Die Ohrmuskeln des Krokodiles,

nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des Musculus stapedius und des Stapes.

Von

Privatdocent Dr. G. Killian.

(Aus dem anatomischen Institute Freiburg i. Br.)

Hierzu Tafel XXV.

Bei meinen Untersuchungen über das Gehörorgan der Krokodile fand ich drei Muskeln, von denen zwei die Hebung und Senkung der Ohrklappe, einer die Spannung des Trommelfelles besorgt. Eine Umschau in der Litteratur führte zu folgenden Ergebnissen.

A. Ohrklappenmuskulatur.

Blainville beschreibt in seinen Principes d' anatomie compar. 1822, pg. 542 die Ohrklappen, wie folgt: „Cet opercule ne contient pas de pièce osseuse dans son épaisseur; c'est un prolongement du derme dans lequel il m' a semblé apercevoir des fibres musculaires qui de son bord adhérent à l' os se portent au bord libre“ [1]).

Stannius bemerkt (Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, p. 203) in dieser Hinsicht: „Eine das Trommelfell bedeckende muskulöse doppelte Klappe erscheint als erste Andeutung eines äußeren Ohres“, und in seiner Zootomie (II. Buch,

1) Der gesperrte Druck in diesen und den folgenden Citaten findet sich nicht in den Originalen.

pg. 104) sagt er: „In den hinteren Teil der oberen Hautfalte“ (d. h. der eigentlichen Ohrklappe) „tritt ein vom Os mastoideum ausgehender Muskel“. Zur Erklärung sei hinzugefügt, daß STANNIUS unter dem Os mastoid. einen Knochen versteht, der bei den Schildkröten dem Occipitale laterale nach außen angeschlossen, bei den Krokodilen dagegen mit demselben verschmolzen ist (vergl. Zootomie, pg. 56, II).

Bei HUXLEY (Handbuch d. Anat. d. Wirbeltiere, deutsch von RATZEL, 1873) heißt es nur (pg. 211): „Das Paukenfell liegt offen, aber eine Hautklappe (Ohrenlid) befindet sich über ihm und kann über es herabgezogen werden.“

HASSE (Anatomische Studien, Leipzig 1872, pg. 681) beschreibt eine obere und eine untere Ohrenklappe und bemerkt bezüglich der ersteren: „Den Muskel, der diese Falte erheben soll, habe ich nicht genauer untersucht.“

B. Der Spanner des Trommelfelles.

Über diesen Muskel ist die Litteratur etwas umfangreicher, wenn man alle Angaben, welche über einen Paukenhöhlenmuskel des Krokodiles gemacht worden sind, berücksichtigt.

Der erste, welcher die Existenz eines solchen behauptete, war CUVIER (Recherches sur les ossemens fossiles, 2. Auflage 1824)[1]: „De la paroi postérieure de la caisse part un filet musculaire qui s'attache au manche de l'os (i. e. die Columella) vers le tiers de sa longueur, et un redoublement de la tunique interne du tympan forme un ligament triangulaire qui s' étend jusqu' au même point, et contribue ainsi à fixer ce manche à sa partie recourbée et tympanique.“

STANNIUS (Zootomie, II, pg. 164, Berlin 1854) citiert diese Stelle, ohne etwas hinzuzufügen, nur läßt er den Muskel sich an der Mitte der Columella befestigen.

Eine wesentlich verschiedene Beschreibung liefert PETERS (Über die Gehörknöchelchen und den MECKEL'schen Knorpel bei den Krokodilen. Monatsber. d. Königl. Pr. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, aus d. J. 1868, pg. 592): „Der breiteste Teil dieser Knorpelplatte“ (von HUXLEY später Extrastapediale genannt = morphologisch gleichbedeutend mit der „dreieckigen Falte“ von

1) Die erste enthält nichts davon. In der 4. steht der Passus 9. Band, pg. 177.

Cuvier) „ist senkrecht gegen das Trommelfell gerichtet und bildet an dem vorderen Ende seines konvexen äußeren Randes eine kleine Platte, welche in der Mitte des Trommelfelles liegt, dieses hier, wie man auch bei ausgewachsenen Tieren sieht, ein wenig hervordrängt und einer von dem hinteren Rande der Tommmelhöhle kommenden, fadenförmigen Muskelsehne zum Ansatze dient.“ Von Cuvier's Angaben ist nirgends die Rede.

Im Jahre 1869 erwähnt Huxley (On the Representatives of the Malleus and the Incus of the Mammalia in the other Vertebrata. Proceedings of the Zoological Society of London, pg. 391) eines neuen Muskels, von dem er auch eine klare Abbildung giebt (Fig. 1), mit folgenden Worten: „Muscular fibres, which represent the stapedius muscle (*Stp*), proceed from this cartilaginous margin“ (sc. of the tympanum [1]), or the corresponding bones, to the margin and outer face of the cartilage called „malleus“ by Prof. Peters, but which I schall term the „suprastapedial“ cartilage (*S. St*)“. Des besseren Verständnisses wegen gebe ich die Huxley'sche Figur wieder (Fig. 1). Eine fadenförmige Muskelsehne, welche nach Peters von dem hinteren Trommelhöhlenrande kommen sollte, erklärt Huxley ausdrücklich, nicht gesehen zu haben.

Die Huxley'sche Darstellung blieb nicht ohne Erwiderung von seiten Peters'. Dieser erklärte den Musc. stapedius Huxl. für einen neuen, von seinem „Muscul. malleus“ ganz verschiedenen. (Über den Ductus pneumaticus des Unterkiefers bei den Krokodilen. Monatsb. d. Kgl. Pr. Akad. d. Wissensch. aus d. J. 1870, pg. 18).

In den „Anatomischen Studien“ von Hasse (Das Gehörorgan der Krokodile, pg. 679) finde ich folgende hierhergehörige Bemerkung: „Ob diese Falten“ (er meint die an der Innenseite des Trommelfells gelegenen, welche nach Resorption der in Figur 1 abgebildeten Knorpel übrig bleiben) „irgend welche Muskelfasern einschließen, vermag ich nicht zu sagen. Cuvier hat solche in der hinteren Falte entspringend angenommen. Ich habe einigen Grund, daran zu zweifeln.“

1) Diese Bezeichnung rührt von Peters her. Huxley versteht darunter „eine rückwärtige Verlängerung des Knorpels der periotischen Region“, die er „Parotic Process“ nennt. Beim erwachsenen Tier soll sie in einen schlanken, eigentümlich gekrümmten Fortsatz des Prooticum und zum Teil in einen Fortsatz des Exoccipitale verwandelt sein.

Retzius giebt in seinem Prachtwerke: Das Gehörorgan der Wirbeltiere, II. Band, nur eine kurze Beschreibung des Mittelrohres eines Alligator mississip. Gray von $1^1/_2$—2 Fuß Länge und sagt dabei (pg. 122): „Die Columella läuft sonst frei durch die Paukenhöhle. Ich konnte keinen an ihr sich anheftenden Muskel finden."

Die Abhandlungen von van Beneden (Recherches sur l'oreille moyenne des Crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx, Archives de Biologie, Vol. III, 1882) und Parker (On the Structure and Development of the Skull in the Crocodilia, Transact. of the Zoological Society, Vol. XI, Part IX, 1883) schweigen ganz über den vorliegenden Gegenstand.

Der einzige, welcher sich darüber äußert, ist Hans Gadow (On the modifications of the first and second visceral arches with especial reference to the homologies of the auditory ossicles. Philos. Transact. of the Royal Society of London, Vol. 179, 1888, pg. 451): „To the anterior or most lateral (Huxley's extrastapedial), not to the „suprastapedial" process, is attached the tendon of a tiny muscle, which arises from the anterior (?) cartilaginous brim of the tympanic cavity; it is a m. tensor tympani" (pg. 463). Diese Beschreibung stimmt weder mit der von Peters überein noch mit der von Huxley.

Bei solchem Stand unserer Kenntnisse über die Ohrmuskeln des Krokodiles muß man die Existenz derselben für höchst fraglich halten. Eine genauere Prüfung der Sache erschien mir daher wünschenswert.

Das Material, welches mir Prof. Dr. Wiedersheim gütigst zur Verfügung gestellt hatte, bestand aus zwei Exemplaren von Crocod. niloticus (38 cm lang, Kopf 7 cm), einem Alligator mississipens. (Kopflänge 10,5 cm) und einigen Embryonen von Croc. biporcatus. Bei der makroskopischen Untersuchung konnte ich mich zwar von der Existenz dreier Muskeln im Bereiche des Gehörorganes überzeugen, gelangte jedoch bei der Kleinheit der Verhältnisse zu keiner völligen Klarheit über Ursprünge, Ansätze, Innervation, Funktion. Erst als ich durch die liebenswürdige Vermittelung des Herrn Dr. Bolau, Direktor des Zoologischen Gartens in Hamburg, von Herrn C. Hagenbeck einen gerade verendeten Crocod. acutus von 145 cm Länge (Kopf 25,5 cm) erhalten hatte, war es mir leicht, ein definitives Urteil zu gewinnen.

Die Ohrenklappe des Krokodiles setzt sich am ganzen Außenrande des Squamosum von unten her an. Während dieser Knochen fast das ganze, zur Horizontalebene stark geneigte Trommelfell überdacht, breitet sich die Klappe hinten, unten und vorn weit über die Grenzen der Membran aus und ist der Unterlage so exakt angepaßt, daß sie bequem einen hermetischen Verschluß herstellen kann. Die Muskeln, welche diesen Verschluß zeitweise aufheben oder wieder herstellen, liegen beide im Bereiche des Squamosum. Man gelangt am besten zu ihnen, wenn man den mittleren Abschnitt desselben mit dem Meisel wegnimmt. Nach Entfernung einer Schicht lockeren Gewebes bietet sich dann ein Anblick, wie ihn Figur 2 gewährt.

Der Ansatzlinie der Ohrklappe (*I. v. au.*) zunächst sieht man einen kurzen, dicken Muskelbauch, dessen Fasern von hinten innen divergent nach vorn außen verlaufen. Die Konvexität desselben schmiegt sich dem Schuppenbein eng an und paßt genau in die Höhlung, welche dieser Knochen bildet, indem er sich hinter dem Trommelfell nach abwärts biegt und zum Teil mit dem Qnadratum die hintere Wand des äußeren Gehörorganes bildet. Der 13 mm lange Ansatz des Muskels liegt etwas nach innen von der Insertionslinie der Valvula auric. (*I. v. au.*) und erstreckt sich nur auf deren hinteren Teil. Dringt man bis zu seinem Ursprunge vor, indem man ihn vom Squamosum abzieht, so sieht man, wie er sich rasch vergnügt und an dem Perioste des letzterem, dicht bei der erwähnten Nahtverbindung mit dem Quadratum, entspringt. Er ist ein Keil von „Komma"-förmiger Krümmung, wie man sich leicht überzeugt, wenn man ihn bei emporgezogener Ohrklappe von unten freipräpariert. Eine durch ihn gelegte Ebene würde von vorn oben innen nach hinten unten außen verlaufen. Sonach haben alle Faserbündel einen bogenförmigen nach außen (und etwas nach vorn) konkaven Verlauf. Die vorderen sind die längsten; sie messen circa 11 mm.

Was wird nun eine Kontraktion des Muskels zur Folge haben, eine Hebung oder eine Senkung der Klappe? Beide Bewegungen müssen um eine durch den Rand des Schuppenbeines verlaufende Achse stattfinden. Unser Muskel hat seinen Angriffspunkt an der derbfaserigen Stützmembran der Klappe, und zwar etwas nach innen von der Achse (Fig. 2), dabei wirkt er von unten. Er wird also bei seiner Verkürzung den nach innen von der Drehachse gelegenen schmalen Klappenstreifen nach unten, die ganze nach außen gelegene Valvula auricularis aber nach dem Hebelgesetz

nach oben bewegen, das heißt, er ist ein Heber, ein Levator auriculae. Über den Grad der Hebung kann ich natürlich nichts aussagen; doch glaube ich kaum, daß dieselbe bei der Dicke und Steifheit der Ohrklappe mehr als 2—3 mm beträgt.

Der zweite Muskel, welcher auf die oben angegebene Weise freigelegt wird, liegt nach innen von dem Levator und etwas höher als dieser (Fig. 2 *D. au*). Er ist dünn, membranartig und endet in ein Sehnenblatt, welches der Unterfläche des Squamosum d. i. dem Dache des äußeren Gehörganges entlang zieht und sich direkt in die Stützmembran der Ohrklappe fortsetzt. Zum Ursprung dient ihm nicht das Squamosum, wie es auf den ersten Blick den Anschein hat, sondern ein Fortsatz des Occipitale laterale (vermutlich der Parotic Process von Huxley), der sich hinten oben dicht an das Squamosum anschmiegt (Fig. 2 *Pr. exo.*). Um diese Situation recht zu verstehen, muß man sich die Verhältnisse am mazerierten Schädel ansehen. Die Breite des Muskels beträgt an seinem Ursprung 4 mm, an seinem Übergang in das Sehnenblatt (*T. d. au.*) 6 mm; er zeigt also eine mäßige Divergenz seiner Faserbündel. Dabei ist er, am inneren Rande gemessen, 4,5, am äußeren 6,5 mm lang. Aus Fig. 2 ersieht man, daß er nicht in einer Horizontalebene liegt, sondern sich nach außen abdacht. Mit der Ohrklappe bildet sein Sehnenblatt einen stumpfen (nach unten offenen Winkel. Es ist daher klar, daß er bei seiner Kontraktion die erhobene Klappe herabzieht und einen energischeren Schluß der schon gesenkten bewirkt. Er zieht vorzugsweise an ihrer vorderen Hälfte. Da aber seine Sehnenmembran sich auch hinten, unter dem Levator weg, auf die Klappenunterfläche ausdehnt, so dient eigentlich diese ganze Fläche dem Muskel zum Angriff. Gemäß seiner Funktion soll er Depressor auriculae genannt werden.

Vergleicht man meine Befunde mit denen von Stannius, so bleibt zweifelhaft, welchen der beiden Muskeln dieser Autor gesehen haben kann; der Levator liegt zwar im hinteren Teil der Ohrklappe, ist aber weit entfernt vom äußeren Abschnitte des Occipit. laterale, der Depressor dagegen entspringt an dem letzteren, liegt aber nicht in der Ohrklappe.

Nach Durchtrennung des Musc. depressor findet man sofort einen dritten Muskel (Fig. 2 *St. p. a.*). Um ihn bequem studieren zu können, wählt man besser einen anderen Präparationsmodus. Denn da er am Dache der Paukenhöhle liegt, nur von Weichteilen bedeckt, so ist er von innen her nach Entfernung des Labyrinthes

und sämtlicher Knochen und Weichgebilde bis zur Membrana tympani und dem Canalis ossis quadrati sehr leicht freizulegen. Man hat nur die Paukenhöhlenschleimhaut, den Ramus recurrens trigemini ad facialem, den Nervus facialis, die Arteria temporalis und dicke Vena jugularis externa zu entfernen und hinten den obengenannten Kanal aufzumeiseln. Ich habe in Figur 3 versucht, die etwas komplizierten Verhältnisse, welche man nach dieser Präparation vorfindet, bei Anwendung einer mäßigen Vergrößerung bildlich darzustellen. Bei der Aufnahme der Figur war dem Trommelfell eine vertikale Lage gegeben worden; in Wirklichkeit ist es ja zur Horizontalebene stark geneigt, was ich bei meinen folgenden Angaben über Richtungen zu berücksichtigen bitte.

Nach hinten oben vom Trommelfell sehen wir einen Muskel, der aus drei Portionen besteht. Die vorderste entspringt am Squamosum, ist 3 mm breit, $5^1/_2$ mm lang und verläuft von innen oben transversal nach unten außen (*St. p. a.*) Die mittlere kommt von demselben Processus exoccipitalis, der auch dem Depressor zum Ursprung dient (*Pr. e. o.*), und hat einen ähnlichen Faserverlauf wie die vorige, nur schlägt sie anstatt der transversalen eine schräge Richtung von hinten innen nach vorn außen ein, dabei schiebt sie sich teilweise über der Portio anterior her (Fig. 3 *St. p. m.*). Ihre Länge beträgt ebenso wie ihre Breite ungefähr $3^1/_2$ mm. Die hinterste und unterste Portion (*St. p. i.*) ist die schmälste, $1^1/_2$—2 mm breit, bei einer Länge von $5^1/_2$ mm, und nähert sich am meisten einer horizontalen Richtung. Sie liegt zum Teil im Canalis ossis quadrati (vergl. Fig. 7) und entspringt von dessen hinterer Wand, welche vom Occipitale laterale gebildet wird. Über den im Kanale enthaltenen Gefäßen und Nerven zieht sie im Bogen weg und wendet sich nach vorn außen, um sich an die Portio media anzuschließen.

Alle drei Bäuche setzen sich nebeneinander an den beweglichen Limbus des Trommelfelles, entsprechend dem hinteren oberen Quadranten dieser Membran, an. Gerade hier ist der Limbus zwischen zwei kleinen Fortsätzen des Quadratum ausgespannt. während er sonst überall dem Knochen dicht aufliegt. Er besteht bei anderen Krokodilarten meist aus derbem Bindegewebe; bei dem Croc. acut. dagegen hat er in seinem mittleren Abschnitt Knorpelkonsistenz. Die Breite der Insertion des dreigliedrigen Muskels beträgt $6^1/_2$ mm, während die seines Ursprungs 11 mm mißt. Vordere und mittlere Portion liegen mit dem Trommelfell in einer Ebene, die untere weicht etwas nach innen von derselben ab.

Der Muskel gelangt in Beziehungen zur Columella durch die Vermittelung zweier Schleimhautfalten. Die eine entspringt an der Stelle, wo der innere knöcherne Columellaabschnitt (Mediostapediale nach PARKER) in den äußeren knorpeligen übergeht (*Col. c.*), spannt sich brückenförmig zum Trommelfelllimbus (*L. m. t.*) hinüber und setzt sich vis à vis der Portio anterior an diesem an; sie soll Suprastapedialfalte (*S. st.*) genannt werden. Die andere ist größer, dreieckig, geht von dem ganzen knorpeligen Columellaschaft (*Col. c.*) aus, verbindet sich mit dem Trommelfell, auf dem sie senkrecht steht (*E. st.*), und endet hinten, allmählich schmäler werdend und sich bogenförmig nach unten umbiegend (*I. st.*) ebenfalls am Limbus gegenüber dem Ansatze der Portio inferior und dem Kopfe der Cartilago stylohyoidea, nach HUXLEY's Bezeichnung (*St. hy.*), dem Ceratohyale von PARKER. Diese zweite Falte soll Plica extrastapedialis (*E. st.*), ihr hinteres Ende Plica infrastapedialis (*I. st.*) heißen.

Bei Embryonen und jungen Tieren findet man an Stelle der Falten analog geformte Knorpel. Die Beziehung zwischen beiden ist klar; wenn die mit Paukenhöhlenschleimhaut überzogenen Knorpel resorbiert sind[1]), bleiben die Plicae zurück. Es hat dies bisher niemand direkt betont, vielmehr behaupteten die einen, wie CUVIER, HASSE, nur Falten, die anderen, wie HUXLEY, RETZIUS, nur Knorpel gesehen zu haben. Meine Bezeichnungen sind entsprechend denen für die bezüglichen Gehörknorpelchen gewählt, wobei ich bemerken muß, daß die Namen Supra- und Extrastapediale von HUXLEY, Infrastapediale von PARKER herstammen.

Was nun die Funktion des soeben beschriebenen Muskels angeht, so ergiebt sich aus seinem Verhältnis zum Trommelfell klar, daß er zur Regelung der Spannungszustände desselben bestimmt ist. Faßt man seine einzelnen Portionen mit der Pincette und zieht daran, so bewegt sich der Limbus des Paukenfelles, und dieses selbst wird in der Zugrichtung gespannt. Jeder der drei Bäuche, ja sogar jede einzelne Fasergruppe hat ihre eigene Spannungsrichtung. Da ihr Angriffsgebiet auf einen ganzen Quadranten sich ausdehnt, so können sie bei gemeinsamer Aktion dem

---

1) Der vordere Rand der Cartilago extrastapedialis wird nicht resorbiert, sondern bleibt zeitlebens als knorpeliger (äußerer) Columellaabschnitt (*Col. c.* Fig. 3) bei allen Krokodilen bestehen.

ganzen Trommelfell einen bedeutenden Spannungsgrad verleihen. Eine isolierte oder kombinierte Kontraktion der drei Bäuche ist deswegen wahrscheinlich, weil sich sonst der Muskel nicht in drei Portionen differenziert hätte. Ein ähnlicher, direkt am Trommelfell angreifender und so mächtig entwickelter Muskelapparat ist meines Wissers bei keinem Vertebraten bekannt. Die verhältnismäßig großen Dimensionen der Membran beim Krokodil machen ihn offenbar nötig. Die vorzügliche Hörfähigkeit dieses Tieres mag nicht zum geringsten Teil auf der vorliegenden Einrichtung beruhen.

Nicht unwichtig für die Wirkung des Muskels ist die Nachbarschaft, welche zwischen seiner Portio anterior und der Suprastapedialfalte, sowie zwischen seiner Portio inferior und der Infrastapedialfalte besteht. Denn es ist klar, daß die Kontraktion der erwähnten Portionen indirekt die bezüglichen Falten spannen muß. Dadurch wird in dritter Linie von der Plica suprastapedialis ein Zug auf die Columella, von der vereinigten Plica infra- und extrastapedialis ein ebensolcher auf die Columella sowohl als auf das Trommelfell (mit dem die Falte verwachsen ist) ausgeübt. Für die Columella resultiert aus dem Zuge beider Falten, nach dem Parallelogramm der Kräfte, eine Bewegung nach hinten, oben und innen. Da sie in dieser Richtung mit der Ebene des Trommelfelles einen spitzen Winkel bildet, so muß dasselbe bei der angegebenen Bewegung durch das äußere Columella-Ende nach außen vorgebuchtet werden, respektive eine Vermehrung seiner im Ruhezustande schon vorhandenen Vorbuchtung erfahren. Zuguterletzt wird dadurch wieder seine Spannung erhöht werden, ähnlich wie bei einem rings befestigten Zelttuche, wenn man unter dessen Mitte eine genügend lange Stange aufstellt.

Vergleicht man meinen Paukenhöhlenmuskel mit dem von Huxley zwar sehr karg beschriebenen, aber durch seine Illustration genügend charakterisierten Musculus stapedius, so erkennt man unschwer die Identität beider. Ein Unterschied besteht nur insofern, als bei seinem jungen Crocodilus biporcatus anstatt der von mir oben beschriebenen Falten die erwähnten Gehörknorpel noch vollständig vorhanden waren und den Fasern seines Muskels fast ausschließlich zum Ansatz dienten. Das letztere kann ich durch meine mikroskopischen Befunde bei Embryonen bestätigen. Um dasselbe makroskopisch festzustellen, fehlte mir ein analog beschaffenes Präparat. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß

nach Rückbildung der Gehörknorpel die Insertion des Huxley-schen Muskels auf den Limbus des Trommelfells übergeht.

Solange die Stapedialknorpel noch vorhanden sind, zieht der Muskel an diesen und spannt durch deren Vermittelung, also indirekt, das Trommelfell. Ihre Angriffsfläche an der Membran ist dann eine größere. Für diese selbst sind die Knorpel nur ein übergroßer Ballast, welcher wahrscheinlich als zu starker Dämpfer wirkt und dem Trommelfell eine solche Schwerfälligkeit giebt, daß es für leise Geräusche und Töne nicht genügend mitschwingt. So kann die Abwesenheit der Knorpel für das Hören nur von Vorteil sein. Ursprünglich außerhalb der Membran gelegen (so beim Embryo), werden sie gleichsam dem Vergrößerungsbedürfnis derselben geopfert. Denn sobald sich zwischen Supra- und Infrastapediale noch ein Stückchen Trommelfell formiert hat, befinden sie sich ganz im Bereiche des letzteren. Damit ist dann genügender Grund für ihre Beseitigung gegeben.

Den Namen „Musc. stapedius" hat Huxley auf Grund seiner Anschauung über die Homologie der Gehörknöchelchen gewählt; er glaubte, daß sein Muskel und der Steigbügelmuskel der Säuger an homologen Skelettstücken inserierten. Auch ohne die Huxley'schen Gründe zu kennen, hätte ich vom morphologischen Standpunkt aus die Bezeichnung dieses Autors für die richtige gehalten, schon allein in Rücksicht auf die Entwickelungsgeschichte und Innervation des Muskels, worauf ich noch näher eingehen werde. Physiologisch müßte man ihn Tensor tympani nennen. Dieser Name würde jedoch die Vorstellung einer Homologie mit dem gleichnamigen Muskel der Säuger erwecken und wäre daher ungeeignet.

Weitere Muskeln konnte ich im Bereiche der Paukenhöhle weder bei Crocodilus acutus, noch nilotic. oder Alligator mississ. trotz genauer Untersuchung finden, namentlich vermißte ich gänzlich jene dünne Muskelsehne, welche sich, wie Cuvier, Stannius, Peters annahmen, von hinten, oder nach Gadow von vorn(?) an den Schaft der Columella oder ihre Anhangsknorpel, bezüglich Falten ansetzen soll, was auch Huxley (entgegen Peters) und Retzius betont haben. Den direkten Beweis für die Nichtexistenz weiterer Muskeln bin ich an den Schnittserien meiner Embryonen von Crocodil. biporcatus zu führen imstande. Diese Thatsache zu verallgemeinern auf die ganze Klasse der Krokodile und Alligatoren, trage ich unter den obwaltenden Umständen kein Bedenken.

Was die Autoren zu ihren positiven Angaben veranlaßt haben kann, ist mir unklar; vielleicht gaben die komplizierten Insertionsverhältnisse der Columella am Trommelfell zu Täuschungen Veranlassung. Ich glaube nicht, daß einer von ihnen den HUXLEYschen Muskel vor sich gehabt hat. Diesem Autor allein bleibt das Verdienst, den Paukenhöhlenmuskel der Krokodile entdeckt zu haben.

Entwickelungsgeschichtlich hat sich mir bezüglich der drei beschriebenen Ohrmuskeln Folgendes ergeben. Bei Embryonen von 45,25 mm Länge (Kopf 11,7 mm) sind nur zwei Muskeln vorhanden, ein äußerer mit vertikalem (Levator) und ein innerer mit sagittalem Faserverlauf (Depressor + Stapedius). Der innere, den wir kurz Stapedius foetalis nennen wollen (Fig. 4, *M. st. f.*) hat noch keinen bestimmt ausgebildeten Ursprung und Ansatz. Er tritt hinten mit seinem oberen Rande nahe an die erste Anlage des Squamosum (*Squ.*), sowie an die knorpelige Gehörkapsel in der Gegend des äußeren Bogenganges heran; weiter unten schiebt sich zwischen ihn und diese Kapsel die Vena jugularis externa (*V. j. e.*), an deren Innenseite noch die Nervenschlinge verläuft, welche die Ganglien des Glossopharyngeus, Vagus und Sympathicus mit dem des Trigeminus verbindet und unterwegs mit dem Facialis in Verbindung steht (Ramus communicans glossopharyngei cum nerv. facial. + Ramus recurrens trigemini ad facialem nach FISCHER's Bezeichnung), was ich auf Figur 7 nachzusehen bitte. Auf Figur 4, welche einen etwas hinter der Fenestra ovalis angelegten Schnitt der Querschnittserie darstellt, sehen wir den Nervus facialis unter dem Musculus stapedius foetalis verlaufen, weiter vorn befindet er sich nach innen von diesem Muskel. Der letztere liegt nach innen von dem Levator auriculae (*M. lv.*) und ist von der Epidermis der Ohrklappenanlage (*V. au.*) eine ganze Strecke weit entfernt. In diesem Gebiete wächst später das Squamosum in die Ohrklappe, überdeckt so den Stapedius und macht aus einem äußeren einen im Inneren des Schädels gelegenen Muskel.

Etwas anders liegen die topographischen Verhältnisse vorn in der Ansatzregion des Stapedius foetalis. Wir finden diesen Muskel hier in dem Winkel zwischen Supra- und Infrastapediale, seine Fasern auf beide gerichtet und ihnen ziemlich nahe kommend (vergl. Fig. 5, aus einer Sagittalschnittserie). Querschnitte durch den Kopf zeigen ihn vorn dicht unter der äußeren Epithelldecke (denn der Rand der Ohrklappe liegt hier höher), ferner

unterhalb des Processus oticus des Quadratum, nach außen von der Vena jugularis externa, Ansa V. ad IX. + X., Nervus facialis, gegenüber der Fenestra ovalis, mit deren oberem Rande der seine in gleichem Niveau sich befindet. Die Paukenhöhle dehnt sich erst später zwischen ihm und der Gehörkapsel aus; dann wird die Gegend, in welcher wir auf Figur 5 die Schnittfläche des Muskels sehen, ein Teil der äußeren Wand dieser Höhle, und der Muskel bildet sich hier zurück.

Den Musculus levator auriculae sehen wir hinter dieser Gegend gelegen, er entspricht ungefähr dem hinteren Rande der Fenestra ovalis. An Querschnitten durch den Kopf des Embryo werden seine Faserbündel längs getroffen. Seine obere Hälfte liegt der Ohrklappenanlage bis zu deren Rande gegenüber (Fig. 4), seine untere dicht unter der Haut hinter der Trommelfellgegend. Er ist nur ein schmaler, unten spitz (in der Richtung nach dem hinteren Ende der Mandibula zu) auslaufender Muskel. Er liegt selbstverständlich nach außen vom Nervus facialis. Zwei Schnitte in der Querschnittserie hinter ihm trifft man auf den Depressor maxillae inferioris, dessen Abstand von dem äußeren Epithel um die Dicke einige Faserzüge größer ist als die des Levator.

Bei einem Embryo von Crocod. biporc. von 58 mm Gesamt- und 13 mm Kopflänge fand ich die topographischen Verhältnisse für beide Ohrmuskelchen im allgemeinen wie bei dem vorigen, nur hatte der Stapedius foet. nunmehr seine Insertion deutlich ausgebildet. Er war nach vorn gewachsen, so daß er dicht an der hinteren oberen Seite des Infrastapediale und an der hinteren sowie auch äußeren des Suprastapediale endete. Das letztere sah man auf Querschnitten gut; dieselben zeigten das vordere Ende des Muskels zwischen Suprastapediale und Hautepithel eingeschoben. Er füllte nun den Raum von der Mitte des Supra- bis zum Infrastapediale ganz aus. Im vordersten Winkel dieses Raumes hatte sich nach vorn von den Muskelfaserenden etwas derbfaseriges Gewebe gebildet. Außen dicht auf dem Stapedius lag der Levator, dessen Abstand von dem Vorderrande des Depressor maxillae inferioris ein bedeutender geworden war.

Größere Veränderungen konnte ich in einer Querschnittserie eines Embryo von 10 cm Länge (Kopf 25 mm) nachweisen. Die Ohrklappe ist weiter über das Trommelfellgebiet nach abwärts gewachsen; aber es hat sich auch die zwischen diesen beiden gelegene Bucht, die Anlage des äußeren Gehörganges, nach oben beträchtlich vertieft, indem sie sich zwischen Levator auriculae

und Stapedius foetalis und tief noch in den letzteren selbst hineinschob (vergl. Fig. 6). Dadurch ist der Levator ganz in die Ohrklappe geraten und liegt hier unter und nach innen von dem Rande des in die Klappe hineingewachsenen Squamosum (Fig. 6 *M. lv.*). Vom Stapedius foetalis selbst ist eine kleinere äußere Portion in das Bereich der Valvula auric. gelangt und stellt nunmehr den Musc. depressor auriculae vor. Der nach innen gelegene Rest des Stapedius foetalis hat sich etwas abgesondert von dem Depressor und wird zum eigentlichen Stapedius des fertig entwickelten Tieres. Der obere Teil des Stapedius foetalis (*M. st. p. m.* + *a.*) bleibt auch hinter der Gegend, welche Fig. 6 darstellt, im Bereiche des Squamosum und repräsentiert die Portio anterior und media des definitiven Muskels, der untere Teil *M. st. p. i.*) reicht viel weiter nach hinten, dem äußeren Bogengange der Ohrkapsel folgend, an deren Perichondrium er entspringt. Wir erkennen in ihm die Portio inferior des definitiven Stapedius.

Verfolgen wir den Depressor nach vorn, so sehen wir ihn in der Ohrklappe sich verlieren, während der Stapedius an dem Supra- und Infrastapediale inseriert. Doch reicht er in dem Winkel zwischen beiden nicht mehr bis ganz zum Scheitel, sondern hat sich hier offenbar rückgebildet, während sich das bereits erwähnte, früher nach vorn von ihm gelegene fibröse Gewebe nach innen an ihm vorbei und nach hinten ausgedehnt hat. So sehen wir bereits diese Gegend zu ihrer späteren Umbildung zu einem hinteren oberen Quadranten des Trommelfelles sich vorbereiten. Die Muskelfasern schwinden so weit, daß der Stapedius nur noch die Enden des Supra- und Infrastapediale und den zwischen beiden gelegenen Trommelfelllimbus erreicht, was schon bei wenig älteren Embryonen der Fall ist. Dies Verhältnis kann noch lange im postembryonalen Leben fortbestehen, wie wir aus Huxley's Beschreibung ersehen haben. Nach Resorption der erwähnten Knorpel entsteht dann der Zustand, den ich oben beim erwachsenen Krokodil ausführlich beschrieb, wo der Stapedius nur noch am Rande der Membrana tympani wirkt. Diese Verlegung der Stapediusinsertion von den Enden der Columella auf den Limbus des Trommelfelles ist eine interessante Thatsache, noch mehr aber die Abstammung eines Muskels des äußeren Ohres, des Depressor, zugleich mit einem des mittleren Ohres von einem gemeinsamen älteren, nur im Dienste der Gehörknorpelkette stehenden Muskel, dem Stapedius foetalis.

Wir haben noch die wichtige Frage nach der Innervation der

beschriebenen Muskulatur zu erörtern. Ich habe dieselbe genau studiert und sowohl bei den Embryonen von Croc. biporc. als auch bei dem erwachsenen Exemplar von Crocodilus acutus die Versorgung des Stapedius foetalis, bezüglich Stapedius + Depressor auriculae, und des Levator durch den Ramus hyoideus des Nervus facialis in überzeugender Weise klargelegt. Die Schnittserien der Embryonen gestatteten mir, von diesem Nerven aus einen besonderen Ast zu dem Stapedius foetalis und einen solchen zu dem Levator zu verfolgen. Bei dem Embryo von 10 cm konnte ich von dem Aste für den Stapedius foetalis einen kleinen zu dem Musc. depressor abgehen sehen.

Eine sehr willkommene Bestätigung für die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung lieferte mir die Präparation des Facialis bei dem oben erwähnten Crocod. acut., denn ich konnte die fraglichen Muskelästchen, da sie nicht so sehr dünn sind, auffinden und bequem zu den bezüglichen Muskelchen verfolgen. Es waren drei Rami musculares nachweisbar. Der vorderste und längste versorgte die Portio media und anterior des Stapedius und mit einem feinen Endästchen den Depressor (vergl. Fig. 7 *R. m. a.* und *R. dp.*). Dasselbe schlug sich um die Portio anterior herum nach oben. Der zweite gelangte zur Portio inferior stapedii (Fig. 7 *R. i.*), der dritte schlüpfte unter dieser durch und zog dicht am Squamosum direkt nach außen zu dem an der hinteren Gehörgangswand gelegenen Levator auriculae (vergl. Fig. 2 *R. VII* und Fig. 7 *VII R. l. v.*). Daß der Depressor von einem Nerven des Stapedius versorgt wird, ist eine Folge der ursprünglichen Zusammengehörigkeit beider.

Wie steht es nun mit der morphologischen Bedeutung der beschriebenen Ohrmuskeln?

Bei der Erörterung dieser Frage ist es nötig, von den embryonalen Verhältnissen auszugehen, und zwar einem Stadium, in welchem noch keine Abspaltung des Depressor auriculae von dem Stapedius foetalis stattgefunden hat, ein Vorgang, welcher den Crocodiliern eigentümlich ist. Daß ihr Stapedius foetalis nun dem Musculus stapedius der anderen Vertebraten, nämlich der Lacertilierembryonen, der Vögel und der Säuger durchaus homolog ist, ergiebt sich aus einer Reihe von Gründen:

1) Er wird vom Nervus facialis versorgt.

2) Er tritt von hinten her an den distalen Teil der Columella, beziehentlich des Steigbügels (vergl. unten).

3) Er verhält sich im übrigen wie der Stapedius der genann-

ten in dem entsprechenden Stadium der allgemeinen Entwickelung, d. h. zu der Zeit, wo der Schädel noch rein knorpelig ist.

Dieses Stadium eignet sich deswegen vorzüglich zum Vergleich, weil wir noch einfache Verhältnisse vor uns haben, welche nicht durch die sehr verschiedene Gestaltung der Knochen der Ohrregion bei den fraglichen Wirbeltieren kompliziert sind.

Nach meinen speziell auf diesen Punkt gerichteten Studien ergeben sich dabei für alle folgende Übereinstimmungen:

a) Der Ursprung des Stapedius liegt stets im Bereiche der knorpeligen Gehörkapsel, und zwar ungefähr in der Region des äußeren Bogenganges.

b) Der Stapedius verläuft nach vorn, im allgemeinen in sagittaler Richtung,

c) liegt dabei dicht nach außen von der embryonalen Vena jugularis externa, einem Gefäße, das sich von den Selachierembryonen an bis zum Menschen (vergl. die bezügl. Tafeln von His, Anatomie menschlicher Embryonen) im ganzen Wirbeltierreiche findet.

d) Er inseriert an einer homologen Stelle der Columella. Nur die Ansatzstellen an Columella und Stapes sind nicht direkt homolog, was wir sogleich näher begründen werden.

Auch bezüglich der Lage zum Nervus facialis (d. h. dessen Ramus hyoideus) bestehen Differenzen. Dieser Nerv zieht bei Eidechsen und Krokodilen nach innen, bei Vögeln und Säugern nach außen vom Stapedius vorbei. Die Erklärung dafür werde ich bei anderer Gelegenheit geben.

Was nun den Punkt d) betrifft, so fanden wir den Stapediusansatz beim Krokodil im Bereiche des Supra- und Infrastapediale. Demgegenüber haben die Eidechsen zwar ein Suprastapediale, aber die infrastapediale Verbindung mit dem Hyoid sah ich nur vorknorpelig angelegt. Der Stapedius setzt sich daher in den späteren Embryonalzeiten am Hinterrande des Suprastapediale, eine Strecke weit unterhalb von dessen Spitze an, ungefähr entsprechend der Stelle, wo das Infrastapediale abging. Bei Hühnerembryonen verläuft der Stapedius nach der Spitze des Infrastapediale, während er beim erwachsenen Tier mit einer langen Sehne neben derselben am Trommelfellrande befestigt ist.

Der Steigbügelmuskel der Säuger nun setzt sich am Köpfchen des Stapes an, und bedarf das Verhältnis dieser Stelle zu dem äußeren Ende der Columella einer näheren Erörterung. Der Steigbügel steht mit dem Hyoid im vorknorpeligen Stadium in Verbin-

dung, wie Rabl und Gradenigo bewiesen haben (auch für den Menschen). Ich selbst besitze eine Querschnittserie durch den Kopf eines menschlichen Fötus, bei welchem dies in klarer Weise zu sehen ist. Wir haben hier also offenbar dieselbe Verbindung zwischen Steigbügel und Hyoid bei den Mammalia wie zwischen Columella und Hyoid bei den Sauriern, von denen sie bei den Crocodiliern relativ lange, bei Hatteria zeitlebens bestehen bleibt.

Bei dem erwähnten menschlichen Embryo, sowie dem einer Katze aus demselben Stadium hatten Steigbügel und Hyoid bereits mehr den Knorpelcharakter angenommen, das Verbindungsstück beider aber war noch vorknorpelig und so deutlich genug gegen beide abgegrenzt. In bezug auf die Steigbügel-Ambos-Verbindung lag es nach hinten (bei der Katze sehr ausgesprochen) und machte einen nach hinten konvexen Bogen zur Spitze des großen Zungenbeinhornes. Der Musculus stapedius aber verlief nicht zu dem Stapesköpfchen, sondern zu dem daran grenzenden oberen Teile jener vorknorpeligen Verbindung, nach deren Schwund er erst an das Köpfchen geht.

Nach dem Gesagten glaubt man eine direkte Homologie zwischen Steigbügel einer- und der ganzen Columella andererseits annehmen zu müssen. Es scheint mir bei dem jetzigen Stand meiner Studien wahrscheinlicher, daß der Stapes nur einem proximalen Columellastücke gegenübergestellt werden darf. Die Gründe dafür kann ich vorläufig nur andeuten.

Bei den Säugerembryonen besteht neben der vorübergehenden vorknorpeligen Verbindung zwischen Steigbügel und Hyoid noch eine wichtigere knorpelige zwischen Steigbügel und Mandibula unter Vermittelung des Incus. Eine ganz entsprechende Verkettung einer Stapesplatte (Operculum) mit der Mandibula vermittelst eines Bandes (Ligamentum suspensorio-stapediale) und des Quadratum findet sich bei den Urodelen. Selbst die Anuren und Saurier besitzen dieselbe; denn bei ihnen geht von der Columellamitte eine Brücke znm Quadratum, welche embryonal mit der Columella auftritt. Sie ist geschwunden bei den Krokodilen, Schildkröten und den Vögeln. Dem Operculum der Orodelen nun halte ich die Fußplatte, dem Ligamentum suspensorio-stapediale den Bogen und das Köpfchen des Steigbügels für homolog. Der Incus wäre dann ein Quadratum. Der Steigbügel entspräche ferner dem proximalen Columellastücke + der kleinen Brücke zum Quadratum der Anuren und Saurier. Die Stapediusinsertionsstelle bei den

Säugern aber würde dem Punkte der Columella entsprechen, von dem das Verbindungsstück zum Quadratum abgeht.

Da die morphologische Stellung eines Muskels vor allem durch die Art seiner Innervation bestimmt wird und Ursprung und Ansatz dabei großem Wechsel unterworfen sein können, so bedürfen wir nicht einmal des Nachweises der homologen Insertionsstelle, um die Homologie des Stapedius foetalis der Krokodile mit dem der anderen Vertebraten darzuthun. Die Sache liegt deswegen so einfach, weil kein zweiter vom Facialis versorgter Mittelohrmuskel existiert.

Es fragt sich nun noch: woher stammt der Musculus stapedius überhaupt? Dies läßt sich vergleichend-anatomisch und entwickelungsgeschichtlich klarlegen. Da ich mich schon an anderer Stelle [1]) vorläufig über diese Frage geäußert habe und eine ausführliche Erörterung derselben in Aussicht stellen kann, so beschränke ich mich hier auf kurze Andeutungen.

Bei den Reptilien läßt sich die Entstehung des Stapedius entwickelungsgeschichtlich leicht verfolgen. Da ich vom Krokodil keine genügend jungen Stadien gesehen habe, so beschränke ich mich auf die Befunde bei Eidechsenembryonen [2]). Zu der Zeit, wo das Infrastapediale vorknorpelig ist, fand ich von der dorsalen Facialismuskulatur, die in ihrer Gesamtmasse den Depressor maxillae inferioris vorstellt und nur eine dünne dorsale Hautmuskelschicht abzuspalten hat, noch keine besonderen Faserzüge als Anlage des Stapedius abgesondert. Später dagegen, wenn der Columellaapparat vollständig knorpelig ausgebildet ist, sieht man vom vorderen Rande des Depressor maxillae eine Fasergruppe abgezweigt, welche bereits die Merkmale eines Musc. stapedius besitzt. Sie wird vom Depressor maxill. seu Digastricus aus innerviert, wenigstens ist es mir bisher nicht gelungen, ein besonderes Facialisästchen zu ihr zu verfolgen.

Daß der Digastricus ein solch intimes Verhältnis zum Gehörorgan zu erkennen giebt, kann uns nicht wundern, da wir schon bei Anuren ähnliche Beziehungen nachweisen können. Der trichter-

---

1) Tageblatt der Heidelberger Naturforscherversammlung, Ohrensektion.

2) Die Mitteilung von Hofmann über diesen Gegenstand lernte ich erst kennen, als vorliegende Arbeit längst bei der Redaktion lag. Ich behalte mir daher vor, auf Hofmann's Darstellung bei einer späteren Gelegenheit einzugehen. (Vergl. Hofmann in Bronn's Tierreich, Reptilien, pag. 2015 [65. u. 66. Lieferung, 1889]).

förmige, knorpelige Annulus tympanicus wird vorn durch das Quadratum und Squamosum, hinten aber durch den Digastricus gestützt und setzt hier zu seiner genügenden Fixierung die Kontraktion der vorderen Portion dieses Muskels voraus, welche bei geschlossenem Munde am wirksamsten sein muß[1]). Aber die vordersten Fasergruppen entspringen sogar von der nach hinten innen sehenden Fläche des hinteren Trichterabschnittes und ziehen von da an das hintere Unterkieferende. Bei Bufo agua sah ich ein besonderes Muskelchen von diesem Punkte zum äußeren Rande des Annulus, welcher zugleich der Trommelfelllimbus ist, hinziehen. Die genannten Faserzüge können unmöglich dem Kaugeschäfte wesentliche Dienste leisten, weil der Annulus tympanicus ein viel zu nachgiebiges Gebilde ist, als daß von ihm aus ein kräftiger Zug auf das hinter dem Kiefergelenk gelegene Ende der Maxilla inferior ausgeübt werden könnte. Vielmehr verhält sich die Sache umgekehrt; der Annulus wird vom Kiefer aus durch die betreffenden Fasern gespannt, und dadurch der Membrana tympani der nötige Spannungsgrad verliehen. Wir haben also hier eine stapediusähnliche Einrichtung, mit dem einzigen Unterschiede, daß die Muskelfasern statt vom Schädel vom Unterkiefer aus wirken.

Entwickelungsgeschichtlich hat sich in dieser Sache nichts weiter ergeben. Die infrastapediale Verbindung mit dem Hyoid ist bei Anuren zu keiner Zeit des Embryonallebens angedeutet; die Columella entwickelt sich, abgesehen von der Fußplatte, erst in einem Stadium, wo das große Zungenbeinhorn schon an die äußere Labyrinthwand getreten ist.

Ich halte die für die Lehre von dem Verhältnis der Columella zum Stapes so wichtige vorknorpelige Verbindung mit dem Hyoid für eine sekundäre Erwerbung. Die Art ihres Zustandekommens bei den Sauriern erläutern die Verhältnisse bei Hatteria. Bei dieser sah ich das äußere scheibenförmige Columella-Ende mit dem oberen des Hyoid und dieses mit dem Knorpel, welcher die äußeren Spitzen von Quadratum, Squamosum, Occipitale laterale miteinander verbindet, zu einer gemeinsamen homogenen Knorpelmasse verschmolzen. Die von den Autoren in dieser gesehenen besonderen Differenzierungen sind offenbar sekundärer Natur, treten erst bei älteren Individuen als der mir zur Verfügung gestandenen auf. Da das obere Ende des Hyoids bei Urodelen und Anuren während der Entwickelung in mannigfacher Weise herum-

---

1) Der Digastric. oder Depress. max. inf. öffnet den Mund.

wandert, so wird es sich bei den direkten Vorfahren der Saurier ebenso verhalten haben. Daß es bei dieser Wanderung an der prominentesten Stelle des Hinterschädels haften blieb, ist leicht begreiflich, ebenso daß es dabei mit dem an derselben Stelle fixierten Columella-Ende in Verbindung kam.

Analoge Vorgänge mögen bei den Vorfahren der Säuger stattgefunden haben zu einer Zeit, als der Ambos (Quadratum) und Hammer (oberes Ende der Mandibula) noch dem Kaugeschäft dienten. Damals existierte wahrscheinlich schon ein Mittelohr. Der Steigbügel spielte in demselben die Rolle einer Columella. Zu diesem Zwecke war er um ein ganzes Stück länger (welches jetzt noch durch einen proximalen Abschnitt der vorknorpeligen Stapes-Hyoid-Brücke repräsentiert wird).

Das distale Ende jenes primären columellaartigen Steigbügels trat in Beziehung zum Musculus digastricus, wobei aus abgespaltenen Faserbündeln der Musculus stapedius entstand; außerdem verband es sich mit dem freien Ende des Hyoid (vermittelst des distalen Abschnittes der Stapes-Hyoid-Brücke). Ich bin mir der problematischen Natur dieser Theorie wohl bewußt, hoffe aber bald einige Beweisgründe für sie beibringen zu können.

Nach dieser Ansicht könnte die vorknorpelige Aneinanderfügung von Columella und Hyoid, wie wir sie bei Eidechsen, Krokodilen, Säugern gesehen haben, nicht mehr auf jene in viel früheren Zeiten vorhandene, bei Haifischembryonen leicht nachweisbare Vereinigung von Hyoid und Hyomandibula bezogen werden, und es würde somit die landläufige Theorie von der Homologie zwischen Stapes oder Columella einerseits und Hyomandibula andererseits ihrer wesentlichsten Stütze beraubt. Daß eine solche Homologie thatsächlich unmöglich ist, vermag ich auf Grund meiner Studien über die Entwickelung der Columella beim Frosche direkt und unwiderleglich zu beweisen. Ich setze voraus, daß die Columella desselben genau homolog mit der der Saurier ist, was sich hinsichtlich aller Einzelheiten der Form direkt nachweisen läßt. Unter solchen Umständen lautet die logische Forderung: wenn die Columella des Frosches von der Hyomandibula herstammt, so muß sie bereits zu der Zeit, wo die Kiemenbögen beim Embryo auftreten, was noch vor der Bildung des Primordialcranium geschieht (ebenso wie bei Urodelen), angelegt werden und von da ab durch

alle späteren Stadien verfolgt werden können. Nun findet man bei Rana esculenta:

1) Es wird nur ein Hyoid angelegt, aber nie, auch nicht im vorknorpeligen Stadium, die Spur einer Hyomandibula.

2) Die Anlage der knorpeligen Gehörkapsel zeigt längere Zeit in der Gegend der Fenestra ovalis eine freie Lücke.

3) Diese Lücke schließt sich zunächst ausgesprochen bindegewebig.

4) In dem Bindegewebe tritt später Knorpel auf; so entsteht die Stapesplatte.

5) In diesem Zustande macht die Larve ihr ganzes Larvenleben durch.

6) Erst während der Metamorphose, also bei Rana esc. Ende Sommer, wenn der Schwanz abgeworfen wird, entwickelt sich die Columella gleichzeitig mit dem Mittelohre, Annulus tympanicus und Membrana tympani. Dies letztere ist eine Bestätigung der Angaben von Parker [1]).

Gegenüber diesen Thatsachen wird niemand behaupten wollen — auch wenn er eine sekundäre Verlängerung des Larvenlebens infolge spezieller äußerer Ernährungsbedingungen in Betracht zieht, worauf die spezifischen, vergänglichen Larveneinrichtungen hinweisen — daß die zur Anlage der Hyomandibula bestimmten Mesoblastzellen sich von der Zeit der Kiemenbogenentwickelung an indifferent verhalten, um dann später nach Beendigung des Larvenlebens, am Ende des Sommers eine Hyomandibula-Columella zu produzieren. Die Zeit, um die es sich hier in der Ontogenese handelt, bedeutet in der Phylogenese große Zeiträume. Während dieser müßte demnach die Hyomandibula verloren gegangen sein, um darnach etwa als atavistische Bildung wieder in Scene gesetzt zu werden.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren giebt es in der Entwickelungsperiode kein freies Larvenleben mit speziellen Einrichtungen, dasselbe wird geradezu übersprungen, und die uns hier interessierenden Vorgänge folgen sich ungemein rasch aufeinander (um so mehr, je höher die Stufe), treten mitunter gleichzeitig oder sprungweise auf, so daß eine gleich einfache Verfolgung wie bei Anu-

---

1) Wie ich sehe, ist Francis Villy in einer kürzlich erschienenen Arbeit (The Development of the ear and accessory organs in the Common Frog. Quarterl. Journ. of Micr. Sc. 1890, Februar, pag. 523) zu denselben Resultaten gekommen.

ren nicht mehr möglich ist. Immerhin giebt es eine Reihe von Thatsachen, welche auf ähnliche Entwickelungsbedingungen der Columella resp. des Steigbügels wie bei den letztgenannten hinweisen, worauf ich bei einer anderen Gelegenheit näher eingehen werde [1]). Die frappante Ähnlichkeit der Hyomandibula-Hyoid- und Columella-Hyoidverbindung darf uns nicht zu Täuschungen veranlassen. Die Columella ist eine selbständig entstandene Bildung.

Auch das Operculum + Ligamentum suspensorio-stapediale der Urodelen, welche beide wir dem Steigbügel der Säuger gleichgesetzt haben, stehen mit der Hyomandibula in keinerlei Beziehung. Dies lehrt ihre Entwickelungsgeschichte beim Axolotl. Bei diesem wird keine Hyomandibula angelegt. Erst eine Zeitlang nach der Verknorpelung des Kiemenskelettes und der Ohrkapsel, bei einer Länge der Larve von 18 mm, zeigt sich im Bezirke der Fenestra ovalis ein gänzlich isolierter Knorpelkern an der Labyrinthwand, von dem aus ein Spindelzellenzug zum Processus oticus des Quadratum und zu der Anlage des Os squamosum hinzieht. Aus dem Knorpelkerne wird das Operculum, aus dem Spindelzellenzug das Ligamentum suspensorio-stapediale.

Nach dieser Exkursion, zu welcher ich mich veranlaßt sah, um die gleichzeitig bei dem Studium der Ohrmuskelfrage gewonnenen Thatsachen hinsichtlich der Gehörknorpel vorläufig kurz mitzuteilen, kehren wir wieder zu dem ursprünglichen Gegenstande zurück und zur Erörterung der Frage nach der morphologischen Bedeutung des Levator auriculae der Crocodilier. Seine Innervation und Lage kennzeichnen ihn schon genügend als zusammengehörig mit dem Stapedius und Digastricus maxill. inf. in dieselbe Gruppe der dorsalen Facialismuskeln. Daraus, daß er sich beim Embryo schon findet, ehe eine eigentliche Ohrklappe ausgebildet ist, können wir schließen, daß er früher etwas anderes war als ein Heber der Ohrklappe. Die Untersuchung früherer Entwickelungsstadien könnte uns hier etwas nützen. Klar wird die Sache aber erst durch eine vergleichend-anatomische Betrachtung.

Die anderen Saurier haben keine Ohrklappe. Diejenigen,

---

1) Dort soll auch die umfangreiche Litteratur berücksichtigt werden, was ich jetzt, um meine Darstellung nicht zu komplizieren, vermied.

welche es zu einem wohl ausgebildeten Trommelfelle gebracht haben, zeigen dasselbe entweder ganz frei oder von hinten her von einer Hautfalte ein wenig (z. B. Eidechsen, Monitore) oder viel überdeckt, so daß eine Art äußerer Gehörgang gebildet wird (z. B. bei den Gekonen). Diese Hautfalte enthält meist den vorderen Rand des Digastricus; wo derselbe von einer dünnen, ventral in die Fasern des Mylohyoideus posterior sich fortsetzenden Muskelfaserschicht bedeckt ist, welche einen ringförmigen, Hinterhaupt und Hals umfassenden Hautmuskel darstellt (z. B. Lacerta agilis, Gongylus ocellatus etc.), da liegt der vordere Rand des Hautmuskels, welcher stets weiter nach vorn reicht als der des Digastricus, entweder allein oder mit dem des letztgenannten in der Falte, so daß man annehmen darf, dieselbe sei überhaupt durch eine Vergrößerung der fraglichen Muskeln über die Trommelfell gegend nach vorn hervorgebracht. Dabei erscheint sie aber im ausgebildeten Zustande als eine wirksame Schutzvorrichtung für das Trommelfell.

In ähnlicher Weise hat sich auch beim Krokodil die Ohrklappe gebildet (mit der unwesentlichen Modifikation, daß sie mehr von hinten oben ihren Ausgang nahm), tritt sie doch embryonal zunächst als Hautleiste auf. Der weit nach hinten ragende Unterkiefer, die massigen Knochen der Kiefergelenkgegend und des Hinterkopfes (darunter besonders das Quadratum und Squamosum) machten die Entfaltung der Thätigkeit eines Hautmuskels in dieser Region überflüssig und unmöglich. Wir sehen daher alle ventralen Fasern am Unterkiefer befesestigt (Mylohyoideus posterior), die dorsalen geschwunden bis auf die allervordersten, welche im Dienste der ursprünglichen Ohrfalte und später Klappe eine für den Schutz des zarten Trommelfelles wichtige Thätigkeit entfalten konnten. So entstand der Levator auriculae, der im Laufe der Zeit im Verhältnisse zu den größeren an ihn gestellten Anforderungen aus einem schmächtigen (wie er sich beim Embryo ausnimmt) zu einen kräftigen, dicken Muskel geworden ist. Mit dieser Herleitung stimmt, daß wir ihn in einem frühen Entwickelungsstadium dicht vor dem vorderen Rande des Digastricus und dicht unter der Epidermis fanden, welcher er um die Dicke einiger Muskelfaserzüge näher kam als jener. Bemerkenswert erscheint, daß er nicht vom ventral gelegenen Mylohyoideus posterior aus, sondern durch einen besonderen dorsalen Facialisast versorgt wird, der höher abgeht, als der Ramus digastricus; denn ganz entsprechend verhalten sich die hinter der Ohrmuschel

gelegenen kleinen Muskeln bei den Säugern; sie werden vom Ramus auricularis posterior innerviert, der ebenfalls früher vom Facialisstamme abgehen kann (z. B. beim Menschen) als der Ast für den hinteren Bauch des Digastricus. Jener Nerv für den Musculus levator auriculae beim Krokodil verhält sich also analog dem Ramus auric. post. der Säuger. Eine solche Annahme wird gestützt durch meine ganze Theorie über die morphologische Stellung der hinteren Ohrmuskeln, wie ich sie in der Ohrensektion der Heidelberger Naturforscherversammlung bereits vorläufig mitgeteilt habe.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Fig. 1. Innere Ansicht der Membrana tympani eines jungen Crocod. biporcatus (nach Huxley l. c. pag. 395, fig. 2). *S. St.* Suprastapediale, *E. st.* Extrastapediale, *Sth.* Stylohyoid, *Stp.* Musc. stapedius, *Tym.* Membrana tympani, *a* Falz der Paukenhöhlenschleimhaut, *I. st.* Infrastapediale (Parker), *Col.* Querschnitt der Columella (s. Mediostapediale). Vergrößerung vermutlich 8—10/1.

Fig. 2. Ohrklappenmuskulatur eines Croc. acutus von 145 cm Länge. Vergrößerung 2/1. *V. au.* Valvula auric., *I. v. au.* Insertionslinie derselben, *Squ.* Os squamosum, *L. au.* Musc. levator auriculae, *D. au.* Musc. depressor auriculae, *T. d. au.* Sehnenblatt des Depressor, *R. VII* Äste des Nervus facialis zum Levator, *Pr. exo.* Fortsatz des Occipitale laterale, *Stp. p. a.* Portio anterior des Musc. stapedius. Die gekreuzten Pfeile geben die Richtungen vorn (*v.*), hinten (*h.*), oben (*o.*). unten (*u.*) an.

Fig. 3. Rechtes Trommelfell und Adnexa von innen gesehen (Croc. acutus von 145 cm Länge). Vergrößerung etwas über 2/1. *M. ty.* Membrana tympani, *Col.* Columella (Mediostapediale von Parker), *Col. c.* äußerer knorpeliger Teil der Columella, *S. st.* Suprastapedialfalte, *E. st.* Extrastapedialfalte, *I. st.* Infrastapedialfalte, *St. hy.* Stylohyoidknorpel von Huxley (Ceratohyale von Parker), *L. m. t.* Limbus des Trommelfells, *St. p. a.*, *St. p. m.*, *St. p. i.* Muscul. stapedius, portio anterior, media, inferior, *Pr. c. o.* Proc. exoccipitalis, *Squ.* Squamosum, *Qu.* Quadratum, *VII* Nerv. facialis, *Occ. l.* Occ. laterale (Exoccipitale), *D. pn.* Ductus pneumaticus, *C. o. qu.* Canalis ossis quadrati.

Fig. 4. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Crocodilus biporcatus von 45 mm Länge. Vergrößerung 12/1. *C. au.* knorpelige Gehörkapsel, *Squ.* erste Anlage des Squamosum, *Crt. hy.* Ceratohyale (Parker), *Mnd.* Mandibula, *C. s. s.* Canal. semic. sup., *C. s. e.* Canal. semic. externus, *M. st. f.* Musc. stapedius foetalis, *V. au.* hinterer Teil der Ohrklappenanlage, *M. lv.* Musc. levator auricul., *R. hy. VII.* Ramus hyoid. des N. facialis (zum M. depressor max. inf. und Myohyoid. posterior), *C. exoty.* Canal. exotympan. der

Paukenhöhle (Ductus pneumatic. des Unterkiefers), *F. r.* Fenestra rotunda, *Ans. s. V—IX* und *X* Nervenschlinge vom Trigeminus zum Glossophar., Vagus und Sympathicus, mit dem Facialis anastomosierend, *Gl. IX. X* Ganglion des Glossoph. und Vag., *V. j. c.* Vena jugularis communis, *V. j. e.* Vena jug. externa.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Kopf eines Embryo von Crocodilus biporcatus von 45 mm Länge. Vergrößerung 12/1. *Qu.* Quadratum, *Mnd.* Mandibula, *Md. st.* Mediostapediale (Parker), *Sp. st.* Suprastapediale (Parker), *I. st.* Infrastapediale (Parker), *Ep. hyal.* Epihyale (Parker), *Cer. hyal.* Ceratohyale, *Cps. au.* Capsula auditiva, *Cav. tymp.* Paukenhöhle, *M. st. f.* Musculus stapedius foet., *M. lv.* Musc. levator aurie., *M. dig. m.* Musc. digastric. seu depressor maxillae inferioris.

Fig. 6. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Crocodilus biporcatus von 10 cm Länge. Vergr. 12/1. *M. st.* Musculus stapedius, *p. i.*, *p. m.* + *p. a.* dessen Portio inferior, media + anterior, *M. dp.* Musc. depressor auriculae, *M. lv.* Musc. levator aurie., *Pr.* Parietale, *Squ.* Squamosum, *Ep. hy.* Epihyale, *Cr. hy.* Ceratohyale, *Qu.* Quadratum, *Mnd.* Mandibula, *C. au.* Capsula auditiva, *Occ. b.* Occipitale basilare, *V. temp.* Vena temporalis, *Ar. tmp.* Arteria tempor., *B* Bucht zwischen Ohrklappe und Kopf, *VII R. hy.* Ramus hyoideus des Facialis, *Cv. ty,* Paukenhöhle, *Cn. exty.* Canalis exotymp. derselben, *R. c. X* Verbindungen der Ansa mit dem Ganglion superius des Vagus, *X* Vagus. *Gl. s. X* Ganglion superius (jugulare) vagi, *V j. e.* Vena jug. ext., *Ans. s. V—IX, X* sympathische Schlinge zwischen den bezüglichen Nerven, *C. s. e.* Canalis semicircularis externus, *R. Gl. c. s.* Ursprung der Ansa aus dem Ganglion cervicale supremum des Sympathicus.

Fig. 7. Paukenhöhle von Crocodilus acutus (1,45 m), von der Schädelhöhle aus durch Entfernung der deckenden Knochen und fast des ganzen Labyrinthes freigelegt. *Col.* Columella, *I. st.*, *S. st.*, *E. st.* Infra-, Supra- und Extrastapedialfalte, *St.* Fußplatte der Columella in der Fenestra ovalis, von innen, d. h. der Labyrinthseite aus gesehen. Das innere Ende der Columella bis zur Kreuzung mit dem Facialis (*VII*) ist von der Schleimhaut der oberen Wand des Recessus cavi tympani überdeckt. *VII* R. hyoideus des Facialis, *R. p. VII* dessen Ramus palatinus, *R. a. m.*, *R. dp.*, *R. i.* und *R. l. v.* dessen Äste zur Portio anterior, media, inferior, dem Depressor und Levator auriculae, *VII. R. dig.* Ramus digastricus des Facialis, *VII. R. myl. p.* Ast zum Mylohyoideus posterior, *Ans. s. V—IX, X* Schlinge des Sympathicus, die mit den bezüglichen Nerven in Verbindung steht, *R. c. Ans. c. f.* Verbindungsstrang dieser Schlinge mit dem Facialis. *Gl. V* Hauptganglion des Trigeminus, *Gl. IX, X, XI* und *sy.* Ganglienmasse der bezüglichen Nerven + Gl. cervicale supremum des Sympathicus, *St. p. a.*, *St. p. m.*, *St. p. i.* Portio anterior, media, inferior des Stapedius, *C. o. qu.* Canalis oss. quadr. Vergrößerung circa 2/1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: NF_17

Autor(en)/Author(s): Killian G.

Artikel/Article: Die Ohrmuskeln des Krokodiles, nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des Musculus stapedius und des Stapes. 632-656