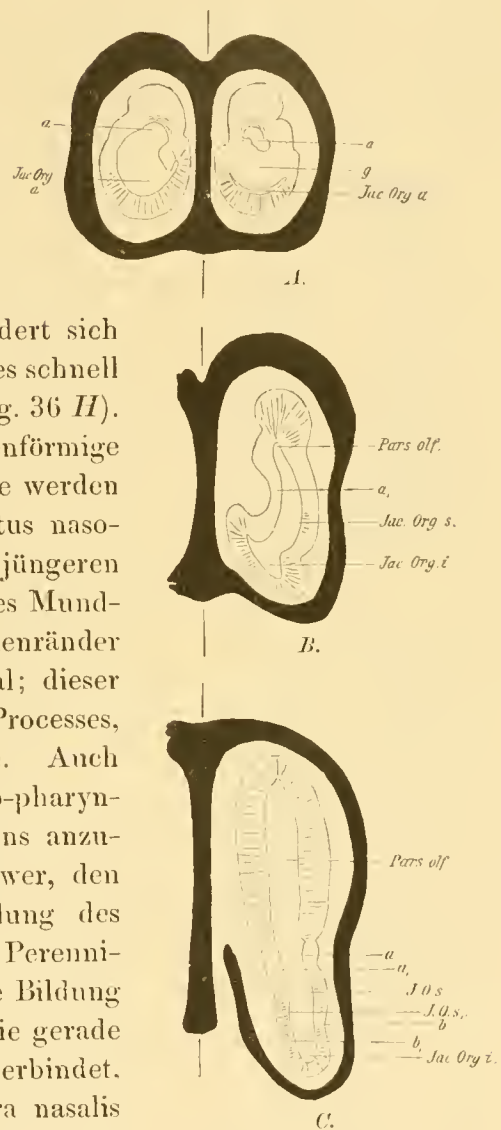
Das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs hat sich in der ganzen Länge des letzteren über den Boden der Pars respiratoria hinweg auf die laterale Wand ausgedehnt (Fig. 36 C, D, E). Diese Ausbreitung ist auf Kosten des indifferenten Epithels der lateralen Wand erfolgt; letzteres ist nunmehr auf einen schmalen Streifen reducirt, der zwischen der unteren Grenze der Riechschleimhaut und der oberen Grenze des Sinnesepithels des JACOBSON'schen Organes eingeschoben ist. In der regionalen Ausbreitung des letzteren erinnert dieser Entwicklungszustand bereits an die definitiven Verhältnisse, doch ist das spezifische Epithel des Organes noch durchaus einheitlich. Im weitaus grössten Theile des JACOBSON'schen Organes ist auch im Lumen eine Sonderung in verschiedene Abschnitte nicht erkennbar, dagegen macht sich eine solche, allerdings nur in den ersten Andeutungen, an seinem vordersten Ende geltend. Ich hatte erwähnt, dass der Boden des Einführungsganges in den Boden der Pars respiratoria übergeht, indem er dabei in sanfter Neigung nach unten abfällt. Ungefähr in einer Frontalebene mit dem Beginn der Pars olfactoria liegt auch das vordere Ende des JACOBSON'schen Organes. Das Lumen stellt hier einen engen, fast vertikal gestellten Spaltraum vor, dessen Wandung medial, unten und lateral von Sinnesepithel gebildet wird (Fig. 36 C). Gehen wir etwas weiter nach hinten (Fig. 36 D), so tritt ganz plötzlich eine zwar kleine, aber deutliche Ausbuchtung des untersten Abschnittes des Spaltes in lateraler Richtung auf.

Es macht sich so am vorderen Ende des JACOBSON'schen Organes andeutungsweise eine Sonderung geltend; der eine Theil des Organes setzt sich gerade nach vorn gegen den Einführungsgang zu fort, der andere weicht in lateraler Richtung aus. In dem ersteren erblicke ich die erste Andeutung des vorderen Abschnittes des fertigen JACOBSON'schen Organes.

Die Pars olfactoria erhält ihren hinteren Abschluss durch eine schräg von vorn oben nach hinten unten gestellte Wand; auf den Frontalschnitten nimmt daher ihre Höhenausdehnung nach hinten schnell ab. Die Wandungen dieses Raumes tragen dabei in ihrem hintersten Theile indifferentes Epithel (Fig. 36 F), das nach vorn und oben allmählich in Sinnesepithel übergeht; in diesem Theil der Pars olfactoria ist die hintere-obere Wand minder steil gestellt als im Bereiche des Sinnesepithels. Hinten biegt dann die hintere Wand in das horizontal gestellte Dach des Ductus naso-pharyngeus um. Die Pars respiratoria wird nach hinten gleichfalls niedriger; das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organes geht dabei in indifferentes Epithel über;

sein Lumen stellt einen niedrigen, im queren Durchmesser sehr engen Spalt vor (Fig. 36 *F*); an der medialen Wand macht sich eine rinnenförmige Einsenkung bemerkbar, die nach oben durch die untere Begrenzung der Pars olfactoria abgegrenzt wird; weiter nach vorn verliert sich diese Einsenkung. Von der Stelle an, an welcher die hintere Wand der Nasenhöhle in das Dach des Ductus naso-pharyngeus umbiegt, verändert sich ziemlich plötzlich das Verhalten des Lumens, indem es schnell die Form eines cylindrischen Kanales annimmt (Fig. 36 *H*). Gerade an dieser Stelle verstreicht auch die rinnenförmige Einsenkung der medialen Wand. — An dieser Stelle werden wir die Grenze zwischen Nasenhöhle und Ductus naso-pharyngeus zu suchen haben. Letzterer bestand bei jüngeren Embryonen als eine rinnenförmige Einsenkung des Mundhöhlendaches. Durch Verschmelzung der Rinnenränder vollzieht sich der Abschluss der Rinne zum Kanal; dieser Vorgang bildet die Fortsetzung des gleichartigen Processes, der zur Bildung des Nasenhöhlenbodens führte. Auch zeitlich scheint sich der Abschluss des Ductus naso-pharyngeus direkt an die Bildung des Nasenhöhlenbodens anzuschliessen. Unter diesen Verhältnissen ist es schwer, den Zeitpunkt zu bestimmen, in welchem die Bildung des primären Mundhöhlendaches, wie es bei den Perennibranchiaten dauernd besteht, vollendet ist, und die Bildung des sekundären Gaumens beginnt. Die Oeffnung, die gerade in diesem Moment die Nasen- und Mundhöhle verbindet, dürfen wir, streng genommen, allein als Apertura nasalis interna bezeichnen und der primitiven Choane der Perennibranchiaten und Urodelenlarven homologisiren.

Ausser den bisher besprochenen Embryonen von *Chrysemys* unterzog ich noch die Köpfe zweier älterer Embryonen von *Emys lutraria* der Untersuchung. Der jüngere Embryo besass eine Schildlänge von 10 mm. Hier ist die Nasenhöhle schon weit in der Entwicklung vorgeschritten. Das Lumen ist nach Länge und Höhe umfanglicher geworden und erinnert in seinen räumlichen Verhältnissen an die fertigen Zustände (Fig. 37). Der Einführungsgang erscheint schärfer gegen das Lumen der eigentlichen Nasenhöhle abgesetzt, weil sich das vordere Ende der Pars respiratoria hinter dem Ende des Ein-

Fig. 37 *A—C*.

Emys lutraria. Embryo 10 mm Schildlänge. Frontalschnitte durch die Nasenhöhle, *A* durch das Ende des Einführungsganges, *B* durch den vorderen Theil der eigentlichen Nasenhöhle, *C* durch die Mitte derselben. Verhorntes Plattenepithel des Einführungsganges durch Strichelung parallel der Kontourlinie angegeben. *g* Grenzswulst am Ende des Einführungsganges. *Jac. Org. a* vorderster Theil des JACOBSON'SCHEN Organs. *Jac. Org. s* oberer lateraler, *Jac. Org. s* oberer medialer Streifen des Sinnesepithels des JACOBSON'SCHEN Organs. *Jac. Org. i* bodenständiger Theil desselben. *a* laterale, *a* mediale Grenzsfalte. *b, b*, Streifen indifferenten Epithels. *a* in Fig. *A* Einführungsgang.

führungsganges stärker nach unten ausgebuchtet hat. In Fig. 37 *A* ist der Schnitt durch das hintere Ende des Einführungsganges geführt; auf der rechten Seite ist das Lumen desselben (*a*) von dem Lumen der Pars respiratoria (JACOBSON'sches Organ *a*) durch eine Schleimhautfalte (*g*) getrennt, welche den Grenzwall der erwachsenen Schildkröte darstellt.

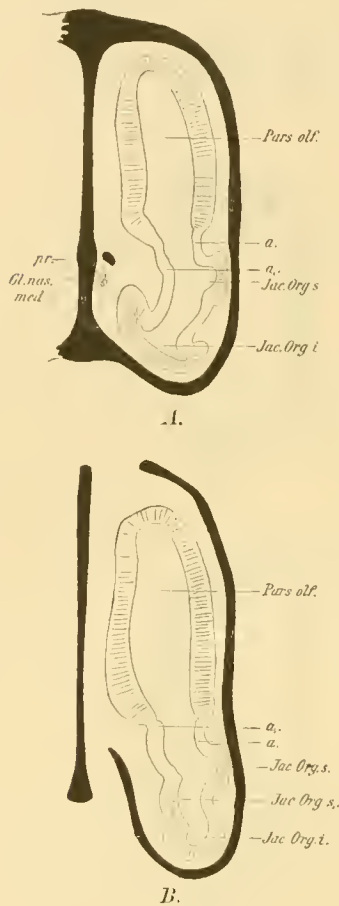


Fig. 38 *A—B*.

Emys latraria. Embryo: Schildlänge 14 mm. Frontalschnitte durch die Nasenhöhle. *A* durch den vorderen Theil der Nasenhöhle, *B* etwas hinter der Mitte derselben. *a*, mediale, *a* laterale Grenzfalte. *Jac. Org. s.*, oberer medialer. *Jac. Org. s.* oberer lateraler Streifen des Sinnesepithels des JACOBSON'schen Organs. *Jac. Org. i* bodenständiger Abschnitt desselben. — *pr* Knorpelfortsatz des Septums in der medialen Grenzfalte (nach vorn in Zusammenhang mit dem Septum), Knorpel schwarz. Sinnesepithel gestrichelt.

Links ist die Falte nicht mehr getroffen; an der oberen Peripherie der Wandung ist indess das Plattenepithel des Einführungsganges noch zu erkennen. Die Lichtung der gesamten Pars respiratoria, die bei dem Embryo *V* im Verhältniss zum Umfange der Pars olfactoria klein war, hat sich stärker entfaltet; ihre Wandungen tragen Sinnesepithel, an dem sich aber bereits die Sonderung in die vier Abschnitte, die wir beim Erwachsenen trafen, mehr oder weniger deutlich markirt. Scharf grenzt sich der vorderste Abschnitt (Fig. 37 *A*, *Jac. Org. a*) durch das Relief der Wandung, wie durch Streifen indifferenten Epithels von den weiter rückwärts liegenden Sinnesepithel-Distrikten ab. Er zeigt schon die charakteristische Lage zum Ende des Einführungsganges. Auch der bodenständige Abschnitt des Sinnesepithels ist namentlich nach vorn gegen den vorderen Abschnitt deutlich abgegrenzt. Sein vorderes Ende (Fig. 37 *B*, *Jac. Org. i*) dehnt sich unterhalb der medialen Grenzfalte (*a*₁), hoch an der medialen Wand der Pars respiratoria hinauf, aus. Weiter nach hinten ist seine Abgrenzung gegen die beiden oberen Abschnitte des Sinnesepithels an der medialen und lateralen Wand weniger ausgesprochen. Fig. 37 *C* zeigt einen Schnitt, der ungefähr durch die Mitte der Nasenhöhle gelegt ist. Das Gesamtlumen stellt einen etwas schräg von medial und oben nach lateral und unten gestellten Spalt-raum dar, dessen Wandungen fast plan erscheinen. Ganz geringfügige Erhebungen zeigen die mediale (*a*₁) und laterale Grenzfalte (*a*) an. Im Bereiche derselben findet sich indifferentes Epithel, das sich aus pallisadenförmigen Zellen in einfacher Lage zusammensetzt. Die unterhalb dieser Stellen liegenden Theile der Wand scheinen auf den ersten Blick von einer kontinuierlichen Lage von Sinnesepithel überzogen zu sein. Bei genauerem Zusehen erkennt man jedoch bei *b* und *b*₁ am Epithel ein Verhalten, das etwas von dem des eigentlichen Sinnesepithels abweicht. Die Zellkerne sind nicht weniger zahlreich als in dem benachbarten Sinnesepithel, aber sie sind durch die ganze Dicke des Epithels gleichmässiger vertheilt, während sie in letzterem in breiter, basaler Zone zusammen-

gedrängt erscheinen; ausserdem ist die Zelllage um etwas niedriger; die Stellen sind endlich in geringer Weise gegen das Lumen vorgebuchtet. Sie markiren die hier noch undeutliche Abgrenzung des bodenständigen Abschnitts des Sinnesepithels des JACOBSON'Schen Organs gegen die oberen Streifen an der medialen und lateralen Wand. Die Gliederung des specifischen Epithels des JACOBSON'Schen Organs in verschiedene Distrikte scheint sich in ähnlicher Weise zu vollziehen wie seine Abgliederung von dem der Regio olfactoria. —

Fig. 38 *A* und *B* zeigt zwei Frontalschnitte durch die Nasenhöhle des Embryos von 14 mm Schildlänge. Der Schnitt *A* geht durch den vorderen Theil der Nasenhöhle. Man erkennt bei *Jac. Org. i* den vorderen Theil des bodenständigen Abschnitts des JACOBSON'Schen Organs, der sich unter der medialen Grenzfalte (a_1) an der medialen Wand hinaufzieht; bei *Jac. Org. s* das vordere Ende des lateralen, oberen Streifens, der zwischen der lateralen Grenzfalte (a) und einer von indifferentem Epithel überzogenen Erhebung der Schleimhaut rinnenförmig eingesenkt ist. Der Schnitt *B* ist etwa durch die Mitte des Cavum nasale gelegt; man erkennt die mediale (a_1) und laterale (a) Grenzfalte; den bodenständigen (*Jac. Org. i*), den oberen lateralen (*Jac. Org. s*) und oberen medialen Sinnesepithelstreifen (*Jac. Org. s₁*); die beiden letzteren vom bodenständigen Abschnitt durch leistenförmige Schleimhauterhebungen getrennt. Kurz, es sind hier die Entwicklungsvorgänge so weit geführt, dass, von den räumlichen Dimensionen abgesehen, die definitiven Zustände in allen wesentlichen Punkten erreicht erscheinen. —

Fassen wir kurz die Entwicklungsgeschichte des JACOBSON'Schen Organs zusammen. Die erste Anlage desselben entsteht an der medialen Wandung der primitiven Riechgrube. Der Sinnesepithelbelag der letzteren ist anfangs durchaus einheitlich. Eine Sonderung leitet sich dadurch ein, dass der Epithelbezirk, welcher etwa die untere Hälfte der medialen Wand einnimmt, sich muldenförmig einsenkt. Diese Einsenkung stellt die Anlage des JACOBSON'Schen Organs vor. Nach der Bildung des Nasenhöhlenbodens, die durch die Verschmelzung der Ränder der Nasengaugenrinne erfolgt, finden wir das JACOBSON'Sche Organ an der medialen Wand der Nasenhöhle unterhalb der Regio olfactoria. Ziemlich spät erfolgt die Abgliederung des Sinnesepithels, indem zwischen Regio olfactoria und JACOBSON'Schem Organ ein Streifen indifferenten Epithels auftritt. Das Sinnesepithel des JACOBSON'Schen Organs dehnt sich weiterhin über den Boden der Nasenhöhle hinweg auf die laterale Wand, ferner mit dem Längenwachsthum des Geruchsorganes auch nach hinten aus; nach vorn wird die Abgrenzung gegen das Ende des Einführungsganges schärfer, indem sich das Organ nach unten auswölbt. Es folgt die Gliederung des Sinnesepithels in vier verschiedene Abschnitte.

Die Stelle, an welcher die Anlage des JACOBSON'Schen Organs bei *Chysemys* stattfindet, stimmt mit der Stelle überein, an der bei allen übrigen Wirbelthieren das JACOBSON'Sche Organ sich anlegt; nur ist die Anlage von vornherein sehr umfangreich. Die ersten, entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge stützen also die Annahme, dass in den Sinnesepithelbezirken der Pars respiratoria bei Emyden das Homologon eines

JACOBSON'schen Organs vorliege. Aus dem Vergleich mit *Testudo* und aus dem Verlauf des JACOBSON'schen Nerven hatte ich oben gefolgert, dass das zusammengesetzte Organ der Emyden aus einer einheitlichen Anlage, die vorn an der medialen Wand gelegen habe, sich hervorgebildet habe. Die weiteren Entwicklungsvorgänge zeigen tatsächlich, wie das Sinnesepithel sich allmählich auf die laterale Wand ausdehnt, und wie seine einheitliche Lage sich in mehrere Abschnitte gliedert.

Es wäre noch kurz auf die Frage einzugehen, ob die Entwicklungsvorgänge sich im Einklang befinden mit der aus der Vergleichung der fertigen Organismen begründeten Annahme, dass die Pars respiratoria mit dem JACOBSON'schen Organ der Schildkröten aus dem JACOBSON'schen Organ und der seitlichen Nasenrinne der Amphibien hervorgegangen sei.

Bei Urodelen (*Triton*) beginnt die Entwicklung des JACOBSON'schen Organs nach BURCKHARDT¹⁾ bei Larven von 12 mm Länge. Dasselbe tritt zunächst als ein kleines Divertikel am medialen, unteren Rande der Riechschleimhaut auf. Die Nasenhöhle formirt zu dieser Zeit schon einen röhrenförmigen Kanal, der sich hinten mit der Mundhöhle durch die Apertura interna in Verbindung setzt. Ein schmaler Streifen indifferenten Epithels verbindet die äussere und innere Oeffnung des Nasenkanals und zieht lateral an dem genannten Rande der Riechschleimhaut und damit auch an der Anlage des JACOBSON'schen Organs vorbei. Es ist wahrscheinlich, dass dieser Streifen indifferenten Epithels beim Verschluss der Nasengaumenrinne in das Bereich der Nasenhöhle einbezogen wurde, wemgleich dieser Vorgang in der Ontogenie der Amphibien nicht so direkt in die Erscheinung tritt. Im Laufe der weiteren Entwicklung erfährt nun das JACOBSON'sche Organ durch die Verschiebung und Ausgestaltung des Geruchssackes die bekannte Lageveränderung in lateraler Richtung; das kleine Divertikel zieht sich ferner zu einer längeren Rinne aus; sein Sinnesepithel gliedert sich von der Riechschleimhaut ab. Durch diese Vorgänge kommt das Organ mit aller Deutlichkeit in das Bereich des respiratorischen Epithels zu liegen, welches gleichfalls an Ausdehnung gewann. Es tritt endlich die rinnenförmige Verlängerung des Organs nach hinten auf, die sich ungefähr um die Zeit der Metamorphose durch die Apertura nasalis interna hindurch auf das Mundhöhlenloch ausdehnt. Es tritt also bei Urodelen das JACOBSON'sche Organ verhältnissmässig spät in dem bereits geschlossenen Geruchskanal auf, und sehr viel später erst bildet sich in der Verlängerung des Organs das Lumen der seitlichen Nasenrinne aus.

Bei *Chrysemys* dagegen tritt die erste Andeutung des JACOBSON'schen Organes schon sehr frühzeitig in die Erscheinung. Bereits in den Stadien, in welchen sich die in die Tiefe gesenkte Riechgrube noch nach unten mit dem Nasengaumenspalt öffnet, macht sich ein Theil ihrer Epithelauskleidung als die Organanlage kenntlich. Mit der weiteren Einsenkung der Riechgrube wird auch indifferentes Epithel, namentlich an der lateralen Wand, in dieselbe einbezogen. Jetzt schon tritt am Lumen der

1) BURCKHARDT, P., Untersuchungen am Gehirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool. LII. 1891.

Riechgrube die Sonderung in die Pars olfactoria und Pars respiratoria auf; das muldenförmig eingesenkte Epithel des JACOBSON'schen Organs nimmt die mediale Wand der letzteren ein. Durch partiellen Verschluss der Nasengaumenrinne (Einführungsspalt) wird der Boden für die Pars respiratoria gebildet.

Im Vergleich zu den Urodelen tritt bei *Chrysemys* die Anlage des JACOBSON'schen Organs früher auf und ist von vornherein umfanglicher; das hat nichts Befremdendes, wenn man die mächtige Entfaltung des definitiven Organs berücksichtigt. Sehr früh tritt auch die Abgrenzung der Pars respiratoria gegen die Pars olfactoria hervor, und das JACOBSON'sche Organ steht thatsächlich von Anfang an mit der ersteren in ausgesprochener Beziehung. Auch hierin ist kein principieller Unterschied gegen die Vorgänge bei Urodelen gegeben. Vorgänge, die bei letzteren nach einander auftreten, spielen sich hier fast gleichzeitig ab. Die Bedeutung, die der Pars respiratoria im fertigen Zustande als Respirationsweg zukommt, erklärt auch ihre frühzeitige Anlage. — Die mediale Grenzfalte entsteht bei *Chrysemys* an der Grenze zwischen Regio olfactoria und JACOBSON'schem Organ, und das indifferente Epithel derselben entwickelt sich direkt aus dem Sinnesepithel durch die Reduktion seiner nervösen Endapparate. In gleicher Weise verläuft bei Urodelen die Entwicklung des vielfach zu einer Falte erhobenen Streifen indifferenten Epithels, welcher am Boden der Nasenhöhle das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs von der Riechschleimhaut scheidet. Die laterale Grenzfalte bei *Chrysemys* entsteht im Bereiche des indifferenten Epithels, welches mit der Einsenkung der Riechgrube in die Wandung der letzteren einbezogen wurde. In entsprechender Weise findet sich bei Urodelen die Schleimhautlippe, die den spaltförmigen Zugang zu dem Organ von oben her begrenzt, im Bereiche des Streifens indifferenten Epithels, der in frühen embryonalen Stadien die Apertura nasalis externa und interna mit einander verbindet.

Den Ductus naso-pharyngeus der Chelonier endlich leitete ich von der rinnenförmigen Fortsetzung der seitlichen Nasenrinne auf das Mundhöhlendach ab, von einem Zustande, wie er uns etwa bei Urodelen entgegentritt. In der Ontogenie von *Chrysemys* tritt die Anlage des Nasenrachenganges frühzeitig als eine Rinne auf, die an das hintere, untere Ende der eingesenkten Riechgrube anschliesst und am Mundhöhlendach nach hinten ausläuft. Die Ränder dieser Rinne bilden die direkte Fortsetzung der Umrandung der Nasengaumenrinne. Der Abschluss zum Kanal erfolgt durch die Verschmelzung der Rinnenränder; dieser Vorgang schliesst sich ganz kontinuierlich an die Bildung des Nasenhöhlenbodens an und schreitet von vorn nach hinten fort. — Die Pars respiratoria, welche ich dem dem Cavum nasale selbst angehörenden Abschnitte der seitlichen Nasenrinne der Amphibien homolog erachte, tritt bei *Chrysemys* bereits in ontogenetischen Stadien auf, in denen die Nasengaumenrinne noch in ganzer Länge besteht. Es ist eine Folge dieser frühzeitigen Gliederung des Cavum nasale, dass sich die Bildung des Bodens für die Nasenhöhle im Bereiche der Pars respiratoria vollzieht. Es hat daher nichts Auffallendes, wenn sich der Abschluss des Ductus naso-pharyngeus, der aus demjenigen Theile der seitlichen Nasenrinne der Amphibien hervorging, welcher sich auf das Mundhöhlendach fortsetzte,

kontinuierlich und in durchaus gleichartiger Weise fortschreitend an die Bildung des Nasenhöhlenbodens anschliesst. — Die ontogenetische Entwicklung der Nasenhöhle bestätigt zum Theil direkt die auf vergleichend-anatomischem Wege gewonnenen Resultate; das gilt namentlich für das JACOBSON'sche Organ. Andererseits machen sich aber caenogenetische Einflüsse auf sie geltend, die wesentlich in der zeitlichen Zusammendrängung verschiedener Entwicklungsvorgänge bestehen. Die richtige Beurtheilung mancher Verhältnisse wird hierdurch erschwert, so namentlich die Auffassung der beiden Abschnitte der eigentlichen Nasenhöhle. Doch ergibt die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung in dieser Hinsicht keine Thatsache, die mit den durch die vergleichende Methode gewonnenen Resultaten in Widerspruch wäre.

III. Ergebnisse.

Die Ergebnisse, die ich aus der Feststellung und aus der Vergleichung der Thatsachen gewann, lassen sich in Kürze etwa wie folgt formuliren.

Die Nasenhöhle der Landschildkröten (*Testudo*) und der Emyden (*Emys* und *Chrysemys*) lässt sich an Zustände des peripheren Geruchsorganes anschliessen, wie sie bei niederen Amphibien (etwa bei *Siren*) bestehen. Die Ausgestaltung der Nasenhöhle bethätigt sich zunächst durch die zunehmende Entfaltung des Lumens: diese erfolgt — in Abhängigkeit von der formalen Ausgestaltung des Vorderkopfes — im vertikalen Durchmesser. Hierin kommt eine ausgesprochene Divergenz in der Entwicklungsrichtung den höheren Amphibien gegenüber zum Ausdruck. Die Entfaltung des Lumens betrifft sowohl die eigentliche Nasenhöhle der Amphibien, als auch die Anhangsorgane derselben: das JACOBSON'sche Organ und die seitliche Nasenrinne. Wir treffen daher das Cavum nasale der Schildkröten in zwei Abschnitte gesondert, die ich als Pars olfactoria und Pars respiratoria unterschied.

Die Pars olfactoria entspricht m. E. der eigentlichen Nasenhöhle der Amphibien; sie stellt einen schmalen, sagittal gestellten Spaltraum dar und weist ausser dem gering entwickelten Muschelwulst keine Besonderheiten auf. Letzterer dürfte als eine Weiterbildung jener leichten Einbiegungen der seitlichen Nasenwand aufzufassen sein, wie sie gelegentlich schon bei Amphibien auftreten.

Die Pars respiratoria enthält das JACOBSON'sche Organ. Ich suchte den Nachweis zu erbringen, dass dieser untere Abschnitt der Nasenhöhle der Chelonier aus dem JACOBSON'schen Organ und seiner rinnenförmigen Fortsetzung bei Amphibien hervorgegangen sei, indem er sich unter starker Ausdehnung des Lumens aus jenem verhältnissmässig unbedeutenden Nebenraum der Haupthöhle zu einem Umfange entfaltete, der dem der letzteren mindestens gleich kommt. Bei den höheren Amphibien liess sich erkennen, dass die seitliche Nasenrinne einen Einfluss auf den Verlauf des Respirationsstromes durch das Cavum nasale besitzt; an anderer Stelle hatte ich zu

begründen versucht, dass durch die Anpassung eben an diese Leistung der Anstoss zu ihrer Ausgestaltung gegeben wurde. Die gleiche Funktion ist es, unter deren Einfluss sich dieser Abschnitt der Nasenhöhle mehr und mehr vergrössert und an Bedeutung gewinnt. So geht er schliesslich in die Pars respiratoria der Chelonier über, bei denen er den hauptsächlichen Weg für die Athmungsluft bei ihrer Passage durch die Nasenhöhle darstellt.

Die Faltenbildungen, die bei Amphibien den Zugang zum JACOBSON'schen Organ und zur seitlichen Nasenrinne begrenzen, erhalten sich bei den untersuchten Schildkröten als mediale und laterale Grenzfalte; sie bilden sich stärker aus, und namentlich die am Septum hinziehende trägt in charakteristischer Weise zur Complicirung des Reliefs der Nasenhöhlenwand bei. Ihre Bedeutung wird wesentlich in der Beeinflussung der Luftcirculation innerhalb des Cavum nasale zu suchen sein.

Als Ausgangspunkt für die specielle Vergleichung diene mir die Nasenhöhle von *Siren*. Hier ist das JACOBSON'sche Organ in zwei Abschnitte gesondert. Der laterale, in dem ich schon bei dieser Form eine Reduktion des Sinnesepithels nachweisen konnte, setzt sich rückwärts in die seitliche Nasenrinne fort. Er ist bei Anuren (*Rana*) zu dem grossen, unteren Blindsack entfaltet, der auch hier zum grössten Theil indifferentes Epithel trägt und nach hinten kontinuierlich in die umfanglichere, seitliche Nasenrinne übergeht. Dieser Abschnitt des JACOBSON'schen Organes von *Siren*, einschliesslich der seitlichen Nasenrinne bis zur Apertura nasalis interna hin, lässt den wesentlichsten Theil der Pars respiratoria von *Testudo* hervorgehen. Der mediale Blindsack des JACOBSON'schen Organes von *Siren*, der den wichtigsten sensoriiellen Bestandtheil des ganzen Apparates darstellt und sich mit aller Deutlichkeit von dem lateralen Abschnitt abgrenzt, tritt bei Anuren (*Rana*), wie ich vermuthete, als der mit Sinnesepithel ausgestattete Theil des unteren Blindsackes in die Erscheinung; mit ihm bringe ich ferner das kleine JACOBSON'sche Organ von *Testudo* in Beziehung, das auch hier durch die Reliefverhältnisse der Wand scharf gegen die übrige Pars respiratoria abgegrenzt wird. Aus dieser Uebersicht der Entwicklungsvorgänge ergeben sich in der Entstehungsweise der Pars respiratoria und des JACOBSON'schen Organes von *Testudo* Anklänge an die des unteren Blindsackes und des JACOBSON'schen Organes der Anuren (*Rana*). Bei den einschneidenden Unterschieden, die zwischen Beiden im Baue des gesammten Geruchsorganes bestehen, darf diese Uebereinstimmung wohl nur als eine parallele Entwicklung vielleicht von gemeinschaftlicher Basis aus aufgefasst werden.

Der Zustand der Pars respiratoria von *Testudo* diene mir als Ausgangspunkt für die Beurtheilung seines Verhaltens bei den Emyden (*Emys* und *Chrysemys*). Das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organes hat sich hier sekundär wiederum fast der ganzen Pars respiratoria bemächtigt; seine umfanglichere Entfaltung combinirt sich mit einer Gliederung in mehrere Distrikte. Der Ausbildungsgrad des JACOBSON'schen Organes bei Emyden ist in Folge dessen ein verhältnissmässig sehr hoher. Auf den ersten Blick erinnert es in gewisser Hinsicht an das JACOBSON'sche Organ der Urodelen. Bei diesen unterblieb die Differenzirung desselben in einen medialen und

lateralen Abschnitt; das Organ erscheint rinnenförmig, eventuell auch mit nach vorn gerichteter Blindsackbildung, und setzt sich nach hinten direkt in die seitliche Nasenrinne fort. Der direkte Vergleich der Pars respiratoria der Emyden mit dem JACOBSON'schen Organ der Urodelen scheint für die Möglichkeit des Anschlusses der Schildkröten an urodelen-ähnliche Formen verwertbar zu sein. Doch spricht m. E. einmal der Verlauf des N. Jacobsonii bei Emyden, ferner die Heranziehung allgemeinerer Instanzen mit Entschiedenheit gegen eine solche Auffassung. Doch lässt sich die erneute Ausbreitung des Sinnesepithels bei Emyden durch den ganzen vorderen Abschnitt der Pars respiratoria sehr wohl als Stütze für die oben aufgestellte Homologie geltend machen.

Das JACOBSON'sche Organ bildet auch bei den Schildkröten noch einen Theil der Nasenhöhle selbst: es entbehrt der besonderen Verbindung mit der Mundhöhle. Wie bei Amphibien ist seine Beziehung zur letzteren nur eine indirekte. Es ist in die Bahn eingeschaltet, die der expiratorische Strom auf seinem Wege durch die Nasenhöhle nothwendig passiren muss, so dass der Annahme der gleichen Funktion wie bei Amphibien (Kontrolle des Mundhöhleninhalts durch Vermittelung des Expirationsstromes) nichts im Wege steht. In diesem Punkte bewahrt das Organ im Vergleich zu anderen Reptilien (*Saurier, Ophidier*) ein primitives Verhalten.

Dass es sich in den Sinnesepitheldistrikten der Pars respiratoria bei den untersuchten Schildkröten thatsächlich um ein JACOBSON'sches Organ handelt, ergibt sich einmal aus der durchgeführten Vergleichung. Hat sich, wie ich zu begründen suchte, die Pars respiratoria der Chelonier aus der seitlichen Nasenrinne der Amphibien entwickelt, so liegt das Organ bei den Vertretern beider Thiergruppen in homologen Abschnitten der Nasenhöhle. Die verschiedene Lage, die die seitliche Nasenrinne und die Pars respiratoria und damit auch das JACOBSON'sche Organ zur Haupthöhle, beziehungsweise zur Pars olfactoria, aufweisen, erklärt sich durch die Divergenz der Entwicklung, die sich zwischen Amphibien und Cheloniern an dem Vorderkopf und der Nasenhöhle nachweisen liess. Unter Berücksichtigung dieser letzten Instanz ergibt sich auch die Homologie der ventralen Olfactoriusäste der Amphibien mit den medialen der Chelonier, welche hier und dort das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs versorgen. Die Ontogenie lieferte weiteres Beweismaterial. Wie bei allen Formen, bei denen die Entwicklung des Organs untersucht wurde, ergab sich auch für die Chelonier der mediale, untere Theil des Sinnesepithels der primitiven Riechgrube als der Ort, an dem sich das Organ anlegt. Mit aller Deutlichkeit zeigen ferner die jüngsten Embryonen von *Chrysemys*, dass es ein Theil des Sinnesepithels der primitiven Riechgrube selbst ist, der sich zur Anlage des Organs gestaltet. Die ontogenetischen Vorgänge bei Emyden bestätigten endlich den bereits aus dem Verhalten der Innervation gezogenen Schluss, dass das aus mehreren, scharf von einander geschiedenen Abschnitten aufgebaute JACOBSON'sche Organ derselben sich aus einer einheitlichen Anlage entwickelte. — Im histologischen Bau lässt sich zwischen dem Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs und dem der Regio olfactoria keine nennenswerthe Differenz konstatiren. Ein scharfer Unterschied ergibt sich aber im

Verhalten der BOWMAN'schen Drüsen, die gross und zahlreich in der ganzen Regio olfactoria verbreitet sind, im Bereiche des JACOBSON'schen Organes dagegen völlig fehlen. Auch bei Amphibien trägt das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organes denselben histologischen Charakter wie das der Regio olfactoria, und es fehlen die BOWMAN'schen Drüsen in seinem Bereiche. Eine oder mehrere grössere Drüsen treten hier mit dem Organ in Verbindung; bei den untersuchten Cheloniern ist es die Glandula nasalis medialis, die, physiologisch wenigstens, mit jenen in Parallele gestellt werden kann.

Wie die Form der Apertura nasalis interna bei den höheren Amphibien durch die Ausdehnung der seitlichen Nasenrinne nach hinten verändert wurde, so wirkt auch die Entfaltung der Pars respiratoria bei Cheloniern auf die Form und die Lage der primitiven, inneren Nasenöffnung ein. Die Ausdehnung der Nasenhöhle im vertikalen Durchmesser bei Cheloniern bedingt eine Verschiebung des Nasenhöhlenbodens nach unten; hierdurch wird die bei Amphibien annähernd horizontal stehende Apertura interna in die fast vertikale Stellung übergeführt. In ihren speciellen Formverhältnissen, ferner in ihrer Beziehung zu den Grenzfalten lässt sich eine weitgehende Uebereinstimmung mit den entsprechenden Zuständen bei Urodelen nachweisen. — An die Pars respiratoria schliesst sich bei den untersuchten Schildkröten als kontinuierliche Fortsetzung der Ductus naso-pharyngeus, der als eine röhrenförmige Verlängerung der etwa senkrecht gestellten und nach hinten gerichteten Apertura nasalis interna aufgefasst werden kann. Seine Genese knüpft an Zustände an, die den bei Urodelen bestehenden ähnlich gewesen sein dürften. Die durch die Apertura nasalis interna hin auf das Mundhöhlendach fortgesetzte, seitliche Nasenrinne schliesst sich, von der Umrandung der Apertura interna beginnend und nach hinten fortschreitend, zu einem Kanale ab. Dieser Abschluss erfolgt zunächst durch Weichtheile; erst später betheiligen sich die knöchernen Teile des Mundhöhlendaches durch Fortsatzbildungen an der Umwandlung des Kanales. Bei der Landschildkröte ist der Grad, den die Ausbildung des knöchernen sekundären Gaumens erreicht, nur gering im Vergleich zu den Emyden. — Der Modus, nach welchem sich die Bildung des sekundären Gaumens bei Cheloniern vollzieht, lässt sich als der gleiche erkennen, nach welchem die ersten Anfänge desselben bei den höheren Amphibien auftraten. Ich hatte zu begründen versucht, dass der Gaumenfortsatz der Urodelen und Anuren durch die Ausdehnung der seitlichen Nasenrinne auf das Mundhöhlendach entsteht, und dass diese Differenzirung dadurch bedingt ist, dass das Cavum nasale als Weg für die Athmungsluft in den Dienst der Respiration gestellt wurde. Durch jene Umbildungen im Bereiche der Choanen wird die Passage der Athmungsluft zwischen Nasenhöhle und Kehlkopfeingang erleichtert und gesichert. Unter dem Einfluss der gleichen ursächlichen Momente wird sich m. E. der Abschluss des auf das Mundhöhlendach fortgesetzten Theiles der seitlichen Nasenrinne der höheren Amphibien zu einem Kanal, dem Ductus naso-pharyngeus, vollzogen haben. Da durch diesen Vorgang die Choanen weit nach hinten verschoben und so dem Kehlkopfeingange genähert werden, so liegt seine Bedeutung für die Erleichterung und Sicherung der Passage der

Athmungsluft durch den Rachenraum auf der Hand. Auch in diesen eben besprochenen Verhältnissen scheinen die Chelonier den direkten Anschluss an die Urodelen oder an die Anuren zu gestatten; doch ist es, abgesehen von anderen Verhältnissen des Geruchsorganes selbst, namentlich das verschiedene Verhalten der knöchernen Theile des Mundhöhlendaches zum sekundären Gaumen, das gegen diese Auffassung spricht. Da die seitliche Nasenrinne bereits bei niedrigen Amphibien (*Siren*) auftritt, so liegt der Gedanke nahe, dass unter der gleichen Funktion die schon bei jenen primitiven Formen bestehende Anlage in den verschiedenen Zweigen des Wirbelthierstammes, im Allgemeinen wenigstens, auch in ähnlicher Weise ausgestaltet worden ist.

Die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen widersprechen den vergleichend-anatomisch begründeten Anschauungen nicht.

Mit der Nasenhöhle der untersuchten Schildkröten stehen zwei grössere Drüsen in Verband. Die eine, Gl. *nasalis externa*, mündet am Dache des Einführanges; ihr Körper lagert der Knorpelkapsel von aussen auf und scheint auch zu der Entstehung des Muschelwulstes in ursächlicher Beziehung zu stehen. Sie dürfte wie die homologe Drüse der übrigen Reptilien von den äusseren Nasendrüsen der Amphibien abzuleiten sein.

Eine zweite Drüse, die Gl. *nasalis medialis*, steht durch die Lage ihrer Mündung in Beziehung zum JACOBSON'schen Organ; ihr Körper findet sich in medialer Lagerung, vorwiegend zwischen Knorpelkapsel und Nasenschleimhaut. Wenn ihre Funktion auch eine ähnliche sein wird, wie die der JACOBSON'schen Drüsen der Amphibien, so dürfte sie doch den letzteren, wegen ausgesprochener Differenzen in der Lage der Mündung, nicht komplet homolog sein.

Die Vergleichung der Nasenhöhle von *Testudo* mit der der Emyden führte mich zu der Auffassung, dass das periphere Geruchsorgan der ersteren die primitiveren Verhältnisse bewahrt habe, trotz der Thatsache, dass der scheinbar wichtigste Theil desselben die Pars olfactoria, ferner auch die drüsigen Gebilde bei der Landschildkröte die höhere Ausgestaltung zeigten. Eine Reihe von Merkmalen im Bereiche des Vorderkopfes von *Testudo* sind m. E. mit Sicherheit als primitive aufzufassen, so namentlich die Kürze des N. olfactorius, die sich auf eine geringere Entfaltung des oberen Theiles der Augenhöhlen zurückführen liess; ferner der geringe Grad der Ausbildung, den der sekundäre, knöcherne Gaumen erreicht, endlich die kontinuierliche Verbindung, welche zwischen dem hinteren Theil der knorpeligen Nasenkapsel und dem Septum besteht. Diese Thatsachen, ferner Erwägungen, die sich aus dem Vergleich der Nasenhöhle der untersuchten Formen mit der der Amphibien ergaben, endlich bestimmte Verhältnisse im peripheren Geruchsorgan der wasserlebenden Schildkröten liessen mir die Annahme berechtigt erscheinen, dass *Testudo* hinsichtlich der gesammten Nasenhöhle auf einer primitiveren Stufe stehe als die Emyden. Die geringere Entfaltung des Lumens der Pars olfactoria und die minder scharfe Ausprägung des Muschelwulstes bei den letzteren erklärte ich demnach durch eine Rückbildung, die im Bereiche der Pars olfactoria stattfand. Im entgegen-

gesetzten Sinne müssen sich die Vorgänge an der Pars respiratoria abgespielt haben. Dem unbedeutenden JACOBSON'schen Organ von *Testudo* steht das fast durch die ganze Pars respiratoria entfaltete und in mehrere Abschnitte gegliederte Organ der Emyden gegenüber. Aus dem Verlauf der Olfactoriusäste, die das Organ versorgen, ferner aus entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen folgerte ich, dass das umfängliche Organ der Emyden von einfacheren Zuständen abgeleitet werden müsse, wo es, ähnlich wie bei *Testudo*, auf den vorderen Theil der medialen Wand der Pars respiratoria beschränkt war.

Durch Reduktionsvorgänge im Bereiche der Pars olfactoria und durch die gleichzeitig verlaufende Ausgestaltung der Pars respiratoria, die mit einer Entfaltung des JACOBSON'schen Organes einhergeht, denke ich mir die Nasenhöhle der Emyden (*Emys*, *Chrysemys*) aus einem Zustande hervorgegangen, wie er sich etwa bei *Testudo* erhalten hat.

Die Knorpelkapsel von *Testudo* hängt hinten kontinuierlich mit dem Septum zusammen. Bei den Emyden ist der hintere Theil derselben durch einen engen Spalt vom Septum abgegliedert. Der Vergleich mit Amphibien lässt den Befund bei *Testudo* als den primitiveren erkennen. Welche Momente die Lösung des hinteren Kapselabschnittes vom Septum bedingten, dafür lieferten mir die untersuchten Formen keine Anhaltspunkte. — Der Spalt geht oben von der Oeffnung aus, durch welche der Hauptnasenast der Trigemini in das Cavum nasale eintritt, und setzt sich bis auf den Boden der Kapsel fort. Hier liegt zwischen ihm und der Choanenöffnung ein schmaler, kurzer Knorpelstreifen. Bei Sauriern tritt dieser Streifen gleichfalls auf, ist aber in Folge der Längsausdehnung des Choanenausschnittes der Kapsel stark in die Länge gezogen. Dieser Knorpelstreifen (*Cartilago paraseptalis*, SPURCAT) ist der Vorläufer des JACOBSON'schen Knorpels der Säugethiere. Ich glaube die thatsächliche Begründung für die schon mehrfach von anderer Seite vertretene Meinung geliefert zu haben, dass der JACOBSON'sche Knorpel einen abgesprengten Theil des Bodens der knorpeligen Nasenkapsel darstelle. Die Beweisführung stützt sich auf eine Beobachtung an einem *Halmaturus*-Embryo, bei welchem die *Cartilago paraseptalis* die gleiche Anordnung zum unteren Rande des Septums, zum Choanenausschnitt sowie zu dem hinteren, vom Septum abgegliederten Theile der Knorpelkapsel zeigte, wie bei Sauriern, mit dem einzigen Unterschiede gegen die letzteren, dass der vorderste Theil des Knorpelstreifens zu der bekannten, scheidenartigen Umhüllung für das JACOBSON'sche Organ ausgestaltet war. Es erscheint mir von Wichtigkeit, dass die Lösung der *Cartilago paraseptalis* aus ihrer Verbindung mit der übrigen Kapsel ohne Einfluss des JACOBSON'schen Organes erfolgt, und nur eine Theilerscheinung der Lösung der ganzen hinteren Partie der Nasenkapsel aus dem Verbande mit dem Septum ist. Bei den Säugethiern bemächtigt sich erst das accessorische Sinnesorgan des vorgebildeten Knorpelstreifens und unter Einwirkung dieser neuen Beziehung gestaltet sich sein vorderer Theil weiter aus, während sein hinterer Abschnitt wohl immer der Reduktion anheimfällt.

Inhalts-Uebersicht.

I. Testudo graeca.	
A. Befunde.	Seite
Lumen der Nasenhöhle	389
Schleimhaut der Nasenhöhle	399
Drüsen der Nasenhöhle	401
B. Vergleich mit Amphibien.	
Allgemeines Verhalten der Nasenhöhle.	404
Pars olfactoria von Testudo und die Haupthöhle der Amphibien	405
JACOBSON'sches Organ und Pars respiratoria von Testudo. JACOBSON'sches Organ und seitliche Nasenrinne der Amphibien.	407
Apertura nasalis interna, sekundäre Choane, sekundärer Gammel	410
Nasendrüsen	419
Muschelbildungen	422
II. Emydae (Emys europaea, Chrysemys pieta).	
A. Befund.	
Lumen der Nasenhöhle	426
Schleimhaut der Nasenhöhle	434
Drüsen der Nasenhöhle	437
B. Vergleich mit Testudo	438
Pars olfactoria	439
Pars respiratoria und JACOBSON'sches Organ	441
Beurtheilung der Befunde bei Testudo und Emys	444
C. Knorpelige Nasenkapsel der Emyden.	
Befund	451
Vergleich mit Testudo und Amphibien	456
Cartilago paraseptalis und JACOBSON'scher Knorpel	460
D. Zur Entwicklungsgeschichte der Nasenhöhle der Emyden	465
III. Ergebnisse	480