

Vergleichende Anatomie der Kaumuskeln der Wirbeltiere, in fünf Teilen.

Von

W. Lubosch.

(Aus dem anatomischen Institut zu Würzburg.)

Erster Teil¹⁾.

Die Kaumuskeln der Amphibien.

Mit Tafel 1—5 und 28 Figuren im Text.

Literatur.

- 1873—1878 BRONNS Klassen und Ordnungen, 2. Abt. Amphibien Bd. VI (p. 90 ff. u. p. 204 ff.). Herausg. v. Hoffmann.
- 1900 BOWERS, The peripheral distribution of the cranial nerves of *Spelerpes bilineatus*. Proc. Amer. Acad. Arts and Sc., Vol. XXXVI.
- 1902 BURCKARD, Über die Periorbita der Wirbeltiere und ihre muskulösen Apparate. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Suppl.-Bd.
- 1902 COGHILL, The cranial nerves of *Amblystoma tigrinum*. Journ. of comp. Neurology, Vol. XII.
- 1906 Ders., The cranial nerves of *Triton taeniatus*. Journ. of comp. Neurology, Vol. XVI.
- 1910 CORDS, E., Zur Morphologie des Gaumensegels. Anat. Anz., Bd. XXXVII.
- 1824 CUVIER, Ossements fossiles. Vol. V. 2^e pte.
- 1912 DIETZ, Vergleichende Anatomie van de Koak- en Kieuwboogspieren der Teleostei. Dissertation Leiden.
- 1906 DODDS, The cranial nerves of one of the salamanders (*Plethodon glutinosus*). Univ. Colorado studies, Vol. III.
- 1902 DRÜNER, Studien zur Anatomie der Urodelen. Zool. Jahrb., Bd. XV.
- 1903 Ders., Über die Muskulatur des Visceralskeletts der Urodelen. Anat. Anz., Bd. XXIII.
- 1904 Ders., Über Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anat. Anz., Bd. XXIV.

1) Die Ergebnisse dieses Teiles sind von mir (mit Ausnahme der aus der Präparation der Anuren gewonnenen) in einem kurzen Vortrage (1913 dieses Literaturverzeichnis) mitgeteilt worden; ebendort, sowie in einer weiteren Abhandlung (1914 dieses Verzeichnisses) anlässlich eines wichtigen Befundes vom Krokodil habe ich auch auf die Grundzüge der Reptilienmuskulatur hingewiesen.

- 1835 DUGÈS, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. Mémoires présentés par divers savans à l'Académie Royale des sciences de l'Institut de France. Sciences mathématiques et physiques, Tom VI. Paris.
- 1911 EDGEWORTH, On the morphology of the Cranial Muscles in some vertebrates. Quart. Journal. micr. sciences, Vol. LVI.
- 1843 FISCHER, J. G., 1. Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Diss. inaug. Berlin. — 2. Speciminis primi pars altera. Berlin, Schlesinger.
- 1906 FUCHS, Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen, des Squamosums und des Kiefergelenks der Säugetiere usw. 2. Mitteilung. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Suppl.-Bd.
- 1893 GAUPP, Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. Schwalbes Morphol. Arbeiten, Bd. II, Heft 2.
- 1896 Ders., Anatomie des Frosches, Bd. I.
- 1910 Ders., Säugeterygoid und Echidnopterygoid nebst Bemerkungen über das Säugeterygoid und den Processus basipterygoideus. Anatom. Hefte, Bd. XLII.
- 1912 Ders., Die Reichertsche Theorie. Archiv f. Anat. u. Physiologie, Anat. Abt., Jahrg. 1912, Suppl.-Bd.
- 1875 GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke, p. 365 ff. Leipzig.
- 1911 HOLMQUIST, Studien in der von den Nn. Trigemini und Facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische. Acta Universitatis Lundensis, nova series, Bd. VII, 1911.
- 1872 HUMPHRY, The muscles and nerves of the *Cryptobranchus japonicus*. Journal of anatomy and physiology, Vol. VI. Jahreszahl des Bandes 1872.
- 1906 JAEKEL, Über die Mundbildung der Wirbeltiere. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde.
- 1890 KILLIAN, Zur vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz., Bd. V.
- 1892 KINGSLEY, The head of an Embryo Amphiuma. The American naturalist.
- 1902 Ders., The cranial nerves of Amphiuma. Tufts College Studies, No. 7, p. 293—321.
- 1913 LUBOSCH, Die Kaumuskulatur der Amphibien, verglichen mit der der Sauropsiden und Säugetiere. Verh. d. Anat. Gesellsch., 27. Versammlung, Greifswald.
- 1914 Ders., Zwei vorläufige Mitteilungen über die Anatomie der Kaumuskeln der Krokodile. Jen. Zeitschr., Bd. LI, N. F. Bd. XLIV.
- 1909 LUTHER, Untersuchungen über die vom N. trigeminus innervierte Muskulatur der Selachier (Haie und Rochen) unter Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu benachbarten Organen. Acta soc. scient. fennicae, Bd. XXXVI. Helsingfors.
- 1909 Ders., Beiträge zur Kenntnis von Muskulatur und Skelett des Kopfes des Haies *Stegostoma tigrinum* Gm. und der Holocephalen. Acta soc. scient. fennicae, Bd. XXXVII. Helsingfors.

- 1913 LUTHER, Über die vom N. trigeminus versorgte Muskulatur der Ganoiden und Dipneusten. Acta societatis scientiarum fennicae Bd. XLI. Helsingfors.
- 1908 NORRIS, The Cranial nerves of Amphiuma means. Journ. of Comp. Neurology, Vol. XVIII, p. 527—568.
- *1909 Ders., The fifth and seventh cranial nerves of Plethodon glutinosus. Proceed. Jowa Acad. Scienc., Vol. XVI, p. 189—191. (In München und Berlin nicht vorhanden.)
- *1911 Ders., The rank of Necturus among the tailed amphibians as indicated by the distribution of its cranial nerves. Proc. Jowa Acad. of Scienc., Vol. XVIII, p. 137—143 (nicht vorhanden).
- 1913 Ders., The Cranial Nerves of Siren lacertina. Journal of Morphology, Vol. XXIV.
- 1911 NORRIS and BUCKLET, The peripheral distribution of the Cranial nerves of Necturus maculatus. Proceed. Jowa Acad. of Sciences, Vol. XVIII, p. 131—135.
- 1902 OSAWA, Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. Mitt. a. d. mediz. Fak. d. kais. japan. Universität zu Tokio, Bd. V.
- 1877 REUTER, Über die Entwicklung der Kaumuskulatur beim Schwein. Anat. Hefte, Bd. VII.
- 1904—1908 SCHULMAN, Vergleichende Untersuchungen über die Trigemini-muskulatur der Monotremen. SEMONS Zool. Forschungsreisen, Jenaer Denkschr., Bd. VI, Teil 2.
- 1892 SCHULZE, FR. EILHARD, Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. II. Mitteilung: Skelett, Muskulatur, Blutgefäße, Filterapparat, respiratorische Anhänge und Atmungsbewegungen erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Abh. d. königl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin.
- 1856 STANNIUS, Handbuch der Zootomie Amphibien.
- 1908 TOLDT, Der vordere Bauch des M. digastricus mandibulae und seine Varietäten beim Menschen. Sitzungsber. d. königl. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Kl., Bd. CXVII, Abt. III.
- 1863 VAILLANT, Anatomie de la Sirene lacertine. Ann. Sc. Nat. Zool., 4^e Serie, Tome XIX.
- 1898 VERSLUYS, Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhinochocephalia. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XII.
- 1910 Ders., Streptostylie bei Dinosauriern. Zool. Jahrb., Abt. f. Ont. u. Anat., Bd. XXX.
- 1904 Ders., Über Kaumuskeln bei Lacertilia. Anat. Anz., Bd. XXIV.
- 1912 Ders., Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden. Zool. Jahrb., Suppl. XV., II. Bd. Festschr. f. Spengel.
- 1878 VETTER, B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jen. Zeitschr., Bd. XII, N. F. Bd. V.
- 1838 VOLKMANN, Von dem Baue und den Verrichtungen der Kopfnerven des Frosches. Müllers Archiv, Jahrg. 1838.

- 1875 WATTEVILLE, A. DE, A description of the cerebral and spinal nerves of *Rana esculenta*. Journ. of anat. and phys., Vol. IX.
- 1881 WILDER, A Contribution to the anatomy of *Siren lacertina*. Zool. Jahrb., Abt. f. Morphol., Bd. IV, p. 653—696.
- 1892 Ders., Die Nasengegend von *Menopoma alleghaniense* und *Amphiuma tridactylum*. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph., Bd. V, p. 155—176.
- 1877 WIEDERSHEIM, Das Kopfskelett der Urodelen. Morphol. Jahrb., Bd. III.

Einleitung.

Aufgabe und Plan der Untersuchung. — Material, Untersuchungsmethode. — Literatur. — Nomenklatur.

Der Wunsch, einige von mir früher erkannte Eigentümlichkeiten im Bau der *Articulatio squamoso-dentalis* der Säugetiere in ihrem Wesen gründlicher verstehen zu lernen, hatte mich vor einiger Zeit dazu geführt, die Frage von einer neuen Seite her in Angriff zu nehmen und die Genese der Wirbeltiergelenke im allgemeinen zu untersuchen. Die Ergebnisse dieser Untersuchung (1910) hatten jene erwähnten Eigentümlichkeiten in neuem Lichte erscheinen lassen und mich in einer früheren Annahme bestärkt, nach der ich mir die Neubildung des Kiefergelenkes der Säugetiere als auf einem anderen Wege erfolgt vorstellen mußte, als es die heutigen Theorien tun, die in irgendeiner Weise die knorpeligen Bestandteile des Gelenkes sekundär und unabhängig vom primordialen Mutterboden zur Erscheinung gelangen lassen. Ebensovienig, wie ich mich bisher veranlaßt gesehen habe, jene meine Vorstellung ausführlich darzustellen, kann ich mich heute dazu entschließen, auf die Gefahr hin, erneut als Gewährsmann für meiner Ansicht nach fehlerhafte Grundvorstellungen herangezogen zu werden. Um indes Mißverständnissen, wie das hier angedeutete¹⁾,

1) Vgl. hierzu folgendes Zitat: „Bezüglich des zweiten Punktes, der genetischen Ableitung (des Condylusknorpels) vom MECKEL'Schen Knorpel verweise ich zunächst auf DRÜNERS und meine Beobachtungen an Embryonen von Maus und Kaninchen, welche die frühe Anlage des Condylus als Blastem in Zusammenhang mit der Anlage der Viszeralspanne ergeben haben. Neuerdings habe ich nun bei zwei Katzenembryonen diesen Zusammenhang sogar vorknorpelig und bis ins Vorknorpelstadium des Condylus dauernd gefunden. Ich muß dies zwar als Ausnahme ansehen, da ich bei anderen gleichaltrigen Embryonen keinen Zusammenhang mehr finde; aber auch als Entwicklungshemmung, als welche diese Erscheinung ja wohl aufzufassen ist, verliert dieselbe nicht ihre Bedeutung für die Frage nach der Herkunft

soweit es in meiner Macht steht, vorzubeugen, möchte ich betonen, daß meine Überzeugung, es möchte möglich sein, die

des Condylusknorpels. Neuerdings ist nun auch LUBOSCH, allerdings auf ganz anderem Wege, zu der gleichen Ansicht gekommen („Was lehrt die Phylogenese der Gelenke für die Beurteilung des Kiefergelenkes der Säugetiere?“, Biol. Zentralbl. 1911, Bd. XXXI). Vor allem ist es die in seinen Untersuchungen über die Extremitätengelenke so klar hervorgetretene Kontinuität des Knorpelgewebes, welche nach seiner Ansicht veranlassen muß, nachzuforschen, ob bei der Entstehung des Säugerkiefergelenkes nicht auf irgendeinem nachweisbaren Wege hyaliner Knorpel in Mitleidenschaft gezogen worden sei . . . In diesem wichtigen Punkte, in der Frage nach der histologischen Natur des Condylusknorpels und seiner Herkunft vom Primordialskelett, insbesondere dem MECKELschen Knorpel (eine Frage, die meiner Ansicht nach doch wohl eine Kernfrage des ganzen Kiefergelenkproblems darstellt), stimmt LUBOSCH also jetzt DRÜNER und mir zu, was allerdings aus seiner Darstellung nicht hervorgeht, indem er unserer Arbeiten und Angaben nicht mit einer einzigen Silbe gedenkt, wiewohl ich meinen sollte, daß ihm DRÜNERS und meine vorausgegangenen unmittelbaren embryologischen Beobachtungen für seine jetzige Ansicht nur hätten willkommen sein können.“ — Dieses Zitat findet sich am Schluß einer Abhandlung von FUCHS: Über die Entwicklung der Clavicula bei *Talpa europaea* und *Erinaceus europaeus*, Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie 1912, Bd. II, Sonderheft. — Daß ich die von FUCHS zitierte Ansicht erst neuerdings vertrete, ist nur insofern richtig, als ich in meiner Beschreibung des Kiefergelenkes der Monotremen (1606 Jen. Zeitschr., Bd. XLI, p. 589) eine andere Begründung für die Möglichkeit einer Annahme der primordialen Natur des Condylusknorpel erörtert hatte. Hierbei (p. 589, Zeile 15 v. o.) ist denn auch ganz ausdrücklich der Befunde von DRÜNER und FUCHS Erwähnung geschehen, genau in dem Sinne, wie es FUCHS in dem obigen Zitat verlangt. Ich bedauere, daß FUCHS diese Stelle, wie auch eine andere (Jenaer Denkschr. 1907, Bd. VII, p. 553) entgangen ist. Nicht gleichgültig ist es ja, wenn FUCHS heute eine „Kernfrage des ganzen Kiefergelenkproblems“ in der nach der Herkunft des Knorpels erblickt und die Homologiefrage mehr in den Hintergrund treten läßt, wie es wenigstens nach der Fortsetzung des obigen Zitates den Anschein hat. Ich für meinen Teil habe die Kernfrage aber nicht darin gesehen, sondern darin, ob das Kiefergelenk bei allen Gnathostomen eine homologe Bildung sei oder nicht. Diese schwerwiegende Abweichung zwischen FUCHS und mir könnte leicht verwischt werden durch die Fassung, die FUCHS ihr gibt: „Der Unterschied zwischen LUBOSCH und mir besteht . . . darin, daß ich glaube, den Condylusknorpel vom Gelenkteil des MECKELschen Knorpels ableiten zu sollen, LUBOSCH hingegen von einem anderen, nämlich weiter nach vorn gelegenen Teil desselben.“ — Was soll das bedeuten: „Den Condylusknorpel vom Gelenkteil ableiten“? — Warum sagt FUCHS nicht, wie früher, präzise, daß er das Squamosodental- und Quadratoarticulargelenk für homolog hält?

knorpeligen Teile des Kiefergelenkes irgendwie auf primordiale, am Schädel gegebene zu beziehen, in keiner Weise irgend etwas gemein hat mit der Vorstellung einer Homologie des Quadratum und des Articulare mit den Knorpelpartien des Säugetiergelenkes. Jeder neue Schritt, der unternommen wird, um die Homologien der Weichteile der Kieferregion bei den Wirbeltieren aufzuklären, führt zu weiterer Befestigung der Überzeugung, daß die Gelenkregion der Emammalia in der Gelenkregion der Säugetiere nicht enthalten sei. Insbesondere haben sich die Prüfungen der Kaumuskulatur, die in den letzten Jahren vorgenommen worden sind (SCHULMAN 1906, EDGEWORTH 1911, ich selbst 1913), ausnahmslos der Annahme einer Homologie der Gelenkregionen bei Säugern und Emammalia hinderlich in den Weg gestellt.

So ist heute, wie ich schon in einem Vortrage vor 2 Jahren (1911) ausgeführt habe, die Frage der Homologie selbst überhaupt kein wissenschaftliches Problem mehr (vgl. darüber GAUPP 1913). Anders ist es dagegen mit der Frage nach der Entstehung des neuen Gelenkes, die mir bisher eine befriedigende Antwort nicht gefunden zu haben scheint. Die notwendige Voraussetzung dazu ist es, zunächst einmal über die Kräfte ins Reine zu kommen, die auf den kompliziert zusammengesetzten Unterkiefer der Emammalia wirken. Denn da mit einer Zerlegung des Unterkiefers dieser Tiere zu rechnen ist, müssen die dabei wirksamen Teile des aktiven Bewegungsapparates bekannt sein, ehe man sagen kann, welche rezenten oder fossilen Formen den komplizierten Umbildungen zum Ausgang gedient haben. Es muß aber weiter bekannt sein, welche Komponenten der Kaumuskeln bei Fischen, Amphibien, Sauropsiden und Säugern einander entsprechen, denn nur so wird auch ein mechanisches Verständnis der Umbildungen zu gewinnen sein.

Weit entfernt also, durch meine frühere Untersuchung über die Gelenkbildung bei Wirbeltieren einer Beantwortung der mich seit langem beschäftigenden Fragen entscheidend nahegekommen zu sein, wurde im Gegenteil eine neue Reihe schwieriger Aufgaben dargeboten; denn ein Überblick über das, was über die Kaumuskulatur bekannt war, lehrte, daß hier alles im argen lag und daß selbst neuere sorgfältige Arbeiten (EDGEWORTH 1906, 1911) hier nur Fragen aufgeworfen, nicht gelöst hatten. Mit Ausnahme der Arbeiten von VETTER und SCHULMAN fehlen, trotz

mancher hervorragender Einzeldarstellungen (z. B. LUTHER 1909, 1913, HOLMQUIST 1911, DIETZ 1912) wirklich¹⁾, vergleichende Untersuchungen ganz.

Um also weiter zu kommen, mußte hier selbst die Hand angelegt werden und der Entschluß, diesem Mangel unserer Kenntnisse abzuhelpfen, ist mir, weil er auf längere Zeit hin meinen Arbeiten wieder einen Seitenweg wies, nicht leicht gefallen; aber nachdem er gefaßt war, mußte der Plan auch so in Angriff genommen und durchgeführt werden, daß auf kürzestem Wege der Erfolg gewährleistet würde. Dieser Weg erschien mir ausschließlich in der Erforschung der Kaumuskulatur der erwachsenen Tiere gegeben. Die embryologischen Untersuchungen von EDGEWORTH (1906, 1911), so wertvoll sie auch in bestimmter Hinsicht sind, geben doch für die spezielle Auffassung der Muskulatur bei den einzelnen Klassen der Wirbeltiere keinen Anhalt; im Gegenteil: es werden die Ergebnisse von EDGEWORTH selbst, wie wir sehen werden (vgl. p. 163 dieser Abhandlung), erst wirklich ganz zu verstehen sein, wenn eine Homologisierung der ausgebildeten Muskelsysteme erfolgt ist.

Daß ein möglichst reiches Material zur Untersuchung zu gelangen hatte, versteht sich von selbst; ebenso, daß die Untersuchung wertlos wäre, wenn bei der Auswahl der untersuchten Formen die genealogisch maßgebenden unter ihnen unberücksichtigt blieben. Daß es auf diesem Wege gelingt, schlechthin Unbekanntes aufzufinden, ist klar; inwieweit es aber dadurch auch zur Klärung grundsätzlicher Fragen kommt, wird sich im Laufe der Darstellung selbst ergeben.

Den ganzen Stoff schien es mir zweckmäßig in fünf Teilen vorzutragen, deren erster hier folgt. Daß ich die Amphibien in den Mittelpunkt der Untersuchung gestellt habe, bedarf einer kurzen Erläuterung.

Ich habe sie als erste Untersuchungsobjekte aus drei Gründen gewählt. Zunächst ist tatsächlich über ihre Kaumuskulatur wenig bekannt. Während von Fischen und Reptilien wenigstens eine Anzahl bedeutender Formen auf dieses Merkmal auch in neuerer Zeit untersucht worden ist, stehen unsere Kenntnisse der Urodelen im wesentlichen auf dem Punkte, wo sie vor 50 Jahren standen, und für die Anuren ist außer GAUPPS Anatomie des Frosches und den Arbeiten über die larvalen Kaumuskeln (DUGÈS, GOETTE, GAUPP,

1) Vergleiche den Nachtrag am Schluß dieser Abhandlung.

FR. E. SCHULZE, EDGEWORTH) so gut wie nichts bekannt. Aber selbst in diesen spärlichen Angaben vermissen wir jeden Versuch einer systematischen Prüfung des Verhaltens der motorischen Trigeminusäste, das den Schlüssel zum Verständnis der Muskulatur bildet. Demzufolge ist auch die Möglichkeit, die Muskeln der Urodelen und der Anuren auf einander zu beziehen, bisher nicht gegeben gewesen, und der Versuch dazu nur einmal und gänzlich verfehlt unternommen worden.

In zweiter Linie leitete mich die Überlegung, daß bei jeder Art der phyletischen Erklärung und auf jedem Wege, auf dem auch immer wir die genealogischen Zusammenhänge der Wirbeltiere zu verstehen suchen mögen, die Amphibien schließlich doch den Ausschlag geben. Sie vermitteln in ihrer Organisation zwischen den aquatilen Wirbeltieren und den Amnioten. Sie führen in das Verständnis des unendlich umfangreichen Komplexes der Stegocephalen ein, sie bieten Anklänge an die Organisation der Säugetiere und primitiver Reptilien. Eine Kenntnis ihrer Kaumuskulatur ist daher schlechthin unerläßlich und wird an und für sich bereits das Verständnis der Bildungen bei Fischen und Reptilien erleichtern, da diese besser bekannt, aber bis jetzt schwer aufeinander beziehbar sind.

Endlich drittens aber bestand die Überzeugung, daß den Perennibranchiern, die häufig als „rückgebildete“ Formen in geringer Geltung stehen, ein ungemeiner Wert für jede vergleichend-anatomische Frage zukommt, um so mehr, als im vorliegenden Falle sofort bereits die erste Präparation zeigte, daß die Kaumuskeln einen hohen Grad der Differenzierung aufwiesen, weit entfernt also waren von dem Zustande, den man sich von ihnen so lange macht, wie man von einer scheinbar einfachen Kaufunktion dieser Tiere auch auf einen einfachen Zustand der dazu gehörigen Muskulatur schließt.

Der Plan dieses ersten Teiles meiner Untersuchungen umfaßt also die Kaumuskulatur der Urodelen und Anuren, und zwar im wesentlichen in deskriptiv-systematischer Hinsicht. Eine eingehende Schilderung der Komponenten der Kaumuskeln, mit bildlichen Darstellungen belegt, muß die Grundlage für alles Weitere bilden. An sie schließt sich ein synthetischer Teil an, der in erster Linie die Aufgabe zu lösen sucht, die Muskulatur der Urodelen und Anuren aufeinander zu beziehen, festzustellen, was als gemeinsamer Besitz, was als Sonderbesitz zu gelten hat und zu verfolgen, wie Rückbildungen und Neubildungen an der Ausgestaltung der Muskulatur beider Gruppen tätig gewesen sind.

Dagegen liegt eine eingehende Erörterung der Beziehungen der Amphibienmuskulatur zu der der Fische, zu der der Amnioten nur teilweise im Plan meiner diesmaligen Darstellung. Nur soweit — übrigens spärliche — Angaben über solche Homologien vorliegen oder ich selbst Erfahrungen erworben habe, bin ich genötigt, auf sie einzugehen. Wenigstens die Grundlagen für eine Homologisierung haben sich gewinnen lassen.

Als Material meiner Untersuchung dienten mir ausgewachsene Exemplare folgender Perennibranchier, Derotremen und Anuren:

Perennibranchier:

<i>Siredon pisciformis</i>	zahlreiche Exemplare (Zool. Inst. Würzburg ¹⁾)
<i>Amblystoma tigrinum</i>	1 Exemplar (Zool. Inst. Würzburg)
<i>Proteus anguineus</i>	2 Exemplare (eigener Besitz)
<i>Menobranthus lateralis</i>	zahlreiche Exemplare (Zool. Inst. Würzburg)
<i>Siren lacertina</i>	1 Exemplar (eigener Besitz).

Derotremen:

<i>Amphiuma means</i>	1 Exemplar	} (Zool. Inst. Würzburg).
<i>Cryptobranchus japonicus</i>	1 „	

Anuren:

<i>Rana mugiens</i>	2 Exemplare (eigener Besitz)	} (Zool. Inst. Würzburg)
<i>Hyla spec.?</i>	mehrere Exemplare	
<i>Bufo aqua</i>	1 (teilweis versehrtes) Exemplar	
<i>Bufo granulatus</i> (Spix)	1 Exemplar	
<i>Dactylethra capensis</i>	1 „	
<i>Ceratophrys dorsata</i>	1 „ (Anatom. Inst. Würzburg)	

Larven von *Pelobates* verschiedenen Alters bis nach Verlust des Schwanzes.

Korrodierte Larven von *Rana fusca* und *Rana esculenta*²⁾.

1) Ich fühle mich Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. BOVERI zu Danke dafür verpflichtet, daß er mir die hier erwähnten Objekte mit großer Freigebigkeit überlassen hat.

2) Ich verdanke sie Herrn Prof. Dr. O. SCHULTZE, dem ich für die Überlassung seiner Originalpräparate zu Danke verpflichtet bin.

Nur in zwei Fällen, nämlich an einem halben Proteuskopf und dem Kopf von Amblystoma, habe ich mich der Methode einer Zerlegung des ganzen Kopfes in eine Schnittserie bedient. Für die Feststellung des Verlaufes der Nerven haben sich amerikanische Autoren neuerdings vielfach dieser Methode mit Erfolg bedient (COGHILL, HARRIS, WILDER u. a.). Für die Einsicht in den Aufbau der Muskulatur halte ich diese Methode aber für durchaus unbefriedigend; denn es ist nötig, nicht nur die Schichtung der Muskulatur im Schnitt zu sehen, sondern auch das Wesen der Schichtung durch Präparation festzustellen. Bei Proteus z. B. erwies sich, was im Schnitt als selbständige Schicht anmutete, bei der Kontrollpräparation der anderen Kopfhälfte als viel weniger selbständig. Nur wenn man die Möglichkeit hat, mit Messer, Pinzette und Nadeln die Muskeln voneinander zu sondern, gewinnt man ein Urteil über ihren Aufbau und den Grad der Selbständigkeit ihrer Schichten. Ich habe daher diese Methode fast ausschließlich befolgt, so schwierig sie bei den kleinen Objekten auch ist. Die Untersuchung geschah an dem in Wasser versenkten und mit Nadeln fixierten Objekt unter der monokularen Lupe, in anderen Fällen unter dem binokularen Präpariermikroskop von BRAUS und DRÜNER. Das Wasser war leicht mit Essigsäure versetzt. Schichtweis wurden Skizzen angefertigt, die später das Gesamtbild lieferten. Nach diesen Skizzen wurden die dieser Abhandlung beigegebenen Tafelfiguren in folgender Weise hergestellt. Zunächst wurde vor Beginn der Präparation jeweils ein Schädel in geeigneter Stellung gezeichnet. Bis auf Ceratophrys und die präparierten Bufonen war es stets möglich einen geeigneten Schädel zu beschaffen. Diese Zeichnungen sind auf den Figuren 1, 3, 5, 8, 12 und 20 wiedergegeben. Auf photographischem Wege wurden von diesen Originalen eine Anzahl Kopien hergestellt, die zur Grundlage der Skizzen dienten. Nach diesen Skizzen endlich wurden kombinierte Abbildungen zusammengestellt, die also in diesem Sinne zwar konstruiert sind, jedoch, was die eingezeichneten Details anlangt, den Anspruch naturgetreuer Wiedergabe erheben.

In zahlreichen Abbildungen zu Untersuchungen über vergleichende Myologie ist eine Technik gebräuchlich geworden, die, so instruktiv sie für die Zwecke jener Untersuchungen ist, doch durch die eigentümliche Stilisierung der Zeichnung, die einheitliche Färbung der Muskeln und ihre Bezeichnung mit schwerfälligen Chiffren die Benutzung sehr erschwert. Ich habe daher den Versuch gemacht, neben direkten Bezeichnungen an Hinweis-

strichen, die Muskeln unter Verzicht auf Wiedergabe ihrer „natürlichen“ Farbe mit verschiedenen Farben zu bezeichnen, so zwar, daß die homologen Muskeln durchweg mit dem gleichen Farbenton gezeichnet wiederkehren. Was die Zeichnungen der Nerven anlangt, so ist zu sagen, daß sie hinsichtlich ihres freien Verlaufes jenseits des Austrittes des 3. Trigeminusastes nicht als Schemata, sondern als naturgetreue Abbildungen aufgefaßt sein wollen. Am Abgang vom Stamm sind indessen die motorischen Elemente, dadurch leicht schematisiert worden daß sie in einigen Figuren mehr auseinandergelegt worden sind als es in Wirklichkeit bei den winzigen Verhältnissen erkennbar war. In dem ersten Teil meiner Präparationen habe ich leider die Verfolgung des motorischen Anteils intrakraniell bis zum Gehirn nicht vorgenommen. Vielfach wäre das auch für makroskopische Präparationen an den kleinen Objekten zu schwierig gewesen. Bei den Anuren, die erst nach Untersuchung der Sauropsiden bearbeitet wurden, gelang es in einem Falle (*Ceratophrys*) durch makroskopische Präparation unter dem binokularen Mikroskop zu einem klaren Einblick in die Beziehungen der motorischen Wurzel zum sensiblen Anteil zu gelangen, nicht aber bei *Rana*, *Bufo* und *Dactylethra*. Bei *Lacertiliern* und *Krokodiliern* gelingt eine solche Präparation besser.

Die bisherigen Kenntnisse über die Muskulatur der Urodelen beruhen auf den Darstellungen von BRONN (1873—78), DUGÈS (1835), HUMPHRY (1872), STANNIUS (1856), VAILLANT (1863), WILDER (1891), über die der Anuren auf den Arbeiten von BRONN (1873—78), DUGÈS (1835) GAUPP (1893, 1896), GOETTE (1875) FR. E. SCHULZE (1892), STANNIUS (1856) und VOLKMANN (1838). Die Beschreibungen beschränken sich auf eine allerdings oft recht genaue Schilderung des Ursprunges und Ansatzes. Die abweichende Gliederung der Muskulatur in einen mehrschichtigen „*Masseter*“, mehrschichtigen „*Temporalis*“ und „*Pterygoideus*“ bei den Urodelen und ähnliche, aber jenen nicht ohne weiteres vergleichbare Muskeln beim Frosch ist bekannt. Neuere Abhandlungen (COGHILL (1902, 1906), DODDS (1906), KINGSLEY (1902), NORRIS (1908, 1909, 1911, 1913), NORRIS und BUCKLET (1911), WILDER (1891, 1892) gehen gelegentlich ihrer Nervenstudien auch auf die Kaumuskeln ein, ohne an ihrer Beschreibung und Terminologie Wesentliches zu ändern. Noch schlimmer ist es mit der Kenntnis der Nerven bestellt. Weder die soeben erwähnten neueren Untersucher, noch die älteren J. G. FISCHER (1843) und DE WATTEVILLE (1875) wissen der Hauptsache nach mehr

zu sagen, als daß der Ramus maxill. inferior motorische Äste „an die Kaumuskeln“ abgibt. Bei NORRIS und WILDER finden sich allerdings, teils in Abbildungen, teils mit Worten ausgesprochen einige Beobachtungen, die mit den meinigen übereinstimmen. Im allgemeinen sind jedoch die Eigentümlichkeiten des Verlaufs der motorischen Trigemina-Äste und die Zugehörigkeit bestimmter Nerven zu bestimmten Muskeln bis zu meinem Vortrage (1913) nicht bekannt geworden.

Über all dies wird bei der speziellen Beschreibung das Nötige angegeben werden. Hier habe ich nur noch einen allerdings sehr wichtigen Punkt zur Sprache zu bringen: die Nomenklatur der Kaumuskeln. Da zunächst als unbekannt vorausgesetzt wird, welche Teile der Muskulatur der Eumammalia bei den Mammalia selbst wiederkehren, so ist es als ein Fehler aller bisherigen Darstellungen zu bezeichnen, daß die in der menschlichen Anatomie gebräuchlichen Namen auch bei Amphibien und Sauropsiden wiederkehren. Die älteren Arbeiten von VETTER hatten durch Begründung der Nomenklatur auf die Beziehungen zwischen Muskeln und Visceralbögen einen neuen, wissenschaftlichen Weg der Namengebung gewiesen. Für die uns beschäftigende Frage (soweit ich sehe auch für gewisse Fischformen) ist er indes nicht gangbar, weil ja innerhalb des „Adductor mandibulae“ die Sonderungen angetroffen werden, die uns in der reich differenzierten Muskulatur der Amphibien entgegentreten. Es bedurfte also für die einzelnen Komponenten des „Adductor mandibulae“ neuer Namen. DUGÈS hatte wohl als erster die Benennung der Kaumuskeln nach den Knochen des Ursprungs und Ansatzes ausgebildet, indem er Adjectiva aus den aneinandergeketteten Skelettnamen bildete (z. B. Muscle pré-temporo-coronoidien); BRONN und andere sind ihm darin gefolgt. Diese Terminologie ist zwar indifferent, aber, selbst wenn sie weniger schleppend und dem Gebrauch bequemer wäre, so wäre sie zum mindesten unvollkommen. Denn es ist z. B. falsch, daß der „Temporalis“ der Urodelen nur ein „Fronto-parieto-mandibularis“ ist; seine Ursprünge vom Orbitosphenoid und die Insertionen am Goniale oder am Gelenkteile des MECKELschen Knorpels sind in dieser Bezeichnung nicht mit enthalten. Neuerdings hat GAUPP für Reptilien einen mehr indifferenten Terminus für einen Teil der Kaumuskeln vorgeschlagen, nämlich den eines „Capiti-mandibularis“. Es läßt sich nicht leugnen, daß bis zur Feststellung einer konstanten Gliederung der Kaumuskeln diese indifferente und

gleichzeitig umfassende Benennung das Richtigste ist. Sobald aber eine solche Gliederung festgestellt ist, sind auch Namen erforderlich, um das Gleiche stets wieder kenntlich zu machen.

Die Innervation erweist nun innerhalb der Kaumuskeln der Amphibien — und wie schon hier bemerkt sei, auch der Saurosiden — drei Muskelkomplexe als konstant nach, die im allgemeinen mit den durch die alten Namen des Masseter, Temporalis und Pterygoideus bezeichneten zusammenfallen, ohne sich doch völlig mit ihnen zu decken. Von ihnen stehen sich zwei Komplexe wieder nahe, weil sie ihre Nerven von der lateralen (dorsalen) Seite des dritten Trigeminasastes her empfangen. Sie decken sich im wesentlichen, wenn auch nicht durchweg, mit denjenigen, die EDGEWORTH (1911) als Abkömmlinge des lateralen Myotomabschnittes der larvalen Kiefermuskulatur aufführt. Die dritte Komponente empfängt ihre Nerven aber von der medialen (ventralen) Seite des Trigeminasastes und fällt annähernd mit dem Abkömmling des inneren Myotomabschnittes (EDGEWORTH 1911) zusammen. In welcher Weise die Komponenten ineinander übergehen und inwieweit sie selbständig sind, wird im speziellen Teil beschrieben werden. Es empfiehlt sich demnach, diese drei Komponenten mit verschiedenen Namen zu belegen. Als solche wähle ich gebräuchliche Namen mit geringfügiger Modifikation, um ihrer weiteren Anwendung möglichst geringe Schwierigkeiten zu bereiten. Die vorhandenen Namen des Capiti-mandibularis und Pterygoideus werden dabei am besten beibehalten zur Kennzeichnung der dorsalen und ventralen Kaumuskulatur. Die weitere Gliederung der Muskeln erfordert dann die Einführung je zweier neuer Benennungen in jedem Muskelgebiet. Das Gebiet des Capiti-mandibularis sondert sich in einen *Musculus Cranio-mandibularis* und einen *Musculus mandibularis externus*. Das Gebiet des Pterygoideus sondert sich in einen *Musculus pterygoideus anterior* und *pterygoideus posterior*. Die dazu gehörigen motorischen Nerven werden demgemäß als *Nervi cranio-mandibulares*, *Nervi mandibulares externi*, *Nervus pterygoideus anterior* und *Nervus pterygoideus posterior* zu bezeichnen sein.

Die einzelnen Muskeln spalten sich in Schichten, die durch Anwendung der Ausdrücke *sublimis*, *medius*, *profundus* zu kennzeichnen sind, und sondern sich in nebeneinander oder hintereinander gelegene Portionen, welche als *Portio anterior*, *posterior* bezeichnet werden.

Ich gebe zunächst nun eine Übersicht über diese Nomenklatur, deren tiefere Begründung in der speziellen Beschreibung gegeben werden wird und schließe die Synonyma der Literatur daran an.

I. Urodelen.

1. Dorsale Muskeln: M. capiti-mandibularis (GAUPP).

a) Musculus mandibularis externus.

Masseter. BOWERS (1900 Spelerpes), COGHILL (1902 Amblystoma, 1906 Triton), EDGEWORTH (1911 Necturus, Triton), HUMPHRY (1872 Cryptobranchus), KINGSLEY (1902 Amphiuma), NORRIS (1908 Amphiuma, 1913 Siren), WILDER (1891 Siren).

Petro - tympano - maxillaris. HOFFMANN-BRONN (1873—1878).

Pré-temporo-maxillaire. DUGÈS (1835).

Adducteur commun des mâchoires. VAILLANT (1863 Siren).

Adductor mandibulae externus. LUTHER (1914).

b) Musculus cranio-mandibularis.

Temporalis. BOWERS (l. c.), COGHILL (l. c.), FISCHER (1843), DRÜNER (1903 Siren), EDGEWORTH (l. c.), HUMPHRY (l. c.), KINGSLEY (l. c.), NORRIS (l. c.), WILDER (l. c.).

Frontalis. FISCHER (l. c.).

Temporale. VAILLANT (l. c.).

Fronto-parieto-maxillaris. HOFFMANN-BRONN (1873 bis 1878), WILDER (l. c.).

Pseudotemporalis. LUTHER (1914).

2. Ventrale Muskeln: Mm. pterygoidei.

a) Musculus pterygoideus anterior.

Pterygoideus. LUTHER (1914).

b) Musculus pterygoideus posterior.

Pterygoideus. EDGEWORTH, NORRIS.

Pterygoidien. VAILANT.

Pterygo-maxillaris. HOFFMANN-BRONN (1873—1878 Siren, Amphiuma).

Pterygo-maxillaire. WILDER.

Temporalisursprünge vom Pterygoid kommend. HUMPHRY.

Postorbito-coronoidien. DUGÈS.

Adductor mandibulae posterior. LUTHER (1914).

II. Anuren.

A. Muskeln der Anurenlarven.

1. Dorsale Muskeln: M. Capiti-mandibularis.

a) Musculus mandibularis externus.

Oberflächliche Portion des Masseter. GAUPP (1893).

Tympano-mandibularis. GAUPP (ebenda).

Oberflächliches Bündel des Masseter. GOETTE (1875).

Adductor mandibulae externus. LUTHER (1914) nebst

Adductor mandibulae subexternus. LUTHER (1914).

Fehlt bei FR. E. SCHULZE (1892).

Fehlt bei EDGEWORTH (1911).

b) Musculus cranio-mandibularis.

α) Sublimis.

Masseter. DUGÈS (1835).

Temporalis. GOETTE, GAUPP, FR. E. SCHULZE, EDGEWORTH.

Adductor mandibulae posterior superficialis.

LUTHER.

β) Profundus.

Temporalis. DUGÈS.

Fehlt bei GOETTE.

Fehlt bei GAUPP.

Subtemporalis. SCHULZE, EDGEWORTH.

Adductor mandibulae posterior profundus.

LUTHER.

2. Ventrale Muskeln: Mm. pterygoidei.

a) Musculus pterygoideus anterior.

Pterygoideus. DUGÈS, GOETTE, GAUPP, SCHULZE, EDGEWORTH, LUTHER.

b) Musculus pterygoideus posterior.

α) Portio tympanica.

Teile des Masseter: GAUPP, GOETTE, SCHULZE.

Extratemporalis. EDGEWORTH.

Adductor mandibulae posterior lateralis? LUTHER.

β) Portio quadrata.

Teile des Masseter autorum.

Adductor mandibulae posterior articularis. LUTHER.

B. Muskeln der erwachsenen Anuren.

1. Dorsale Muskeln.

a) Musculus mandibularis externus.

Masseter. DE WATTEVILLE (1875 *Rana esculenta*),
STANNIUS (1856).

Masseter major. GAUPP (1896 *Rana fusca, esculenta*,
arvalis).

Temporalis minor. VOLKMANN (*Rana*).

Adductor mandibulae externus. LUTHER.

Fehlt bei HOFFMANN-BRONN.

Fehlt bei DUGÈS.

2. Muskeln von nicht durchweg streng gesonderter Zugehörigkeit.

a) Musculus cranio-mandibularis.

α) Sublimis.

Temporalis. GAUPP (l. c.), DE WATTEVILLE (l. c.),
STANNIUS (l. c.).

Temporalis major. VOLKMANN (bei BRONN ist dieses
Synonym falsch wiedergegeben).

Petromaxillaris (Masseter). HOFFMANN-BRONN (l. c.).

Sus-rupéo-temporo-coronoidien. DUGÈS (l. c.).

Adductor mandibulae posterior longus. LUTHER.

β) Profundus.

Fehlt bei den Autoren.

3. Ventrale Muskeln: Mm. pterygoidei.

a) Musculus pterygoideus anterior.

Pterygoideus. GAUPP (l. c.), DE WATTEVILLE (l. c.),
LUTHER (1914).

Masseter (?). VOLKMANN (l. c.).

Cephalo-maxillaris. HOFFMANN-BRONN (l. c.).

Pré-rupéo-pterygo-maxillaire. DUGÈS (l. c.).

b) Musculus pterygoideus posterior.

α) Portio articularis.

Masseter minor. GAUPP (l. c.).

Jugali-maxillaris. HOFFMANN-BRONN (l. c.).

Zygomatiko-maxillaire. DUGÈS (l. c.).

Adductor mandibulae posterior articularis. LUTHER.

β) Portio tympanica.

„Fasern des Masseter vom Tympanicum und
Annulus tympanicus.“ HOFFMANN-BRONN (l. c.).

„Kurzer breiter Kopf des Temporalis.“ GAUPP (l. c.).

Adductor mandibulae posterior. LUTHER.

I. Descriptiver Teil.

Urodelen.

1. *Siredon pisciformis*.

(Vgl. Tafel 1, Fig. 1 u. 2. Fig. 1 stellt die Seitenansicht des Schädels dar. Die Muskelursprünge sind eingetragen. Fig. 2 stellt den *M. mandibularis externus* und den *M. cranio-mandibularis sublimis* am Ursprung abgelöst und zurückgeschlagen dar. Der *M. cranio-mandib. profundus* ist in ganzer Ausdehnung sichtbar.)

Osteologie.

Am Schädeldach kommt als Ursprung der Kaumuskulatur in Betracht das Parietale und Frontale. Das Parietale bildet einen viereckigen platten Knochen, der in der Mittellinie mit dem der anderen Seite zusammenstößt. Hinten grenzt er an das Occipitale nur an einem kleinen Bezirk medianwärts. Lateral davon schiebt sich das Petrosum gegen das Parietale vor. Der Seitenrand des Parietale ist nach abwärts gebogen und oralwärts in einen Fortsatz ausgezogen, der das Stirnbein umfaßt. Der Vorderrand des Parietale grenzt mit schräg verlaufender Naht an das Stirnbein.

Das Stirnbein ist ein breit-lanzettförmiger Knochen, der gegen die Mittellinie zu flach ausgehöhlt ist. In der Mittellinie grenzt er gegen den gleichen Knochen der anderen Seite. Lateral und hinten liegt das Scheitelbein, dem sich dann das Praefrontale in der lateralen Begrenzung anschließt. An der vorderen Spitze des Frontale liegt die knorpelige Nasenkapsel und ihr median folgend der schlanke, aufsteigende Teil des Praemaxillare.

Die seitliche Schädelwand wird vorn von einer vertikal stehenden knöchernen Lamelle gebildet: dem Orbitosphenoid, an dessen Basis die Kante das Parasphenoid zutage tritt. Occipitalwärts schließt sich eine knorpelige Wandstrecke an: das Alisphenoid, mit dem Durchlaß für den Trigeminus. Diese knorpelige Wandung dehnt sich weiter occipitalwärts aus bis zum Quadratum, welches außen vom Paraquadratum überlagert wird. Dieses, das Paraquadratum, ist ein länglicher, dreieckiger Knochen, welcher oben breit an Petrosum und Occipitale stößt, unten spitz sich bis über das Quadratum erstreckt. Die Ecke zwischen Paraquadratum, Parietale und Alisphenoid wird durch die Verknöcherung des Petrosum eingenommen.

Zwischen der Kieferregion des Schädels und der Quadratregion spannt sich der Pterygo-palatinbogen aus. Dieser besteht aus dem Pterygoid hinten, dem Palatinum vorn und einer membranösen Verbindung zwischen beiden Knochen. Das Pterygoid ist ein annähernd T-förmiger Knochen, der mit seinem Querschinkel dem Quadratknorpel anliegt, mit seiner Spitze oralwärts schaut. Das Palatinum besitzt eine horizontale zahntragende Platte und eine von da aus sich an der Seitenwand des Schädels emporwölbende Fläche mit nach hinten

gewendeter Spitze. Die Spitzen beider Knochen sind durch ein straffes Ligament verbunden, welches sich als membranöse Platte dem unteren Rande des Pterygoids anschließt und bis zum Gelenkteil des Quadratum hinzieht.

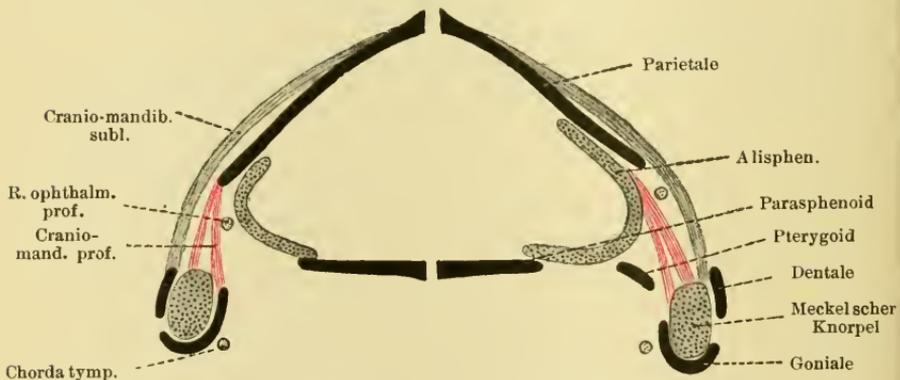
Der Unterkiefer besteht der Hauptsache nach aus einem starken knorpeligen Rest des MECKEL'Schen Knorpels. Dieser trägt hinten die ausgehöhlte Gelenkfläche für das Quadratum. Vor der Gelenkfläche bleibt eine breite oberflächliche Strecke des Knorpels unbedeckt von Knochen. Als Deckknochen kommen das Dentale, Goniale und Operculare in Betracht.

Myologie.

Siredon besitzt zwei Kaumuskeln: einen M. cranio-mandibularis, der aus zwei Schichten besteht, und einen einschichtigen M. mandibularis externus.

1. Musculus mandibularis externus.

Er stellt ein Trapez dar, dessen längste Seite oral, dessen kürzeste vor dem Kiefergelenk liegt. Ursprung und Ansatz bilden



Textfig. 1. Siredon, schematische Darstellung der Schichtung des Cranio-mandibularis. Links hinter dem Auge, rechts vor dem Kiefergelenk.

die beiden anderen Seiten des Trapezes. Der Ursprung liegt am Paraquadratum und nur an diesem. Er besetzt die vordere Facette dieses Knochens. Seine Bündel verlaufen einander parallel. Die zu oberst entspringenden verlaufen am weitesten nach vorn zum Dentale, wo sie sich dicht hinter dem letzten Zähnen befestigen. Von da an läuft die Insertion bis dicht unter den vordersten Teil des Kiefergelenkes. Die Innervation dieses Muskels erfolgt durch zwei kräftige Stämmchen, die sich aus dem R. maxillaris inferior. ablösen und sich nach hinten unten und auswärts in den Muskel einsenken.

2. *Musculus cranio-mandibularis*. (Taf. 2, Fig. 2 u. Textfig. 1).

Er zerfällt in zwei Schichten, die voneinander durch lockeres Bindegewebe und die Ausbreitung der *Nervi cranio-mandibulares* getrennt sind. Die beiden Muskelschichten sind als *Cranio-mandibularis sublimis* und *Cranio-mandibularis profundus* zu bezeichnen. Beide Schichten sind gleichzeitig sichtbar, indem der tiefe Teil mit einer dreieckigen Fläche unter dem oberflächlichen hervorschaut.

Der *Cranio-mandibularis sublimis* entspringt vom medialen Teile des Scheitelbeines und vom hinteren Bezirk des *Frontale*. Die vordersten Fasern steigen senkrecht nach abwärts, um eine starke Sehne zu entwickeln.

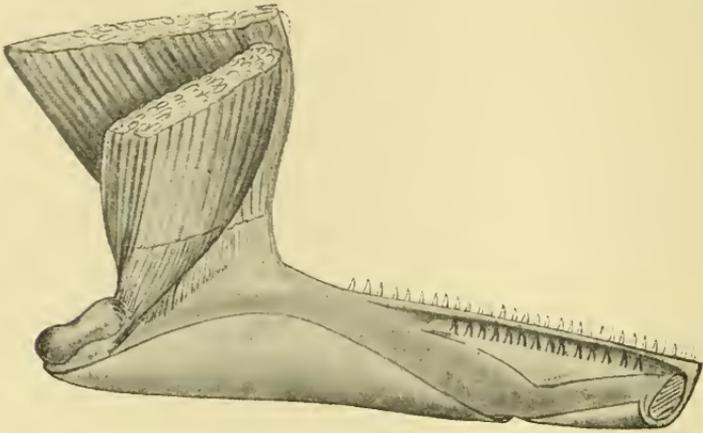
Diese Sehne tritt, sich mit den vordersten Fasern des *Mandibularis externus* verbindend, an das Dentale und der Hauptmasse nach an den *MECKEL*schen Knorpel. Diesen vordersten *Cranio-mandibularis*-Fasern schließen sich weitere an, die sich um die vorderen Fasern herumschlingen und nach einwärts geraten. Der Muskel gewinnt dadurch einen Aufbau, der an denjenigen des *Pectoralis major* des Menschen erinnert. Auch in der Wirkung führt dieser Aufbau zu einer ähnlichen Einrichtung, denn der Muskel bildet mit seiner Sehne eine flache Tasche. Die Sehne heftet sich eine Strecke weit am *MECKEL*schen Knorpel fest.

Die Innervation dieses Muskelteiles erfolgt durch einen *Nervus cranio-mandibularis*, der an der oralen Seite des *Nervus maxillaris inferior*, dicht nach dessen Austritt aus dem Schädel den Stamm verläßt. (Textfig. 4 u. Taf. 1, Fig. 2 3).

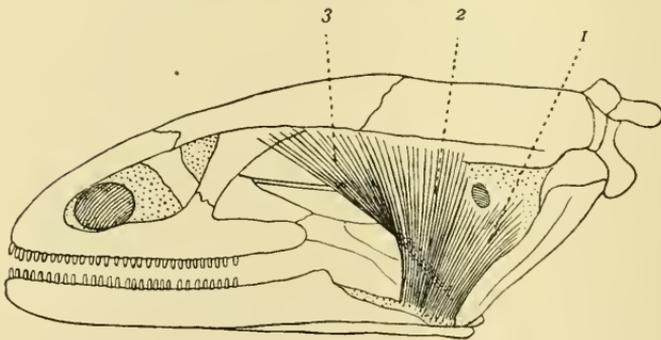
Der *Cranio-mandibularis profundus* ist eine am Ursprung von der oberflächlichen Schicht scharf und bequem trennbare Muskellage. Gegen die Insertion dagegen legt sie sich inniger an die obere Schicht an. Der Ursprung beginnt am *Frontale*. Der vorderste Teil dieses Knochens bleibt unbedeckt. Von hier tritt der Ursprung auf den seitlichen, nach abwärts abgebogenen Teil des *Parietale* über, dessen über dem *Foramen prooticum* gelegene äußerste Ecke indes frei bleibt. Hier tritt der Ursprung auf die knorpelige Seitenwand des Schädels über, wo er zugleich vom *Ramus ophthalmicus profundus* des *Trigeminus* durchsetzt wird. Er umgreift das *Foramen prooticum*, so daß dies nur zu wenig mehr als ein Drittel an seinem oberen Rande frei bleibt. Nun zieht der Ursprung unterhalb des knöchernen *Petrosum* weiter an der Knorpelwand entlang und tritt schließlich an das *Quadratum* bis etwa zur halben Länge des *Paraquadra-*

tums hinab. Auch von der Innenfläche des Paraquadratum kommen noch Muskelbündel.

Es entwickelt sich nun von diesem Ursprunge aus eine ziemlich dicke Muskelplatte, deren Ansatz (Textfig. 2) ausschließlich an dem vom Dentale und Goniale nicht bedeckten Umfang des MECKEL'Schen Knorpels, und zwar vorn in direktem Anschluß an



Textfig. 2. Siredon, Insertion der tiefen Cranio-mandibularisschicht von innen.



Textfig. 3. Siredon, Schema der tiefen Cranio-mandibularisschicht.

die Cranio-mandibularissehne und im Zusammenhang mit ihr, hinten bis dicht an die Gelenkkapsel des Kiefergelenkes¹⁾. Der Ansatz

1) LUTHER findet, daß diese meine Angabe (1913) nur für junge Larven zutrefte. Bei alten Tieren greife der Ursprung auch auf das Goniale über. (Oberer Rand und Fläche die dem Knorpel zugewandt ist.) Meine Präparationen wurden an erwachsenen Tieren angestellt. Die Fig. 31 bei LUTHER zeigt mit meiner Textfig. 2 das Gemeinsame, daß jedenfalls ein Übergreifen auf die Schleimhautseite des Goniale, wie bei allen anderen Urodelen, bei Siredon nicht stattfindet.

ist vorn kurzsehnig, hinten vor dem Gelenk fleischig. Der Ramus ophthalmicus profundus des Trigemini liegt vom vorderen, nicht aber vom hinteren Teil des Muskels bedeckt.

Faserrichtung und Faserverlauf des Cranio-mandibularis profundus. Die langausgedehute Ursprungslinie und die kurze Insertionsstrecke macht es verständlich, daß die Bündel dieser Muskelplatte eine fächerförmige Anordnung besitzen (Textfig. 2 und 3). Die am meisten gelenkwärts verlaufenden Fasern schlagen den kürzesten Weg ein und treten ganz nach außen an die Grenze des Dentale. So entsteht eine besondere Muskelportion (Textfig. 3 1), die auch durch einen besonderen Ast des N. cranio-mandibularis versorgt wird (Textfig. 4 5 u. Taf. 1, Fig. 2 5). Ihr unmittelbar schließen sich die von der Umgebung des Foramen ovale kommenden Fasern an (Textfig. 3 2).

Diese treten mehr an die Mitte des MECKEL'schen Knorpels entfernter vom Dentale. An ihnen treten kurze Endsehnen auf Weiter nach vorn folgen dann die Fasern vom Parietale (Textfig. 3 3), die sich nach innen um die hinteren Fasern herum-schlagen und mit länger und länger werdenden Sehnen bis nach hinten zum Gelenk treten, nahe an die Grenze des Goniale. Eine „Tasche“ entsteht dadurch nicht. Es ist vielmehr ein kompakter Muskel- und Sehnenstumpf, der an seiner Oberfläche außen und innen verschiedenen Verlauf der Muskel- und Sehnenbündel aufweist (Textfig. 2.)

Die Innervation des vorderen Teils der Muskelmasse geschieht durch zwei Ästchen, von denen einer neben dem N. cranio-mandib. sublimis aus dem Hauptstamm entspringt, der andere als Ästchen des N. cranio-mandib. sublimis auftritt (Textfig. 4 3, 4, Taf. 1, Fig. 2 3, 4).

Neurologie (Textfig. 4).

Der aus dem Foramen prooticum tretende Stamm des 3. Trigemini verläuft zwischen dem Cranio-mandib. profundus einerseits, dem Cranio-mandib. sublimis und Mandibularis externus andererseits. Seine Lage wird bestimmt durch die Grenze zwischen der hinteren und mittleren Portion des Cranio-mandib. profundus. Er bettet sich hier in eine Mulde ein, die dadurch hervorgerufen wird, daß der occipitale Teil des Muskels eben durch seinen Faserverlauf mehr nach lateral vorspringt als die übrigen Teile.

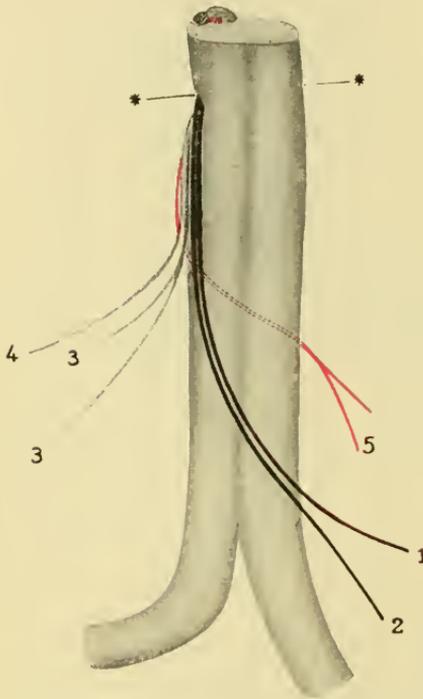
Aus dem Stamm gehen zwei Gruppen von Nerven hervor:

1. Nervi mandibulares externi: nach hinten, unten und außen verlaufend (Textfig. 4 1, 2).

2. Nervi cranio-mandibulares: zum Teil vorwärts, zum Teil nach hinten verlaufend (Textfig. 4, 3—5).

Die Verzweigung im einzelnen vollzieht sich folgendermaßen (s. Textfig. 4):

1. Nervi mandibulares externi. Sie verlassen den Stamm dicht übereinander in der Zweizahl, in der Mitte der Entfernung zwischen Foramen prooticum und Unterkiefer (auf Taf. 1, Fig. 2 durch zwei Kreuzchen als abgeschnitten gekennzeichnet).



Textfig. 4. Schema der motorischen Äste des 3. Trigeminusastes von Siredon. Schwarz: Nn. mandib. externi; grau: Nn. cranio-mandib.; rot: Ast des N. cran-mand. prof., der zur hinteren Portion des Muskels tritt. Das Schema beruht nur nach abwärts von * * auf Beobachtung.

tritt mit zwei Zweigen in die hintere Portion des Cranio-mandib. profundus (1 in Textfig. 3).

2. Nervi cranio-mandibulares. Sie bilden ein kleines Stämmchen dicht unter dem Austritt des Stammes aus dem Schädel. Dieses Stämmchen sondert sich in drei Ästchen:

a) Ramus sublimis zum Cranio-mandib. sublimis (3). Er tritt von der Unterseite in diesen Muskel ein und gibt auch einen Ast zum M. cranio-mandib. profundus.

b) R. profundus (4) verläuft dicht neben dem vorigen, ebenfalls zwischen beiden Temporalisschichten, und tritt allein in die tiefe Portion ein.

c) R. posterior. (5) schlingt sich hinter dem Stamm herum und

2. Amblystoma tigrinum.

Soweit das Studium einer Schnittserie durch den Kopf dieses Tieres lehrte, bestand genau die gleiche Anordnung der Muskulatur wie bei Siredon. Die Lage der Hauptnervenstämmen war die gleiche. Die Anordnung der motorischen Äste war nicht mit Sicherheit zu über-

sehen. COGHILL (1902) hat die motorischen Äste kurz beschrieben, auch den Verlauf der motorischen Wurzel vom Gehirn zur Peripherie auf Serienschritten untersucht. Es ergibt sich aus seiner Beschreibung, daß sie sich innerhalb des Ganglions über den Teil der Nervenfasern, die zum N. ophthalmicus prof. werden, wenden. Die Wurzel zieht dann nach lateral und geht zur postero-ventralen Portion des Ramus mandibularis. Die motorischen Äste sind bei COGHILL nicht abgebildet; er erwähnt Äste zu jedem der beiden großen Muskeln. Bedeutsam ist indes, daß er in der Abbildung den Rest der motorischen Portion, der zum M. mylohyoideus geht, am hinteren Rande und von der ventralen Seite sich herumschlingend gezeichnet hat.

3. Menobranchus lateralis.

(Vgl. hierzu Taf. 2, Fig. 8, 9, 10 und 11.) Fig. 8 zeigt den Schädel eines erwachsenen Menobranchus von lateral mit eingezeichneten Muskelursprüngen. Fig. 9 Ansicht des unversehrten Muskelpräparates, Mm. mandibularis externus und M. cranio-mandibularis. Fig. 10 zeigt die Schichtung des Cranio-mandibularis, Fig. 11 seine tiefste Schicht, welche einen M. pterygoideus repräsentiert.

Osteologie.

Das Dach des flachen Schädels wird fast ausschließlich vom Frontale und Parietale gebildet. Das Parietale bildet die obere Umgrenzung des Foramen magnum und erscheint weiterhin als eine gebogene Platte, an welcher man vier Ränder und vier Fortsätze unterscheiden kann. Der hintere Rand verläuft nahezu quer, vom vorderen Rande des Hinterhauptloches bis zum hintersten Pol des seitlichen Schädelgebietes (Proc. occipitalis mihi). Der mediale Rand lagert sich in der Mittellinie neben das Scheitelbein der anderen Seite und ragt neben dem Stirnbein innen eine Strecke weit nach vorn (Proc. frontalis m.). Der vordere Rand verläuft tief nach hinten einspringend, um sich dann weit nach vorwärts zu erstrecken (Proc. orbitalis m.). Der seitliche Rand endlich zieht sich längs des seitlichen Randes des Schädeldaches bis nach hinten entlang. Er überlagert, dachförmig vorspringend, den hinteren Teil der Seitenwand des Primordialcraniums, so daß das Primordialcranium, welches hier das Foramen prooticum trägt, an dieser Stelle von außen her tief eingesenkt und versteckt liegt. Die ganze seitliche Region des Parietale ist im Bereiche des Processus orbitalis nach abwärts gesenkt und entwickelt oberhalb des Foramen ovale einen weiteren, vierten Fortsatz, den Proc. temporalis (m.).

Das Os frontale erstreckt sich von der Spitze des Schädels, wo es zwischen Vomer und Praemaxillare eingekeilt ist, bis nach hinten

zwischen die erwähnten Fortsätze des Scheitelbeins, so daß an ihm ein vorderer und hinterer Teil unterschieden werden kann. An der Grenze zwischen beiden Teilen erhebt sich ein Kamm, der (Crista temporalis) im Bogen bis nahe zur Mittellinie und von da seitwärts über das Scheitelbein nach außen bis nahe zum Proc. temporalis zieht. In der so abgegrenzten Grube entspringt ein Teil des M. cranio-mandibularis. Nach einwärts von dieser Crista temporalis ist der hintere Teil des Scheitelbeins dellentartig eingezogen; auch hier entspringt ein Teil des Cranio-mandibularis.

Das Os frontale grenzt seitlich an die Knochen der Kieferregion, die hier Besonderheiten darbieten (WIEDERSHEIM). Die Maxilla fehlt. An ihrer Statt zieht ein Ligament vom Intermaxillare zu dem sogenannten Proc. antorbitalis, das Primordialcranium. Der Vomer steht mit einer vertikalen Lamelle neben dem Stirnbein, welches hier mit seinem Proc. uncinatus die Öffnung des N. olfactorius umgibt.

An der Seitenwand des Schädels sind zwei Gebiete zu unterscheiden: die knorplige Wandung des Primordialcraniums und der ihr vorgelagerte Pterygopalatinbogen. Die Seitenwand ist hier völlig knorpelig. Ein verknöchertes Orbitosphenoid existiert nicht. Diese seitliche Knorpelwand ist von mehreren Nervenöffnungen durchsetzt. Sie trägt vorn, unter dem Proc. uncinatus des Stirnbeins, den Proc. antorbitalis, hinten unter dem Proc. temporalis des Scheitelbeins den Proc. postorbitalis (WIEDERSHEIM gibt letztere Deutung als möglich zu). Hinter dem Proc. postorbitalis findet sich in einer nischenartigen Einsenkung des knorpeligen Alisphenoids das Foramen ovale.

Der Pterygopalatinbogen besteht aus einem Knochenstück, dessen vorderer, zahntragender Teil dem Palatinum entspricht. Er ist an dem Vomer befestigt. Das Pterygoid, welches den hinteren Teil des Knochens bildet, umgreift mit seinem hinteren und unteren Rande das Quadratum.

Dieser Knochen, das Quadratum, ist im Gelenkteil verknöchert, dagegen in dem vom Paraquadratum überlagerten Teil knorpelig. Hier tritt es zwischen Pterygoid, Alisphenoid und Paraquadratum in weiter Ausdehnung zutage, mit dem Alisphenoid zusammenfließend.

Das Paraquadratum ist eine „Bumarang-ähnlich“ (HUXLEY, WIEDERSHEIM) gestaltete Platte, welche durch eine Leiste in zwei Facetten zerfällt. Die hintere ist breiter, die vordere schmal. Zwischen ihm und dem Parietale bleibt ein schmaler Saum der knorpeligen Labyrinthregion sichtbar, in welcher eine Verknöcherung, als Petrosium, aufgetreten ist.

Der Unterkiefer besitzt Dentale und Goniale als selbständige Knochen. Das Articulare bleibt knorpelig, der MECKELSche Knorpel erhalten. Auf dem Goniale sitzt ein, sechs Zähnchen tragendes Operculare.

Myologie.

Die Kaumuskeln von Menobranthus sind der Mandibularis externus, der Cranio-mandibularis und ein Pterygoideus.

1. *Musculus mandibularis externus*. (Taf. 2, Fig. 9)

Die große Stärke dieses Muskels bei *Menobranchus* wird von BRONN hervorgehoben, seine Mehrschichtigkeit und sein Ursprung von ihm richtig geschildert.

Er erscheint aus zwei Portionen zusammengesetzt. Die eine liegt ganz oberflächlich und zieht mit ihren Bündeln schräg vom Paraquadratum nach vorn und unten zum Dentale. Sie wird durch Bündel fortgesetzt, die sich von unten her bogenförmig jenen anderen anlegen. Der Ursprung dieser Portion liegt längs des ganzen Paraquadratoms an dessen vorderer Facette. Sie inseriert hinten kurzsehlig unterhalb des Gelenkes, vorn dagegen mit langen Sehnenzügen am Dentale, in der Höhe der hintersten Operkularzähnen. Von ihr teilweise bedeckt liegt die zweite Portion, die nur occipital- und scheidelwärts unter jener hervorschaubt. Diese entspringt an der verknöcherten Partie der Labyrinthregion (dem Petrosom) zwischen Parietale und Paraquadratum, sodann aber sehlig vom hintersten seitlichen Rande des Parietale bis zu der Stelle, wo es mit seinem Processus temporalis das Foramen prooticum überlagert. Von hier spannt sich eine fibröse Platte bis zum Paraquadratum, die ebenfalls von Ursprüngen des Mandibularis eingenommen wird. Will man also auf den Stamm des Trigemini und die tiefen Muskelportionen des *M. cranio-mandibularis* eingehen, so müssen diese Masseterursprünge abgetragen werden (Fig. 10). Die sich von diesen Ursprüngen entwickelnden Bündel (tiefe Lage des Mandibularis externus) verwachsen in ganzer Ausdehnung mit der oberen Lage, gewinnen indes eine von dieser getrennte Insertion und zwar gemeinschaftlich mit der starken Sehne des Cranio-mandibularis.

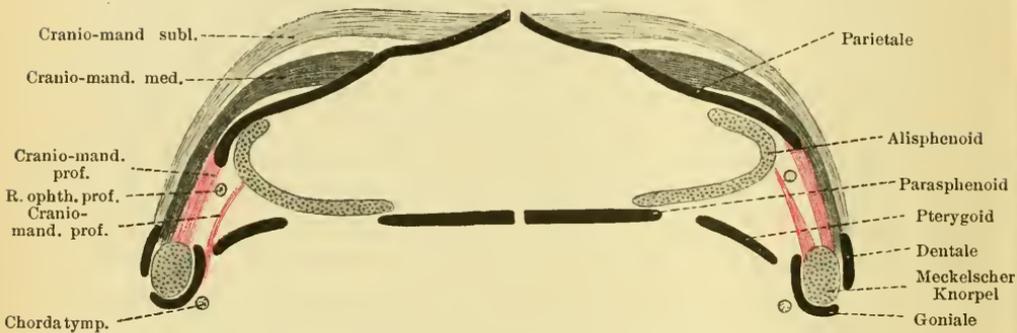
Beide Teile dieses Muskels erweisen sich insofern als eine Einheit, als nur zwei Nerven existieren, die sie gemeinsam versorgen (Fig. 10 / u. 2, abgeschnitten).

2. *Musculus cranio-mandibularis* (Textfig. 5).

Dieser starke Muskel besteht aus drei Schichten, die als *sublimis*, *medius* und *profundus* bezeichnet werden können. Von diesen entspringen der *sublimis* und *medius* auf dem Schädeldach vom Parietale und Frontale, der *profundus* von der knorpeligen Seitenwand des Primordialcraniums. Im einzelnen verhalten sie sich folgendermaßen.

1. Der *M. cranio-mandibularis sublimis* entspringt (Fig. 9) mit einer hinteren Portion in einer Delle des Scheitelbeins dicht neben der Mittellinie und bis nahe zum Foramen magnum hin. Diese Portion entwickelt an ihrem hinteren Rande eine starke Sehne, die auch auf die Unterfläche des Muskels übergreift. Die vordere Portion (Fig. 9) entspringt lateralwärts neben der *Crista temporalis* vom Scheitelbein und dem hintersten Teil des Stirnbeins und schließt sich mit anfänglich kurzen, je weiter nach vorn desto längeren Bündeln der von hinten kommenden Endsehne an.

Die Innervation dieser Schicht erfolgt durch einen kräftigen *N. cranio-mandibularis sublimis*, der sich, entsprechend der Zwei-



Textfig. 5. *Menobranchus*. Schichtung des *Cranio-mandibularis*, schematisch. Links hinter dem Auge, rechts vor dem Gelenk.

teilung des Muskels in zwei Ästchen gabelt (Fig. 10 3 zwei abgeschnittene Stümpfe, Textfig. 6 3).

2. Der *M. cranio-mandibularis medius* liegt dicht unter dem vorigen Muskel, vorn ihn noch überragend (Fig. 9), jedoch nicht so weit nach hinten reichend wie der vordere Abschnitt der oberflächlichen Portion (Fig. 10). Diese mittlere Muskelschicht schließt sich, mit einer kurzen sehnigen Insertion der oberflächlichen Schicht an. Als Nerv tritt zunächst ein zweiter Ast des *N. cranio-mandibularis* an die Schicht heran (*N. cranio-mandibularis medius* [Fig. 10 u. Textfig. 6 4]). Dieser tritt mit zwei Ästchen in das Innere der Schicht und an ihre mediale Fläche. Ferner tritt ein sehr starker Ast des folgenden Nerven von medial an diese mittlere Muskelschicht (l. c. 5).

3. Der *M. cranio-mandibularis profundus* (Fig. 10 u. 11) entspringt vom *Proc. orbitalis* des Scheitelbeins und vom lateralen Rande dieses Knochens bis oberhalb des *Foramen prooticum*, d. h. bis zum *Proc. temporalis*. Auch diese Muskelmasse gewinnt Anschluß an

die beiden vorhergehenden. Innerviert wird die Schicht vom N. cranio-mandibularis profundus (l. c. 5), der einen Ast wie schon erwähnt, zur vorhergehenden Schicht abgibt, mit einem zweiten sich in diese tiefe Muskelmasse einsenkt. Die gesamte Cranio-mandibularis-Masse inseriert am MECKELschen Knorpel mit einer kräftigen Sehne im Bereich des Operculare, fleischig von da aus nach hinten zum Gelenk.

3. M. pterygoideus [anterior et posterior].

Löst man nun auch diese Muskelmasse ab, so liegt eine äußerst dünne, nur wenige Fäserchen dicke Schicht da (Fig. 11, Textfig. 5 rot), die deutlich von der oberen Masse gesondert ist. Ihre Trennung von der oberen Schicht ist zwar deutlich und läßt sich leicht herbeiführen, ist aber nicht durch dazwischengelagerte Fascien erleichtert. Der Ramus ophthalmicus profundus des Trigemini liegt zwischen ihr und der oberen Schicht. Der Ursprung dieser Muskeln, die einen Pterygoideus bilden, liegt ausschließlich am Knorpel der seitlichen Schädelswand. Er nimmt hier mit drei Zacken die Gegend des Orbitosphenoids ein und greift auf das Alisphenoid über bis dicht vor dem Foramen prooticum. Die Fasern gehen in eine sehr dünne Sehne über, die an der medialen Seite des Goniale Ansatz findet. Durch einen Zwischenraum getrennt entspringt unterhalb des Foramen prooticum ein weiterer Muskel, mit sehr wenig Bündeln. Dieser kommt gleichzeitig noch vom knorpeligen Teil des Quadratum neben dem Paraquadratum. Er zieht schräg nach vorn, jenen anderen überdeckend und inseriert am MECKELschen Knorpel vor dem Gelenk.

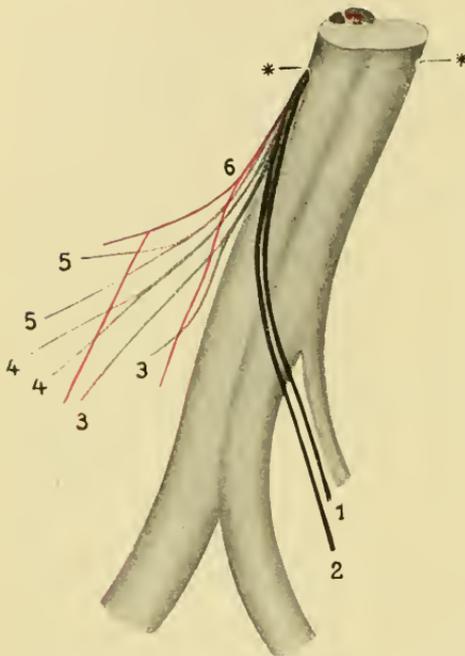
Mit aller wünschenswerten Sicherheit kann ich die Innervation dieser tiefsten Schicht nicht vortragen. Sicher ist nur, daß keiner der bisher oben genannten Nervenstämme in diese Bündel eintritt. An zwei Präparaten habe ich zwei äußerst feine Fädchen angetroffen, die sich von lateral her in die dünnen Muskelchen einsenkten. Eines von ihnen versorgte, sich gabelnd, den vorderen Teil, ein anderes auf dem Alisphenoidknorpel nach abwärts ziehend den hinteren Teil des Muskels. (Textfig. 6 u. Taf. 2, Fig. 11 6).

Neurologie.

Der Stamm des dritten Trigeminiastes verläuft parallel dem Paraquadratum vom Foramen prooticum zum MECKELschen Knorpel,

liegt also am hinteren Rande des ganzen Muskelkomplexes, nicht wie bei Siredon zwischen seinen Komponenten. Dabei wird er vom *M. mandibularis externus* gedeckt. Nachdem er sich in zwei Endäste geteilt hat, verläuft der mit dem MECKEL'Schen Knorpel nach vorn tretende Endast lateral von der Insertion der tiefsten Muskelschicht.

Die motorischen Nerven zerfallen in *Nn. mandibulares*, *Nn. cranio-mandibulares* und *Nn. pterygoidei* (s. Textfig. 6).



Textfig. 6. Schema der motorischen Äste des 3. Trigeminusastes von *Menobranchus*. Abwärts von ** auf Beobachtung beruhend. Schwarz: die beiden *Rami mandibulares externi*, neben dem sensiblen, durch den Muskel tretenden Ast gelegen; grau: die *Nn. cranio-mandibulares sublimis medius* und *profundus*; rot: die an 2 Präparaten gefundenen *Nn. pterygoidei*.

1. Die *Nn. masseterici* (Textfig. 6, 1 2). Sie sind zwei an der Zahl und treten vom motorischen Teil des Nerven nach occipital hin über den sensiblen Hauptstamm hinweg. Sie legen sich dann an den sensiblen Ast an, der, vom Hauptstamm abgehend, nach rückwärts den *M. mandibularis externus* durchbohrt und sich an die Haut in der Umgebung des Ohres verästelt. Die beiden motorischen Äste versorgen, wie oben beschrieben, die beiden Portionen des *M. mandibularis externus*.

2. Die *Nn. cranio-mandibulares* (Textfig. 6, 3—6) lösen sich alsbald nach dem Durchtritt des Nerven durch das *Foramen prooticum* von ihm ab. Sie müssen einen etwas weiteren Weg

zurücklegen, weil sie sich um den knorpeligen *Proc. postorbitalis* herumzubeben haben. Sie zerfallen in

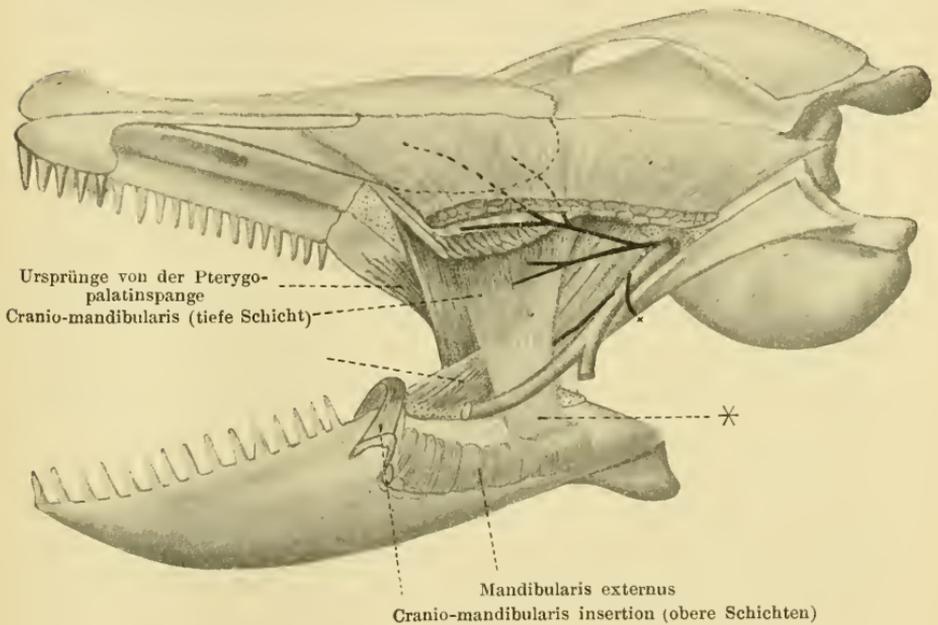
a) den *N. cranio-mandibularis sublimis* (Textfig. 6, 3), zwischen der *Sublimis-* und *Medius*portion des Muskels verlaufend mit zwei Ästchen für die beiden Portionen des *M. cranio-mandibularis sublimis*;

b) *N. cranio-mandibularis medius*, stärkerer Nerv (Textfig. 6, 4), ebenfalls zwischen *Sublimis* und *Medius* verlaufend und

sich in zwei Äste sondernd, die den Medius versorgen und zum Teil durch ihn hindurch an seine mediale Fläche dringen;

c) N. cranio-mandibularis profundus, starker Nerv (Textfig. 6, 5), medial vom Medius verlaufend und sich in zwei Äste gabelnd. Einer dringt von medial in diese Schicht ein, der andere versorgt den M. cranio-mandibularis profundus.

3. Nn. pterygoidei (Textfig. 6, 6). So sind jene erwähnten zwei äußerst zarten Nerven zu bezeichnen, die, den Nn. cranio-mandibulares zugehörig, zu den tiefsten oben beschriebenen Mm. pterygoidei ziehen. In ihrer anatomischen Anordnung besteht



Textfig. 7.

kein Anlaß, sie von den Nn. cranio-mandibulares zu sondern. Dies geschieht vielmehr vornehmlich mit Rücksicht auf ihr motorisches Endgebiet. Sie stellen die am meisten medial gelagerten Äste jener Nerven dar.

4. *Proteus anguineus* (Textfig. 7).

Der Kaumuskelkomplex von *Proteus* nimmt eine sehr interessante Mittelstellung zwischen dem von Siredon und dem soeben von Menobranchus beschriebenen ein. Der M. mandibularis externus (in der Textfig. 7 gegen den Unterkiefer zurückgelegt, ist eine einfache Schicht, von ähnlichem Ursprung wie die gleiche von Siredon. Mit Sicherheit konnte ein Nerv festgestellt werden,

der sich in der, in Textfig. 7 durch ein * als abgeschnitten gekennzeichneten, Lage befindet. Doch möchte ich noch die Existenz eines zweiten Nerven, der leider durchriß und nicht mehr in seinem ursprünglichen Situs festgestellt werden konnte, als gesichert ansehen.

Der *M. cranio-mandibularis* teilt mit dem von *Menobranchus* die Mehrschichtigkeit. In der Textfigur sind die beiden Schichten eines *Sublimis* und *Medius*, auf dem Schädeldach abgeschnitten, zu erkennen. Die kräftige Sehne, die beide Schichten vereinigt, inseriert weit vorn hinter dem letzten Dentale-Zähnen, und lateral von den Opercular-Zähnen am Goniale. Der orale Rand des *Mandibularis externus* und der *occipitale* des *Cranio-mandibularis* sind in ganzer Länge durch ein Sehnenblatt verwachsen, das von der Endsehne aus zwischen beide Muskeln tritt. In der von diesem Sehnenblatt gebildeten Rinne liegt der zweite Ast des *Trigeminus*.

Die zu den erwähnten Portionen des *Cranio-mandibularis* tretenden Nerven sind nicht so kompliziert wie bei *Menobranchus* angeordnet. Ein stärkerer Ast tritt zu ihnen, am hinteren Rande der mittleren Schicht sich spaltend. Zwischen *Sublimis* und *Medius*, wie auch medial von letzterem, treten sie an die zugehörigen Muskelteile. Aus demselben Hauptstamm tritt ein zweiter motorischer Ast zu der tiefen, nunmehr zu beschreibenden Muskelportion ab.

Diese tiefe Schicht ist dadurch charakterisiert, daß sie mit der Hauptmasse zwar dorsal liegt vom *Ramus ophthalmicus profundus*, jedoch medial vom *R. tertius* des *Trigeminus*. Nur ein kleiner Teil ihrer Ursprünge (in der Textfigur links) entsteht vom vordersten Teil der *Pterygo-palatinspange*. [Hierdurch berichtige ich die Angabe meines Greifswalder Vortrages, in dem ich angegeben hatte, daß bei *Proteus* Ursprünge vom *Pterygoid* fehlen. Ich hatte damals die sehr winzigen Verhältnisse noch nicht auf einer Schnittserie untersucht.] Diese vordersten Fasern liegen ventral vom *R. ophthalmicus profundus*.

In ihrem Aufbau erinnert dieser *Cranio-mandibularis profundus* an den tiefen Muskel von *Siredon*. Auch hier besteht eine fächerförmige Faltung (vgl. Textfig. 1), nur mit dem Unterschiede, daß bei *Proteus* der *occipitale* Teil mit seiner Insertion weiter nach vorn reicht als bei *Siredon*. Ebenso reicht aber der vordere Teil mit seiner Insertion auch weiter nach occipital; und während die Insertion des hinteren Teiles ganz streng auf das *Articulare* beschränkt bleibt, greift die sehnige

Insertion mit verlängerter Sehne weiter nach abwärts an das Goniale. Darin weicht also Proteus von Siredon ab und neigt zu Menobranchus hin.

Auch hinsichtlich der Innervation erinnert diese Schicht an die gleiche von Siredon. Erstens nämlich empfängt sie einen Ast aus dem gemeinsamen N. cranio-mandibularis, so wie bei Siredon der M. cranio-mandibularis profundus und die darüber liegende Schicht gemeinsam innerviert werden. Sodann aber empfängt die tiefe Schicht bei Proteus ebenso wie bei den anderen Formen einen besonderen Nerven. Bei Menobranchus wurden die beiden Ästchen dieses Nerven als Nn. pterygoidei bezeichnet (Fig. 11 und Textfig. 6 ♂), bei Siredon war es der rückwärts ventral um den Stamm tretende Nerv (Fig. 2 und Textfig. 4 ♂). Man ist vielleicht zu der Vermutung berechtigt, daß auch bei Menobranchus und Proteus diese Nerven ventral vom Stamm verlaufen würden, wenn nicht der Ramus maxillaris inferior selbst schon am hinteren Rande der Muskulatur verlief. Bei Proteus tritt der Nerv zu derjenigen Portion, die die äußere Wand des Fächers bildet und sich an dem Articulare befestigt.

Die tiefe Muskelschicht läßt ein Bündel, sehr platt und dünn nach lateralwärts zum äußeren Rande des Unterkiefers treten, wo es neben der Insertion des Mandibularis externus inseriert. (S. Textfig. 7*.)

Die Neurologie der motorischen Äste gestaltet sich hier also ähnlich einfach wie bei Siredon. Es bestehen

1. ein (zwei?) N. (nn.) mandibularis externus (i), der (die) lateral-dorsal über den R. maxillaris inferior hinwegzieht (ziehen),
2. ein N. cranio-mandibularis mit mehreren Ästen für die Schichten des gleichnamigen Muskels,
3. ein N. cranio-mandibularis profundus, speziell zur tiefen Portion, und zwar zu demjenigen Bezirk von ihr, der an das Articulare tritt.

5. Siren lacertina.

(Hierzu Taf. 1, Fig. 5 u. 6, Taf. 2, Fig. 7.)

Literatur. Wichtig ist, daß bei Siren die Existenz eines besonderen Muskels, eines „Pterygo-maxillaris“ von BRONN (1873 bis 1875) angegeben wird. Diese Angabe ist aber insofern unrichtig, als daß der Ursprung an die „Unterfläche des Os pterygoideum“ verlegt wird. Ein solcher Knochen kommt bei Siren überhaupt nicht vor. Bereits VAILLANT (1863) hatte denn auch den Ursprung richtiger, wenn auch nicht exakt, angegeben; er nennt den Muskel

„Pterygoidien“ und läßt ihn „an den Seitenflächen des Schädels, am unteren Teil der Fossa temporalis“ entspringen. Später hat WILDER (1891) ihn richtig beschrieben: an „einem scharfen Rande des Schädels zwischen dem Kiefergelenk und dem Antorbitalfortsatz, sowie von den Knochen oberhalb dieser Linie, dem Parasphenoid und Ethmoid“. Während VAILLANT und BRONN den Muskel als eine einheitliche Masse am Unterkiefer ansetzen lassen, erkennt WILDER bereits einen doppelten Ansatz, und zwar „vermitteltst direkter Fasern zum unteren Kieferwinkel, ferner durch zwei bis drei Sehnen zu einer Leiste, welche von diesem Punkt quer über den Knochen zieht“. — Aber auch WILDER hat nicht erkannt, daß es sich um zwei Muskeln handelt, sei es, daß der Muskel an seinem Exemplar anders ausgebildet war, sei es, daß, was mir wahrscheinlicher ist, die Methode der Serienschritte nicht gestattete, die Trennung der beiden Muskeln ganz zu ermitteln. Neuerdings spricht denn auch NORRIS (1913), ohne sie näher nach Ursprung und Ansatz zu charakterisieren, von „den Pterygoidmuskeln“.

Über die beiden anderen Muskeln macht die genauesten Angaben WILDER (1891), dessen Darstellung des „Masseter“ ich im Ganzen beipflichten muß, während seine Schilderung des „Temporalis“ die Gliederung dieses Muskels nicht ganz erschöpft.

Die motorischen Nerven sind von WILDER (1891) und NORRIS (1913), wenn auch unvollkommen, geschildert worden (s. unten).

Osteologie

der für Ursprung und Ansatz der Kaumuskeln in Betracht kommenden Skeletteile.

Die Kaumuskeln entspringen von einer Fläche des Schädels, die als „Schläfengrube“ bezeichnet werden kann. Ihre Grenzen werden bezeichnet durch das Paraquadratum und die Crista mediana, welche sich kammartig oben auf dem Schädel entlang zieht. Der größte Teil der Ursprungsfläche ist flach gelagert und gehört dem Schädeldach an. Ein kleinerer Teil gehört der Grube zwischen Scheitelbein und Paraquadratum und diesem selbst zu. Ein ganz kleiner Bezirk gehört endlich der Seitenwand des Schädels an.

1. Der Muskelbezirk des Schädeldaches umfaßt das Os Parietale und Os Frontale. Am Parietale sind die zwei von WIEDERSHEIM beschriebenen Processus frontales zu unterscheiden, die das Stirnbein medial und seitlich umgreifen. Beide Scheitelbeine stoßen in der Medianlinie mit einer erhabenen Kante zusammen, die nach hinten bis an die Sutura parieto-occipitalis reicht. Diese Sutur liegt auf einem scharfen Vorsprung, der die Oberfläche des Schädels

von dem Planum nuchale trennt. Über das Scheitelbein hinweg zieht sich eine Erhabenheit (*linea muscularis*), die vom Proc. frontalis lateralis nach hinten zieht. Durch sie wird das Scheitelbein in zwei Bezirke zerlegt. Die beiderseitigen Frontalia stoßen in einen starken Kamm, der aber nur etwa die Hälfte der Länge des Knochens einnimmt, zusammen. Nur in diesem Bezirk ist der Knochen vertieft, während er nach vorn davon, dem Prämaxillare und dem medianen Knochenstück benachbart, plan ausgebreitet ist.

2. Occipitalwärts dehnt sich das Muskelursprungsgebiet über den hinteren Fortsatz des Scheitelbeins, das Os Petrosum und das Paraquadratum aus. Der erwähnte Fortsatz des Scheitelbeins ist spitzwinkelig nach hinten ausgezogen und stellt eine leicht vertiefte Fläche dar. Ihm benachbart liegt der oberste Teil des Paraquadratum und Os Petrosum. Dieses füllt mit leichter Vertiefung die Fläche zwischen Scheitelbein und Paraquadratum aus. Sein unterer Rand ist scharf begrenzt und überlagert einen knorpeligen spitzen Fortsatz, der, an dem knöchernen Schädel fehlend, am Muskelpräparat aber vorhanden und als Processus postorbitalis (WIEDERSHEIM) in die Abbildungen eingetragen ist. Ganz lateral schließt sich das Paraquadratum an, das seine ganze gekrümmte Außenfläche der Muskulatur zum Ursprung darbietet. Eine scharfe Leiste zieht auf ihm nach abwärts, den Knochen in eine orale und occipitale Facette sondernd. Nur die vordere, orale bietet der Trigeminiuskulatur Ursprünge, die hintere dagegen dem Depressor mandibulae. Der untere Teil des Paraquadratum ist (an dem vorliegenden Exemplar) gegen das Quadratum nicht abgegrenzt. Oberhalb der Gelenkfläche prägen sich indes die Fortsetzungen der beiden Muskelfacetten sehr deutlich aus.

3. Die Seitenwand des Schädels bietet die große Besonderheit dar, daß ein Pterygoid völlig fehlt. Occipital findet sich in knorpeligem Zustande das Alisphenoid, durchsetzt von der Öffnung für den N. ophthalmicus profundus und einer zweiten, durch die der 2. und 3. Trigeminusast austreten. Vorn grenzt ziemlich scharf das verknöcherte Orbitosphenoid, die Seitenwand bildend, an jene Knorpelwand. Opticus und Oculomotorius besitzen hier ihre Öffnungen. Am bedeutsamsten ist für die Muskelursprünge die Tatsache, daß an der seitlichen Schädelwand das Parasphenoid mit breitem, stumpfem Rande hervortritt. Es bildet hier, vom Processus antorbitalis beginnend, eine Kante, die nach hinten bis unter das Foramen ovale verläuft.

Mandibula.

Schon WIEDERSHEIM hat auf die absonderliche Form der Mandibula von Siren aufmerksam gemacht. Ein stark verbreitertes Dentale trägt dazu bei, die beiderseitigen Unterkiefer zu einer schüsselförmig vertieften Grube zu gestalten. Wesentlich aber ist, daß dieses verbreiterte Dentale mit einem Giebel dem knorpeligen Proc. antorbitalis gegenübersteht. Das Dentale erstreckt sich im übrigen weit nach hinten, um dort hinter dem Gelenk ein Stück hinauszuragen. Eine sanfte Erhebung läuft außen auf dem Dentale entlang.

Das innen gelegene Goniale bildet eine dreieckige Platte, deren höchste Erhebung sich an die Spitze des Dentale anschließt. Der Knochen reicht occipital nicht soweit wie das Dentale. Das Articulare wird rinnenartig von ihm umfaßt, so, daß es auch von außen her sichtbar ist. Ein eigentlicher Processus coronoides fehlt. Die Innenfläche des Unterkiefers ist leicht ausgehöhlt und weist etwa an der Grenze von mittlerem und hinterem Drittel das dem Goniale angehörige Foramen pro chorda tympani auf.

Der MECKELSCHE Knorpel ist nur in den vordersten zwei Dritteln erhalten. Er steckt hier in der Röhre, die beide Deckknochen um ihn bilden. Das Gelenkstück ist verknöchert. Es stellt zwischen Dentale und Gelenkfläche die breite Oberfläche des Knochens dar. Der Gelenkteil ist stark konvex und unregelmäßig geformt. Er ist überknorpelt und fügt sich in eine seiner Form angepaßte Gelenkkavität des Quadratum hinein.

Als Hilfsapparate des Muskelsystems, ihnen Ursprünge darbietend, bestehen bei Siren starke Aponeurosen und Lig. intermuscularia. Sie werden von WILDER (1891) als Lig. intermusculare anterius, posterius, laterale und mediale beschrieben. Das Lig. i. ant. entspringt vom Processus antorbitalis und bildet die Scheidewand zwischen „Masseter“ und „Temporalis“. Es verliert sich nach vorn in das neben der Nasenkapsel gelegene Bindegewebe. Das Lig. i. post. liegt zwischen dem sogenannten „Masseter“ und den Nackenmuskeln und entspringt vom Schädeldach. Das Lig. i. lat. entspringt von dem scharfen Rande des Schädels, der vom Quadratum, Tympanicum (i. e. quadratojugale) und Occipito-petrosum gebildet wird und liegt zwischen „Masseter“ und Depressor mandibulae.

Myologie.

Die Kaumuskeln von Siren lassen sich in drei Gruppen sondern, die ich auch hier als Mandibularis externus, Cranio-mandibularis und Pterygoideus bezeichne.

1. Musculus mandibularis externus (Taf. 1, Fig. 6).

Er zerfällt in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht (Pars sublimis, Pars profunda); die oberflächliche Schicht bildet mit drei Portionen einen im Umkreis hufeisenförmigen Belag der Schädeloberfläche. Sie entspricht einem Teil der sogenannten 1. Portion WILDERS. Sie entspringt vom hinteren Fortsatz des Scheitelbeins und greift dann über auf das Paraquadratum, dessen vordere Facette sie bis dicht über das Gelenk hin einnimmt. Die

drei sich daraus formierenden Portionen konvergieren gegen den höchsten Punkt des Os dentale, an das sie sich befestigen. Die Insertion überschreitet die oben erwähnte Erhabenheit des Dentale und endet unterhalb des Gelenkes. Die untersten Fasern der Portion verlaufen bei geschlossenen Kiefern fast parallel dem Unterkieferrande.

Die Innervation geschieht durch zwei feine Nervenäste eines Nervus mandibularis externus (auf Taf. 1, Fig. 6 als abgeschnitten durch * * und mit 1 und 2 bezeichnet).

Nach Abtragung dieser oberflächlichen Schicht erscheint eine tiefe Muskelschicht, die abermals aus zwei völlig voneinander gesonderten Portionen besteht. Sie sind neben der abgetragenen oberflächlichen auf Taf. 1, Fig. 6 zu sehen. Die vom Proc. post-orbitalis kommende ist die oberflächlichere von beiden. Sie entspricht der „zweiten Portion“ WILDERS¹⁾. Von ihrem Ursprung am Proc. orbitalis zieht sie schräg nach unten, um fleischig am Dentale, dicht nach innen von der oberflächlichen Schicht zu inserieren. Die andere Portion entspringt vom Petrosum und der benachbarten Fläche des Paraquadratum, um, ein wenig nach vorwärts verlaufend, dicht nach einwärts von der vorhergehenden Portion zu inserieren. Die Ansätze sämtlicher 3 Mandibularis-externus-Portionen bilden eine enger zusammengehörige Fleischmasse. WILDER unterscheidet die tiefere Schicht nicht als selbstständige Portion, als welche sie aber durch ihre Innervation kenntlich gemacht wird. Sie geschieht nämlich, entsprechend den zwei Portionen, durch zwei an verschiedenen Stellen vom Trigemini sich ablösende Nervenstämmchen. Die Nervenfädchen zur dritten Portion kommen aus dem proximalen, sensiblen Ast des Hauptstammes, der am Kiefergelenk vorbeizieht (Textfig. 10 u. Taf. 1, Fig. 6 3, 4). Die Nerven zu der vom Proc. postorbitalis entspringenden Portion kommen gemeinsam mit denen zu der oberflächlichen Muskelschicht aus dem zweiten großen sensiblen Aste, der dicht unterhalb des Kiefergelenkes zur Haut tritt (Textfig. 10 u. Taf. 1, Fig. 6 5, 6). Gleichzeitig empfängt diese Portion jedoch noch ein Ästchen aus dem später zu beschreibenden N. cranio-mandibularis, das von medial her (also in der Abbildung verdeckt) in den Muskel eintritt.

1) So faßt sie auch LUTHER (1914) auf, rechnet sie aber zum Pterygoideus posterior, vom dem sie indes durch die Innervation durchaus getrennt ist.

Ein Vergleich mit WILDERS Beschreibung ergibt, daß dessen erste und zweite Portion in meinen dreien enthalten sind. Für seine drei „Masseter“-portionen finde ich bei meinen Präparaten keinen Beleg. Aus seiner Beschreibung geht nun aber mit Sicherheit hervor, daß er in seiner tiefen Masseterportion den von mir so genannten und weiter unten beschriebenen *M. pterygoideus posterior* vor sich gehabt hat¹⁾. — Abgesehen davon hat WILDER Recht, wenn er den „hohen Grad der Differenzierung“ bewundert, „die dieser Muskel erreicht hat, besonders bei einem so tiefstehenden Tier“. WILDER hat — unter der falschen Voraussetzung, daß seine dritte Portion zum Masseter gehöre —, Recht, wenn er vermutet, daß es sich vielleicht bei dieser Komplikation um eine Trennung der Pterygoidmuskeln von der primitiven Masse der Kaumuskeln handle. Er hebt hervor, daß der Nervus maxillaris inferior durch seine (WILDERS) zweite und dritte Masseterportion hindurchlaufe und er ist geneigt, die zweite Portion dem „Pterygoideus externus“, die dritte Portion nebst dem Pterygomandibularis dem „Pterygoideus internus“ zu homologisieren. Dies ist natürlich eine müßige Vermutung, denn seine „dritte Portion“ ist eben kein „Masseter“-teil, wie schon seine Beschreibung von der Lage des dritten Trigeminusastes, sodann aber die von mir nachgewiesene Innervation mit Sicherheit beweist. Nur die drei von mir oben als Portionen des Mandibularis externus beschriebenen Teile wurden von einer Nervenquelle aus versorgt, nämlich durch zwei stärkere Nerven, die ich weiter unten als *Nn. mandibulares externi* beschreiben werde.

2. Musculus cranio-mandibularis.

Er besteht aus vier gesonderten Portionen, deren erste eine Verbindung herstellt zwischen ihm und dem Mandibularis externus, und als „Verbindungsportion“ zu bezeichnen ist. Die übrigen sind als *M. cranio-mandibularis sublimis medius* und *anterior* zu benennen. Die Verbindungsportion erscheint ihrem Verlaufe nach als abgesonderter Teil des Mandibularis externus. Sie entspringt (Taf. 1, Fig. 6) in der Fortsetzung der oberflächlichen Schicht dieses Muskels vom hinteren und medialen Bezirk des Parietale und lagert sich von medial her an die vom Processus postorbitalis kommende Mandibularis externus-Masse, mit der vereinigt sie auch

1) LUTHER faßt WILDERS „dritte Portion“ ebenfalls als *Pterygoideus posterior* (= *Add. mandibulae posterior* seiner Nomenklatur) auf.

inseriert. Die Innervation indes läßt sie als dem Cranio-mandibularis-Komplex zugehörig erscheinen, da sie durch zwei Nervenfasern aus dem Ramus cranio-mandibularis, nicht aber aus dem R. mandibularis externus innerviert wird. Diese beide Nerven treten als gesonderte Fädchen aus dem R. cranio-mandibularis heraus und begeben sich von lateral und medial her in den Muskel. Der eine Nervenast verläßt den Stamm gemeinsam mit dem vorher erwähnten Nerven, der die vom Processus postorbitalis entspringende Mandibularis externus-Portion mit innerviert.

Der Cranio-mandibularis sublimis (Taf. 1, Fig. 65 und Textfig. 8)

stellt die Hauptmasse des kräftigen Komplexes dar. Er entspringt vom Parietale in der Fortsetzung der Verbindungsportion und tritt auf den hinteren Teil des Frontale über. Hierbei nimmt der Ursprung die vertiefte Fläche des Schädeldaches neben der Crista mediana ein. Am occipitalen Rande entwickelt dieser fächerförmig gestaltete Muskelbauch eine kräftige Sehne, die sich am Dentale und Goniale, oralwärts vom Eingang in den Canalis primordialis befestigt und beide Knochen innen und außen sehnig überkleidet.

Die Innervation erfolgt durch zwei Ästchen aus einem N. cranio-mandibularis, von denen der eine lateral, der andere medial (Taf. 1, Fig. 6 u. Textfig. 10 10) von dem Muskel verläuft und sich in ihn einsenkt.

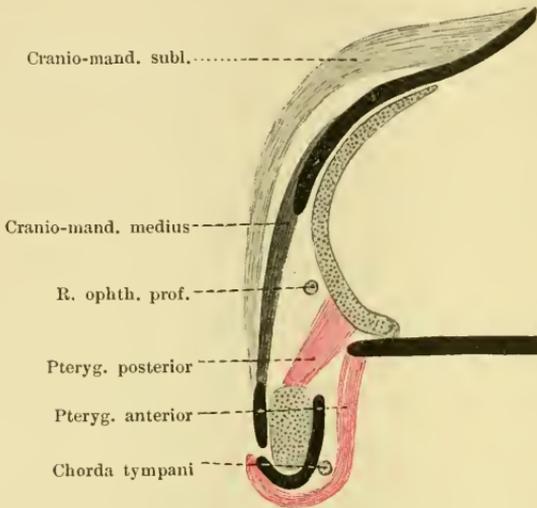
Nach Ablösung dieses Sublimis erscheint der weniger dicke und auch weniger weit in die Länge gedehnte Cranio-mandibularis medius. Sein Ursprung nimmt die seitliche Fläche des Parietale bis zu seiner lateralen Kante ein. Eine platte, sehr dünne Sehne entwickelt sich aus den Fasern. Die Sehne verschmilzt mit der oberflächlichen Portion.

Die Innervation erfolgt auch hier aus zwei Quellen. Lateral und medial breiten sich Rami cranio-mandibulares aus. Der lateral gelegene (l. c. 11) ist gemeinsam ihm und der oberflächlichen Muskelschicht; der medial sich verästelnde tritt auch zur folgenden Schicht hin. (Siehe unten bei der Beschreibung des Pterygoideus posterior.)

Diese, ein M. cranio-mandibularis profundus ist ein wenig selbständiger, von dem vorigen nur durch den Verlauf des N. ophthalmicus profundus gesonderter Bestandteil (s. Taf. 1, Fig. 6). Dieser Nervenstamm liegt medial von der Pars media, dagegen lateral von der Pars profunda (Taf. 1, Fig. 6). Ihr Ursprung nimmt

den lateralen Stirnfortsatz des Scheitelbeins ein und die Fasern verschmelzen bald mit denen der vorhergehenden Portion.

Nach Wegnahme des gesamten M. cranio-mandibularis erscheint der von BRAUN, WILDER und NORRIS bereits beschrie-



Textfig. 8. Schema der Schichtung des Cranio-mandibularis von Siren.

bene, wenn auch nach Verlauf und Innervierung noch nicht genau gewürdigte Komplex der Pterygoidmuskulatur von Siren. Diese Muskulatur verhält sich folgendermaßen.

3. Musculi pterygoidei (anterior und posterior) (Taf. 2, Fig. 7 u. Textfig. 8).

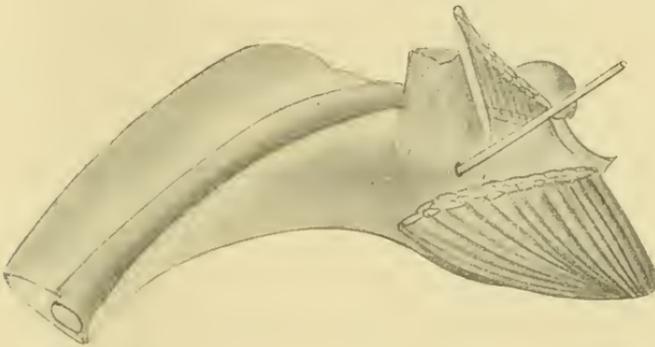
Sie erscheint wie gesagt erst, nachdem die vordere und mittlere Cranio-mandibularis-Portion abgetragen worden ist. Dann liegt die seitliche Schädelwand völlig frei, vorn knöchern (Orbitophenoid), hinten knorpelig (Alisphenoid), überlagert von den an der Schädelwand verlaufenden Nervi opticus und oculomotorius und dem Ramus ophthalmicus profundus des Trigemini. Basalwärts liegt nun eine kurze dicke Muskelmasse zwischen lateraler Kante der Schädelbasis und Unterkiefer ausgebreitet. Der Ursprung der Muskeln findet sich längs des lateralen freien Randes des Parasphenoids, und zwar so, daß der Ursprung oralwärts bis an den Processus antorbitalis, occipitalwärts bis unter das Foramen ovale reicht. Von hier aus sondert sich die Muskelmasse in zwei deutlich voneinander gesonderte Muskeln. Bindegewebe und Fascien liegen zwischen beiden. Keiner dieser beiden Muskeln hat Beziehungen zu einem, hier völlig fehlenden Os pterygoides.

a) *Musculus pterygoideus posterior* (Taf. 2, Fig. 7).

Vom occipitalen Bezirk des Ursprungs tritt ein lateral gelegener Muskel zum Unterkiefer. Er inseriert hier medial vom *Canalis primordialis* auf dem verknöcherten *Articulare* bis zum Gelenkkopf hin. Die letzten Fasern ziehen schräg am Unterkieferkopf vorbei, um sich an seiner äußeren Seite zu befestigen. Auch die Innenseite des Gelenkkopfes wird von Fasern dieses Muskels umgeben, wo sie eine platte Sehne, an die Innenwand des *Goniale* ziehend, entwickeln.

b) *Musculus pterygoideus anterior*.

Dieser Muskel entspringt vom vorderen Gebiete des *Parasphenoids*. Möglicherweise greifen seine Ursprungsfasern auch



Textfig. 9. Unterkiefer von Siren von der medialen Seite. Insertion des *Pterygoideus anterior* (am unteren Rande), *posterior* (rechts) und *Cranio-mandibularis* (links). — *Chorda tympani*.

noch auf den benachbarten Bezirk des *Orbitosphenoid* über. Occipitalwärts liegen beide Muskeln, *Pterygoideus externus* und *internus*, eine Strecke weit nebeneinander. Der *Pterygoideus anterior* wendet sich dann an die Innenseite des Unterkiefers, wo er bei occipital gerichtetem Verlauf seine Fasern am hinteren Winkel des *Goniale* und an der inneren vertieften Fläche dieses Knochens ansetzt. Seine Fasern greifen auch auf die Außenseite des Knochens herum, wo sie sichtbar werden (Textfig. 9).

Über die Innervation dieses Muskels sagt WILDER folgendes: „Die Innervation dieses Muskels wurde nur auf Serienschnitten festgestellt, und zwar nur ein kleiner Ast unmittelbar nach dem Austritt des dritten *Trigeminus*astes aus dem Schädel von ihm entspringend. Er verläuft zwischen „*Temporalis*“ (i. e. *Cranio-mandibularis* meiner Terminologie) und *Pterygo-maxillaris* (i. e.

Pterygoideus anterior + posterior meiner Terminologie). Die Existenz dieses Nerven beweist die Quelle seiner Versorgung und ich bin überzeugt, daß spätere Sektionen instande sein werden, noch manchen stärkeren Ast des Trigeminus nachzuweisen, der diesen Muskel von oben her erreichen wird.“

Ich selbst habe die Innervation komplizierter gefunden als WILDER, teilweis indes mit seiner tatsächlichen Feststellung und — abgesehen davon — seiner Vermutung in Einklang. Sie geschieht durch ein Stämmchen, das neben den Rami cranio-mandibulares aus dem Trigeminus heraustretend in drei Ästchen zerfällt. Ein mehr selbständiges ist der schon oben erwähnte auch an die mediale Fläche des M. cranio-mandibularis medius tretende Nerv. Es ist, wie aus WILDERS und meiner Beschreibung hervorgeht, derjenige Nerv, den WILDER gefunden hat.

Zwei andere Äste jenes Stämmchens treten aber in die Pterygoidei selbst ein (Taf. 2, Fig. 7 u. Textfig. 10), so daß diese beiden Muskeln noch einen selbständigen, keine sonstigen cranio-mandibularen Komplexe versorgenden Nerven erhalten. Ein Ast zum Pterygoideus posterior tritt unmittelbar vom Foramen prooticum aus in die laterale Seite des Muskels, der Zweig zum Pterygoideus anterior in fast rechtem Winkel von jenem Ast abgehend in die Tiefe zwischen beiden Muskeln, und sodann zum Pterygoideus anterior gleichfalls von lateral her.

Zwischen den Insertionen der beiden Pterygoidei liegt die Chorda tympani und zwar von dort an, wo sie neben dem Kiefergelenk sichtbar wird, bis zu ihrem Eintritt in das Goniale.

Neurologie.

Die Kleinheit des Objektes verhindert für die Präparation eine genaue Feststellung der Lagerung der motorischen Fasern innerhalb des Stammes des 3. Trigeminusastes. Die Abgänge der motorischen Äste vom Stamme dagegen sind genauestens in dem folgenden schematischen Bilde niedergelegt. Der 3. Trigeminusast zerfällt (ohne daß die sensiblen Äste bei der Untersuchung eingehend bearbeitet wären) erst kurz vor seinem Eintritt in den Canalis primordialis in seine beiden Endäste. Der Hauptast läuft nach vorwärts am Unterkiefer weiter. Ein anderer Ast läuft am Kiefergelenk vorbei und löst sich in drei Ästchen zur Haut über dem Gelenk und längs des Unterkiefers auf. Näher der Schädelbasis tritt ein sensibler Ast vom 3. Trigeminusast ab durch den M. mandibularis externus hindurch zur Haut des Halses hin.

Die Lage des Hauptstammes findet sich zwischen dem M. mandibularis externus und der „Verbindungsportion“ des M. cranio-mandibularis einerseits und den beiden Mm. pterygoidei andererseits. Er verläuft genau parallel der erwähnten „Verbindungsportion“ und am occipitalen Rande der cranio-mandibularen Muskulatur.

Die motorischen Äste zerfallen in zwei Gruppen:

1. Nervi mand. externi (zu dreien vorhanden).

2. Nervi cranio-mandib. (zu vierein vorhanden).

Die Nervi mandib. externi verlassen den Stamm mit den Hals- und Gelenkhautästen. Die Nervi cranio-mandib. verlassen den Stamm am N. mandibularis, dicht unterhalb des Foramen prooticum.

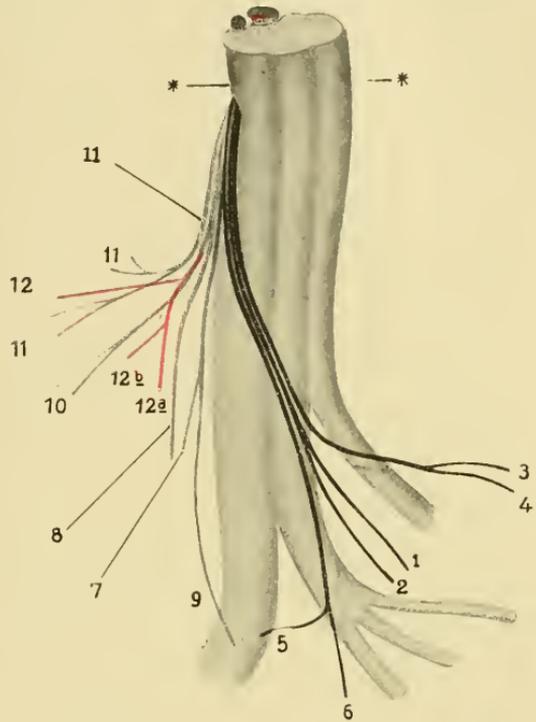
Die Nervi mandib. externi verlaufen nach lateral und occipital, die Nn. cranio-mandib. verlaufen nach oral, lateral und abwärts.

Zwischen den Gebieten der beiden Nervengruppen besteht bis auf eine Ausnahme eine scharfe Trennung.

1. Nervi mandib. ext.: Sie laufen von der vorderen Peripherie des Stammes dorsal über ihn hinweg zu der nicht in den Unterkiefer tretenden sensiblen Abteilung des Stammes. Hier treten von dem größeren distalen Aste zunächst ab:

a) Rami superficiales anteriores (zwei feine Fädchen, Taf. 1, Fig. 6 u. Textfig. 10 1 u. 2), welche in den oberflächlichen Muskelteil eintreten.

b) Ramus superficialis posterior (Textfig. 10 u. Taf. 2, Fig. 6 3 u. 4). Dieser Faden tritt über den Winkel zwischen Hauptstamm



Textfig. 10. Schema der motorischen Äste des 3. Trigeminasastes von Siren. (Erklärung im Text.) Schwarz Nn. mandibulares externi, Grau Nn. cranio-mandibulares, Rot Nn. pterygoideus. Nach abwärts von x-x auf Beobachtung beruhend.

und Halsast hinweg und lagert sich dem Halsast an. Er versorgt mit zwei Ästchen die tiefere Lage des oberflächlichen Mandibularis.

c) Ramus profundus verläuft am sensiblen Hauptstamm weiter und tritt (Textfig. 10 u. Taf. 1 Fig. 6, 5 u. 6) zur Pars profunda des Mandibularis. Er gabelt sich auf der lateralen Seite dieses Muskels in zwei Fädchen, von denen das eine entlang der Außenseite des Muskels nach abwärts zieht.

2. Die Nervi cranio-mandibulares: Sie lagern sich dem sensiblen Hauptstamm gar nicht an, sondern bilden dicht unter dem Foramen prooticum ein kleines selbständiges Stämmchen, das am occipitalen Rande der cranio-mandibularen Muskulatur sofort in seine vier Äste zerfällt. Von diesen ist der hintere (Textfig. 10 7, 8, 9) selbständiger, die vorderen dagegen liegen enger aneinander.

a) Der Ramus communicans tritt mit einem Zweige zwischen den tiefen Mandibularis und die „Verbindungsportion“, beiden Muskeln Äste abgebend (7 u. 8); mit einem anderen Zweige (9) tritt er an die mediale Seite der vom proc. postorbitalis kommenden Mandibularisportion.

b) und c) Rami cranio-mandibulares superficialis und medius (10 u. 11): Diese beiden treten zwischen die Pars superficialis und Pars media des Cranio-mandibularis. Der erste Ast liegt auf der Innenfläche der Pars superficialis und verzweigt sich in ihr (mit zwei Fädchen, 10). Der andere (11) liegt an der Außenfläche der Pars media und verzweigt sich mit drei Fädchen in ihr, während ein anderer gleich nach dem Abgange des Ramus vom Hauptstamme sich ablöst und zum Cranio-mandibularis superficialis zieht.

d) Ramus temporalis profundus seu pterygoideus: Dieser Ast tritt an die Innenseite des Cranio-mandibularis medius. Bei genauer Zergliederung des eingetauchten Präparates unter der Lupe zeigt sich dieser Nerv aus zwei Fädchen zusammengesetzt. Der eine (12) tritt von medial her in den Cranio-mandibularis medius ein (scheint insbesondere für die Pars anterior bestimmt, was nicht genau festzustellen war). Es ist der Nerv von WILSON. Das andere Fädchen dagegen versorgt allein die oben als Mm. pterygoidei bezeichneten Muskeln. Es gabelt sich in zwei Ästchen; von diesen tritt das eine (12a) von außen in den Pterygoideus posterior, das andere (12b) geht unterkieferwärts an der medialen Seite des Pterygoideus posterior entlang und tritt von lateralwärts in den Pterygoideus anterior ein.

Rückblick.

1. Wie die Muskulatur ist also auch die Nervengruppierung bei Siren in zwei Komplexe gesondert. Mandibularis externus-Muskulatur mit Nervi mandibulares und Cranio-mandibularis-Muskulatur mit Nervi cranio-mandibulares.

2. Die Sonderung ist aber nicht absolut durchgreifend. Denn

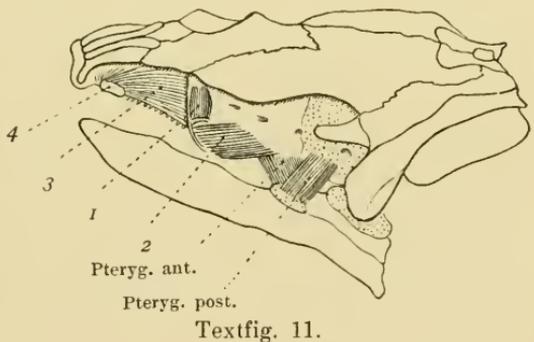
a) der vom Proc. postorbitalis kommende tiefe Teil des Mandibularis externus wird von zwei Nervengebieten her innerviert,

b) die sogenannte „Verbindungsportion“ würde, ohne Berücksichtigung der Nerven, schlechthin zum Mandibularis externus gerechnet werden, dem sie sich mit ihrer Insertion anschließt. Die Innervation weist sie jedoch dem Cranio-mandibularis zu,

c) die ohne Berücksichtigung der Nerven als Musculi pterygoidei bezeichneten tiefen Muskelschichten erscheinen hinsichtlich ihrer Innervation als tiefste Teile des Cranio-mandibularis.

Oral von den eigentlichen Kaumuskeln liegen bei Siren kleinere Muskeln von besonderer Bedeutung. Sie sind zum ersten Male von VAILLANT (Adducteur de la mâchoire supérieure), von WILDER und NORRIS (Levator und Retractor bulbi) beschrieben worden. Ich habe die

Muskelchen an der einen Hälfte des Kopfes auspräpariert, doch gelang es mir leider nicht, ihre Innervation festzustellen. Ich benenne sie vorab mit der Terminologie von NORRIS (1913), obgleich ich seine Angaben über ihren Ansatz nicht völlig mit meiner Beobachtung in Einklang bringen kann (vgl. Textfig. 11).



1. Musculus levator bulbi (Textfig. 11, 1).

Nach NORRIS entspringt dieser Muskel von der Seitenfläche des Orbitosphenoids und inseriert an der hinteren dorsalen Fläche des Proc. antorbitalis. Ich habe den Muskelursprung am Orbitosphenoid gefunden, in beträchtlicher Ausdehnung die vordere,

obere Spitze des Knochens einnehmend bis an die Grenze des Parietale hin. Hieraus formte sich ein dicker, spindelförmiger Muskelbauch, der teils in eine Sehne übergang, teils an einem kurzen Sehnenbogen inserierte, der sich am Orbitosphenoid befestigte. Beziehungen zum Proc. antorbitalis konnte ich jedoch nicht feststellen. Die Sehne strahlte in das Gewebe in der hinteren Umgebung der Nase aus.

2. Musculus retractor bulbi (Textfig. 11, 2).

Nach NORRIS entspringt auch er am Orbitosphenoid und inseriert am ventral-lateralen Umfang des Proc. antorbitalis. Nach meiner Präparation entspringt der Muskel von der vorderen Kante und der äußeren Fläche des Orbitosphenoids längs einer Linie, die oberhalb des Ursprungs des Pterygoideus anterior beginnt und nach vorn über den Proc. antorbitalis hinwegzieht. Die Fasern des Muskels divergieren in ihrer Richtung von der Faserrichtung des Pterygoideus anterior nach vorn. Sie bilden einen sehr platten, ungefähr quadratischen Muskelbauch, der sich der Sehne des Levator bulbi anschließt. Dieser Muskel ist nach NORRIS Ansicht homolog einem von WILDER beschriebenen Muskel, der eine Klappe am inneren Nasenloch verschließt.

Nach meinen Beobachtungen findet also im Gegensatz zu NORRIS Angaben keine Insertion am Proc. antorbitalis statt; dieser Fortsatz lag vielmehr an meinem Präparat von beiden Muskeln bedeckt, aber ohne Beziehung zu ihnen da. Die Erklärung dieser Unstimmigkeit kann entweder darin gefunden werden, daß NORRIS die Insertionen nicht genau feststellen konnte. NORRIS hat an Querschnitten untersucht. Seine Abbildungen 7—9, auf denen nach seinem Hinweis die Insertionen zu sehen sein sollen, zeigen Schnittbilder, auf denen in der Tat eine solche Anheftung zu sehen ist; vielleicht aber ist es nur eine auf dem Schnitt nicht genauer zu analysierende enge Anlagerung. Ich will dies nicht mit Sicherheit behaupten und bin eher geneigt, im Untersuchungsobjekt selbst eine Quelle für die Abweichung zu sehen. NORRIS Objekte waren junge Tiere von 14—22 cm Länge. Mein Objekt war ein ausgewachsenes Tier von 65 cm Länge. Es ist nicht unmöglich, daß eine primitive Insertion am Proc. antorbitalis beim weiteren Wachstum verloren geht. Die Übereinstimmung der Insertion dieser Muskeln mit einem ähnlichen bei Amphiuma und Cryptobranchus spricht vielleicht zugunsten meiner Beobachtungen.

3. Sogenannter „Muscle adducteur de la mâchoire supérieure“ (VAILLANT) (Textfig. 11, 3).

Nach vorn von den beschriebenen Muskeln fand sich an meinem Präparat eine ziemlich derbe, aponeurotische Platte, die sich vom Palatinum aus lateralwärts erstreckte. Diese Platte enthielt keine Muskelfasern, wie Zupfpräparate unter dem Mikroskop erwiesen. Nach lateral ließen sie sich zu einem kleinen unregelmäßigen Knochenstück (Textfig. 11, 4) verfolgen, an dem sie angewachsen waren. Dieses Stück lag genau an der Stelle, an der CUVIER (1824, Taf. 27, Fig. 1 „k“) sein Rudiment eines Maxillare abgebildet hat. Spätere Forscher (WIEDERSHEIM, WILDER, NORRIS) haben dies Rudiment eines Maxillare vermißt. Es ist denkbar, daß hier individuelle Schwankungen vorliegen. Vielleicht handelt es sich in VAILLANTS Muskel um den sehnig zurückgebildeten Rest eines Adductor maxillae, der aber darum nicht minder bedentsam und für spätere Vergleichenungen von Wert wäre.

Die Innervation des Levator und Retractor bulbi (ob sie diese von NORRIS ihnen verliehenen Namen mit Recht tragen, bleibe dahingestellt) ist von NORRIS festgestellt worden. Ein Ast aus der Portio minor des Trigeminasastes begibt sich zu ihnen.

6. *Cryptobranchus japonicus*.

(Hierzu Tafel 3, Fig. 12, 13, 14.)

Literatur. Die Stärke des „Temporalis“ der Derotremata wird bei BRONN hervorgehoben. Seine hintere, selbständige, von den Dornfortsätzen der Halswirbel kommende Portion mit ihrer kräftigen Sehne wird dort ebenfalls erwähnt. — Eine monographische Behandlung der Muskeln findet sich bei HUMPHRY. Dieser Autor hat zwei wichtige Beobachtungen gemacht. Er beschreibt zunächst einige tiefe Ursprungsbündel des „Temporalis“ vom Os pterygoides und fügt hinzu, daß diese Fasern wahrscheinlich einen „Pterygoideus externus“ darstellen. Er beschreibt aber ferner beim „Masseter“ eine „vom Quadratum entspringende Portion“, die sehr stark ist und zwischen „Masseter und Temporalis“ an der oberen Fläche des Unterkiefers inseriert. Vom Masseter ist diese Portion, wie HUMPHRY findet, durch lockeres Bindegewebe getrennt, in dem Äste des dritten Trigeminasastes verlaufen. Die Fasern des Muskels sind teils mit dem „Temporalis“, teils mit dem „Masseter“ verbunden, und HUMPHRY bleibt zweifel-

haft, ob er zu einem dieser beiden Muskeln gehöre oder einen selbständigen Muskel darstelle, den er dann als einen *M. pterygoideus* aufzufassen geneigt wäre. — Wir werden die Bedeutung dieses Muskels, den auch ich bei der von mir vorgenommenen Zergliederung gefunden habe, weiterhin besprechen.

Osteologie.

(Hierzu Tafel 3, Fig. 12.)

Der flache Schädel bringt es mit sich, daß die Muskeln mit dem größten Teil ihrer Fläche der Schädeloberfläche aufliegen, um mit geringer Biegung zum Unterkiefer zu treten. Nur die tiefste Schicht macht hiervon eine Ausnahme. Am Schädel prägt sich eine jederseits bestehende muldenförmige Vertiefung aus. Diese wird durch eine über Scheitel- und Stirnbein hinweglaufende Leiste medianwärts abgegrenzt. Zwischen den beiderseitigen Leisten liegt, an der Mittellinie zusammenstoßend, ein flaches Feld, das sich nach vorn verjüngt, nach hinten verbreitert. Das Feld wird vom Scheitelbein und Stirnbein gebildet. Das Scheitelbein ist ein im hinteren Teil vierseitiger Knochen, der in der Mittellinie mit dem andersseitigen zusammenstößt; hinterwärts grenzt es an das *Occipitale laterale*. Seitlich liegt es zunächst neben dem verknöcherten Teil der Labyrinthregion, weiterhin neben dem Paraquadratum, doch so, daß ein schmaler Knorpelstreifen, der zum *Primordialcranium* gehört, zwischen beiden Knochen sichtbar bleibt. Mehr nach vorn liegt das Scheitelbein neben dem knorpeligen *Alisphenoid*, weiter schließlich neben dem *Orbitosphenoid*. Die vordere Grenze des Scheitelbeins ist zackig gestaltet und umfaßt mit zwei Fortsätzen das Stirnbein. Der mediale Fortsatz ist kurz, der seitliche dagegen ist sehr lang und steigt, als *Processus orbitalis* neben dem *Orbitosphenoid* verlaufend, zur Nasenregion hin. Hier bildet es noch eine Strecke weit über das *Orbitosphenoid* hinaus neben der knorpeligen Nasenkapsel einen Bestandteil des Schädeldaches. Seine vordere Grenze wird hier von einer kurzen zackigen Quernaht gebildet, an die sich das *Praefrontale* anschließt.

Das Stirnbein läßt einen hinteren und vorderen Abschnitt erkennen. Der hintere ist zwischen die erwähnten Fortsätze des Scheitelbeins eingeschoben, der vordere Teil weicht von der Mittellinie aus auseinander, um die *Nasalia* zwischen sich zu fassen.

Diese Oberfläche des Schädels von *Cryptobranchus* neigt sich seitlich zu der schon oben erwähnten muldenförmigen Vertiefung hinab (*Fossa temporalis*). Dieser gehört ein Teil des Stirnbeins und Scheitelbeins an, ferner das *Praefrontale*. Die eigentliche Seitenwand des Schädels ist sehr niedrig. Sie wird vorn repräsentiert durch einen Teil der knorpeligen Nasenkapsel, an welche sich rückwärts das *Orbitosphenoid* anschließt. Dieser Knochen liegt also parallel dem *Praefrontale* und *Proc. orbitalis* des *Parietale*. Nach rückwärts vom *Orbitosphenoid* tritt das *Parietale* mit dem *Pterygoid* so nahe zusammen, daß vom Knorpel des *Alisphenoids* nur ein schmaler Streifen sichtbar

bleibt. Hinsichtlich des Parasphenoid sei bemerkt, daß es an der Seite der Schädelbasis nicht zum Vorschein gelangt. Diese verbreitert sich nach hinten aber ziemlich beträchtlich und umschließt hier die Öffnung des Foramen prooticum. Dieser Strecke ist das Pterygoid angelagert, das eine breite, schaufelförmige Platte bildet. Das Pterygoid liegt dem knorpeligen Quadratum teilweise auf, das nach vorn und hinten mit Fortsätzen unter ihm hervorragt. Der in weiter Ausdehnung knorpelige Quadranteil des Schädels ist an der Gelenkstelle verknöchert und vom Paraquadratum überlagert. An diesem sondert eine Leiste eine vordere von einer hinteren Facette. Mit einer zackigen Naht grenzt das Paraquadratum an das verknöcherten Quadratum fest an.

Alle diese Teile (knorpelige Nasenkapsel, Praefrontale, Proc. orbitalis des Scheitelbeins, Orbitosphenoid, Alisphenoid, Pterygoid) bilden den Boden einer flachen Mulde. Nach vorn wird diese Örtlichkeit umrandet und vervollständigt durch den mächtig nach hinten ausgedehnten Fortsatz des Maxillare. Zwischen ihm, dem Pterygoid, der Nasenkapsel und dem Orbitosphenoid zeigt der mazerierte Schädel eine ovale Lücke. Am feuchten Präparat ist diese durch eine Membran verschlossen, die besonders kräftig zwischen dem Ende des Maxillare und dem unteren freien Rande des Pterygoids entfaltet ist. Unterhalb dieses freien Randes erstreckt sich diese fibröse Platte noch einige Millimeter weit gegen den Unterkiefer, die Kaumuskeln von unten her bedeckend.

Der Unterkiefer zeigt, abgesehen von seiner Größe und starken Verknöcherung aller Teile, verhältnismäßig wenig Besonderheiten. Das Dentale reicht nicht bis zum hinteren Ende des Unterkiefers. Sein oberer Rand grenzt an das verknöcherte Articulare. Diesem innen angelagert findet sich das Goniale, bis nahe an den Gelenkteil hinreichend.

Myologie.

Wir können an den Kaumuskeln des Cryptobranchus den *M. mandibularis externus* und den *M. cranio-mandibularis* unterscheiden, an letzterem eine reiche Gliederung in einzelne Portionen und Schichten.

1. Musculus mandibularis externus.

Dieser Muskel besteht der Hauptsache nach aus einer stark ausgebildeten oberflächlichen Schicht (*Pars sublimis*) und einer von ihr teilweise verdeckten tiefen Schicht, deren Bedeutung nicht ohne weiteres zu bestimmen ist (s. oben HUMPHRY).

a) Die *Pars sublimis* beschränkt sich, soweit Skeletteile in Frage kommen in ihrem Ursprung ausschließlich auf das Paraquadratum. Zwischen dem dorsalen Teil dieses Knochens und dem Parietale, dort, wo die knorpelige Labyrinthregion in dem

Spalt zwischen beiden Knochen zutage tritt, findet sich kein Ursprung des Muskels mehr vor. Am Paraquadratum nimmt der Ursprung die vordere Facette des Knochens ein. Er ist scheidelwärts dick und verschmälert sich nach abwärts gegen das Quadratum hin. Er überschreitet scheinbar die Grenze des Paraquadratum nicht.

Außer dem Ursprung vom Knochen kommen noch Ursprünge von Aponeurosen in Betracht. Die oberflächlichsten Fasern gehen aponeurotisch in die Fascien über, die die Nackenmuskeln überlagern, die untersten Fasern entspringen in der Fortsetzung des Ursprungs vom Paraquadratum von einer Fascie, die seitlich Hals und Gelenkgegend überkleidet. Die gesamte Muskelmasse bildet eine zum hinteren Ende des Dentale konvergierende dicke Platte, so, daß die obersten Bündel bogenförmig nach abwärts, die untersten bogenförmig nach aufwärts, die mittleren dagegen langgestreckt verlaufen. Die Befestigung findet an der äußeren Fläche des Dentale statt, vom Processus coronoides des Goniale an, wo eine Verwachsung mit der Sehne des Cranio-mandibularis stattfindet, bis an das hintere Ende des Dentale hin, unterhalb der vorderen Grenze des Kiefergelenkes.

Die Innervation dieses Muskels findet durch zwei Nerven statt, die von unten her in den Muskel eintreten¹⁾.

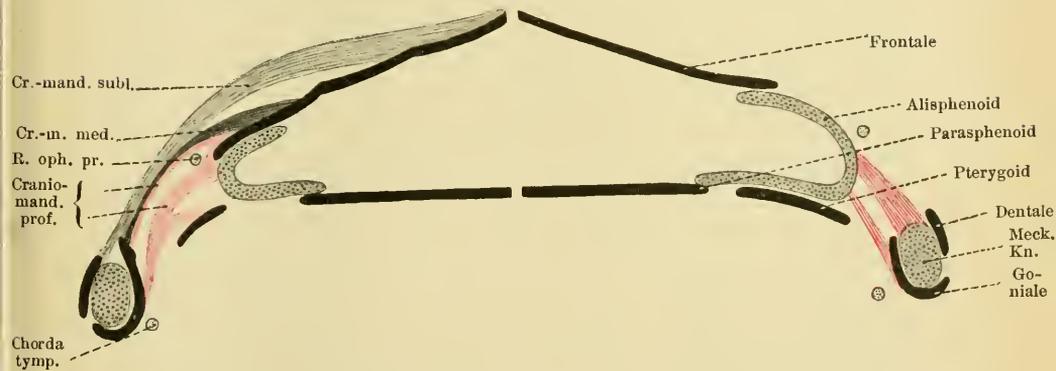
b) Die Pars profunda tritt bei erhaltener oberflächlicher Schicht an deren unterem Rande hervor. Sie stellt ein pyramidal gestaltetes Muskelchen vor, das vom Paraquadratum, in der Fortsetzung des oberflächlichen Muskels entspringt, teilweise auch noch vom Quadratum. Seine Fasern ordnen sich fächerförmig so an, daß die zu unterst entspringenden weit nach außen und abwärts zum Articulare ziehen, und zwar bis zum unteren Rande des Knochens. Die weiter nach oben entspringenden treten mehr nach vorn zum Dentale, wo sie einwärts und oben von der oberflächlichen Schicht inserieren. Dieser Muskel erhielt auf der rechten Seite zwei Nervenstämme, die von oben her in ihn eintraten. Links konnte ich nur einen Nervenstamm nachweisen, der in ähnlicher Lage in ihn einging. Hier trat der soeben (s. Anmerkung 1) erwähnte Zweig zur oberflächlichen Schicht von ihm

1) So der Befund auf der rechten Seite des Tieres der auch der Abbildung Taf. 3, Fig 13 zugrunde gelegt ist. Auf der linken fand sich ein dritter Nerv, der sich aus einem anderen Stämmchen ablöste und in die tiefe Schicht des Muskels ging. Dieser Befund kann nicht als durchaus sicher bezeichnet werden. Vielleicht war es eine Bindegewebsfaser. Siehe hierüber weiter unten.

ab. Diese kleinen motorischen Äste müssen die von HUMPHRY beschriebenen Nerven sein, die er zwischen oberflächlicher und tiefer Schicht gefunden hat; denn der sensible Hauptstamm des N. maxillaris inferior liegt unter dem fraglichen Muskel. Die Abgrenzung dieser pars profunda ist nun weder gegen die darüber gelegene Muskelschicht noch gegen den darunter gelegenen Muskel vollständig. Es kommen nach beiden Richtungen hin Faserbündelverwachsungen vor. Auch in der Innervation wird sich dies aussprechen. Die Berechtigung ihn zum Mandibularis externus zu rechnen, ergäbe sich zunächst nur dadurch, daß der starke sensible Halsast des dritten Trigeminasastes wie gesagt unter ihm hinwegzieht und an seinem hinteren unteren Rande zutage tritt.

2. Musculus cranio-mandibularis.

Er besteht zunächst aus drei Schichten, die durch ihre Selbständigkeit am Ursprunge ausgezeichnet sind. Sie werden



Textfig. 12. Schema der Schichtung des Cranio-mandibularis von Cryptobranchus. Links hinter dem Auge, rechts vor dem Gelenk.

als Cranio-mandibularis superficialis, medius und profundus bezeichnet. Der Profundus läßt wiederum eine Gliederung in mehrere Portionen erkennen (Textfig. 12).

a) Der Cranio-mandibularis sublimis besitzt zwei Portionen (Taf. 3, Fig. 13). Die vordere entspringt längs der Medianlinie des Schädels vom hinteren Teil des Frontale und dem gesamten Parietale. Mit dem Ursprung der folgenden Portion bedeckt er den oberen planen Teil des Schädeldaches. Er ist fleischig, etwa bis zum vordersten Teil des Parietale, insbesondere dessen medialen Stirnbeinfortsatz einnehmend. Die hintere Portion entspringt sehr verdünnt längs des Parietale und Occipitale, auch noch auf die Nackengegend übergreifend. Am hintersten Teil entwickelt diese

Portion eine starke Sehne, die auf die untere Fläche des Muskels übergreift. Die vorwärts anschließenden Fasern gehen nach zunächst kurzem, dann längerem Verlauf in die Sehne über. Die orale Portion des Muskels, ist anfänglich mehr selbständig, und entwickelt eine kurze breite Sehne. Vermittelst ihrer schließt sie sich der hinteren Portion an.

Die Innervation erfolgt durch mehrere lange Ästchen (Textfigur 13 *5a*, *5b*, *6a*), die an der Unterseite des Muskels verlaufen und von zwei Nerven herrühren. Der eine von ihnen (N. temporalis superficialis) gehört ganz dieser Schicht an. Er teilt sich in zwei Äste, die sich in beiden Portionen dieser Schicht verästeln. Der zweite stammt aus dem Nerven der mittleren Portion (*6a*), von dem er sich löst, um in die oberflächliche Schicht zu treten.

b) Der Cranio-mandibularis medius liegt nur teilweise unter dem ersten, seine Fasern kommen vom vorderen Teil des Scheitelbeins und dem gesamten Stirnbein, so daß er vorn unter dem oberflächlichen zutage tritt. Demgemäß verlaufen seine Fasern vorn auch weit schräger nach hinten gerichtet. Der Muskel entwickelt eine platte Sehne, vermittelst derer er mit der oberflächlichen Portion in langer Ausdehnung verschmilzt. Seine Innervation erfolgt von zwei Seiten her. Einmal durch Äste eines N. cranio-mandibularis medius (*6b*). Dieser gibt starke Zweige ab, die zunächst vom hinteren Rande aus sich im Innern des Muskels auflösen, sodann einen Ast, der der medialen Fläche des Muskels anliegt. Weiterhin geben die beiden tieferen Muskelnerven Äste an diese mittlere Temporalisschicht ab (*7a* *8a*).

c) Der Cranio-mandibularis profundus (Taf. 3, Fig. 13 und Textfig. 10) erscheint als eine im ganzen einheitliche Muskelmasse, die zutage tritt, wenn der Medius zurückgelegt worden ist. Während die beiden oberen Schichten von der oberen planen Fläche des Schädels kommen, nimmt diese tiefe Schicht als Ursprung die bei der osteologischen Beschreibung erwähnte flache Mulde (Fossa temporalis) ein. Mithin liegt ihr Ursprung: zuvorderst am Praefrontale, weiterhin an dem Processus orbitalis des Parietale, sodann am knöchernen Orbitosphenoid und am Seitenabhang des Parietale, bis oberhalb des Foramen ovale. Tiefere Bündel entspringen endlich rings um das Foramen ovale herum vom Alisphenoid, endlich von der knorpeligen Schädelwand bis an das Paraquadratum hin und zwar nicht ganz bis zum Gelenk nach abwärts reichend.

Diese gesamte Muskelmasse verschmilzt in ihren oberflächlichen Lagen mit dem *Cranio-mandibularis medius*, während die tieferen Lagen mehr selbständig bleiben. Auch in der Innervation prägt sich die Sonderstellung einer tieferen Lage aus. Es gehen nämlich zu der gesamten sub c beschriebenen Muskelmasse drei verschiedene Nervenstämme hin (7, 8 und der rot getönte Komplex 9, 10, 11). Die ersten beiden (7 und 8) liegen lateral und medial neben dem *Cranio-mandibularis profundus*; ein weiterer dagegen liegt mit mehreren Ästen mehr in der Tiefe und versorgt speziell die erwähnte tiefste Muskellage. Man kann nun diese tiefste Muskellage dadurch zur Darstellung bringen, daß die obere Schicht am *Praefrontale*, *Orbitosphenoid*, *Parietale* abgelöst wird (Taf. 3, Fig. 14). Es bleibt dann noch eine Schicht übrig, die vom *Alisphenoid* um das *Foramen prooticum* herum und am *Quadratknorpel* entspringt. Ein weiteres, noch tieferes, also in fünfter Schicht gelegenes Bündel entspringt schließlich vom oberen Teil des *Pterygoids*. Die Fasern dieser vierten und fünften Schicht, die so entstehen, convergieren gegen das *Articulare* und *Goniale*. Sie schieben sich, um diesen Ansatz zu gewinnen, gleichsam kulissenartig übereinander, derart, daß die vor dem *Foramen ovale* entspringenden Fasern am weitesten nach innen und hinten inserieren, die unter und hinter dem *Foramen ovale* fast senkrecht nach abwärts treten und endlich die am *Quadratum* entspringenden Bündel schräg nach vorn und auswärts hinziehen. Alle diese Bündel der vierten und fünften Schicht inserieren nach einwärts vom Eingang in den *Canalis primordialis*. Der Stamm des dritten *Trigeminusastes* und seines sensiblen Hauptzweiges lagert sich gerade vom *Foramen prooticum* hinabziehend, zwischen die Muskulatur ein. Gerade hier, in der Rinne zwischen den beiden, der vor und hinter dem *Foramen ovale* entspringenden Abteilungen der beschriebenen tiefen Muskelschicht liegen, verdeckt von dem Stamm des *Trigeminusastes*, die tiefen, oben erwähnten Nervenstämme, die sich in den Muskel selbst in einer noch näher zu erläutern- den Weise einsenken (in Textfig. 13 rot gezeichnet).

Hinsichtlich der Insertion dieses Muskels bleibt noch ein Punkt zu erwähnen. Die oralen Bündel nämlich, die schräg nach innen und hinten ziehen, werden sehnig und inserieren sich an der Innenfläche des *Goniale*, wo die Sehne ins *Periost* übergeht. Die *Chorda tympani* liegt medial von diesem sehnigen Ansatz.

Anhangsweise seien zwei kleinere Muskeln beschrieben, deren Existenz bei *Cryptobranchus* bisher nicht bekannt war.

1. *Musculus tensor membranae pterygo-maxillaris*. Dieser Muskel ist mit wenig zarten Bündelchen vertreten, die vom Rande der knorpeligen Nasenkapsel entspringen und strahlig konvergierend zur *Membrana pterygo-maxillaris* ziehen.

Er ist nach Ursprung und Insertion vielleicht als Homolog des oben bei Siren beschriebenen und als „Levator“ bezeichneten Muskels anzusehen oder aber auch des von VAILLANT beschriebenen „*Adducteur de la mâchoire supérieure*“ (s. oben Seite 93).

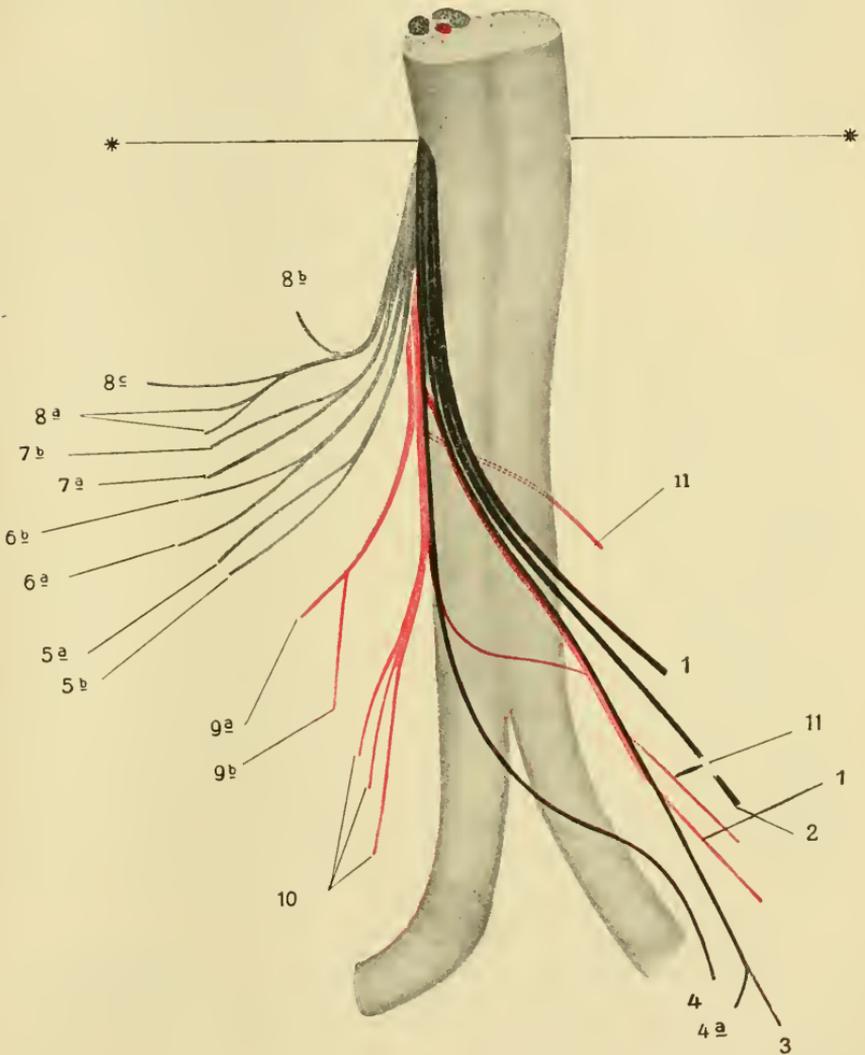
2. *Musculus pterygo-maxillaris* (*Retractor bulbi?* NORRIS). Dies ist ein rundlicher dünner Muskel, der vom knorpeligen Schädel dicht unter dem Vorderrand des knöchernen Pterygoids entspringt, gerade unter der Durchtrittsstelle des 1. Trigeminusastes. Der Muskel geht in eine Sehne über, die bis in die Nähe des Maxillare zu verfolgen war. Der Muskel kreuzt den vorigen. Die tiefe Portion des *Cranio-mandibularis* liegt, wenn sie sich in ihrer natürlichen Lage befindet, dicht über diesen reduzierten Muskeln. Dieser Muskel könnte vielleicht mit Rücksicht auf seinen Ursprung dem *Retractor bulbi* von Siren homologisiert werden, doch kann ich nichts Sicheres darüber sagen.

Die Innervation stimmt mit derjenigen der reduzierten Muskeln von Siren und *Amphiuma* überein, wie sie von NORRIS (1908 und 1913) auf Serienschnitten festgestellt worden ist. Ich beschreibe und bilde nach makroskopischer Präparation folgende Innervation ab (Fig. 14, Taf. 3). Ein von einem der *Nn. cranio-mandibulares profundi* stammendes, an der Innenseite des *Musculus cranio-mandibularis* hinziehendes Fädchen (Textfig. 13, *8c*) tritt zunächst an den *M. tensor membranae pterygo-maxillaris* und gibt ihm einen Zweig ab; der Rest des Ästchens zieht unter rückläufigem Verlauf zum *M. pterygo-maxillaris*.

3. Neurologie.

Die Lage des 3. Astes des Trigeminus ist durch das Foramen prooticum und den Eingang in den *Canalis primordialis* bestimmt. Etwa nachdem er ein Drittel der Strecke seines Gesamtverlaufes zurückgelegt hat, gibt er einen starken sensiblen Ast ab, welcher unterhalb des *Masseter* hindurch verlaufend nach außen über das Kiefergelenk hinwegtritt und sich in der Haut über dem Gelenk, des Halses und am Rande des Unterkiefers nach vorn verzweigt.

Bedeckt wird der Stamm des 3. Trigeminasastes von den beiden Schichten des Mandibularis externus; der Cranio-mandibularis sublimis, medius und ein Teil des profundus liegen dorsal und



Textfig. 13. Schema der motorischen Äste des 3. Trigeminasastes von *Cryptobranchus*. Von *—* nach abwärts auf Beobachtung beruhend. Schwarz, grau und rot die Komponenten wie in den früheren Figuren.

oralwärts von ihm. Medioventral von ihm liegt die tiefste Schicht des Cranio-mandibularis.

Die motorischen Äste gehen in drei Gruppen (vgl. Textfig. 13) vom Hauptstamme ab. Die beiden ersten Gruppen müssen als Nn.

mandibulares externi und cranio-mandibulares bezeichnet werden, während der dritten Gruppe die Bezeichnung der Nn. pterygoidei beizulegen ist. Die Nerven verhalten sich wie folgt.

1. Nervi mandibulares externi. Sie zerfallen in solche zum oberflächlichen und solche zum tiefen Muskelanteil:

a) Nn. superficiales (Textfig. 13, 1 u. 2 und Taf. 3, Fig. 13, wo sie abgeschnitten sind). Sie lösen sich von der motorischen Portion hoch oben am vorderen Umfang des sensiblen Stammes ab und ziehen lang an der Vorderseite des Stammes hinab, zugleich dorsal quer über ihn hinweg und verlassen den unter dem Muskel hinweglaufenden sensiblen Stamm am occipitalen Umfang, kurz bevor er sich vom Hauptstamme abzweigt. Die beiden Nn. mandibulares superficiales laufen schräg nach außen unten und hinten und treten von innen her in den Muskel ein.

b) Nn. profundi (l. c. 3, 4). Für maßgebend möchte ich den Befund zweier solcher Nerven halten, von denen der eine neben dem oberflächlichen Paar den Hauptstamm verläßt (3), der andere ein wenig tiefer, aber ebenfalls vom Auriculo-temporalis abgeht (4). Beide traten in die tiefe Muskelschicht ein. Auf der linken Seite gab es ebenfalls zwei Nerven, die aber nur kurze Zeit getrennt verliefen um sich dann zu einem Stämmchen zu vereinigen. Dieses zerfiel dann erneut in zwei Ästchen, von denen aber das eine zum oberflächlichen, das andere zum tiefen Muskelteil trat. Diese Abweichung, wenn sie tatsächlich bestand (s. S. 98 Anm.), wäre leicht zu interpretieren, insofern dann offenbar solche Bündel, die rechts zum tiefen Teil des Muskels gehören, links mit dem oberflächlichen verbunden sind. Die ganze Stellung dieser tiefen Masseterportion ist aber noch aus anderen Gründen problematisch (s. u.).

2. Nervi cranio-mandibulares. Es existieren deren vier kräftige Stämme, die den Stamm des 3. Trigeminusastes am vorderen und oberen Umfang des sensiblen Hauptstammes verlassen. Sie zerfallen in den N. sublimis und medius und die Nn. profundi.

a) Der N. cranio-mandibularis sublimis (5a u. 5b) verläuft an der Innenseite der oberflächlichen Muskelportion zwischen ihr und der mittleren Schicht. Er zerfällt in zwei Äste, die von medial her in die oberflächliche Portion eingehen.

b) Der N. cranio-mandibulares medius (6a u. 6b) tritt mit einem Ästchen zwischen die oberflächlichen Muskelportionen und geht zum M. sublimis. Mit einem zweiten Ästchen senkt er

sich in den Medius ein, mit einem dritten Ästchen geht er an den hinteren Rand des Medius, sich von da aus in seine Masse einsenkend.

c) Die *Nn. cranio-mandibulares profundi* sind zu zweit vorhanden (7, 8). Der eine (7) tritt zwischen Medius und Profundus, beide Portionen mit Ästen versorgend. Der andere (8) senkt sich in die tiefe Portion selbst ein, um auch noch ein Ästchen (8a) zum *Cranio-mandibularis medius* abzugeben. Im Innern des Profundus teilt er sich erstlich in Äste zur tiefen (8a) und der von dieser bedeckten Portion (8c), die oben als besondere (vierte) Schicht beschrieben worden ist. Sodann begibt er sich mit einem langen feinen Zweige nach vorn um den *M. tensor membranae pterygo-maxillaris* und *M. pterygo-maxillaris* zu versorgen (8b) (Taf. 3, Fig. 14).

Außer diesem Nerven bestehen nun jedoch noch andere, die als Verzweigungsgebiet die tiefen, vom Alisphenoid zum Articulare ziehenden Muskelmassen haben. Es seien diese Nerven als

3. *Nn. pterygoidei* bezeichnet. Sie verlassen den Stamm zwischen den *Nn. cranio-mandibulares* und *mandibulares externi* und tiefer, versteckter gelegen als diese, so daß sie erst nach Beiseitedrängung des Hauptstammes deutlich gesehen werden können. Wir finden dann (9a, b, 10a, b, 11)

a) einen *R. pterygoideus anterior* (l. c. 9a, 9b), der vorn am Hauptstamm des Trigemini entlang zieht und zwischen die beiden Lagen der vorderen Portion eintritt, diejenigen, die vor dem Foramen prooticum vom Alisphenoid und vom Pterygoid entspringen;

b) den *R. pterygoideus medius* (l. c. 10a u. b). Dies ist ein sehr dickes, kräftiges Stämmchen, das dicht neben dem vorigen, aber in sehr versteckter Lage senkrecht nach abwärts zieht und die ganze occipitale tiefe Muskelmasse versorgt;

c) *Rr. pterygoidei posteriores* (11). Dieses sind zwei feine Stämmchen, die zusammen mit dem einen der oben als *Rr. masseterici profundi* bezeichneten Nerven verlaufen, sich dann aber von ihm lösen und anstatt in eine der beiden *Mandibularis-externus*-portionen in die tiefe Muskelschicht einsenken.

Rückblick.

Bei der Beschreibung der Muskeln von *Cryptobranchus* sind vier Umstände auffällig gewesen.

1. Die äußerst reiche Differenzierung im Aufbau des *Cranio-mandibularis*. Drei Schichten wurden als *superficialis*, *medius* und *profundus* bezeichnet. Von letzterem konnte eine vierte noch tiefere

Schicht abgegrenzt werden, durch Ursprünge und Innervation ziemlich gut individualisiert. Auch bei dieser vierten Schicht fand sich abermals eine Sonderung in zwei Lagen, von denen die tiefere, also im ganzen fünfte, zwar nur schwach, aber doch sehr deutlich war. Diese tiefsten Portionen setzten sich kontinuierlich nach occipital fort. Man hätte also wohl ein Recht, gesamte Masse als einen mit zahlreichen Köpfen entspringenden und durch Nerven zerspaltenen mächtigen Cranio-mandibularis zu beschreiben.

2. Indes die Existenz dreier besonders stark ausgebildeter und isoliert verlaufender Nerven, die ich oben als Nn. pterygoidei bezeichnet habe, sodann aber auch der Vergleich mit anderen Formen der Urodelen läßt es gerechtfertigt erscheinen, diesen Portionen eine Sonderstellung zuzuerteilen. Auch lassen sie sich zu anderen Insertionsstellen verfolgen, als sie für die drei oberen Schichten bestehen. Es läßt sich endlich präparatorisch eine Sonderung ohne Schwierigkeit lediglich durch Zug mit der Pinzette erzielen. Wir gelangen also zur Feststellung einer vom Cranio-mandibularis zwar nicht unabhängigen, von ihm indes in mancherlei Hinsicht (Ursprung, Ansatz, Innervation) wohl unterschiedenen tiefgelegenen Muskelmasse, der der Name einer Pterygoidmuskulatur beizulegen sein wird.

3. Die Existenz des *M. mandibularis profundus* scheint darauf hinzuweisen, daß dessen Muskelbündel möglicherweise zu dieser Pterygoidmuskulatur zu rechnen sein könnten. Es spricht dafür erstens die eigentümliche Faserrichtung, die sich dem kulissenartigen Aufbau des Pterygoideus anschließt und gleichsam eine weit lateral vorgeschobene Kulisse dieses Muskels ist. Es spricht dafür zweitens die Tatsache, daß Nerven, die zum Pterygoideus treten, streckenweise mit einem Ast des Mandibularis profundus verlaufen, so daß es ein einfacheres Bild gäbe, sich auch diese tiefe Muskelpartie als Pterygoideus vorzustellen. Es handelt sich hier um einen Muskel, der in ganz ähnlichen Verhältnissen bei *Cryptobranchus* vorkommt, wie der sogenannte „*M. masseter minor*“ (GAUPP) des Frosches. Seine morphologische Stellung ist schwer zu definieren. Der Versuch, dies zu tun, soll später im vergleichenden Teil gemacht werden.

7. *Amphiuma tridactylum*.

(Hierzu Tafel 1, Fig. 3 u. 4.)

Literatur. Außer der alten Beschreibung bei BRONN, in der *Amphiuma* allein neben Siren der Besitz eines „*M. ptery-*

goideus“ zuerkannt wird (allerdings mit falscher Angabe des Ursprungs), sind mir Beschreibungen der Kaumuskulatur von Amphiuma nicht bekannt geworden. Die Nerven werden von KINGSLEY (1892) und NORRIS (1908) beschrieben. NORRIS (ibid.) beschreibt auch die von ihm als „Levator“ und „Retractor bulbi“ bezeichneten von mir ebenfalls aufgefundenen reduzierten Muskeln.

Osteologie.

Die Kaumuskeln entspringen vom Schädeldach, von der Grube zwischen Paraquadratum und Parietale und von der Seitenwand des Schädels. Am Schädeldach bietet das Parietale und Frontale Ursprungsflächen dar. Das Parietale grenzt nach rückwärts in einer transversalen Linie gegen das Petroso-occipitale. Die beiderseitigen Scheitelbeine stoßen in einer medianen Crista aneinander. Lateral schiebt sich das Scheitelbein neben dem Stirnbein vor. Hier findet sich der laterale Rand des Scheitelbeins grubig vertieft und eine seitliche Crista bildet einen Abschluß dieser Grube. Der vordere Teil des Scheitelbeins senkt sich als Processus orbitalis in die Orbitalregion ein. Nach auswärts grenzt das Scheitelbein an das Paraquadratum und die knorpelige Seitenwand des Schädels.

Das Frontale schiebt sich nach hinten gegen das Scheitelbein vor und bildet mit dem der anderen Seite den vorderen Teil des Schädeldaches. Es grenzt vorn an das Praefrontale, das seinerseits an das Nasale anstößt. Über die Oberfläche des Frontale hinweg zieht eine von außen vorn nach hinten innen gerichtete Muskelleiste, die ein äußeres für Muskelursprünge bestimmtes Feld von einem inneren, freibleibenden abgrenzt. Jenes erste Feld bildet zusammen mit der Scheitelbeingrube das Ursprungsfeld für den Schläfenmuskel. Das Stirnbein ragt lateralwärts plattenartig über den Rand des Schädels hinaus. Von ihm aus geht eine mehr senkrecht stehende Stirnbeinlamelle nach abwärts bis zur knorpeligen Nasenkapsel. Erst die Untersuchungen und Abbildungen WIEDERSHEIMS haben diese Verhältnisse aufgeklärt.

Occipitalwärts springt das Paraquadratum scharf, kammartig hervor. Es läßt vor und hinter dem Kamm je eine längliche Facette erkennen. Nach abwärts von ihm springt der Gelenkteil des Quadratoms als ein länglicher Höcker vor. Oralwärts vom Paraquadratum liegt eine Grube, die nach dorsal vom dachartig sich überwölbenden Parietale begrenzt wird und als Boden die knorpelige Seitenwand des Schädels trägt. Das Parietale, das sich hier mit einer Naht dem Paraquadratum anlagert, bildet an dem mir zur Verfügung stehenden trockenen Schädel unregelmäßige Kämme und Einsenkungen, die als Muskelursprungsfelder aufzufassen sind. Der knorpelige Teil der Seitenwand des Schädels liegt infolge des Parietaldaches sehr versteckt. Er geht kontinuierlich in den vom Paraquadratum überlagerten Quadratknorpel über. Der Austritt des Trigeminus aus dem Foramen prooti-

cum ist erst nach Abtragung der Seitenteile des Parietale zu übersehen.

An der Seitenfläche des Schädels liegt eine nach außen offene Räumlichkeit, die eine mediale Wand und einen flachen Boden besitzt und nach vorn spitz zuläuft. Die mediale Wand wird vom Alisphenoid gebildet, der nach vorn sich anschließenden knöchernen Orbitosphenoidplatte und der hier ausnahmsweise von der Schädelbasis aus empor tretenden Vomeropalatinplatte. Nach Abspregung der horizontalen oberen Platte des Stirnbeins erscheint eine vertikale Fortsetzung dieser Schädelseitenwand in Gestalt der lateralen knorpeligen Wand der Nasenkapsel und einer Pars verticalis des Stirnbeins. Am Boden dieser Seitenwand des Schädels erscheint unterhalb des Orbitosphenoids und weiter nach hinten bis in die Gegend des Foramen ovale die laterale Kante des Parasphenoids.

Nahezu senkrecht zu dieser Seitenwand des Schädels steht eine Platte, die vom Pterygoid und einer sich vom Pterygoid zum Parasphenoid, Vomeropalatinum und Maxillare ausspannenden Membran gebildet wird. Das Pterygoid ist ein nahezu rechteckiges, knöchernes Plättchen, das durch fibröse Züge an das Alisphenoid und Quadratum befestigt ist. Am mazerierten Schädel hat es lateral und vorn je einen freien Rand. Am feuchten Präparat erstreckt sich indes von diesen beiden Rändern aus die schon erwähnte Membran. Diese füllt den Raum zwischen Pterygoid, Vomeropalatinum und Parasphenoid vollständig aus. Sie ist in der Hauptsache zart und durchscheinend, lateral aber zu einem kräftigen, straffen Bande verdickt, das das Os pterygoides an die Spitze des Maxillare befestigt. Auch lateral vom Pterygoid breitet die Membran sich noch flächenhaft aus, um sich vor der Gelenkfläche des Quadratum, sehr verschmälert, zu befestigen.

Der Unterkiefer besitzt im ausgebildeten Zustande zwei Stücke: Dentale und Gonioarticulare. Das Dentale bildet als eine Hülse vorn und fast zu drei Viertel den Hauptteil des Knochens. An seiner Außenfläche findet sich die Naht gegen das Articulare deutlich ausgeprägt. Dicht davor liegt als sanfte Erhebung eine Muskelinsertionsstelle. Hier begrenzt das Dentale den Canalis primordialis, läuft mit scharfer Kante am Processus coronoides vorbei und senkt sich zur Höhe der Zahnkronen hinab. Ein Goniale ist mit dem Articulare verwachsen. Der Gelenkteil ist breit und unregelmäßig dreieckig gestaltet. Dahinter liegt ein kurzer Processus retroarticularis. Vor der Gelenkfläche ist das Articulare breit und verjüngt sich gegen den Processus coronoides. Dieser ist hoch und kammartig. Er gehört dem Goniale an und begrenzt den Eingang in den Unterkieferkanal von medial her. An der medialen Fläche des Unterkiefers fällt eine rauhe Linie auf, die vom Processus coronoides bis nahe zum Processus retroarticularis zieht. Hierdurch wird dicht vor dem Gelenkteil ein (dem Goniale zugehöriges) Muskelinsertionsfeld abgegrenzt. Nach vorn findet sich eine Grenznaht zwischen dem Goniale und Dentale. Letzterem Knochen sitzt ein von der Innenseite her sichtbares und mit einigen Zähnen versehenes besonderes Knochenstückchen auf (Operculare?).

2. Myologie.

Amphiuma besitzt eine reichgegliederte Kaumuskulatur, die dem Typus der Muskulatur von Siredon, Proteus, Menobranchus und Cryptobranchus nahesteht hinsichtlich der Art ihrer Schichtung — Siren hingegen nahesteht in der Selbständigkeit einer tiefen „Pterygoideus“-Schicht. Die Muskulatur besteht aus einem zweischichtigen *M. mandibularis externus*, einem dreischichtigen *M. cranio-mandibularis* und einem aus zwei Portionen bestehenden *M. pterygoideus*.

1. *Musculus mandibularis externus* (Ursprünge in Taf. 1, Fig. 4).

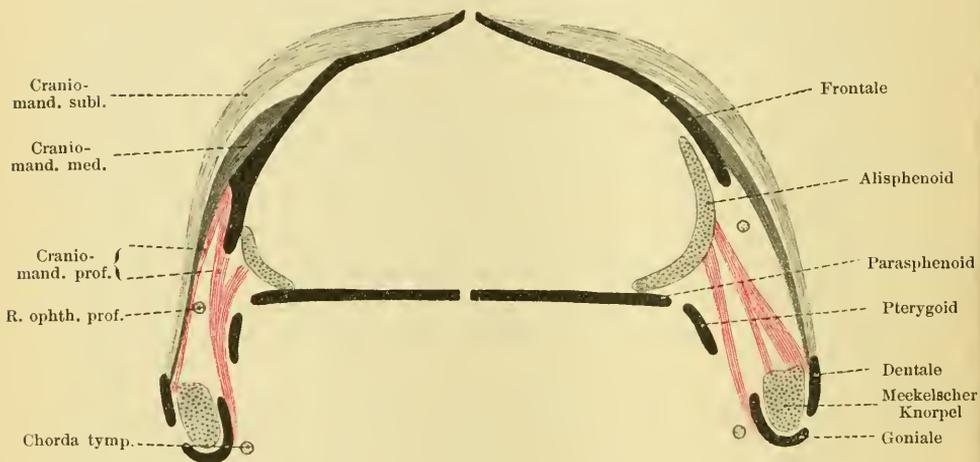
Dieser Muskel erstreckt sich vom Paraquadratum und dem Seitenteil des Parietale zur Außenseite des Dentale. Es sind an ihm zwei Portionen wohl zu unterscheiden. Eine obere (*M. superficialis*) entspringt von der vorderen Facette des Paraquadratum und der Unterfläche des vom Parietale gebildeten Knochen-daches, ferner auch von einer grubigen Vertiefung an der Außenseite dieses Knochens. Von der mehr nach vorn gelegenen Grube desselben Knochens entspringt eine zweite platte Portion, die sich der ersteren anlegt, ohne vollständig mit ihr zu verwachsen. Die obere Portion inseriert fleischig an der Außenseite des Dentale von der Gegend des Processus coronoides, wo sie kurzsehnig mit der Cranio-mandibularis-sehne verschmilzt, bis unterhalb des vordersten Teils des Gelenkes. Die tiefe Portion inseriert von ihr getrennt, näher der Cranio-mandibularis-sehne an einem runden Bezirk des Processus coronoides. Die Innervation beider Teile des Muskels erfolgt durch vier Nervenstämmchen (Textfig. 16, und Taf. 1, Fig. 4 1, 2a, 2b, 3). Eines davon (*N. superfic. 1*) tritt in den *Mandibularis externus superficialis* ein. Es löst sich aus dem *N. auriculo-temporalis* ab, kurz nachdem dieser durch Teilung aus dem Hauptstamm hervorgegangen ist. Er verläuft am hinteren Rande des *Mandibularis externus profundus* nach außen. In den *Mandibularis externus profundus* treten dann von medial her drei weitere Stämmchen (*Nr. profundi*) ein, die einem einzigen Hauptzweige (2) als Ästchen angehören. Dieser (*N. profundus*) tritt gleichfalls vom *N. auriculo-temporalis* ab, und zwar ein wenig höher als der superfizielle Ast. Er zerfällt in zwei Ästchen, von denen das eine sich sofort wieder gabelt.

Unentschieden muß ich es lassen, ob ein weiteres von mir festgestelltes Fädchen wirklich als Nerv zu bezeichnen war.

Es lief neben dem Ramus III Trigemini nach abwärts, um in den tiefen Mandibularisteil zu dringen. Dies Stämmchen kam aus einer viel höher gelegenen Gegend des Trigemini und löste sich aus den Nn. cranio-mandibulares ab. Ob es wirklich ein Nerv oder ein Gefäß oder ein Bindegewebsstrang war, hätte ich bei den winzigen Verhältnissen nicht feststellen können, ohne das Gebilde zu zerstören.

2. Musculus cranio-mandibularis.

Er besteht zunächst aus zwei äußeren Lagen, die als Cranio-mandibularis sublimis und medius zu bezeichnen sind. Daran schließen sich noch medial zwei weitere Schichten, die aus



Textfig. 14.

einer tiefen Cranio-mandibularis-Schicht und einer Pterygoideuschicht zusammengesetzt sind (Textfig. 14).

a) Musculus cranio-mandibularis pars sublimis entspringt mit zwei gesonderten Portionen vom Scheitelbein und Stirnbein (Ursprünge s. Taf. 1, Fig. 4). Die occipitalwärts gelegene Portion, die auch von den Dornfortsätzen der oberen Halswirbel kommt, bildet eine starke Sehne und ein schlankes Muskelbändchen, das sich dieser Sehne anschließt. Die Sehne lagert sich in die von der lateralen Crista des Scheitelbeins gebildete Führungslinie (WIEDERSHEIM) ein und zieht zum Proc. coronoides, den sie, sich allseitig (innen und außen) ausbreitend, überzieht. Vom vordersten Teil des Scheitelbeins und occipitalen Teil des Stirnbeins ent-

springt platt nach vorn verhältnismäßig wenig ausgedehnt eine weitere Muskelmasse, die, eine platte Sehne entwickelnd mit der hinteren Portion verschmilzt und am Aufbau der Cranio-mandibularissehne teilnimmt. Für beide Portionen dieser oberflächlichen Muskelschicht ist ein N. cranio-mandibularis bestimmt, der, sich gabelnd in beide Portionen von der medialen Seite eindringt (Textfig. 16, *4a* u. *4b* in Taf. 1, Fig. 4 abgeschnitten).

b) *Musculus cranio-mandibularis pars media*

nimmt den von der vorigen Portion nicht besetzten Bezirk des Stirnbeins (Taf. 1, Fig. 4) ein, liegt also von ihr unbedeckt frei zutage. Sie ist, nach Ablösung der oberflächlichen Portion sichtbar als eine schmale platte Lage, die eine Sehne entwickelnd, sich der vorigen Portion von medial anlagert. Ein Nervenstämchen tritt an seine mediale Seite (Textfig. 16, *5* in Taf. 1, Fig. 4 abgeschnitten).

Nach Ablösung auch dieser Portion erscheint eine tiefe Muskelmasse (Taf. 1, Fig. 4), die sich von der Seitenwand des Schädels zum Unterkiefer erstreckt. Die Abtragung eines Teiles des Parietale und der horizontalen Platte des Frontale ist nötig, um sie ganz zu Gesicht zu bringen. Sie ist sowohl von vorn nach hinten, als von außen nach innen gegliedert. Der 3. Ast des Trigemini liegt völlig an der lateral-dorsalen Seite der Schicht. Keine ihrer Muskelfasern überschreitet die Grenze des Canalis primordialis, es sei denn gegen das Gelenk hin. Die Lage des 3. Trigeminiastes scheidet die Muskelmasse ferner in einen oralen und occipitalen Bezirk. Letzterer ist der tiefen Schicht des *M. mandibularis externus* (s. oben) zwar innig angelagert, läßt sich aber von ihr ohne künstliche Trennung glatt absondern.

Der gesamte Komplex dieser tiefen Muskulatur wird vom *R. ophthalmicus profundus* durchsetzt. Dieser Ast sondert einen schmalen Streifen der Muskulatur von dem Rest ab. Der Nerv erscheint dann, unter jenem schmalen Streifen hervortretend, vorn und liegt hier frei zutage. Die Ursprünge des gesamten Komplexes liegen am Orbitosphenoid, am knorpeligen Alisphenoid, das Foramen ovale ventral zu fast drei Vierteln umlagernd, endlich am knorpeligen Teil des Quadratum, und zwar in dem von ihm und dem Paraquadratum gebildeten Winkel. Einen Ursprung vom *Os pterygoides* konnte ich dagegen nicht nachweisen, ebensowenig von der fibrösen *Membrana pterygo-maxillaris*. Die Angaben bei BRONN, daß die

Pterygoidmuskulatur von *Amphiuma* „von der unteren Fläche des Os pterygoides“ entspringe, ist daher sicherlich unrichtig. Was den Ursprung des vordersten Teiles dieser Muskulatur vom Orbitosphenoid anlangt, so nimmt er sicherlich vorn die ganze Breite dieser Schädelseitenwandverknöcherung ein.

Durch die eben bereits hervorgehobene Lage des R. ophthalmicus profundus gliedert sich der ganze Komplex nunmehr in zwei Schichten. Die jetzt äußere, schmale, lateral und dorsal von den R. ophthalmicus profundus liegende ist ein tiefer Teil des M. cranio-mandibularis. Der mächtige Rest dagegen repräsentiert durch seinen Ursprung, seine Insertion und Innervation einen Pterygoideus.

c) Der *Musculus cranio-mandibularis* (pars profunda) entspringt nach vorwärts vom Foramen ovale dicht unterhalb des Parietale und zieht zum Proc. coronoides, wo sie nach vorn vom Eingang in den Kanal sehnig inseriert. In Fig. 4 der Taf. 1 ist diese Schicht durchgeschnitten und zurückgeschlagen dargestellt.

3. Musculi pterygoidei (Taf. 1, Fig. 4).

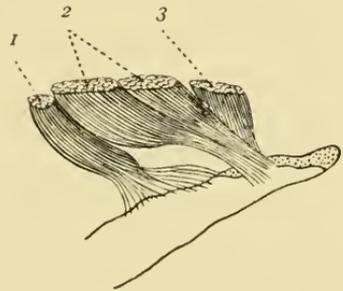
Es liegt jetzt der R. ophthalmicus profundus frei und die gesamte tiefste Schicht der Kaumuskulatur. Innerhalb ihrer lassen sich zwei Portionen durch ihre Innervationen leicht auseinander halten.

Der orale Teil erstreckt seine Ursprünge bis zu der vertikal stehenden Lamelle des Frontale empor. Er wird von einem Nervenstämmchen versorgt, das außen, lateral um den vorhergenannten tiefen Teil des M. cranio-mandibularis herumläuft (Taf. 1, Fig. 4 sowie Textfig. 16, 6). Dieser vordere, durch seine Innervation bereits durch diesen Befund dem Cranio-mandibularis enger zugehörige Teil des Muskels ist ein M. pterygoideus anterior. An sie schließen sich Ursprünge vom Orbitosphenoid (Parasphenoid?), Alisphenoid und der Gegend des knorpligen Quadratus. Es handelt sich um eine kontinuierliche Ursprungsfläche; die von ihr entstehenden Fleischmassen bilden platte Sehnen, die man wohl künstlich in einzelne Lagen spalten kann, die indes bis zum Ansatz hin eine in natürlichem Zustande zusammenhängende Masse bilden. Diese Teile bilden einen M. pterygoideus posterior. (Er ist in Fig. 4, Taf. 1 nur an der Insertion erhalten). Daß die aus der Innervation (s. weiter unten) folgende Beurteilung des Komplexes als aus zwei Teilen bestehend nicht unberechtigt ist, dafür bietet eine Stütze der Verlauf und die Insertion der Muskeln, die fast genau den bei Siredon, Meno-

branchus, Proteus und Cryptobranchus beobachteten Verhältnissen entspricht. Die Ansätze nehmen die Gegend um das Kiefergelenk ein, die Strecke zwischen diesem und dem Eingang in den Kanal, endlich die Schleimhautfläche des Gonioarticulare. Hierbei ist zu erkennen, daß, je weiter oral die Muskeln entspringen, desto mehr sie zur Schleimhautfläche gelangen und umgekehrt, daß sie um so mehr die Ober- und Außenfläche des Articulare gewinnen, je näher am Gelenk sie entspringen. Demgemäß finden wir den Pterygoideus anterior mit einer ziemlich selbständigen Sehne ganz schräg nach hinten und innen verlaufen (Textfig. 15 2). Ihm schließt sich ein Bündel der gelenkwärts zunächst folgenden Fasern des Pterygoideus posterior an (Textfig. 15 2). Diese inserieren also dicht neben dem Gelenk einwärts am Goniale, nach hinten von der eingangs erwähnten rauhen Linie. Die weiterhin folgenden Bündel des Pterygoideus posterior treten zum Articulare (Textfig. 15 3), so daß die dicht vor dem Gelenk entspringenden Fasern kurz sind und fast senkrecht nach abwärts und außen verlaufen.

Hinsichtlich der Innervation ist folgendes festzustellen. Dicht neben den oben beschriebenen R. cranio-mandibularis (Textfig. 16, Taf. 1, Fig. 4 4a, 4b und 5) entspringen drei weitere Stämmchen (6 — 7,

8, 9 — 10, 11). Der eine Ast (6) gehört enger dem R. cranio-mandib. medius an; er zieht an seiner medialen Seite und lateral an der tiefen Schicht vorbei zum Pterygoideus anterior. Ein zweites Stämmchen (N. pterygoideus anterior [10, 11]) senkt sich, ventral um den Stamm des 3. Trigeminiastes herumlaufend, nach hinten in den vor dem Gelenk verlaufenden Teil des M. pteryg. posterior ein. Ein drittes Stämmchen (7, 8, 9) endlich dringt in die Tiefe und tritt unter den Cranio-mandibularis profundus. Dort erfährt es eine reiche Verästelung, und zwar an den zuletzt genannten Muskeln (7) und den vorderen Teil des Pterygoideus (8). Ein einzelnes, enorm feines Ästchen (9), dessen Zusammenhang mit dem Hauptstamm leider an einer Stelle durchriß, zog nach vorwärts, lateral vom Pterygoideus und neben dem R. ophthalmicus profundus gelegen, zu einem kleinen Muskel, der als



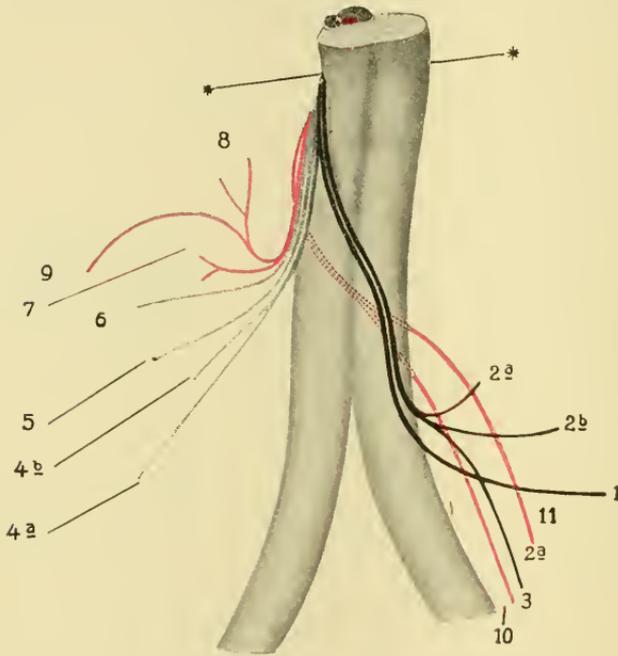
Textfig. 15. Amphiuma. Insertion des Cranio-mandibularis (1) und der Pterygoidei (2, 3) von medial.

M. levator bulbi

von NORRIS (1908)¹⁾ beschrieben worden ist. Er entsprang von der knorpeligen Schädelwand (Nasenkapsel) und zog zum vorderen Teil der Membrana pterygo-maxillaris. Ein Retractor bulbi (NORRIS) war an meinem Präparat nicht vorhanden.

3. Neurologie.

Bei *Amphiuma* tritt der 3. Trigeminusast so zum Unterkiefer hin, daß er zwischen der mittleren und tiefen Komponente des Cranio-mandibularis gelagert ist. In einiger Entfernung vom Foramen prooticum, etwa in der Mitte zwischen diesem und dem



Textfig. 16. Schema der motorischen Äste des 3. Trigeminusastes von *Amphiuma*. Von ** ab nach abwärts auf Beobachtung beruhend. Schwarz, grau und rot wie in den bisherigen Schemata.

Unterkiefer zerfällt der Stamm in zwei Äste: den N. mandibularis, der die Richtung des Stammes fortsetzt und den Auriculo-temporalis, der nach lateral über das Kiefergelenk hinwegtritt, um sich an der Haut über ihm und längs des Unterkiefers hin zu verästeln. Die motorischen Äste zerfallen in zwei Gruppen:

1. Die Nervi mandibulares externi (zu zweit vorhanden und sich weiter teilend vor dem Eintritt in die Muskulatur).

1) Mediale Portion des Dilatator Choanae (LUTHER).

2. Die Nervi cranio-mandibulares (zu fünf vorhanden).

Die Nervi mandibulares externi verlassen den Nerv auf dem Weg über den seitlichen sensiblen Ast und treten von ihm ab. Sie verlaufen nach außen occipitalwärts und abwärts.

Die Nervi cranio-mandibulares verlassen den Nerven dicht unter seinem Austritt aus dem Foramen ovale. Sie verlaufen oralwärts, lateralwärts und medialwärts.

1. Die Nervi mandibulares externi zerfallen in zwei längere feine Stämmchen, die zur oberflächlichen und tiefen Portion des Mandibularis externus hintreten.

a) Ramus sublimis (1) zum oberflächlichen Muskelteil.

b) Ramus profundus. Er teilt sich in einen absteigenden längeren (3) und einen kürzeren mehr horizontal verlaufenden Ast (2a und b).

Wie schon oben (S. 110) erwähnt, gelangte ein unsicheres Fädchen zur Beobachtung, das ohne Beziehung zu diesen Nerven zu dem Muskel hintrat. Es ist in das Schema der Textfig. 14 nicht eingetragen.

2. Die Nervi cranio-mandibulares treten zwischen die einzelnen Schichten der gleichnamigen Muskulatur. Sie bilden am Beginn des 3. Trigeminusastes ein kurzes gemeinsames Stämmchen, des alsbald in vier bis fünf Ästchen zerfällt.

a) Ramus cranio-mandibularis sublimis (4a+4b). Dieser verläuft medial vom Musculus cranio-mandibularis sublimis und teilt sich in zwei Ästchen für die beiden Portionen dieser Schicht. Letzterer legt, um zu seinem Eintritt in den Muskel zu gelangen, einen weiten Weg an der Innenseite der hinteren sehnigen Portion zurück.

b) Ramus cranio-mandibularis medius verläuft an der medialen Seite der mittleren Schicht (5).

c) Ramus cranio-mandibularis profundus (7+8+9). Dieser kürzeste Ast dringt mit zwei kurzen Stämmchen an dem hinteren Rande der tiefen Cranio-mandibularis-Schicht in die Tiefe und verbreitet sich zwischen ihr und dem Pterygoideus. Beide Muskeln empfangen Ästchen von ihm. Als feiner Nervenfaden verläuft als Ende dieses Stämmchens der Nervus pro musc. levatore bulbi weit nach vorn (9).

Die Nn. pterygoidei sind den soeben aufgeführten koordiniert. Ich führe sie auf als

d) Ramus pterygoideus anterior (Textfig. 14 „6“) und

e) Ramus pterygoidei posteriores (10+11). Beide sind oben beschrieben worden. Zahlengröße wie bei den übrigen.

8. Zusammenfassung.

Die Kaumusculatur wie sie hier beschrieben worden ist, bietet die auffällige Tatsache dar, daß trotz im ganzen betrachtet großer Einförmigkeit, dennoch zahlreiche Variationen in den Einzelheiten bestehen. Was zunächst die Ursprungsstätten der Muskeln am Schädel anlangt, so sind sie für den Mandibularis externus und die oberflächlichen Cranio-mandibularis-Schichten ziemlich konstant. Für den Mandibularis externus kommt ausnahmslos die vordere Facette des Paraquadratum in Betracht, daneben noch Teile der verknöcherten Zone der Labyrinthregion, der benachbarte Rand des Parietale und der Processus post-orbitalis. Der oberflächliche und mittlere Teil des Cranio-mandibularis nimmt stets von der Schädeloberfläche seinen Ursprung und zwar vom gesamten Scheitelbein und hinteren Teil des Stirnbeins. Der Ursprung ist durch eine über beide Knochen verlaufende Crista temporalis nach medial abgegrenzt; zwischen ihr und der Sagittalnaht entspringen occipitale Bündel des Cranio-mandibularis. Der laterale Rand des Parietale ist für die tiefe Schicht dieses Muskels bestimmt, denen sich solche vom Praefrontale, auch Frontale (*Amphiuma*) anschließen. Endlich ist die seitliche Schädelwand ebenfalls das Ursprungsgebiet tiefer Cranio-mandibularis-Schichten und der sich ihnen anschließenden Pterygoidei. Diese seitliche Region des Schädels gehört dem Primordialcranium an; sie kann sehr niedrig sein (*Cryptobranchus*) oder sehr steil (*Siren*); dazwischen kommen Übergänge vor. Das Ursprungsgebiet der erwähnten Muskeln dehnt sich hier vom Orbitosphenoid an nach hinten bis zum Foramen prooticum aus. Dies wird zu mehr als der Hälfte von unten her umfaßt, worauf der Ursprung weiter auf die knorpelige Quadratregeion längs des Paraquadratum bis etwa zu $\frac{2}{3}$ seiner Länge übergeht. Das Os pterygoides kommt als Ursprung der Kaumusculatur nicht in Betracht. Bei *Proteus*, *Menobranchus* und *Cryptobranchus* entspringen zwar einige Fasern von ihm, doch spielen diese wenigen Bündel in anbetracht der ganzen Muskelmasse keine Rolle. Daß sich dies so verhalten muß, lehrt die Überlegung, daß das Os pterygoides bei den Urodelen ein nur locker am Schädel befestigtes Element ist, also einen wirksamen Ursprung für kräftig wirkende Muskeln nicht liefern kann. Gerade bei *Menobranchus* und *Cryptobranchus* ist andererseits ein festerer Anschluß an den Schädel erreicht (bei *Menobranchus* durch den

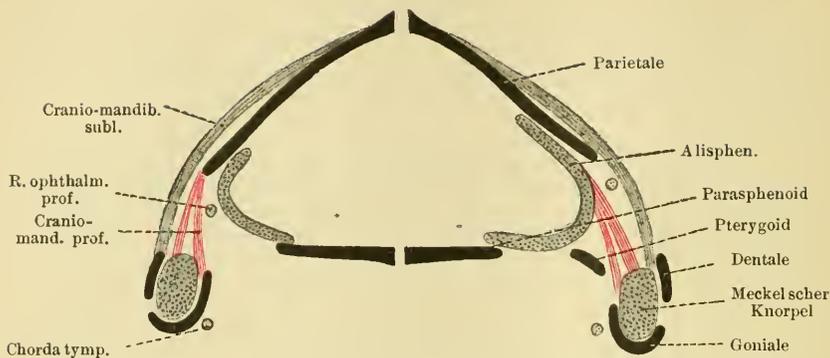
festen Palatopterygoidbogen, bei *Cryptobranchus* durch Anlagerung des Pterygoids an das Parasphenoid). Hier wird daher die Beziehung der Muskeln zu diesem Knochen physiologisch verständlich.

Während also das Os pterygoides bei den Urodelen als Ursprungsstätte der Kaumusculatur vielfach ganz ausscheidet, findet sich das Parasphenoid in einem Falle als Ursprung der *Mm. pterygoidei* deutlich nachweisbar. (*Siren*.)

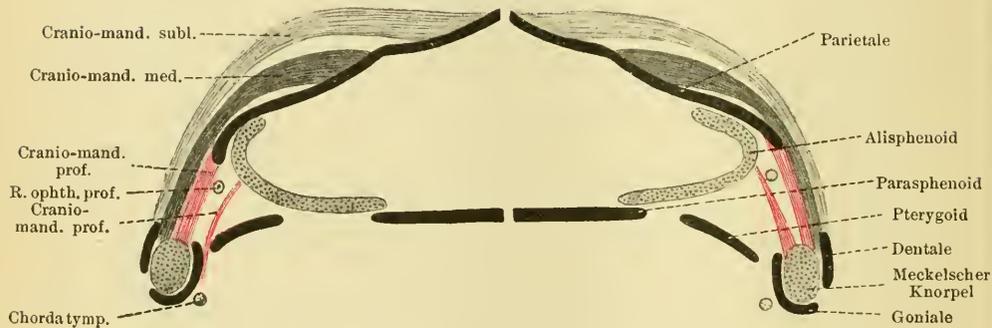
Die Insertionen der Kaumuskeln befinden sich am Unterkiefer von der Gegend des letzten Zähnnchens an bis zum Gelenk. Der *Mandibularis externus* verschmilzt am Ansatz gelegentlich mit dem *Cranio-mandibularis*. Beide Muskeln nehmen das Dentale in Anspruch. Der *Cranio-mandibularis* erreicht daneben auch mit seinen oberen Schichten den *Processus coronoides* des *Goniale*. Die tiefen *Cranio-mandibularis*-Schichten und die *Mm. pterygoidei* inserieren am *Articulare* oder am unverknöcherten *MECKELSchen Knorpel*, greifen auch seitlich innen auf das *Goniale* mehr oder weniger weit über.

1. Der *Mandibularis externus*

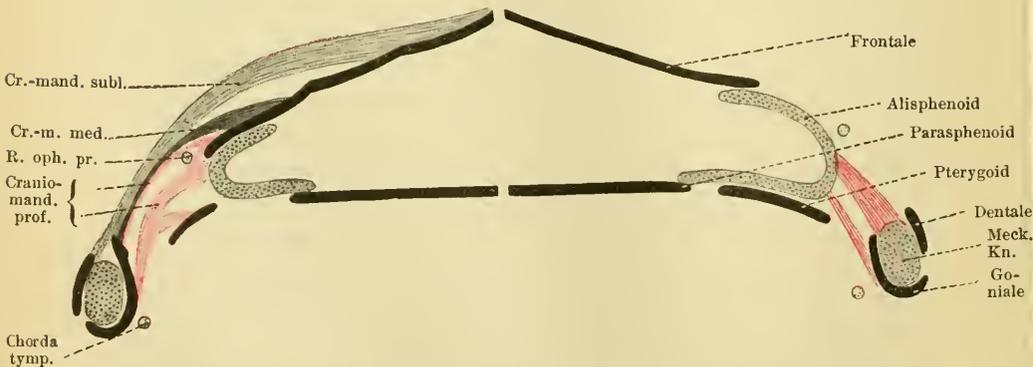
erscheint bei den untersuchten Formen als eine wohl charakterisierte und selbständige Muskelmasse. Allen Formen gemeinsam ist sein Hauptteil vom *Paraquadratum* kommend. Er bildet den einzigen Bestandteil des Muskels bei *Siredon*. Ein zweiter Kopf vom *Parietale* und *Petrosum* gesellt sich dazu bei *Siren* und *Amphiuma*. Gegen die Tiefe hin gewinnt der Muskel einen Zuwachs bei *Siren*, wo ein dritter Kopf vom *Processus postorbitalis* kommt. *Menobranchus* verbindet Eigentümlichkeiten der beiden letztgenannten Kategorien, insofern ein zweiter Kopf des Muskels vom *Parietale*, *Petrosum* und vom *Proc. postorbitalis* herkommt. Wir haben also einen einköpfigen Muskel bei *Siredon* und *Proteus*, einen zweiköpfigen bei *Menobranchus* und *Amphiuma*. Einen dreiköpfigen Muskel endlich besitzt *Siren*, doch ist dessen Anordnung, wie ersichtlich leicht auf die von *Proteus*, *Menobranchus* und *Amphiuma* zurückzuführen. Charakterisiert ist der *Mandibularis externus* durch seine Lage zum sensiblen Teil des 3. *Trigeminusastes*. Dieser liegt mit seiner gesamten sensiblen Verästelung stets unter ihm, nicht zwischen seinen Elementen. Was ventral davon liegt, gehört nicht zu ihm,



Textfig. 17. Siredon.

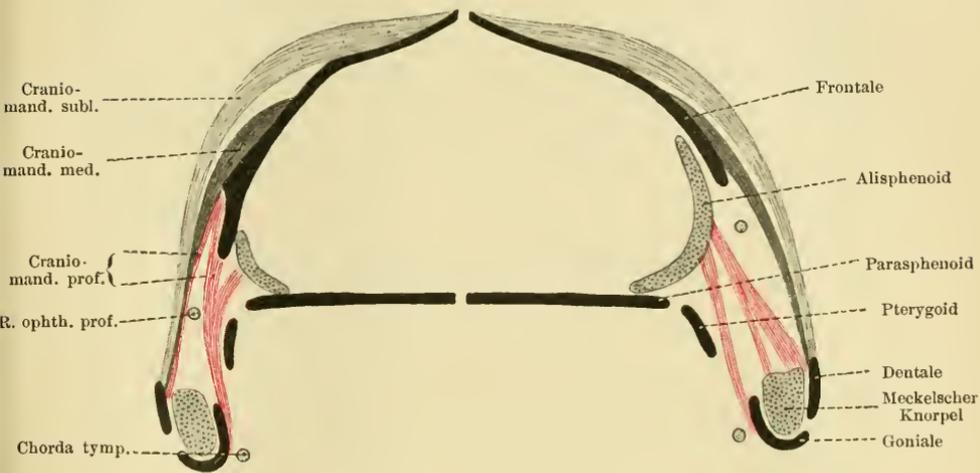


Textfig. 18. Menobranchus.

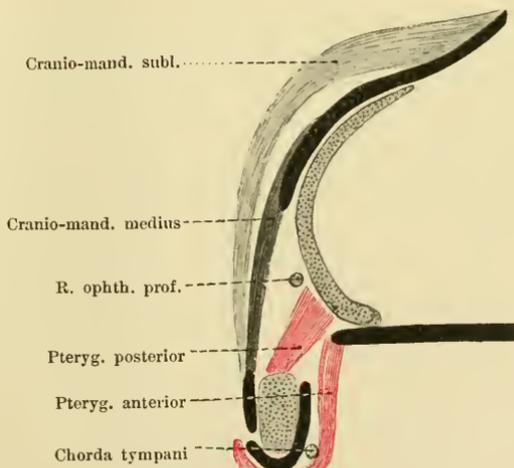


Textfig. 19. Cryptobranchus.

wird auch stets, direkt oder indirekt, aus anderer Quelle innerviert. Die Innervation des Muskels erfolgt in seiner Hauptportion durch einen Ast bei Proteus (siehe aber S. 81), durch zwei Äste bei allen anderen Formen. Der



Textfig. 20. Amphiuma.



Textfig. 21. Siren.

zweite Kopf (vom Parietale und Petrosum) wird besonders innerviert bei Siren und Amphiuma. Doppelinnervation eines Kopfes zeigen Siren und Amphiuma. Bei letzterem ist der zweite oberflächliche, bei Siren der tiefe Kopf der doppelt innervierte. Es

treten hier bei Siren Nerven aus dem Cranio-mandibularisgebiet in das Mandibularis-externusgebiet über, so daß über die Zugehörigkeit der tieferen Muskelbündel Zweifel entstehen können.

Funktionell ist der Mandibularis externus der untersuchten Tiere offenbar ein sehr ungleichwertiger Muskel. Er wird bei geöffnetem Maul auf einen Schluß des Maules hinwirken. Hierbei aber arbeitet er unter ungünstigen Verhältnissen, insofern das Paraquadratum mehr oder weniger nach hinten geneigt liegt. Den stärksten Grad dieser Neigung zeigen Menobranthus und Proteus, den geringsten Cryptobranthus, denn hier liegt der Ursprung des Muskels am Schädel vor dem Kiefergelenk, und es ist klar, daß die im Sinne eines Schlusses der Zahnreihen wirksame Komponente um so kleiner ausfällt, je flacher das Paraquadratum am Schädel steht. Andererseits kommt dem Muskel auch eine Wirkung als Retractor mandibulae zu, die in dem Maße stärker ist, wie die Neigung des Paraquadratus wächst.

Bei den Urodelen ist also die adduzierende Wirkung des Mandibularis externus umgekehrt, die retrahierende direkt proportional der Größe des Winkels, den das Paraquadratum mit dem Horizont bildet. Welche Bedeutung dies Schädelmerkmal für den Kau- und Kaugelenkmechanismus besitzt, bliebe genauer zu ermitteln.

Der

2. Musculus cranio-mandibularis (vgl. die Schemata

Fig. 17—21).

ist bei den Urodelen ein mehrfach geschichteter Muskel. Die Sondernung in einzelne Schichten erfolgt nicht durch derbere Fascienblätter, ist auch nicht immer so, daß die tiefere allein durch das Aufheben einer oberen Portion sichtbar wird. Vielmehr bedarf es meist des Zuges, um die eine Schicht von der anderen abzuheben, wobei indes stumpfe Trennung möglich ist. Zwischen den einzelnen Schichten breiten sich aber die Äste der Nn. cranio-mandibulares aus. Hinsichtlich des Grades der Schichtung lassen sich, lediglich die Zahl der Schichten in Betracht ziehend, Zustände von nur zwei Schichten (Siredon) bis zu solchen mit fünf Schichten (Menobranthus) unterscheiden. Hinsichtlich des Wertes und der Vergleichbarkeit aber dieser mannigfachen Schichten gestaltet sich die Sachlage einfacher. Es wird zweckmäßig sein, hierbei auszugehen von einer Sondernung des ganzen Komplexes nur in zwei Schichten, einen Cranio-mandibularis sublimis (grau) und profundus (rot). Ein solcher Zustand liegt bei Siredon vor. Alle anderen Formen lassen zwischen der oberen und tiefen Schicht eine mittlere Schicht (schwarz) erkennen, die in näheren Beziehungen zur oberen steht.

Die tiefe Muskelschicht selbst ist nun nicht durchweg übereinstimmend zu beurteilen. Sie kann entweder vom seitlichen Rande des Parietale und Frontale entspringen oder auch weiter basalwärts gelegene Ursprungspunkte an der Seitenwand des Schädels aufsuchen. Demgemäß ist ihre Lage entweder so, daß sie den Ramus ophthalmicus prof. Nervi trigemini bedeckt oder unter ihm liegt. Letzteres ist der Fall bei Proteus, Amphiuma und Siren, ersteres bei Proteus, Menobranchus und Cryptobranchus. Bei diesen Formen aber ist dann eine weitere, die vierte Muskelschicht vorhanden, die unter dem R. ophthalmicus profundus verläuft.

Nach der Lage zum R. ophthalmicus können wir also folgende Zustände des Muskels unterscheiden:

Keine Schicht unter, zwei über dem Nerven: Siredon.

Eine Schicht unter, zwei über dem Nerven: Siren.

Eine Schicht unter, drei über dem Nerven: Proteus, Amphiuma, Menobranchus, Cryptobranchus.

Wir erkennen also eine steigende Komplikation im Aufbau des Muskels, die dazu führt, seinen Ursprung vom Schädeldach auf die Seitenwand des Schädels und von da weiter bis zur Basis hin zu verlegen. Diese Komplikation ist an den Cranio-mandibularis profundus geknüpft, dessen Bündel teilweise oder im ganzen am Schädel in die Tiefe rücken.

Halten wir die einzelnen Stadien dieses Prozesses fest, so zeigt

I. Siredon, daß die tiefe Lage seines überhaupt nur zweischichtigen Temporalis bereits in der Gegend des Foramen prooticum den Übertritt auf die seitliche Schädelwand und unter den R. ophthalmicus zeigt.

II. Es zeigen Menobranchus, Amphiuma und Cryptobranchus die tiefste Lage ihres dreischichtigen Muskels reicher gegliedert. Denn nach Wegnahme dieses Muskels liegt eine vierte Schicht da in Verhältnissen, die bei den drei einzelnen Formen untereinander durchaus ähnlich sind. Bei Menobranchus kommt sie vom Orbitosphenoid, Alisphenoid, der Umgebung des Foramen prooticum und dem knorpeligen Quadratum; bei Cryptobranchus fehlt der Ursprung vom Orbitosphenoid. Der Muskel reicht hier nicht so weit nach vorn. Dafür kommen Bündel des darübergelegenen Cranio-mandibularis profundus von diesem Knochen.

III. Siren zeigt die tiefste Lage des dreischichtigen Muskels basalswärts vom R. ophthalmicus, und zwar durch einen

breiten Zwischenraum von den oberen Schichten getrennt, vom Orbitosphenoid und Parasphenoid herkommend.

IV. Eine vermittelnde Stellung nimmt Proteus insofern ein, als nur ein dreischichtiger Muskel vorhanden ist (wie bei Siren). Diese Schicht liegt aber nach außen vom R. ophthalmicus profundus, wie die dritte Schicht von Menobranchnus und Cryptobranchnus, und nur mit wenig Fasern unter ihm.

Über die funktionelle Bedeutung dieser Abgliederung einer tiefen Muskelmasse gibt der Verlauf dieser Bündel und ihre Insertion Aufschluß. Schon die tiefe Lage des zweischichtigen Muskels bei Siredon zeigt die oben mehrfach beschriebene fächerförmige Anordnung. Sie ist für die tiefste Muskelschicht auch bei allen anderen Formen maßgebend. Die Insertion zeigt sodann, daß es sich um solche Teile des Muskels handelt, die an das Articulare zwischen Goniale und Dentale, sowie an die Innenseite des Goniale gelangen. Nun ist es gewiß auffällig, daß Siredon allein trotz des fächerförmigen Verlaufes den Muskel ausschließlich auf das Articulare beschränkt zeigt¹⁾. Die Bündel schließen hart nach auswärts vom Goniale ab. Die komplizierteren Muskeln aber greifen mit ihrer tiefsten, unter dem R. ophthalmicus verlaufenden Schicht zugleich einwärts aufs Goniale über, und zwar Amphiuma weniger weit als Proteus, Menobranchnus und Cryptobranchnus, die sich auch hierin gleich verhalten. Die Chorda tympani verläuft medial von diesen Insertionen. Am weitesten ist die Insertion bei Siren lacertina nach unten verlagert, wo sie sich sogar auf die laterale, äußere Fläche des Goniale herumschlägt. Die Chorda tympani wird hierdurch überlagert.

Wir sehen also:

1. daß die Komplikation der Schichtung Hand in Hand geht mit einer Inanspruchnahme des Goniale;

2. daß die freieste, unabhängigste Ausbildung der tiefsten Schicht zu einem Hinabgreifen der Insertion an die untere Kante des Goniale führt, ja über diese noch hinaus. Es steht also die Verlagerung von Ursprung und Ansatz einigermaßen in Zusammenhang und führt zu gesteigerter Rollung des Unterkiefers. Dies führt zur Bildung einer Pterygoideusmuskulatur. Die Pterygoideusmuskulatur findet sich bei allen Formen in zwei hintereinander geschlossene Portionen gesondert. Beide Portionen werden different in dem Maße, in dem die Insertion weiter nach abwärts aufs Goniale tritt. Die occipitale Portion ist dabei die konservative. Sie behält ihre Insertion vor dem Gelenk am Articulare bis zum Processus coronoides hin bei. Die vordere Portion trennt sich von ihr und sucht am Goniale einen tieferen Ansatz.

Die Reihe Siredon, Proteus, Menobranchnus, Amphiuma, Cryptobranchnus zeigt eine Steigerung dieses Zerfalles in zwei hinter-

1) S. oben S. 70 Anmerkung.

einander gelegene Portionen. Bei Siredon ist die Einheitlichkeit deutlich gewahrt, bei Proteus (s. Textfig. 7) treten die vorderen Bündel schon mit größerer Unabhängigkeit an das Goniale, ohne daß der Zusammenhang mit der occipitalen Portion aufgegeben ist. Bei Menobranchus und den anderen Formen ist die Trennung der Portionen vollständig.

Somit können wir über das Wesen und die Gliederung der

3. Musculi pterygoidei

der Urodelen folgendes zusammenfassend sagen.

Die Mm. pterygoidei sind die an dem Articulare und Goniale befestigten tiefsten Cranio-mandibularis-Schichten. In einfachster Form beschränken sie sich auf den MECKELschen Knorpel, weder das Dentale noch das Goniale beanspruchend¹⁾. Sie sondern sich aber um so deutlicher vom Cranio-mandibularis, je weiter basalwärts die Insertion am Unterkiefer hinabtritt. Die orale Portion, die vom Orbitosphenoid kommt, tritt fächerförmig medial neben die occipitale.

Bei Siredon (s. Textfig. 3, p. 70) sind diese zwei Portionen nicht gesondert. Bei Proteus ist eine Sonderung angedeutet, bei anderen Formen vollzogen. Dabei tritt nur der orale Teil mit seiner Sehne auf das Goniale über, in Endzuständen die Chorda tympani überlagernd. Der orale Teil ist hier (Siren) völlig zu einem Pterygoideus anterior, der occipitale zu einem Pterygoideus posterior geworden. Die Chorda tympani liegt zwischen beiden Muskeln. So sind die beiden Pterygoidei der Urodelen, Sonderungen einer ursprünglich einheitlichen, fächerförmig gefalteten Muskelplatte, deren zwei Portionen verschiedene Funktionen auszuüben beginnen.

Der Schlüssel zum Verständnis des geschilderten Differenzierungsvorganges liegt wohl auf funktionellem Gebiet. Es handelt sich um den Einfluß eines Antagonismus der oberen und der tiefen Cranio-mandibularis-Schichten auf die Rollung des Unterkiefers.

Die oberen Cranio-mandibularis-Schichten und der Mandibularis externus inserieren stets lateral vom Articulare. Ihre Hauptleistung ist die Herbeiführung des Mundschlusses. Hierbei werden retrahierende Wirkungen des Mandibularis externus, protrahierende des Cranio-mandibularis möglich erscheinen, wofern man lediglich den Bündelverlauf der Muskeln ins Auge faßt. Prüft man aber die Möglichkeiten einer Bewegung im Gelenk, so erkennt man, daß weder eine irgendwie nennenswerte Verschiebung oder Zurückschiebung möglich ist. Ohne dies hier ausführlicher zu erörtern, sei nur bemerkt, daß mit Ausnahme von Siren die untersuchten Amphibien einen Gelenkkopf am Quadratum, eine Gelenkpfanne am Articulare zeigen; bei Siren ist es umgekehrt. Köpfe und Pfannen sind aber nie einfach gewölbte Körper, sondern so gestaltet, daß die Köpfe Vertiefungen, die Pfannen Erhebungen zeigen. Eigentlich also bietet

1) Vgl. S. 70 Anm. und S. 122 Anm.

jeder Gelenkteil Köpfe und Pfannen dar, ähnlich wie es für das Quadrato-Articulargelenk der Selachier von GEGENBAUR geschildert worden ist. Will man annähernd eine Vorstellung von den Verhältnissen bekommen, so denke man sich das Ileosacralgelenk der menschlichen Anatomie verkleinert, mit etwas schlaffer Kapsel und mit stärker ausgeprägten aber sanfter vermittelten Niveauverschiedenheiten der Flächen.

Die einzige Bewegung, die in solchem Gelenk außer Öffnung und Schließung überhaupt noch ergiebig erfolgen kann, ist die Rollung. Es wäre daher unrichtig, von Protraktoren und Retraktoren des Unterkiefers bei der Muskelaktion der Urodelen zu reden. Die weit oral und weit occipital am Schädel entspringenden Bündel der Kaumuskulatur setzen ihre ziehende Wirkung in eine rollende um, etwa so, wie der menschliche *M. biceps brachii* bei proniertem Arm wirkt, oder so, wie der *Biceps femoris* die Außenrollung im Kniegelenk unterstützen. Dadurch werden also die Insertionen außen oder innen vom MECKELschen Knorpel maßgebend für den Ablauf der Rotation. Muskeln, die außen inserieren, sind Einwärtsroller; Muskeln, die innen inserieren, sind Auswärtsroller; Muskeln, die genau am Articulare inserieren, sind reine Heber. Bei wenig differenzierten Muskeln, wie sie Siredon zeigt, wird möglicherweise ein Übergewicht der Einwärtsroller vorhanden¹⁾, aber schwerlich kompensationsbedürftig sein. Jede wesentliche Verstärkung des *Cranio-mandibularis* muß aber, um das Gleichgewicht beim Kieferschluß zu erhalten, mit einer Entfaltung auch der medialen Muskelmassen verbunden sein; eine Muskulatur kann bei stärkerer Entfaltung ohne die andere nicht gut gedacht werden. Beide Muskelgruppen sind Antagonisten in der Rollung. Sie sind Synergisten beim Kieferschluß, wobei die Rollungen sich ausgleichen.

Es ist nun aber wohl zu beachten, daß die Darstellung die hier von der Differenzierung des *Cranio-mandibularis* gegeben worden ist, zunächst nur der Würdigung der Befunde innerhalb der Urodelen dienen soll. Dagegen soll über die phyletische Stellung der Schichten zueinander und ihr phyletisches Alter der späteren Erörterung nicht präjudiziert sein.

Eine andere Frage ist es, ob die erwähnten Muskeln auch als Antagonisten wirksam werden. Dies möchte ich bejahen, schon mit Rücksicht auf die anatomische Einrichtung der Muskeln, ganz abgesehen davon, daß Seitenbewegungen beim Kauen der Uro-

delen und Amphibien beobachtet worden sind. Es geht aus der Anordnung der Muskulatur nun mit Sicherheit hervor, daß diese Tiere den Unterkiefer um seine Längsachse drehen können, und zwar desto ergiebiger, je weiter die Muskeln außen am Dentale oder innen am Goniale hinabgreifen. Daraus ergibt sich, daß sie ihre Zahnreihen aneinander vorbeiführen, die Spitzen der Zähne also wie Scheren gebrauchen können.

Es ist die vordere und mittlere Portion des tiefsten Cranio-mandibularis, der die Aufgabe zufällt, den Unterkiefer nach auswärts zu rollen. Auf's höchste Maß gesteigert liegt dies bei Siren vor, wo sich unter dem Einfluß dieser Leistung der Pterygoideus anterior völlig selbständig ausgebildet hat. Den occipitalen Bündeln fällt eine vermittelnde Rolle nach beiden Seiten hin zu. Sie stellen jedenfalls den kräftigsten reinen Heber des Unterkiefers dar. Sie können aber nach innen aufs Goniale und nach außen aufs Dentale übergreifen und so die Rotationswirkungen der anderen Muskeln unterstützen.

Die allgemeineren Ergebnisse, die sich durch die Untersuchung der Nerven gewinnen lassen, werden später im vergleichenden Teil erörtert werden.

Dagegen will ich ihrer großen Wichtigkeit wegen hier die Muskeln nochmals zusammenstellen, die für spätere Vergleichung der Kaumuskeln der Amphibien mit denen der Fische in Betracht kommen werden. Es sind solche Muskeln beobachtet worden bei Siren, Amphiuma und Cryptobranchus, und zwar folgende.

1. Siren lacertina:

- a) M. levator bulbi (NORRIS [1913], *ich*),
- b) M. retractor bulbi (WILDER [1891], NORRIS [1913], *ich*),
- c) sehnig umgebildeter (*ich*) M. adductor maxillae superioris (VAILLANT [1838]);

2. Cryptobranchus:

- a) M. tensor membranae pterygo-maxillaris (*ich* 1913 „Levator arcus palatini“),
- b) M. pterygo-maxillaris (*ich* 1913 „Adductor maxillae“);

3. Amphiuma:

- a) Levator bulbi (NORRIS [1908, 1913], *ich* 1913¹),
- b) Retractor bulbi (NORRIS).

1) Dilatator choanae LUTHER 1914.

In meiner ersten Darstellung im vorigen Jahre waren mir die Angaben von NORRIS (1908) und WILDER (1891) entgangen, so daß ich die von mir für *Cryptobranchus* und *Amphiuma* beschriebenen Muskeln als bisher nicht bekannt anführte. Die Muskeln wurden sämtlich vom 3. Ast des Trigemini versorgt, und es läßt sich trotz aller darüber geäußerten Ansichten mit Sicherheit vorab weder sagen, wie sie untereinander zu homologisieren sind, noch auf welche Muskeln der Fische sie zu beziehen sein werden. Daß sie Reduktionsprodukte derjenigen Muskeln sind, die bei Fischen den Palatoquadratbogen und seine Knochen bewegen, scheint ja wohl sicher. Die gegenwärtige Auffassung (vor allem VERSLUYS 1912)¹⁾ erblickt in diesen Muskeln Abkömmlinge des *Levator arcus pterygo-palatini* (*suspensorii*) der Fische²⁾. Weiterhin wird aber dann (VERSLUYS 1898 und 1912) auch die Entstehung der Heber des Pterygoids bei kinetischen Sauropsidenschädeln auf dieselbe Quelle zurückgeführt. Über diese letztere Annahme s. weiter unten S. 170ff. Bei der Beurteilung der Homologien dieser kleinen Amphibienmuskeln scheint mir aber noch eine Möglichkeit der Berücksichtigung wert. Auch der *Adductor suspensorii* der Teleostier wird in höherem Maße vom Trigemini innerviert, als man annimmt. VETTER (1878) hatte ihn ins Gebiet des *Facialis* gewiesen; doch braucht bei den verwickelten Verschiebungen im Trigemini-Facialis-Komplex der Teleostier selbst diese Innervation nicht absolut gegen eine Homologie zu sprechen.

Anuren.

So einfach die Beschreibung der Kaumuskeln bei Anuren an und für sich ist, so schwierig ist die richtige Beurteilung ihrer einzelnen Komponenten, wenn man sie mit denen der Urodelen vergleichen will. Unsere Kenntnisse stützen sich vorzugsweise auf die Schilderung der Kaumuskeln beim Frosch, wie sie von GAUPP gegeben worden ist. Hiernach wären vier Kaumuskeln zu unterscheiden: Ein „*Masseter*“, ein zweiköpfiger „*Temporalis*“, ein

1) Auch LUTHER 1914.

2) LUTHER, gestützt auf seine schöne Entdeckung eines *Levator quadrati* bei *Gymnophyonen*, und seine Forschungen über die Entstehung des *Levator bulbi* bei *Salamandriden* und Anuren gibt in seiner neuesten Schrift eine Zusammenstellung der Gründe, die für diese Homologie sprechen.

„Pterygoideus“ und ein in seinem Wesen nicht klarer „Masseter minor“. Diese Muskeln liegen hinter der Orbita, entspringen am hinteren Teil des Schädels und begeben sich nach lateral und medial vom MECKELschen Knorpel und zwar so, daß die beiden „Masseteren“ außen (lateral), der „Temporalis“ und „Pterygoideus“ innen (medial) vom MECKELschen Knorpel inserieren. Sehr auffällig ist das Verhalten der Nerven. Der 3. Ast des Trigemini liegt ganz oberflächlich unter dem Masseter. Auch sind nicht, wie bei Urodelen, lange motorische Nervenfasern vorhanden, die man am Stamm entlang verfolgen kann, sondern kurze Stämmchen, die an verschiedenen Stellen des Stammes abgehen und keine Möglichkeit geben, ihre gegenseitige Zugehörigkeit festzustellen.

Um dem Leser dieser Abhandlung ein Bild der Muskulatur zu geben und ihm die Fragen, die sich dabei erheben, zunächst verständlich zu machen, schildere ich die Muskulatur, wie ich sie an zwei Köpfen erwachsener, aber kleiner Exemplare von *Rana mugiens* gefunden habe. In den Hauptpunkten habe ich sie entsprechend der erwähnten Schilderung von GAUPP angetroffen. Ich gebrauche bei der Beschreibung indes gleich die von mir bisher angewendeten Namen für die einzelnen Muskelkomponenten (s. Synonymentabelle auf p. 66).

1. *Rana mugiens*.

(Vgl. hierzu Tafel 4, Fig. 15 u. 16 *a, b*.)

Osteologische Vorbemerkung.

Der Ursprung der gesamten Kaumusculatur liegt am hinteren Teil des Schädels. Der vordere Teil des Schädeldaches, der bei den Urodelen Sitz der Ursprünge des Cranio-mandibulariskomplexes ist, ist hier frei von Muskeln. Die Ursprünge der Muskeln beschreiben zwei Halbmonde, die nebeneinander gelagert ein gemeinsames Horn am Proc. zygomaticus des Tympanicum besitzen. Beide Halbmonde kehren ihre Konkavität nach vorn. Medial erstreckt sich ein halbmondförmiges Ursprungsgebiet vom Parieto-Frontale zur Cartilago prootico-occipitalis und bis auf den horizontalen Schenkel des Tympanicum, dem es bis zur Spitze des Proc. zygomaticus folgt. Der zweite Halbmond beginnt hier und folgt dem Tympanicum abwärts bis zum Gelenkhöcker des Quadratum.

1. Myologie.

Die Einteilung der Kaumuskeln macht bei *Rana* besondere Schwierigkeiten, da die Lage des 3. Trigeminusastes scheinbar von der abweicht, wie sie bei allen Urodelen und Reptilien gefunden wird. Nur am Austritt aus dem Schädel liegt der Nerv

eine kurze Strecke in derjenigen Lage, die für die anderen Formen charakteristisch ist: d. h. zwischen Temporalis und Pterygoideus oder, wie diese Muskeln hier genannt sein sollen: Cranio-mandibularis und Pterygoideus anterior. Weiterhin gewinnt er eine oberflächliche Lage unter dem „Masseter“ (= Mandibularis externus). Was diesen letzteren Muskel anbelangt, so beschreibe ich ihn ganz ähnlich, wie es GAUPP getan hat.

1. Musculus mandibularis externus (Tafel 4, Fig. 15).

Dieser Muskel entspringt von der Innenfläche des Processus zygomaticus des Tympanicums und „von der Innenfläche des vorderen unteren Quadranten des Annulus tympanicus“ (GAUPP). Letztere Angabe wird durch den Befund der Rana mugiens-Muskulatur bestätigt. Der Muskel stellt eine sehr dünne Lage dar, deren Gestalt unregelmäßig rhombisch ist. Die hinteren Fasern vom Annulus laufen schräg nach vorn, die mittleren mehr senkrecht nach abwärts, die vordersten ein wenig nach hinten. Die Insertion findet am Goniale außen am Unterkiefer statt. Schlägt man diesen dünnen Muskel zurück (wie in Fig. 15 gesehen), so liegt unmittelbar der 3. Ast des Trigeminus zutage; von seinem vorderen und lateralen Umfang treten zwei Nervi mandibulares externi von unten her in den Muskel ein (l. c. und Textfig. 22 3, 4). Der distale bleibt allein in ihm, der proximale gabelt sich und gibt ein Ästchen in den darunter gelegenen Muskel ab.

Unter diesem Muskel liegen nun zwei Muskeln, die von GAUPP als „Masseter minor“ und als „kurzer, breiter Kopf des Temporalis“ bezeichnet werden. Da sie nicht nur bei Rana, sondern auch bei den übrigen untersuchten Anuren stets selbstständige Nerven empfangen, habe ich sie als besondere Muskeln aufgefaßt und ihnen auch besondere Bezeichnungen gegeben. Vorbehaltlich späterer Begründung fasse ich sie auf als besondere Portionen eines auch bei Urodelen vorhandenen Pterygoideus posterior.

2. Musculus pterygoideus posterior.

a) Portio articularis

entspringt vom Gelenkteil des Quadratum und füllt, wie GAUPP zutreffend beschreibt, als kräftiger dreieckiger Muskel den Raum vor dem Kiefergelenk aus. Er inseriert gelenkwärts vom Mas-

seter am Goniale bis seitlich vom Gelenk hin, während er medial auf den MECKELschen Knorpel übergreift. Dieser Übertritt auf den MECKELschen Knorpel wird bei GAUPP nicht angegeben. Abgebildet ist er auf Fig. 19b der Tafel 4. Der Muskel empfängt einen besonderen Nervenast, der sich von der occipitalen Kante des Trigeminasastes ablöst und von lateral her in den Muskel eintritt (l. c. 6).

b) Portio tympanica.

Der Muskel entspringt getrennt von der vorigen Portion, zum Teil vom Annulus tympanicus, zum Teil vom Tympanicum. Er tritt medial neben den vorigen, divergiert dann von ihm und inseriert medial vom MECKELschen Knorpel am Goniale, bis hinab an den Rand des Unterkiefers, greift aber auch auf den MECKELschen Knorpel selbst über (Fig. 16b, Taf. 4), was in den bisherigen Beschreibungen nicht zum Ausdruck gelangt ist. Nur die obere Fläche des MECKELschen Knorpels bleibt also von Muskelansätzen frei.

Auch dieser Muskel empfängt einen besonderen, und zwar ziemlich kräftigen Nerven, der sich ebenfalls vom occipitalen Rande des Hauptstammes ablöst und von lateral her in den (l. c. 5) Muskel eintritt.

3. Musculus cranio-mandibularis (Taf. 4, Fig. 15).

Dieser Muskel, in der Literatur bisher als „Temporalis“ bezeichnet, besitzt bei *Rana mugiens*, aber auch bei den anderen von mir untersuchten Anuren zwei Schichten, von denen nur die oberflächliche in der Literatur besonders unterschieden wird. Die tiefe ist unbekannt geblieben oder ist zu einem anderen Muskel gerechnet worden.

a) *M. cranio-mandibularis sublimis*. Er entspringt vom Prooticum und der Synchronosis prootico-occipitalis und zieht unter dem Jochbogen hinweg zum Unterkiefer.

b) *M. cranio-mandibularis profundus* (fehlt bei allen Autoren). Er wird von dem oberflächlichen völlig zugedeckt, entspringt vom vorderen Teil des Prooticums und dem queren Schenkel des Tympanicums und schaut unter der ersteren ein wenig occipitalwärts hervor. Er schließt sich räumlich innig an die schon beschriebene Pars tympanica des Pterygoideus posterior an, so daß es begreiflich ist, wenn diese Pars tympanica als Teil des „Temporalis“ betrachtet wurde. Gleichwohl scheidet die Innervation beide Bestandteile. Denn die beiden Portionen

des Cranio-mandibularis werden aus einer ganz anderen Quelle, und zwar aus einem und demselben selbstständigen Nerven innerviert, der sich vom vorderen Umfang des dritten Trigeminastrastes ablöst an der Stelle, wo er zwischen Pterygoideus anterior und Cranio-mandibularis hindurchtritt (l. c. 1). Die Insertion beider Portionen erfolgt gemeinsam am Proc. coronoïdes des Goniale.

4. Musculus pterygoideus anterior.

Dieser Muskel entspringt am hinteren Bezirk des Parieto-Frontale aus einer dellentartigen Vertiefung, die gegen den Ursprung des Cranio-mandibularis einen deutlichen Wall aufweist. Ich habe den Übertritt des Ursprungs auf das Prooticum und auf die vordere Begrenzung des Foramen ovale (GAUPP) bei meinen Präparaten nicht mit Sicherheit feststellen können. Der Muskel entwickelt eine lange schlanke Sehne, die an die Innenseite der gesamten Kaumuskulatur gelangt und sich an dem inneren, unteren Winkel des Goniale befestigt.

Abgesehen vom Mandibularis externus bieten die übrigen Kaumuskeln eine fächerförmige Anordnung dar, indem die Pars articularis des Pterygoideus posterior kulissenartig die Pars tympanica desselben Muskels, diese den Cranio-mandibularis, dieser den Pterygoideus anterior in gleicher Weise überlagert. Hieraus ergibt sich für die Insertion am Unterkiefer die Reihenfolge der Insertionen, die von lateral nach medial hin angeordnet sind und deren Details ich oben geschildert habe. Zu vergleichen ist die Fig. 16 der Taf. 4.

3. Neurologie (Textfig. 22).

Die beiden aus dem „Ganglion commune“ (GAUPP) austretenden und nach abwärts ziehenden Nn. maxillaris superior und maxillaris inferior liegen zwischen Cranio-mandibularis und Pterygoideus anterior dicht nebeneinander. Sie trennen sich am vorderen Rande des Cranio-mandibularis voneinander und es folgt nun der R. maxillaris inferior seinem Wege über den Cranio-mandibularis hinweg und zwischen M. mandibularis externus und Pterygoideus posterior zum Unterkiefer, den er außen umgreift.

Die Abgabe der motorischen Äste vollzieht sich in höchst einfacher Form. Von der Bildung größerer Nervenstämme ist nicht die Rede. Zwischen dem Cranio-mandibularis und Pterygoideus entspringen nebeneinander zwei Äste.

1. Ramus cranio-mandibularis (Textfig. 22, „1“).

2. Ramus pterygoideus anterior (Textfig. 22, „2“).

Der erste der beiden Äste verläßt den Stamm deutlich an seinem vorderen Umfang. Er tritt von innen und vorn in zwei Äste gegabelt zwischen die beiden Schichten des Cranio-mandibularis ein und verästelt sich an sie. Der Ast zum Pterygoideus anterior tritt von der oralen Kante des Nervenstammes ab und geht als kurzer, kräftiger Ast in den Muskel von außen her (vgl. Taf. 4, Fig. 15).

Die weiteren Äste werden erst weit entfernt von dieser ersten Gruppe abgegeben, und zwar dort, wo der Stamm zwischen Mandibularis externus und Pterygoideus posterior liegt. Es sind dies vier Äste.

3., 4a und b. Rami mandibulares externi.

5. Ramus pterygoideus posterior superior.

6. Ramus pterygoideus posterior inferior.

Von den zwei Rami mandibulares externi geht der eine direkt in den M. mandibularis externus (3). Der andere (4a + 4b) zerfällt in zwei Zweige. Einer von diesen geht unter erneuter Gabelung in den Mandibularis externus, der andere zieht über den 3. Trigeminusast hinweg zur Portio tympanica des Pterygoideus posterior¹⁾. —

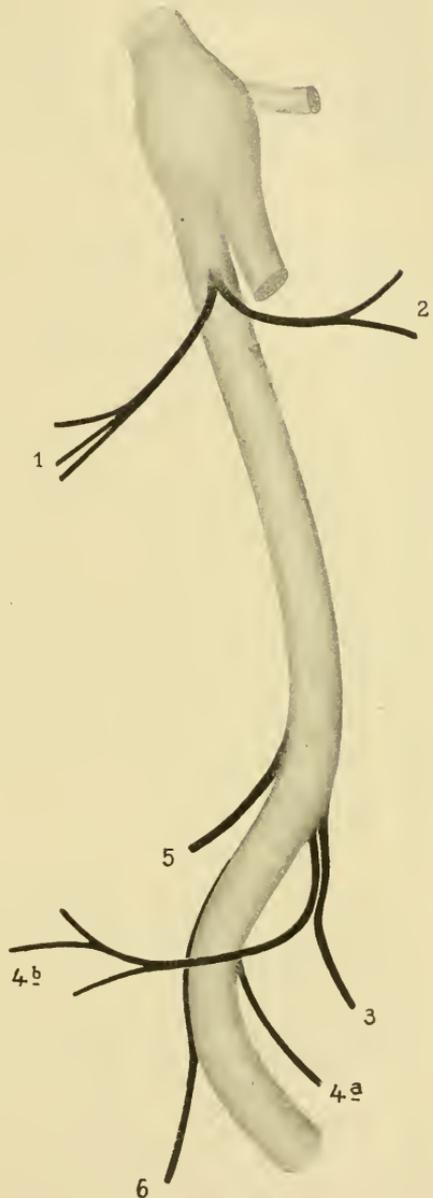


Fig. 22. Schema des rechten Trigeminus mit den motorischen Ästen von *Rana mugiensis*.

1) In Taf. 4, Fig. 15 ist dieser Ast 4b schematisch nicht über den 3. Trigeminusast hinweggeführt, sondern vor ihm direkt in Muskel eintretend.

Beide Pterygoideusportionen empfangen sodann je einen der oben genannten (5, 6) Äste, die deutlich von der occipitalen Kante des Nerven abgehen, ja sogar mehr von seiner Hinterfläche zu kommen scheinen.

Außer mit den Angaben von GAUPP steht diese meine Beschreibung der Innervation auch mit denen älterer Autoren (FISCHER [Bufo palmarum, Hyla, Rana, 1843], VOLKMANN [Rana, 1838] und DE WATTEVILLE [Rana esculenta, 1875]) im Einklang. Allgemein wird festgestellt, daß die beiden von mir als R. cranio-mandibularis und R. pterygoideus anterior (1 u. 2 Textfig. 22) bezeichneten Äste an dieser Stelle abgehen. Sie scheinen auch vereinigten Ursprunges beobachtet worden zu sein. In einem meiner beiden Präparate traten sie in der Tat nicht gesondert vom Stamm ab, sondern zu einem kurzen dicken Stämmchen vereinigt, das an der Vorderseite des R. maxillaris inferior entstand. So habe ich es im obigen Schema wiedergegeben.

Im Anschluß daran beschreibe ich sogleich kurz die Verhältnisse der Kaumuskeln bei Hyla; ich konnte von einer nicht näher bestimmbareren Spezies fünf Exemplare unter dem Präpariermikroskop untersuchen.

2. Hyla spec.?

Abweichend verhält sich hier die Lage des 3. Trigeminusastes zur Muskulatur. Bei allen Exemplaren läuft der Ramus tertius, nachdem er zwischen Pterygoideus anterior und Cranio-mandibularis hindurchgetreten ist, am vorderen Rande des M. mandibularis externus nach abwärts, um dann, ihm außen aufgelagert, seinen hinteren Rand zu gewinnen, längs dessen er seitlich über den Unterkiefer tritt²⁾. Auch die Verteilung der motorischen Äste weicht von der bei Rana einigermaßen ab, insofern zwar der Ast zur Pars articularis des M. pterygoideus posterior („6“) auch hier isoliert besteht, jedoch die Pars tympanica gemeinsam mit dem Mandibularis externus nur einen starken, sich mehrfach gabelnden

1) LUTHER (1914) findet ebenso bei Hyla keinen Muskel über dem Nervenstamm. Der medial vom Nervenstamm liegende Mandibularis externus wäre nach LUTHERS Auffassung ein besonderer Muskel = Adductor mandibulae subexternus.

Ast empfängt. Es sind also hier die in obigem Schema mit „4 b“ und „5“ bezeichneten Nerven vereinigt.

3. Neue Fragenstellungen.

Betrachten wir die hier geschilderten Verhältnisse, so finden wir in drei auffälligen Besonderheiten Probleme, die zu weiterer Forschung auffordern.

Zunächst die Lage des 3. Trigeminasastes selbst. Schon GAUPP bemerkt (Anatomie des Frosches Bd. II, p. 140), daß der N. mandibularis zwar ein einfaches, aber sicherlich kein primitives Verhalten zeige; dies wird nun auch durch das Verhältnis zur Muskulatur begründet. Und zwar ist es der als „Cranio-mandibularis“ („Temporalis“ auctorum) bezeichnete Komplex, der sich scheinbar in abweichender Lage zu dem Nerven befindet, wenn wir die Verhältnisse der Urodelen [und Reptilien] hierin als Norm auffassen. Man könnte so auf den Gedanken kommen, in dem vermeintlichen „Temporalis“ ein zum Pterygoideuskomplex gehöriges Element der Muskulatur zu erblicken und zu vermuten, daß bei den Anuren eine völlige Reduktion des Cranio-mandibularis eingetreten sei. Dagegen ist aber zu berücksichtigen, daß ja die Lage des Nerven dicht unter dem „Masseter“ (M. mandibularis externus) und auf dem „Temporalis“ (M. cranio-mandibularis) die Folge seines larvalen Verlaufes ist und als solche natürlich aus den besonderen Bedingungen der larvalen Topographie zu erklären sein wird. Wird dieses larvale Verhältnis als das eigentlich Erklärungsbedürftige angesehen, so scheidet die Frage nach der Ursache des Nervenverlaufs beim erwachsenen Tier zunächst aus, um so mehr, als der Durchtritt des proximalen Teils des Nerven zwischen Pterygoideus [anterior] und Cranio-mandibularis stattfindet, also in einer Lage, die dem Verhalten bei Urodelen entspricht.

Mehr als die Lage des Nerven fesseln zwei Besonderheiten der Muskulatur selbst. Zunächst ist es die Bedeutung der beiden, oben als Teile eines Pterygoideus posterior beschriebenen Muskelkomponenten, die der Kontroverse unterliegt. Der als „Gelenkportion“ beschriebene Teil ist in seiner Selbständigkeit, wenn auch mit verschiedenen Namen bezeichnet, seit langem anerkannt; die Portio tympanica dagegen ist bisher als selbständiger Muskel nicht angesehen worden¹⁾. Hier entsteht also zunächst die Auf-

1) LUTHER ist wie ich dazu gelangt, die Selbständigkeit dieser Portion zu erkennen.

gabe, zu prüfen, ob die bei *Rana mugiens* festgestellte selbständige Innervation beider Komponenten auch sonst vorkommt. Sodann ist festzustellen, ob die Innervation bei anderen Anuren etwa klarer ist und für die Einordnung der beiden Muskeln in das System der Kaumuskeln brauchbare Merkmale liefert.

Die zweite schwierige Sachlage ist durch die Topographie des *Pterygoideus anterior* gegeben. Die Literatur bezeichnet ihn ohne diesen Zusatz schlechthin als *Pterygoideus*. Durch die nähere Bezeichnung „*Pterygoideus anterior*“, die ich ihm gegeben habe, soll seine Homologie mit den gleichnamigen Gebilden der Urodelen ausgedrückt werden, mit denen allein er ja seiner Lage nach zunächst verglichen werden kann. Diese Muskulatur fanden wir jedoch bei Urodelen stets von „*Temporalis*“ (i. e. *Cranio-mandibularis*-) Schichten überlagert, während hier der „*Temporalis*“ — zwar auch zweischichtig — aber *occipitalwärts* vom *Pterygoideus* angetroffen wird. Lassen sich — diese Frage erhebt sich — bei anderen Anuren Zustände finden, aus denen das Verhältnis zwischen beiden Muskelkomponenten klarer, als beim Frosch, hervorgeht? Liefert insbesondere die Innervation einen Anhalt für die Beurteilung der fraglichen Muskeln?

Wie wir sehen, kommt es darauf an, zu untersuchen, erstens, ob der Verästelungsmodus der motorischen Trigeminus-äste bei allen Anuren so unklar ist, wie beim Frosch, oder ob anderswo längere, zusammenhängende Nervenstämme existieren — zweitens, ob bei anderen Anuren die Kaumuskeln selbst eine andere, etwa stärkere Ausbildung aufweisen. Ich hatte mein Augenmerk daher auf *Pipa*, *Dactylethra* und *Ceratophrys* gerichtet. Leider war es mir unmöglich, *Pipa* zur Untersuchung zu erhalten; andererseits habe ich aber durch einen günstigen Zufall in einer südamerikanischen Kröte (*Bufo granulosus* Spix) ein Untersuchungsobjekt gefunden, das bereits in einem wesentlichen Punkte von *Rana* abweicht. So glaube ich, den Aufbau der Anurenmuskulatur in ihren Grundzügen verständlich machen zu können, wenn ich die Verhältnisse von *Bufo granulosus*, *Dactylethra* und *Ceratophrys* schildere.

4. *Bufo granulosus* (Spix).

(Vgl. Taf. 4, Fig. 17, 18, 19.)

Osteologie. (Fig. 18).

Schon am knöchernen Schädel finden sich mehrere interessante Besonderheiten. Das Tympanicum wird durch einen seitlichen Fort-

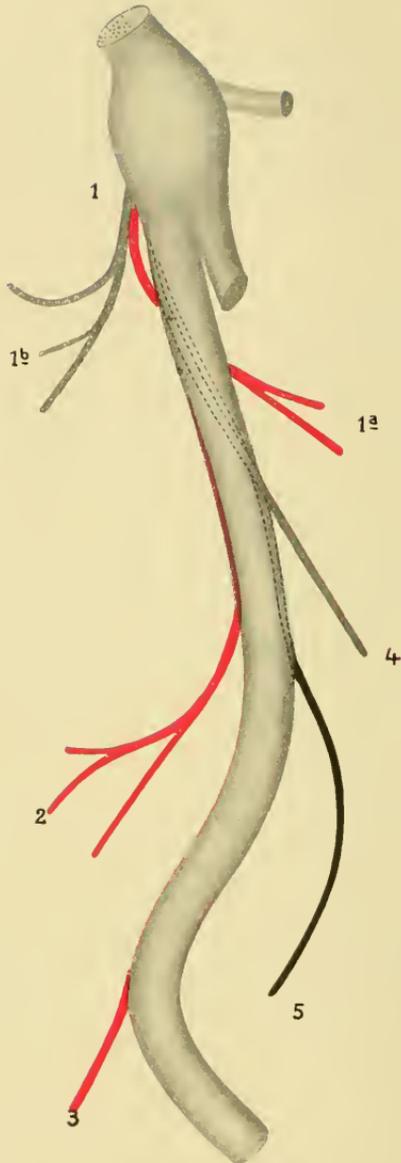
satz das Parieto-frontale überlagert, so daß von seinen beiden Fortsätzen nur der occipitale zutage tritt. Ein Stiel des Tympanicums existiert hier nicht, vielmehr eine sehr breite, vertikale Platte, der sich durch eine lange Naht das Quadrato-jugale anschließt. Das Parieto-frontale bildet eine breite seitliche Überdachung der Orbitae und läßt demnach eine horizontale und vertikale Platte erkennen. Letztere lagert sich dem Cranium auf und grenzt an den unverknöcherten Teil der otischen Region des Schädels. Durch diesen festen Anschluß des Tympanicums an das Schädeldach ist ein stegocrotapher Typus des Amphibienschädels entstanden.

2. Myologie.

Die Abweichungen von *Rana* beziehen sich auf die Ursprünge der Muskeln, insofern der Mandibularis externus nicht vom Annulus tympanicus entspringt, sondern von der gesamten Innenfläche der vertikalen Platte dieses Knochens (Taf. 4, Fig. 19), sowie vom sehr kräftigen Annulus perioorbitalis. Der Masse nach ist dieser Muskel relativ schwächer als bei *Rana*. Er bedeckt die beiden Portionen des Pterygoideus posterior gar nicht. Abweichend im Ursprung verhalten sich ferner der Cranio-mandibularis und Pterygoideus anterior. Beide entspringen (Fig. 18) von der Innenfläche des Parieto-Frontale, und zwar der Cranio-mandibularis mit zwei kräftigen, deutlich voneinander gesonderten Portionen von dem horizontalen Dach der Orbita, der Pterygoideus anterior von der senkrecht gestellten Platte. Im Gegensatz zu *Rana* und *Hyla* ist der Pterygoideus anterior ein sehr deutlich dreifach geschichteter Muskel. Nur die laterale d. h. oberste Schicht entwickelt eine lange, platte Sehne, an die die beiden medialen Schichten weiter gegen das Kiefergelenk hin Anschluß gewinnen (Fig. 17). Es ist ferner bemerkenswert, daß der Cranio-mandibularis den Pterygoideus sehr viel mehr zudeckt, als es beim Frosch der Fall gewesen war (in Fig. 17 umgeklappt).

3. Innervation (Textfig. 23).

Während bei *Rana* der 3. Ast des Trigemini dicht unter dem Mandibularis externus, bei *Hyla* subcutan auf diesem Muskel verläuft, tritt er bei der hier untersuchten Bufoart durch den Cranio-mandibularis hindurch. Man sieht also, daß konstant nur die Lage der ersten Verlaufsstrecke ist (zwischen Cranio-mandibularis und Pterygoideus anterior), daß aber die zweite Verlaufsstrecke von da bis zum Unterkiefer bei den Anuren in wechselnder



Textfig. 23. Schema des rechten 2. u. 3. Astes des Trigemini mit den motorischen Ästen von *Bufo granulatus* Spix. Schwarz: Ast zum Mandibularis externus; grau: Äste zum Cranio-mandibularis; rot: Äste zu den Pterygoidei. Die Nerven so weit fett ausgezeichnet, wie sie außerhalb des Stammes lagen. Punktiert: der wahrscheinliche Verlauf am Stamme (nicht beobachtet!).

Tiefe stattfindet. Die motorischen Äste unterscheiden sich zunächst dadurch von denen beim Frosche, daß unmittelbar hinter dem Foramen prooticum, bevor der Stamm zwischen die Kaumuskeln tritt, ein kräftiger Ast den Stamm verläßt (Textfig. 23 „1“ und Taf. 4, Fig. 17), mit Zweigen für den Cranio-mandibularis („1 b“) und Pterygoideus anterior („1 a“). Der erstgenannte Ast tritt zwischen die beiden Portionen des Muskel sein, der Rest (1 b) zieht ventral um den Stamm herum nach vorn und verläuft über die ganze Breite des Pterygoideus anterior bis zu seinem vorderen Rand; hier schlingt er sich um den Rand herum und verläuft rückläufig zwischen oberer und mittlerer Schicht des Muskels. Er gibt zwei Äste ab: den ersten während seines Verlaufes über die laterale Fläche des Muskels, den zweiten an seiner Umbiegungsstelle um den freien Rand. Jener durchbohrt den Pterygoideus, um in die mittlere Portion zu dringen; dieser innerviert die tiefste Portion.

Wichtig ist hierbei also die Tatsache, daß ein ventral verlaufender Ast zur Pterygoidmuskulatur bei einem Anuren nachgewiesen

ist. und zwar, genau wie bei den Urodelen, kein selbständiger Nerv, sondern ein Ast, gleichsam ein ventraler Ramus pterygoideus anterior aus einem N. cranio-mandibularis. Je einen selbständigen Nerven empfangen:

1. Die beiden Portionen des Pterygoideus posterior;
2. die durch den sensiblen Hauptstamm abgetrennte Lage des Cranio-mandibularis;
3. der M. mandibularis externus.

Die Portio tympanica (Taf. 4, Fig. 17 und Textfig. 23 „2“) empfängt einen kräftigen, mehrfach sich gabelnden Nerven; die Portio articularis desgleichen einen kurzen dicken Ast (Textfig. 23 „3“). Beide Nerven verlassen den Hauptstamm an seinem occipitalen Rande in einiger Entfernung voneinander. Der Ast zur Gelenkportion kann noch eine Strecke weit am Stamm zentripetal verfolgt werden.

Von der vorderen, oralen Kante tritt der Ast zum Mandibularis externus (5) und zu der oberflächlichen abgespaltenen cranio-mandibularen Portion (4).

5. *Dactylethra capensis* (Textfig. 25).

Zeigte schon das System der motorischen Nerven von *Bufo granulosus* eine größere Neigung zur Bildung längerer motorischer Nervenfasern, so war dies in höherem Maße und teilweise überraschend der Fall bei der Kaumuskulatur von *Dactylethra*. Ich stelle die Kaumuskulatur in den Textfiguren 24 und 25 dar, die verglichen mit den Fig. 17, 20 und 21 der Tafeln 4 u. 5 eine Vorstellung von der fraglichen Muskulatur geben werden.

1. Myologie.

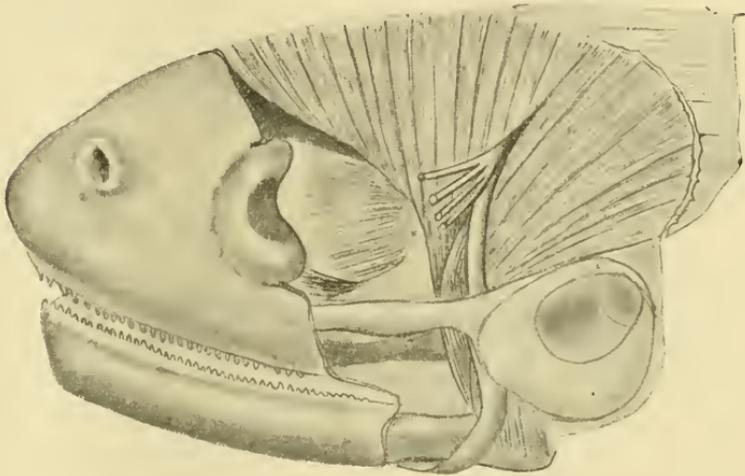
1. *Mandibularis externus*. Dieser Muskel liegt hier ähnlich wie bei *Hyla* (s. oben) völlig unter dem N. maxillaris inferior. Er stellt eine dünne, vom Annulus tympanicus und vom Os tympanicum kommende Muskellage dar. Innerviert wird sie von medialwärts her; d. h. es muß der Muskel zurückgeschlagen werden, wenn die Nerven, die zu ihm gehen, sichtbar gemacht werden sollen. Man sieht dann zunächst einen schwachen Nerven, der allein für diesen Muskel bestimmt ist (Textfig. 25 1). Sodann tritt noch ein zweiter Ast in ihn hinein, der von einem anderen, sehr kräftigen Nerven (Textfig. 25 2) her stammt aber im Schema der Textfig. 25 nicht angedeutet ist.

2. *M. pterygoideus* a) *Pars articularis*. Im Verhalten dieses Muskels liegt eine Abweichung von dem sonst beobachteten Verhalten. Es liegt nämlich dieser Muskel nicht als eine kegelförmige Portion etwa wie in den Abbildungen 15, 17 und 19 der Taf. 4, vor, entspringt auch nicht vom Gelenkteil des Quadratum, sondern nimmt, bedeckt vom *Mandibularis externus* ebenfalls seinen Ursprung vom *Os tympanicum*. Dies ist sehr interessant, weil ein anscheinend homologer Muskel bei Lacertiliern und Krokodilen in ganz ähnlicher Lage gefunden wird. Er inseriert dicht einwärts vom *Mandibularis externus*. Trägt man diesen Muskel ab, so liegt eine weitere, außerordentlich dicke und kräftige Muskelmasse vor, die

b) die eigentliche *Pars tympanica* des *Pterygoideus posterior* darstellt. Ihr Ursprung nimmt die ganze, sehr breite untere Fläche des *Os tympanicum*, sowie wahrscheinlich auch des *Prooticum* ein. Ganz ähnlich, wie in Fig. 15, 17 und 19 der Taf. 4 dargestellt, begaben sich zwei Nerven zu diesen beiden Portionen hin, die in der Textfig. 25 mit „2“ und „5“ bezeichnet sind. Der Nerv „2“ gibt zunächst den schon oben erwähnten Ast zum *Mandibularis externus* ab und tritt dann unter reichlicher Auffaserung (es ließen sich zwei Äste feststellen, deren einer in weitere fünf Ästchen zerfiel) in die *Pars articularis*. Der andere Nerv (5), von sehr kräftigem Kaliber, zieht im Bogen über diese Portion hinweg, gibt ihr aber keinen Ast ab und tritt ausschließlich unter reichlichem Zerfall, in die *Pars tympanica* hinein.

3. Sehr auffällig ist die Anordnung des *M. cranio-mandibularis*. Er ist in der Textfig. 24 dargestellt. Oberhalb des Auges beginnen seine Ursprünge und bilden einen fächerförmigen Bauch, dem sich weitere Ursprünge vom *Parieto-Frontale* und *Prooticum* anschließen. Die gesamte Muskelmasse bildet einen dicken fleischigen Insertionsteil, der mit kurzer Sehne am *Goniale*, einwärts vom *MECKEL*schen Knorpel inseriert. Der 2. und 3. Ast des *Trigeminus* brechen durch diese Muskelmasse hindurch. Die hier „den Raum zwischen *Prooticum* und Augapfel“ ausfüllende Muskelmasse könnte ja zunächst wegen dieser Lage mit dem „*Pterygoideus anterior*“ des Frosches verglichen werden. Dies ist indes durch zwei Tatsachen auszuschließen. Erstens nämlich trifft man, wenn man den fraglichen Muskel vom Schädeldach abhebt, den vermißten *Pterygoideus anterior* unter ihm gelegen. Aus der Gestalt dieses tiefen Muskels und seiner charakteristischen langen Sehne geht das ganz deutlich hervor. Ferner aber spricht

die Innervation dafür, denn es begeben sich zwei Nervenstämme nach vorn, die einmal den verdeckten Pterygoideus anterior (Textfig. 25 „7“) mit zwei Ästen, sodann den über ihm liegenden Muskel (Textfig. 25 „6“) innervieren. Beide Nerven sind aber unabhängig voneinander, indem der Nerv „7“ selbständig, der Nerv „6“ gemeinsam mit einem occipitalwärts verlaufenden Aste („3, 4“) entspringt. Hierdurch wird die wichtige Tatsache festgestellt, daß bei *Dactylethra* zwischen Bulbus oculi und Prooticum eine zweischichtige Muskulatur liegt und daß die obere ihrer Schichten dem Cranio



Textfig. 24.

mandibularis angehört. Diese obere Schicht fehlt also bei *Rana* und *Bufo*. Occipitalwärts ist der Muskel ebenfalls zweischichtig und es entspricht diese Zweischichtigkeit der auch sonst bei *Rana*, *Hyla*, *Bufo* angetroffenen.

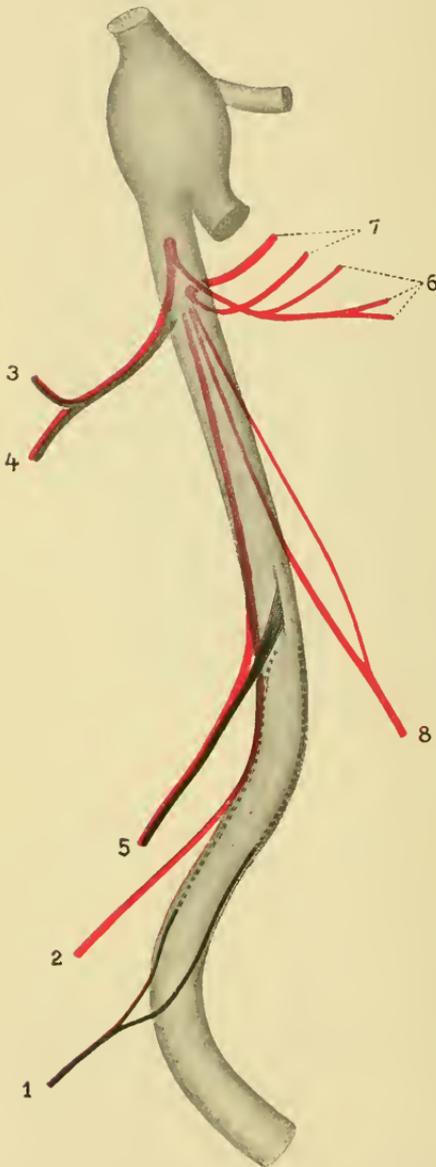
4. Über den Pterygoideus anterior ist nach dem eben Gesagten nur hinzuzufügen, daß er kleiner ist, als bei *Rana* indes nach Ablösung des darüberliegenden Cranio-mandibularis im wesentlichen in der bekannten und oben beschriebenen Situation auftritt.

Ich gehe nun zur Darstellung der höchst merkwürdigen Anordnung der motorischen Nerven über und bediene mich zu ihrer Erläuterung des Schemas der Textfig. 25.

2. Innervation.

Das Schema ist nach den bei der Präparation hergestellten Skizzen entworfen und in stärkerer Vergrößerung gezeichnet

worden. Mit fett ausgezeichneten Linien sind die motorischen Nerven dargestellt, soweit sie außerhalb des Stammes des 3. Trigeminusastes verlaufen. Blaß sind die vom Stamm verdeckten Strecken der motorischen Nerven gehalten, punktiert die auf der dorsalen (lateralen) Oberfläche entlang ziehenden Nerven, soweit sie sichtbar waren. Schwarz und grau sind die dorsal verlaufenden, rot die ventral verlaufenden Äste markiert. Es bezeichnet:



Textfig. 25. Schema der motorischen Äste des rechten 3. Trigeminus von *Dactylethra*. Erklärung im Text. Vergr. etwa 8:1.

1 den Ast zum Mandibularis externus;
 2 den Ast zur Pars articularis des Pterygoideus posterior, der einen, im Schema nicht angedeuteten Ast zum Mandibularis externus abgibt;
 5 den Ast zur Pars tympanica des Pterygoideus posterior;
 3, 4, 6 die Äste zum Cranio mandibularis;
 7 die Äste zum Pterygoideus anterior;
 8 den Ast zum Levator membranae nictitantis.

Hiernach zeigt es sich nun, daß die bei *Rana* unmittelbar und makroskopisch nicht zusammenhängend vom

3. Ast des Trigeminus abtretenden Äste bei *Dactylethra* eine weitere Verfolgung zulassen. Es zeigt sich, daß ein

Teil der Muskeläste dorsal, ein Teil ventral vom Stamme verläuft, weiterhin aber, daß zwei dieser Äste, nämlich der Ast „5“ und der Ast „3+4“, aus Fasern aufgebaut sind, die bis dahin dorsal und ventral am Stamm entlang gelaufen sind. Im einzelnen ergeben sich folgende Verhältnisse.

1. *N. mandibularis externus* ist ein rein dorsaler Ast (1). Er setzt sich aus zwei Fädchen zusammen, die ein wenig entfernt vom Stamm unter spitzem Winkel zusammentreten.

2. *Nn. pterygoidei posteriores*:

a) inferior (zur Pars articularis) ist ein rein ventraler Ast (2).

b) superior (zur Pars tympanica) entsteht aus der Verflechtung dorsaler und ventraler Elemente (5). Der dorsale Teil entstand mit feinen Fädchen an der Oberfläche des Stammes und schien zwischen den Faserbündeln des Stammes herauszutreten, als wenn seine Fasern aus der Tiefe herausträfen. Dies letztere sei indes nur unter Vorbehalt angegeben. Der ventrale Teil kam deutlich von der hinteren (unteren) Fläche des Stammes her.

3. *Nn. cranio-mandibulares*. Sie entstanden aus einem kurzen dicken Stämmchen an der ventralen Seite des Nervenstammes und zerfielen in occipital- und oralwärts verlaufende Ästchen. Ein Ast (3+4) trat occipitalwärts zwischen die beiden Portionen des *Cranio-mandibularis*. Ihm schloß sich ein von der Vorderseite her kommendes Stämmchen innig an. Ein anderer Ast lief nach vorn, durchsetzte die *Rr. pterygoidei anteriores* und verzweigte sich (6) in dem vorderen Teil des *Cranio-mandibularis*.

4. *N. pterygoideus anterior* war ein kurzer, ventral entspringender Stamm, der mit zwei Ästchen (7) in den gleichnamigen Muskel trat.

5. *N. levatoris membranae nictitantis* setzte sich aus zwei deutlich ventral verlaufenden Ästchen zusammen, die in beträchtlicher Entfernung vom Stamm zu einem einheitlichen Nerven zusammentreten (8).

Wenn nun auch die Anordnung der Nerven hier schon sehr viel durchsichtiger ist, als bei *Rana* und *Bufo*, so bleibt doch des Fraglichen noch mancherlei; vor allem ist von dem Gesamtverlauf der *Portio minor* nichts Sicheres zu erkennen und der Zusammenhang der einzelnen Nervenäste bleibt unklar. Dieser Mangel wird nun in glücklicher Weise durch das Studium von *Ceratophrys* beseitigt, zu dessen Kaumusculatur ich mich nun wende.

6. *Ceratophrys dorsata*.

(Textfig. 26 u. 27.)

Der *M. mandibularis externus* und die beiden Portionen des *M. pterygoideus posterior* bieten keine Abweichungen gegen die von *Rana* und *Bufo* geschilderten Zustände. Auch die hinteren (occipitalen) Teile der cranio-mandibularen Muskulatur sind in typischer Weise zweischichtig vorhanden. Eine Abweichung ergibt sich nach vorwärts, wo ein „*Pterygoideus anterior*“ nicht in der von *Rana* und *Bufo* bekannten Anordnung vorliegt. Der Zustand der Muskulatur von *Ceratophrys* erinnert vielmehr sehr an den soeben von *Dactylethra* beschriebenen. Auch hier liegt eine doppelte Muskelschicht vor, die auch hier, wie bei *Dactylethra*, doppelt innerviert wird. Die Sonderung beider Muskelschichten ist indes hier nicht so scharf wie bei *Dactylethra*; doch ergibt sich aus der Insertionssehne, daß die tiefere Schicht einem *Pterygoideus anterior* vergleichbar ist.

Die Innervation der Kaumuskeln mag nach den Abbildungen 15 und 17 der Tafel 4 zunächst kurz erläutert werden. Der *R. maxillaris inferior* liegt auch bei *Ceratophrys* bedeckt vom *M. mandibularis externus*. An homologen Stellen, wie in den Figuren 17 und 21, gehen zwei Äste zu den Komponenten der hinteren *Pterygoideusmuskulatur* („2“ und „3“ der Textfig. 26). Außerdem aber geht zur *Pars articularis* bei *Ceratophrys* noch ein besonderer kleiner Nerv hin („1“ der Textfig. 26). Der *Mandibularis externus* („*Masseter major*“) empfängt keinen selbständigen Nervenast, sondern erhält deren zwei, abgegeben von den Ästen „3“ und „2“ des Schemas (im Schema aber nicht besonders markiert), und zwar von „3“ einen sehr feinen, von „2“ einen etwas derberen. Die Äste zum *Cranio-mandibularis-Pterygoideus-anterior-Komplex* verlassen den Stamm, dicht, nachdem der 2. Ast des *Trigeminus* sich vom 3. Ast gelöst hat; sie entspringen aus einem dicken Stämmchen, das innig einem sensiblen Ast (α) angelagert ist, so daß es schwer ist, beide Bestandteile zu sondern. Der sensible Bestandteil („ α “) tritt indes deutlich durch den *Cranio-mandibularis* hindurch und endigt in der Haut der Schläfengegend. Die motorischen Ästchen verhalten sich so, daß der *Cranio-mandibularis sublimis* einen besonderen Ast empfängt („4“), ferner aber beide Schichten des *Cranio-mandibularis* noch einen zweiten Ast, der sich, sich gabelnd, unter Faseraustausch an sie verteilt („5“, „6“). Ein dritter Ast („7“)

dringt in die Tiefe zum Pterygoideus anterior. Die Verzweigung ist also ganz ähnlich, wie bei *Dactylethra*. Die weite Ausdehnung des Cranio-mandibularis über den Pterygoideus anterior nach vorn führt auch hier zur Entfaltung eines besonderen Nervenastes („4“).

Was aber nun die Nerven von *Ceratophrys* so wertvoll macht, ist die Tatsache, daß hier mit Sicherheit eine dorsale und ventrale Verteilung der motorischen Äste nachgewiesen werden kann.

Die Textfiguren 26 und 27 erläutern die hier obwaltenden Verhältnisse. In Textfig. 26 ist der R. maxillaris inferior der linken Kopfseite so dargestellt, daß das Ganglion nebst dem proximalen Teile des Stammes um die Längsachse rotiert ist. Man sieht also im oberen Teil der Figur auf die ventrale Fläche des Stammes. Unter der binokularen Präparierlupe ließ sich die motorische Wurzel, nachdem die Verbindung des Trigemini mit dem Gehirn durchgeschnitten worden war, leicht vom Stamm und vom Ganglion ablösen und eine Strecke weit isolieren. Ob steigende Geschicklichkeit bei der Präparation oder die Besonderheit des Objektes daran schuld trug, weiß ich nicht zu sagen — vermute aber, daß *Ceratophrys* vermöge der Größe der

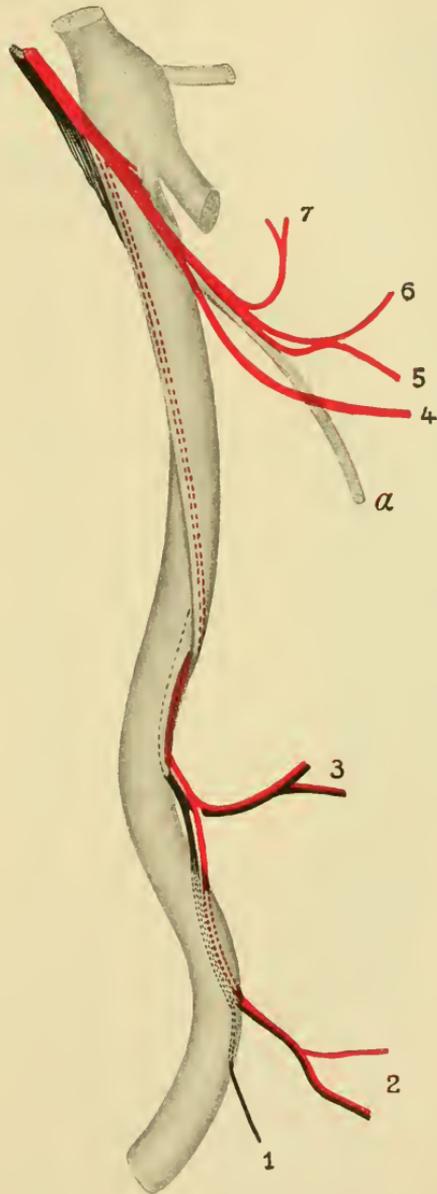
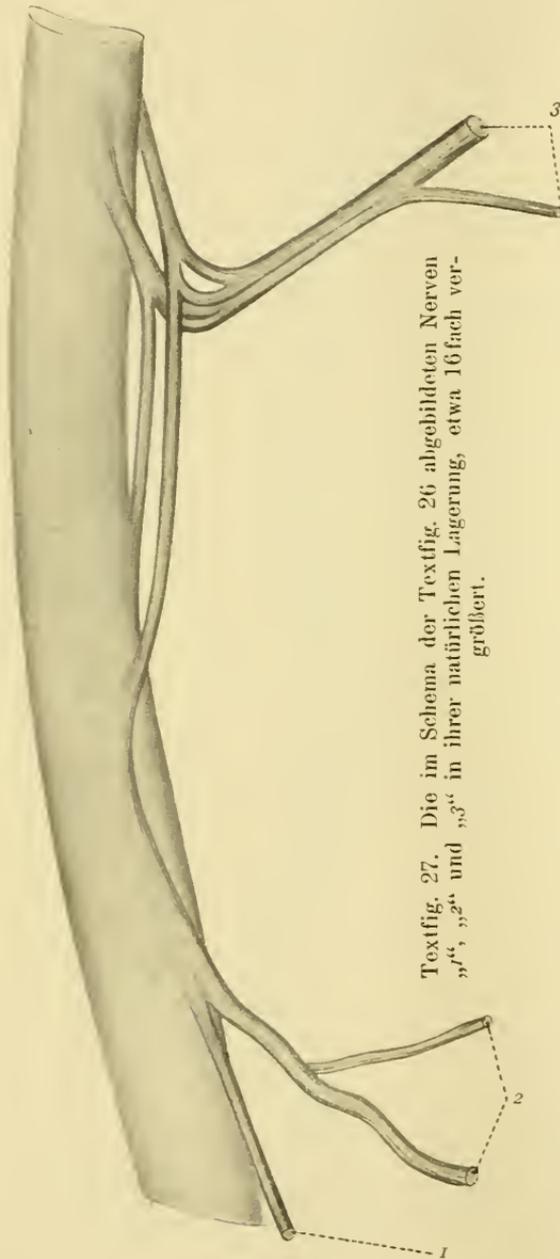


Fig. 26. Motorische Äste des 3. Trigemini-astes von *Ceratophrys*. Erklärung im Text. Vergr. etwa 8 : 1.

Elemente und vielleicht auch durch spezielle Besonderheiten eben ein günstiges Objekt gewesen ist.



Textfig. 27. Die im Schema der Textfig. 26 abgebildeten Nerven 3, 2, 1 in ihrer natürlichen Lagerung, etwa 16fach vergrößert.

Man sieht nun deutlich, wie sich die motorischen Fasern an der occipitalen Kante des Nerven spalten, ihn zwischen sich fassen und nun teils ventral, teils dorsal am Stamm entlanglaufen. Hierbei schien es, als ob ein Teil der ventralen (rot gezeichneten) Fasern mehr in das Innere des Nerven eindrang, doch kann ich nichts Sicheres darüber sagen. Auch in dem Schema der Textfig. 19 sind fett ausgezeichnet die Nerven, soweit sie frei neben dem Stamme verlaufen. Punktirt ist der Verlauf der Nerven auf der dem Beschauer zugekehrten Seite des Hauptstammes markiert, blaß der Verlauf auf der Rückseite. Diese punktirten und blassen Strecken sind indes nicht durchweg sicher auspräpariert ge-

wesen: dies ist bei dem Objekt unmöglich. Nur eine Strecke weit waren sie zu verfolgen; weiterhin ist dann ihr Verlauf

schematisch angegeben. Den wirklichen Zustand dieses wichtigen Befundes, wie er unter dem Präpariermikroskop aussah, soll Textfig. 27 wiedergeben.

Was nun die einzelnen Nerven anlangt, so haben wir folgende zu unterscheiden:

1. *Nervi pterygoidei posteriores* (zu den beiden Teilen der hinteren Pterygoidmuskulatur):

a) *inferiores*. Zwei Äste zur Pars articularis des Muskels („1“ und „2“). Während „1“ ein dorsaler Ast ist, bezieht „2“ Bestandteile von ventral und dorsal. „2“ gibt einen Ast an den *Mandibularis externus* ab;

b) *superior*. Ein kräftiger Ast, aus dorsalen und ventralen Elementen aufgebaut. Auch er gibt einen Ast zum *Mandibularis externus* ab;

2. *N. cranio-mandibularis*. Ein starker rein ventraler Stamm, welcher in Äste zum *Cranio-mandibularis* und *Pterygoideus anterior* zerfällt.

In der Textfig. 27 habe ich noch einmal das Verhältnis der soeben beschriebenen Äste 1, 2, 3 wiedergegeben, so wie sie sich bei stärkerer Vergrößerung des in Wasser versenkten Präparates mit dem Präpariermikroskop ergeben. Die Zusammensetzung des Astes „3“ aus ventralen und dorsalen Elementen ist hier besonders schön sichtbar, ferner die eigentümliche Geflechtbildung, die zwischen diesen Elementen stattfindet und sich auch auf die weiter distal abtretenden Äste erstreckt.

7. Die Kaumuskeln und motorischen Nerven der Anurenlarven und ihre Metamorphose.

Obwohl wir durch DUGÈS, GOETTE, GAUPP, FR. E. SCHULZE und EDGEWORTH über alle Einzelheiten der Entstehung und Umbildung der larvalen Kaumuskeln allmählich unterrichtet worden sind, schien es mir doch mit Rücksicht auf meine eigenen Feststellungen an der Kaumuskulatur der erwachsenen Tiere erwünscht, ein eigenes Urteil über die Entstehung dieser Muskulatur zu gewinnen. Vor allem handelte es sich darum, festzustellen, ob die von den einzelnen Autoren beschriebenen Komponenten einen Vergleich mit der von mir für die erwachsenen Anuren erkannten Gliederung zulassen — sowie darum, ob in der Innervation bereits Anklänge an den definitiven Zustand bestehen. Beide Fragen

sind zu bejahen. Alle definitiven sechs Komponenten kommen bereits bei der Anurenlarve vor, und bereits bei der Larve findet sich die typische Innervation der Muskeln des erwachsenen Tieres. Es gelang außerdem, wie ich gewünscht hatte, den Modus der Verlagerung der Muskeln in einem wichtigen Punkte genauer zu erforschen, als es bisher geschehen war. Wegen dieses dreifachen Ergebnisses halte ich es, trotz mehrfacher schon existierender Beschreibungen, für motiviert, den Sachverhalt hier nochmals darzustellen. — Als Untersuchungsmaterial dienten mir in Spiritus konservierte Pelobates-Larven, die unter der Präparierlupe bearbeitet wurden. Zum Vergleich wurden *Rana fusca*- und *esculenta*-Larven herangezogen. Die Pelobates-Larven standen auf fünf Stadien der Entwicklung. Ihre Gesamtlänge betrug 9,5, 7,5, 6,0, 6,5 und 2 cm. Auf dem ersten Stadium fehlten vordere Extremitäten; bei den folgenden Stadien waren sie vorhanden; die jüngsten Stadien besaßen nur noch einen äußerst kurzen Schwanz und waren nahe am Ende der Verwandlung. Bei einer der beiden, 2 cm langen Larven waren die Skelettverhältnisse schon sehr abgeändert, ein langer Proc. pterygoideus quadrati vorhanden, der Proc. muscularis des Quadratum dicht vor der Labyrinthregion und das Kiefergelenk ebendort. Trommelfell aber und Tympanicum fehlten noch, so daß sich dieses von mir untersuchte Larvenstadium zwischen den Stadien III und IV einschiebt, die GAUPP bei *Rana* abgegrenzt hat. Ein zweites der beiden, 2 cm langen Exemplare, war dagegen noch weiter entwickelt. Das Prooticum war teilweise verknöchert, Goniale, Praemaxillare, Maxillare, Septomaxillare und Tympanicum waren angelegt (Textfig. 28).

Von den vier jüngeren Stadien standen mir zahlreiche Exemplare, von den beiden ältesten (2 cm) nur je ein Exemplar zur Verfügung. Da die drei ersten Stadien sich im einzelnen nicht wesentlich voneinander unterscheiden, so schildere ich die Befunde für sie gemeinsam.

Myologie (s. die Synonymmentabelle auf p. 65).

(Hierzu Taf. 5, Fig. 20 u. 21.)

Die jüngeren Larven besitzen, sobald man sie überhaupt plastisch zergliedern kann, bereits alle Teile der Kaumusculatur, die das erwachsene Tier besitzt. Diese Muskeln zerfallen in lange und kurze, — Musculi quadrato-mandibulares longi und breves. Jene liefern den „Pterygoideus“ und die beiden „Temporales“ (Cranio-mandibulares) des erwachsenen Tieres, diese den

„Masseter“ (Mandibulares externus) und die beiden Portionen des darunter gelegenen Pterygoideus posterior. Von den drei langen Muskeln entspringt der medialste am Proc. ascendens und an der Seitenwand des Craniums.

Es ist ein

1. *Musculus pterygoideus anterior* (M. pterygoideus, *mpt* LUTHER).

Seine Fasern laufen in einem Winkel von etwa 45° von der Medianebene nach lateral zum Kiefergelenk. Die beiden anderen

2. und 3. *Musculi cranio-mandibularis sublimis* und *profundus* (*Adductor mandibulae posterior longus sublimis* und *profundus* *apls*, *aplp* LUTHER).

liegen flach in der Höhlung des Quadratus, und zwar so, daß ein tieferer nahezu völlig von einem oberflächlichen überdeckt wird. Der oberflächliche entspringt mehr linear in einer bogenförmigen Linie, welche lateral neben dem Foramen prooticum beginnt und an der Grenze von Quadratus und Prooticum entlang zieht bis an den seitlichen aufwärtsgebogenen Rand des Quadratus. Der von ihm verdeckte entspringt mehr flächenhaft von dem ganzen Boden des Proc. ascendens.

Diese drei Muskeln sind von DUGÈS beschrieben worden. Insbesondere schildert er richtig die Zweischichtigkeit des seitlichen Muskels. Fälschlicherweise bezeichnet er indes den oberflächlichen der beiden als künftigen Masseter. „Celui qu'on recouvre en enlevant celui-ci“ . . . ist dann bei ihm der künftige Temporalis. GOETTE und GAUPP schildern diese Zweischichtigkeit nicht, fassen hingegen richtig diesen ganzen (bei ihnen also einschichtigen, in Wirklichkeit zweischichtigen) Komplex als künftigen Temporalis auf. FR. E. SCHULZE und nach ihm EDGEWORTH erkennen die Zweischichtigkeit und bezeichnen den tiefen Muskel als „Subtemporalis“¹⁾.

Weiter mundwärts liegen bei der Larve die kurzen Kaumuskeln. Diese sind bei DUGÈS nicht geschildert, hingegen bei GOETTE und GAUPP vorhanden. GOETTE spricht von einem solchen Muskel, den er vom Jochfortsatz (i. e. Proc. muscularis) entstehen läßt, und den er als Abzweigung des Temporalis beschreibt und abbildet. Er gewinnt später zwei Portionen. GOETTE faßt ihn

1) Desgl. schildert ihn LUTHER (1914) als zweischichtig.

als Ausgang für den Masseter auf. GAUPP schildert den Muskel als aus zwei Portionen bestehend, welche vom Proc. muscularis herkommen. Zwischen ihnen trete der Nervus maxillaris inferior hindurch. Nach FR. E. SCHULZE ist es ein „kurzer, konischer Muskel, der von der medialen Seite der Basis des Proc. orbitalis und von der benachbarten Partie der Oberseite des Corpus suspensorii entspringt und sich mit einer kurzen Sehne unmittelbar lateral neben der Insertion des Pterygoideus an den Condylus mandibulae ansetzt. Nur EDGEWORTH unterscheidet innerhalb des von ihm als „Masseter“ bezeichneten Muskels eine Portion noch besonders und benennt sie als „Extratemporalis“.

Auf dem jüngsten von mir untersuchten Larvenstadium bestand nur eine einzige, von der Innenseite des Proc. muscularis kommende, sich auch noch occipitalwärts auf den Rand des Quadratus ausdehnende Muskelmasse. Schon bei einer Larve von 7,5 cm fand sich an Stelle dieses einen ein doppelter Muskel, der mit dem einen Ursprung die obere Kante des Proc. muscularis, mit dem anderen die mediale Fläche und Basis dieses Fortsatzes einnahm. Diese gesamte Muskulatur liefert, wie sich durch die Verfolgung der Metamorphose feststellen läßt, drei Muskeln des erwachsenen Tieres, nämlich den Mandibularis externus (auf Tafel 5 rosa) und die beiden Portionen des Pterygoideus posterior (auf Tafel 5 rot).

GOETTE und GAUPP bezeichnen eine oberflächliche Schicht dieses Muskels als künftigen „Masseter“ (= Mandibularis externus), SCHULZE und EDGEWORTH dagegen unterscheiden eine solche oberflächliche Schicht nicht. Da die beiden Portionen des Pterygoideus posterior bei den erwachsenen Anuren bisher nicht unterschieden worden waren, so fehlen Bezeichnungen auch bei der Larvenmuskulatur. Der von EDGEWORTH unterschiedenen „Extratemporalis“ muß nach der ganzen Sachlage die tympanale Portion des Pterygoideus posterior sein ¹⁾.

Über die Insertionen der Muskeln bestehen in der Literatur Unstimmigkeiten zwischen DUGÈS, GOETTE, EDGEWORTH einer-

1) Dieser Teil der Untersuchungen ist bei LUTHER mit großer Vollendung bearbeitet und bildlich dargestellt worden. Er gelangt zur Sonderung der Muskulatur in vier Teile, statt wie ich, in drei. Die bei mir als „Pterygoideus posterior“ (Taf. 5 rot) bezeichnete Anlage tritt bei LUTHER auf, gesondert in den

a) Add. mandibulae posterior articularis „*Apa*“;

b) Add. mandibulae posterior lateralis „*Apla*“.

Letzterer liefert den späteren „Masseter minor“, d. h. die Pars articularis des Pterygoideus posterior meiner Terminologie. Ersterer

seits, FR. E. SCHULZE andererseits. Es handelt sich um die Insertionen der beiden cranio-mandibularen Muskeln („Temporalis“, „Subtemporalis“).

Die fraglichen zwei Muskeln stehen bei Pelobates-Larven zum MECKELschen Knorpel in antagonistischem Verhältnis. Sie gehen in der Höhe des Proc. muscularis in breite Sehnen über, die nun so auseinanderweichen, daß sich der oberflächliche Muskel nach innen, der tiefe Muskel nach außen begibt. Die Sehnen beider gehen dann an den MECKELschen Knorpel, dicht neben die Verbindung mit dem unteren Labialknorpel. Der oberflächliche Muskel tritt (worin ich mich also FR. E. SCHULZES Angaben nicht anschließe) an die innere und untere Fläche hinab; der tiefe Muskel tritt auf die obere und vordere Fläche des MECKELschen Knorpels empor, so daß also durch alternierende Tätigkeit beider Muskeln das quere seitliche Stück des MECKELschen Knorpels um seine Längsachse gerollt werden kann.

Auf die Mechanik dieser Bewegungen (GOETTE, FR. E. SCHULZE) beabsichtige ich nicht näher einzugehen.

Es besteht aber nun noch eine Abzweigung von der Sehne des tiefen Cranio-mandibularis („Temporalis profundus“), die während des Larvenlebens zum Oberlippenknorpel zieht. DUGÈS, GOETTE und EDGEWORTH erwähnen diese Gabelung der Sehne, FR. E. SCHULZE nicht. Ich selbst habe sie an den Pelobates-

liefert die Pars tympanica des Pterygoideus posterior meiner Nomenklatur. — Die in meiner Beschreibung als Mandibularis externus angeführte Portion findet sich in ganz gleicher Weise bei LUTHER mehrfach abgebildet und als

Adductor mand. post. subexternus *Aps* bezeichnet. Seine enge Beziehung zur Sehne des tiefen Cranio-mandibularis ist auch von LUTHER erkannt und abgebildet worden. Offenbar ist aber der Add. mand. externus „*Ae*“ LUTHER nur der durch den V_3 abgespaltene Teil (s. Anm. p. 132). Nach meinen Befunden wurde bei *Rana fusca* der Muskel durchbohrt (wie GAUPP 1893); bei *Rana esculenta* gelegentlich nicht, bei Pelobates (wie LUTHER) nicht. So erklärt es sich, wenn bei Pelobates ein „*Ae*“ fehlt, bei *Rana* (LUTHER p. 83), die Sehne von „*Aps*“ erst mit „*Ae*“ verwächst, ehe sie inseriert.

Ob die Sonderung des Mandibularis externus also nach dem Vorgange LUTHERS in *Aps* und *Ae* eine den übrigen Sonderungen gleichwertige darstellt, ist mir fraglich, zumal da bei *Bufo granulatus* (oben p. 77) der V_3 sogar durch den Cranio-mandibularis (*Apls* LUTHER) hindurch tritt. Die Larven dieser Art würden also noch weitere Differenzierungen aufweisen.

Larven stets gefunden. In typischer Weise besteht sie, wie (Taf. 5, Fig. 20) links angegeben. Es kommt aber noch eine zweite Art vor, in der der Oberlippenknorpel einen sehnigen Ansatz empfängt. Es kann nämlich der dicht dabei gelegene Pterygoideus posterior mit seiner Pars articularis an die Stelle des tiefen cranio-mandibularen Muskels treten. Dies Verhältnis ist auf der rechten Seite der Fig. 20 (Taf. 5) abgebildet. Links sieht man die Insertion des fraglichen Muskels dicht neben die Unterkieferinsertion des tiefen Cranio-mandibularis treten. Rechts dagegen ist es die Sehne der Pars tympanica, welche sich gabelt; ein Teil von ihr tritt gemeinsam mit den Fasern des Cranio-mandibularis profundus an den Unterkiefer, ein anderer Teil zum Oberlippenknorpel. Dieser Befund (rechts) fand sich ausnahmsweise bei einer 6,0 cm langen Pelobates-Larve.

Mit diesen Angaben ist bereits die Insertion der kurzen, vorderen Muskeln berührt worden.

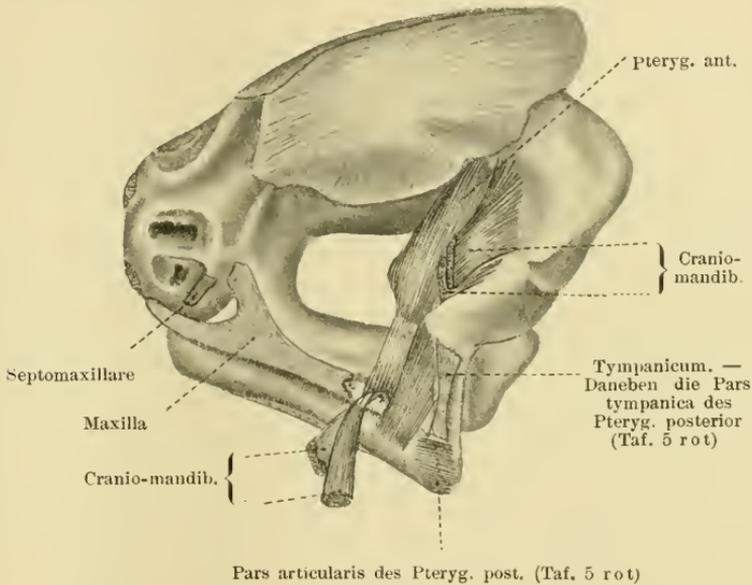
Daß es in der Tat zwei Muskeln sind, geht nicht nur aus ihrer Anordnung hervor, sondern auch aus ihrer Innervation. Der oberflächliche (Pars tympanica des Pterygoideus posterior) von beiden setzt sich in Verbindung mit dem tiefen Cranio-mandibularis. Ganz anders der tiefe Muskel, aus dem sich die Pars tympanica des Pterygoideus posterior entwickelt (Extratemporalis EDGEWORTH). Dieser ist ganz und gar fleischig und inseriert isoliert von den anderen in ziemlich breiter Ausdehnung an dem rückwärts gewendeten Umfang des Seitenstückes des MECKELschen Knorpels bis dicht zum Gelenk hin. Dicht neben ihm am Gelenk inseriert nun auch der Pterygoideus anterior (Taf. 5, Fig. 20 links*). Seine Insertion ist nie verkannt worden. Er ist unverkennbar bereits der Muskel des erwachsenen Tieres, kenntlich an seiner sehr langen, platten Sehne, mit der er bereits auf früher Larvenzeit dicht einwärts vom Gelenk am MECKELschen Knorpel inseriert.

Pterygoideus anterior und posterior greifen also bei der Larve dicht am Gelenk an; beide Muskeln sind Retraktoren, dem Pterygoideus kommt gleichzeitig eine nach außen rollende Wirkung zu.

Die Betrachtung der Umbildung dieser Muskulatur in die des erwachsenen Tieres hat die Verlagerung der Ursprünge und Insertionen gesondert zu behandeln. Was die Ursprünge anlangt, so ist auf frühere Untersuchungen zu verweisen. Der Pterygoideus tritt auf die Schädelseitenwand und das Parietale empor; bei einer Pelobates-Larve von 6,5 cm Länge finde ich

seinen Ursprung auch basalwärts bis nahe an das Parasphenoid ausgedehnt. Die beiden Cranio-mandibulares treten gänzlich auf das Prooticum. Die zwei kurzen Kaumuskeln verlegen ihren Ursprung mit der Rückwärtsverlagerung des Proc. muscularis ebenfalls nach hinten, werden also beträchtlich länger. Mit dem Auftreten des Tympanicum geht ein Teil von ihr auf diesen Knochen über (GOETTE).

In Textfig. 28 ist der älteste von mir angetroffene Zustand dargestellt. Bis auf einen Mandibularis externus (Masseter major)



Textfig. 28.

sind sämtliche Komponenten der Kaumuskulatur nahezu in ihren späteren Ursprungsverhältnissen. Wie die Umbildung der oberflächlichen Muskelschichten in den „Masseter major“ hier bei *Pelobates* erfolgt — ob sie überhaupt eintritt — gelang mir nicht festzustellen.

Interessanter sind nun die Insertionsumbildungen, wie sie sich aus dem ältesten von mir präparierten Zustand ergeben. Es müssen nämlich die langen Muskeln kürzer, die kurzen länger werden. Diese Längenveränderungen geschehen durch Vermittelung der Sehnen, welche sich hierbei als überaus plastisch erweisen. Fast unverändert bleibt (Taf. 5, Fig. 21).

1. der *Pterygoideus anterior*. Seine an sich schon lange Sehne wird im Verhältnis zum Muskelbauch noch etwas länger.

Um den Ursprung des Muskels beschreibt die Insertion einen Kreisbogen in der Richtung des Uhrzeigers.

2. Der tiefere Cranio-mandibularis gibt seine Verbindung mit dem Oberlippenknorpel auf. Die gesonderte Insertion beider Cranio-mandibulares findet ihr Ende. Beide Muskeln bilden eine einzige Insertion. Diese liegt an ähnlicher Stelle wie früher, doch verläuft die länger gewordene Sehne eine große Strecke platt auf dem MECKELschen Knorpel, um dann an seiner medialen Seite zu enden. Durch eine fibröse Scheide wird die Sehne fest an dem Knorpel gehalten, so daß der Muskel bereits nahe am Gelenk wirksam angreifen kann.

3. u. 4. Die beiden kurzen Muskeln haben jetzt ebenfalls sehr lange Sehnen entwickelt. Die des oberflächlichen liegt lateral auf dem Knorpel, die des tiefen gerade auf der oberen Fläche. Auch diese beiden Sehnen liegen in der gleichen Scheide eingeschlossen, wie die des Temporalis.

Wenn wir nun wissen, daß im definitiven Zustand (vgl. Textfig. 28) nur der Pterygoideus sehnig, alle anderen Muskeln fleischig am Unterkiefer inserieren, so liegt es nahe, anzunehmen¹⁾, daß die definitive Länge der Kaumuskeln durch Verödung der in die Sehnenscheide eingeschlossenen drei Sehnen hergestellt wird. Dies bliebe allerdings noch durch histologische Untersuchung zu bestätigen. Auch muß ich hervorheben, daß es mir nur einmal gelungen ist, ein Stadium, wie in Taf. 5, Fig. 2 abgebildet, zu präparieren, eben das eine der 2 cm langen Larvenexemplare. Gestatten wir uns aber, diesen Fall zu verallgemeinern, so ließe sich sagen, daß die *Mm. cranio-mandibulares* dadurch kürzer werden, daß ihre Sehnen veröden; die kurzen Muskeln werden aber nur scheinbar länger, insofern ihre Sehnen wachsen, um dann gleichfalls zu veröden. Die Sehnen spielen also hier eine transitorische Rolle für den Transport der Insertionen.

Zugleich wird klar, warum der Pterygoideus, und nur dieser, im definitiven Zustand die ganz absonderliche Sehne besitzt. Sie ist ein Zeugnis für den Larvenzustand, der erhalten bleiben mußte, weil ihr Muskel der einzige ist, der während der Metamorphose nicht parallel zur Längsachse des MECKELschen Knorpels wirkt.

1) Wir dürfen dies in der Tat annehmen, da unabhängig von mir LUTHER eine ganz ähnliche Beschreibung des Vorganges gibt. Nach ihm wären sogar im Stadium der Textfig. 28 die Sehnen noch an der Oberfläche des MECKELschen Knorpels nachweisbar.

2. Innervation.

Über die Lage des 3. Trigeminusastes zu den Kaumuskeln der Larve hat nur GAUPP Feststellungen gemacht. Hiernach ist zu beachten, daß der 2. u. 3. Trigeminusast anfänglich in einem Stamm verlaufen, der anfänglich vor, später hinter dem „Pterygoideus“ (anterior) verläuft. Auf den von mir untersuchten Stadien hatte der Nerv bereits diese seine definitive Lage eingenommen. Er trat an der Grenze von Pterygoideus anterior und Cranio-mandibularis aus dem Schädel heraus, um zwischen beiden Muskeln hindurchzutreten.

Nach GAUPP verläuft nun nach der Teilung der N. maxillaris inferior so, daß er anfänglich weiter vorn, später mehr nach hinten die den Cranio-mandibularis bedeckende Fascie durchbohrt und dann (unter dem Bulbus) auf dem Cranio-mandibularis nach vorn zieht. Er „biegt dann zwischen dem ‚Temporalis‘ (Cranio-mandibularis) und der Innenfläche des Processus muscularis nach abwärts, durchsetzt dabei den von dieser Innenfläche entspringenden ‚Masseter‘ (Mandibularis externus + Pterygoideus posterior pars articularis) und steigt vor dem lateralen Teil des MECKELschen Knorpels herab“ (p. 289).

Diese Schilderung ist vollkommen zutreffend, wie ich mich auch an Larven von *R. fusca* überzeugt habe (Gesamtlänge von 3 cm u. 2,5 cm). Es ergibt sich also ohne weiteres, daß der Verlauf des Nerven bereits jetzt im Prinzip derjenige des definitiven Zustandes ist und daß aus jener oberflächlichen Muskelportion die spätere, den Nerven oberflächlich deckende Lage des *M. mandibularis externus* wird.

Auffällig aber ist es, daß bei *Pelobates*-Larven sowie einigen *R. esculenta*-Larven die Durchbohrung des kurzen Muskels fehlte. Die schwankende Lage des Nervenstammes, die sich aus der Beschreibung der Muskeln von *Hyla* und *Bufo* ergab, scheint sich also bereits im Larvenzustande geltend zu machen. Es wird danach anzunehmen sein, daß bei der erwachsenen *Pelobates* der Nerv, wie bei *Hyla*, subcutan auf dem *Masseter* liege¹⁾.

Über die Verteilung der motorischen Äste zu den Kaumuskeln der Larve sind bisher Angaben nirgends gemacht worden²⁾. Sie stellen aber die entscheidende Instanz für unsere Auffassung von ihrer Gliederung dar. Die Nerven wurden an den *Pelobates*-

1) So hat es in der Tat LUTHER gefunden; die Verhältnisse liegen hier offenbar ähnlich wie bei *Hyla* (s. p. 132 Anm. 2 u. Anm. auf p. 133.)

2) LUTHER erwähnt diese Nerven p. 99 seiner Arbeit. Nach seiner Schilderung sind unsere Ergebnisse bis auf einen einzigen Punkt die gleichen. Den proximalen Nerven für den *Pterygoideus anterior*

Larven präpariert, ferner an den mir zur Verfügung gestellten korrodierten Larven von *Rana fusca* und *esculenta* aufgefunden. Die Nerven zu den kurzen Muskeln sind mit einer Ausnahme nur an den drei korrodierten Larven feststellbar gewesen. Auch die motorischen Nerven zerfallen in lange und kurze. Die langen entstammen einem in allen Fällen (*Pelobates*) stets gleich sich verhaltenden Stämmchen, das unmittelbar nach dem Austritt des Stammes aus dem Foramen prooticum von seiner lateralen Seite abgeht. Es gibt ein kurzes Ästchen ab, das ventral vom Stamm zum Pterygoidens zieht. Der Rest zieht als langer feiner Stamm zwischen den beiden Schichten des Cranio-mandibularis nach vorn, in dem oberflächlichen endend und dem tiefen ein kurzes Ästchen abgebend. Die kurzen Muskeln bekommen gesonderte Nerven, die ganz vorn, dort, wo der Nerv am Proc. muscularis vorbeizieht, abgehen. Es ließen sich zwei davon feststellen, die gesondert dicht hintereinander abgingen, und zwar der eine zu der oberflächlichen (Taf. 5, Fig. 20^c), der andere, zwischen dieser und dem Cranio-mandibularis eindringend, zu der tiefen Portion ebenda. Weitere Einzelheiten ließen sich nicht feststellen bei der ungemainen Feinheit der Gebilde. Doch ist so viel immerhin bewiesen, daß den beiden kurzen Muskeln sowohl gegeneinander, als auch gegenüber den langen eine morphologische Selbständigkeit zukommt.

Verglichen nun mit dem definitiven Zustande, zeigt sich auch hier völlige Präformation aller Details. Der Zustand des

(*mpt*) und die beiden Cranio-mandibulares („*apls*“ „*aplp*“) hat er bei *Bufo* und *Pelobates* am Abgang und in der ersten Verlaufsstrecke so gefunden, wie ich. Doch scheint er diesen Verlauf für *Pelobates* nicht als typisch anzusehen, dafür vielmehr ein Verhalten in Anspruch zu nehmen, wie er es bei *Rana* gefunden hat, wo nämlich der Nerv durch den Cranio-mandib. sublimis (*Apls*) hindurch in die Tiefe tritt. Ich habe solchen Verlauf nie gefunden. Die Verteilung an die drei Muskeln schildert LUTHER nicht; wohl aber, daß in einigen Fällen (*Pelobates* individuell, *Bufo*) zum Cranio-mandib. sublimis ein besonderer Ast lief. Aus LUTHERS Abbildungen geht hervor, daß dieser Ast, wie bei mir beschrieben, von innen an den Muskel tritt.

Von den kurzen Nerven hat LUTHER drei, ich nur zwei festgestellt. Dabei ist es interessant, daß er, wie ich, einen Nerven zum Mandibularis externus (*Aps*) beobachtet hat. Die beiden anderen Nerven LUTHERS gingen zu den zwei Portionen „*Apa*“ und „*Apla*“ die in meinem Pterygoideus posterior enthalten sind. Zu diesem hatte ich nur einen Nerven verlaufend gefunden. Mein Schluß über die Bedeutung dieser Befunde (p. 150) besteht also zu Recht.

proximalen Nerven von *Pelobates* gleicht nahezu völlig dem, der oben von *Bufo* beschrieben worden ist, während bei *Rana* der ursprüngliche Zustand verwischt erscheint. In welcher Weise die beiden distalen Nerven zu den kurzen Muskeln sich zu den drei Nerven der erwachsenen Anuren umbilden, gelang mir nicht festzustellen.

3. Über die erste Anlage des *Levator bulbi* habe ich als Nebenbefund — ohne speziell meine Aufmerksamkeit darauf zu richten — einige Aufschlüsse gewonnen. Sowohl an einer *Pelobates*-Larve von der Länge von 6,5 cm, als auch an den korrodierten Larven von *Rana* fand sich nämlich dicht vor dem *Bulbus* horizontal ausgebreitet ein zartes muskulöses Häutchen. Es entsprang von der Seitenwand des Schädels hinter den Nasenkapseln mit breiter Anheftung und zog nach lateral, sich dabei verschmälernd und gegen den *Processus muscularis quadrati* hin undeutlich werdend. Unter dem Mikroskop konnte in zwei solchen extirpierten Membranen (einer von *Pelobates*, einer von *Rana*) die Anwesenheit parallel gerichteter, aber noch nicht kompakt liegender, quergestreifter Muskelfasern mit völliger Sicherheit festgestellt werden. Die Lage dieser zarten Membran erinnert durchaus an die von mir bei *Amphiuma*, *Cryptobranchus* und *Siren* präparierten Muskeln, die von der knorpeligen Nasenkapsel zur *Membrana pterygo-mandibularis* zogen. Sie erinnert der Lage nach an diese Muskeln; ob es sich um Vergleichbares handelt, bleibt abzuwarten. Es scheint mir, was die Bedeutung bei Anurenlarven anlangt, unmöglich, etwas anderes in dieser Bildung zu sehen, als einen Teil, wahrscheinlich den vorderen Teil des *M. levator bulbi*, der nach der Verlagerung der Kaumuskeln unmittelbar auf die Rachenschleimhaut tritt.

Nach EDGEWORTH wird bei sehr viel jüngeren Larven (9 mm) die Anlage des *Levator bulbi* von der Oberfläche des hinteren Randes des „*Temporalis*“ abgegeben. Auch der *Depressor membranae nictitantis* stammt aus dieser Anlage. Inwieweit dieser primitivste Zustand und der von mir festgestellte Befund aufeinander beziehbar sind, würde sich durch genauere Verfolgung auf Serienschnitten durch verschieden alte Larven leicht feststellen lassen. Diese Ermittlungen lagen außerhalb des Rahmens meiner Aufgabe¹⁾.

1) LUTHER, der solche Ermittlungen eingehend vorgenommen hat, gelangt nicht dazu, die Angabe von EDGEWORTH zu bestätigen.

II. Vergleichender Teil

(nebst vorläufigen Mitteilungen über die Trigeminiuskulatur der Amnioten).

Nachdem eine Zusammenfassung der Verhältnisse bei Urodelen oben (p. 116—126) gegeben worden war und da die Zustände der Anuren, auch ohne daß eine besondere „Zusammenfassung“ stattgefunden hat, im großen und ganzen als ziemlich einheitlich durch die soeben gelieferte Schilderung dargetan worden sind, kann eine Vergleichung zwischen beiden Formenkreisen stattfinden. Hierdurch wird sich das, was wir unter der „Amphibienkaumuskulatur“ zu verstehen haben, erst klarer herausstellen. Im Anschluß daran wird es sich empfehlen, von den Amphibien den Blick auf die Fische und Amnioten zu richten, um zu prüfen, inwieweit bisher geäußerte Ansichten über die Homologien der Amniotenmuskulatur mit unseren neuen Erfahrungen vereinbar sind.

1. Urodelen und Anuren.

a) Ihre Beziehungen zueinander in den durch die Kaumuskulatur gebotenen Merkmalen.

Die erste Frage, die sich dem Forscher jetzt aufdrängt, ist die, ob sich die Kaumuskulatur der beiden Amphibienklassen auf einen einheitlichen Typus zurückführen lasse, ferner, unabhängig davon, die Frage, ob eine dieser Formen den Anspruch erheben könne, als „primitiv“ zu gelten. Die Beantwortung dieser Fragen ist sehr viel schwieriger, als es bei Abschätzung des allgemeinen Eindrucks der geschilderten Muskulatur scheinen möchte¹⁾. Leicht

Vielmehr entsteht nach ihm der Levator bulbi aus dem Blastem dorsal von der Anlage des Adductor. Mein eigener Befund schließt sich also demjenigen von LUTHER an.

1) So äußert sich LUTHER über diese Frage nur kurz. Nach ihm bieten die Verhältnisse der Urodelen den Schlüssel zum Verständnis sämtlicher Derivate des Adductor mandibulae bei den Anuren. Im Einzelnen findet er (in meiner Nomenklatur ausgedrückt):

- a) den Mandibularis externus auch bei den Anuren, bei einigen von ihnen fehlend;
- b) den Cranio-mandibularis sublimis und medius der Urodelen bei den Anuren ganz geschwunden und ersetzt durch occipital davon gelegene Muskelmasse („*Apl⁶*“);
- c) die Pars tympanica des Pterygoideus posterior der Anuren betrachtet er als den konservativsten Teil des Adductor

ist man geneigt, die Anuren als abseitsstehende Formen für genealogische Entscheidungen außer acht zu lassen. Um so nötiger ist es, das, worin sie bedeutsam sind, ausdrücklich hervorzuheben. Die Kaumuskeln der Urodelen und Anuren lassen ja einen gemeinsamen Grundzug im Aufbau nicht vermissen; dennoch zeigen sie, neben gemeinsamen Zügen, bestimmte Merkmale, von denen schwer zu sagen ist, ob sie homolog seien oder nicht. Endlich aber zeigen sie eine Anzahl entschiedener Gegensätze, und zwar gerade in den wichtigsten Punkten.

Gemeinsam ist zunächst, daß sich bei beiden Formen im großen und ganzen dieselbe Anzahl der Komponenten der Kaumuskulatur hat nachweisen lassen. Gemeinsam ist ferner die Schichtung dieser Komponenten, gemeinsam endlich die Lage des Nervenstammes des Ramus maxillaris inferior, wenigstens für die allererste Verlaufsstrecke und die Gruppierung der motorischen Äste in dorsale und ventrale Nerven.

Zweifelhaft ist die Homologie des als *M. pterygoideus posterior* bezeichneten Muskels. An seiner Statt finden wir bei Anuren einen aus zwei Portionen zusammengesetzten Muskel, der mit einem in Ursprung und Ansatz sich ähnlich verhaltenden Muskel der Urodelen vor allem die Innervation durch ventrale Äste teilt.

Gegensätzlich dagegen verhalten sich beide Formen in dem Schichtenreichtum (bei Urodelen schichtenreich, bei Anuren schichtenarm); gegensätzlich ferner in der Lage der Muskeln (bei den Urodelen die Hauptmasse zum Auge hin, bei den Anuren vor dem Kiefergelenk). Endlich besteht eine auffällige Gegensätzlichkeit darin, daß bei Anuren die zu den Kaumuskeln tretenden dorsalen und ventralen Äste durch die occipitale Kante des *R. maxillaris inferior* gesondert werden (*Ceratophrys*), bei Urodelen dagegen die dorsalen Nerven um die orale Kante des *R. maxillaris inferior* herumlaufen und dann über den Stamm hinwegziehen. Wenn wir die Abbildungen, die SCHULMAN (1906) von den Ästen der Kaumuskeln bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* gibt,

mandibulae, also wohl entsprechend dem *Pterygoideus posterior* meiner Beschreibung;

- d) die *Pars articularis* (*Masseter minor*) der Anuren entstammt dem Übergangsbereich zwischen *Mandibularis externus* und *Pterygoideus posterior*;
- e) den *Pterygoideus anterior* der Anuren als letzten Rest einer bei Urodelen mächtigen Muskelmasse.

studieren, finden wir, daß die Urodelen, nicht aber die Anuren das Verhalten der Monotremen aufweisen.

Angesichts dieser Sachlage ist es nun von Interesse, zu sehen, daß das Studium von *Dactylethra* und *Ceratophrys* wenigstens einen Teil der Gegensätze zwischen Urodelen und Anuren beseitigen konnte. Die Tatsache, daß bei diesen Formen der *M. cranio-mandibularis* bis weit nach vorn reicht und daß nicht nur, wie beim Frosch, ein einziger *N. pterygoideus* (anterior), sondern auch mehrere *Nn. cranio-mandibulares* oralwärts ziehen — diese Tatsache lehrt, daß es auch Anuren gibt, bei denen oralwärts eine ähnliche Schichtung besteht wie bei Urodelen¹⁾. Ja, auch der geschichtete *Pterygoideus anterior* von *Bufo granulatus* lehrt Ähnliches. Die Übereinstimmung wird noch größer, wenn wir daran denken, daß bei Urodelen im Bereich des *Pterygoideus anterior* die Sonderung dieses Muskels von den darüber liegenden Schichten oft recht unvollkommen ist: ganz so ist bei *Dactylethra* und *Ceratophrys* eine enge Zusammengehörigkeit der übereinander gelegenen Schichten nicht zu verkennen.

Was den *M. pterygoideus posterior* anlangt, so ist zwar sein Ursprung bei Urodelen und Anuren nicht völlig übereinstimmend. Um so wesentlicher ist aber seine Insertion vor dem Gelenk: bei Urodelen als einheitlicher Muskel, bei Anuren in zwei Portionen geteilt, diese beide aber vor dem Gelenk und rechts und links am MECKEL'Schen Knorpel inserierend. Ein dem Muskel bei Anuren entsprechend gelagerter Muskel fand sich bei *Cryptobranchus* und auch bei *Amphiuma*; auch darin, daß der tiefgelegene, als „tiefe Schicht des Masseter“ bei Urodelen oder „*Masseter minor*“ beim Frosch bezeichnete doppelte Innervation aufwies, steigert die Übereinstimmung, wozu, wie schon oben betont, noch kommt, daß die Nerven, die die fraglichen Muskeln versorgen, bei Anuren und Urodelen „ventrale“ Äste des *R. maxillaris inferior* sind. Als einzige Abweichung bliebe also die Lage und die Zusammensetzung aus zwei Portionen bei den Anuren. Aber auch diese Abweichung wird gemildert, weil wir einerseits bei *Cryptobranchus* einen stark nach unten gerückten Muskel haben, andererseits bei *Dactylethra* beide Portionen am Tympanicum entspringen und, einander bedeckend, mehr als bei anderen Anuren einen Muskel bilden (allerdings von zwei selbständigen Nerven versorgt).

1) Hierin also trifft LUTHER (Anm. zu p. 156 sub. „b“) nicht ganz das Richtige.

Ob nun diese Muskeln bei Urodelen und Anuren „komplett“ homolog sind, bleibe dahingestellt: sicher ist, daß bei beiden Formen ein Muskel besteht, der als Muskel der Gelenkregion aufzufassen ist, d. h. am MECKELschen Knorpel dicht vor dem Gelenk inseriert und der Hauptsache nach als ventraler Muskel erscheint.

Wir können uns also die Vorstellung bilden, daß die Muskulatur der Urodelen auch bei Anuren wiederkehrt mit Abweichungen in der Lage der Komponenten, wie sie durch die Gestalt des Schädels und den Einfluß der larvalen Zustände herbeigeführt werden. Dabei zeigt es sich, daß die orale Cranio-mandibularschicht bei rezenteren Anurenformen die deutliche Tendenz der Rückbildung zeigt, so daß der darunter gelegene Pterygoideus anterior als oberster Muskel frei wird und an diesem Ort als einziger Muskel erscheint. Vom Cranio-mandibularis bleibt dann nur occipital davon ein Rest übrig. Das lehren die Zustände von Dactylethra und Ceratophrys sehr eindringlich.

Was nun die Dicke der Schichten anlangt, so sind die Anuren hierin deutlich gegen die Urodelen im Nachteil, wenn wir an Formen wie Proteus, Menobranthus, Amphiuma, Cryptobranthus denken, von Siren ganz zu schweigen! Aber andererseits ist auch Siredon schichtenarm, Dactylethra und Bufo granulatus schichtenreich. Kurz, es sind, was diese Abweichungen anlangt, alles nur relative Abweichungen. Als einzige grundsätzliche Abweichung besteht, soweit ich sehe, nur die eine, daß die dorsalen Nerven in jedem Falle auf einem anderen Wege zu ihren Endgebieten gelangen: bei Anuren von hinten, bei Urodelen von vorn her um den Stamm. Und dies ist ein Merkmal, das nicht ohne weiteres als Folge einer abweichenden Lage des Nerven einleuchtet, sondern tiefere, vorab nicht erkennbare Gründe haben muß.

Zusammenfassend ist also daran festzuhalten, daß wir es zweifellos mit einer „Amphibien“kaumuskulatur zu tun haben, die unverkennbare Züge der Übereinstimmung trägt, zugleich aber deutliche Merkmale einer Sonderentwicklung in beiden großen Formkreisen der Amphibien. Wichtiger, als eine zurzeit schwer mögliche Entscheidung, wo die primitiven Zustände liegen, ist es, sich darüber klar zu werden, wo die Anschlüsse an andere Formen liegen. Da ist nun zunächst einwandfrei festzustellen, daß die Reptilienmuskulatur, wie ich sie selbst aus Untersuchungen an Lacertiliern, Cheloniern und Krokodiliern bereits kenne, aufs deutlichste eine Anordnung nach dem bei Menobranthus, besonders aber

Cryptobranchus bestehenden Bauplane zeigt, so daß wir hier wohl engere Beziehungen historischer Art annehmen dürfen. Andererseits ist etwas sehr Merkwürdiges zu betonen, was zeigt, wie bei Reptilien Dinge vorkommen, die ihre Parallelen nun gerade bei Anuren, nicht aber bei Urodelen besitzen. Es handelt sich um sekundäre Nerven- und Muskelverschmelzungen im Gebiete des Pterygoideus posterior und Mandibularis externus. Daß Pterygoideus anterior und Cranio-mandibularis bei Amphibien vielfach noch ungesondert, daher ihre Nerven auch nicht scharf voneinander gesondert sind, wurde in der speziellen Beschreibung schon vielfach bemerkt. Auch bei Reptilien (Krokodiliern und Lacertiliern) finden sich noch Spuren dieser mangelhaften Sonderung. Ich habe bereits kürzlich (1914) darauf hingewiesen. Etwas anderes findet sich aber bei den sonst stets gut gesonderten, occipital gelegenen Muskelschichten. Daß der Pterygoideus posterior von Amphiuma und Cryptobranchus doppelt innerviert wird, haben wir gesehen. Ganz ähnliche Zustände treten nun bei Schildkröten und Krokodilen auf. Hier trifft man den Mandibularis externus („Masseter“) von den tiefen, unter dem Quadratum entspringenden Muskelmassen des Pterygoideus posterior nur unvollkommen gesondert und findet sowohl einen N. mandibularis externus (einen dorsalen Nerven) wie auch den sehr kräftigen N. pterygoideus posterior (einen ventralen Nerven) in diese Muskelmasse hinein tretend. Es sind also, um so zu sagen, hier die Endorgane beider Nerven in nähere Beziehung getreten, bei noch bestehender Selbständigkeit der Nervenstämme. Die Zustände von Amphiuma und Cryptobranchus, bei denen dorsale Äste in den ventralen Pterygoideus posterior dringen, können — und müssen — dahin interpretiert werden, daß embryonal dorsale Bestandteile der Muskulatur sich mit ventralen vereinigt haben.

Viel inniger ist diese Vereinigung nun bei den Lacertiliern geworden. Sie hat sich hier auch auf die Nervenstämme fortgesetzt. Man findet hier so selbständige Nn. mandibulares externi („Nn. masseterici“) wie ich sie als erster bei Urodelen beschrieben und inzwischen auch bei Schildkröten und Krokodilen gefunden habe, nicht vor. Man findet hier (Varanus, Chamaeleon) einen einzigen, dicken, nach hinten ziehenden Nerven. Erst genauerer Analyse gelingt es, zu zeigen, daß dieser Nerv am Stamme aus zwei Bündeln entsteht, von denen das eine dorsal, das andere ventral am Stamm entsteht, um

sich dann sofort innig miteinander zu vereinigen. Distalwärts treten die Bündel dann, entsprechend ihren Endgebieten, auseinander. Da überrascht es denn nun sehr, ganz ähnliche Zustände bei den Anuren zu entdecken, Geflechtbildungen der motorischen Bündel am sensiblen Stamme selbst; die Abbildungen p. 143 u. 144 haben dies zur Darstellung gebracht. Im speziellen Sinne erscheint daher, von dieser Seite betrachtet, die schwache Ausbildung und sogar das Fehlen eines *Mandibularis externus* („*Masseter major*“) bei Anuren in ganz anderem Lichte. Ein Teil von ihm steckt eben in der *Pars tympanica* und *Pars articularis* des *Pterygoideus posterior* (*Masseter minor*) und zu diesem Anschluß ist während des Larvenstadiums ja Gelegenheit geboten, wo die Ausgänge dieser Muskulatur als „kurze Muskeln“ nahezu eine Einheit bilden.

Wenn ich nun auch weit entfernt davon bin, etwa die Anuren als Vorläufer der Lacertilier anzusehen, so möchte ich doch nicht ohne weiteres die Anuren von jeder Bedeutung für die Ausbildung bestimmter Merkmale bei Amnioten ausschließen. Bei Urodelen und Anuren handelt es sich um zwei Formenkreise, die in den Merkmalen ihrer Kaumusculatur alle beide gegen die Amnioten tendieren, die Urodelen deutlicher und vollkommener, die Anuren in allerdings untergeordneten, aber doch nicht ganz zu eliminierenden Symptomen. Neben der vorher erwähnten Tendenz zur Geflechtbildung an Nerven und Verschmelzung an Muskeln besteht nämlich noch eine auffällige Übereinstimmung zwischen Anuren und Reptilien: es ist die der bereits erwähnten Tendenz der Rückbildung bestimmter Muskelportionen. Bei den Lacertiliern ist fast die gesamte Muskulatur eine Differenzierung des *Pterygoideus anterior* und *posterior*. Geringe Stärke hat der *Mandibularis externus*; sehr reduziert zu wenigen zarten Portionen ist der *Cranio-mandibularis*. Ähnlich liegen die Dinge bei den Krokodilen, während die Chelonier eine mehr gleichmäßige Ausbildung ihrer Kaumuskelkomponenten zeigen.

Wenn ich so nachdrücklich darauf hinweise, daß die Anuren nicht völlig abseits von den großen Bahnen stehen, auf denen die Entwicklung der Gnathostomen erfolgt ist, so geschieht es nicht zum mindestens auch deshalb, weil die eigentümlichen Verhältnisse der larvalen Muskulatur mir ein palingenetisches Moment zu enthalten scheinen. Auffällig sind die Übereinstimmungen zwischen der Muskulatur der Kaulquappen und der der Knochen-

fische, wie sie nach VETTERS Untersuchungen (1878)¹⁾ bestehen. Die weit nach hinten verlagerten Ursprünge, die weit nach vorn reichenden langsehnigen Insertionen, die Gabelung einer Sehne zum Ansatz an beide Labialknorpel sind immerhin auffällige Symptome, die man durch das Wort „Konvergenz“ nicht ohne weiteres erledigen dürfte.

Es bleibt aber, nachdem wir versucht haben, die Stellung der Anuren und Urodelen zueinander zu kennzeichnen, übrig, sich die Frage vorzulegen, ob wir innerhalb der einzelnen Formenkreise primitivere und fortgebildete Formen unterscheiden können. Bei den Anuren hat die Untersuchung von *Dactylethra* deren primitivere Stellung, die uns geläufig ist, bestätigt. Auch *Ceratophrys* repräsentiert einen älteren Typus. Innerhalb der Urodelen scheint es mir sicher, daß die Formenreihe *Siredon*, *Proteus*, *Menobranchus*, *Cryptobranchus* eine steigende Entfaltung des Typus der Urodelenmuskulatur aufweist. Fraglich ist dabei nur 1. ob ein so einfacher Zustand wie beim zweischichtigen Kaumuskel von *Siredon* als Ausgang zu denken ist, 2. an welche Stelle wir *Siren* mit seinem ausgesprochenen Sondertypus setzen wollen. Auf jeden Fall lassen sich bei den Urodelen zwei Typen der Kaumusculatur auseinanderhalten, von denen der eine (*Siredon* *Proteus* *Menobranchus* *Cryptobranchus*) seine Fortbildung bei den Reptilien erfährt. Der andere, zunächst nur bei *Siren* bekannte, hat vielleicht bei *Stegocephalen* eine Rolle gespielt und hat, wie ich an anderer Stelle bereits kurz hervorgehoben habe (1913), seine Bedeutung auch darin, daß wir den maßmäßlichen Ausgangsmuskel des *Pterygoideus* „internus“ der *Mammalia*, d. h. den *Pterygoideus* „anterior“ der *Amphibien*, hier bei *Siren* an dem Teile des Schädels entspringen sehen, wo er bei Säugetieren entspringt, d. h. am *Parabasale*, dem Homologon der *Lamina interna* des *Proc. pterygoideus* (GAUPP).

Wie dem auch sei — die weitere Forschung wird die Sonderstellung von *Siren* nicht außer acht lassen dürfen. Ehe ich nun daran gehe, die Beziehungen der Kaumusculatur der *Amphibien* zu derjenigen der *Gnathostomen* überhaupt ins Auge zu fassen, muß ich auf den Kernpunkt der ganzen Organisationsfrage mit einigen Worten eingehen.

1) und eigenen.

b) Was sind „dorsale“ und „ventrale“ Kaumuskeln?

Seitdem SCHULMAN (1906) bei Monotremen und einigen anderen Säugetieren gezeigt hatte, daß die motorischen Äste des Trigemini teils um den Stamm herumbiegen, um dorsal von ihm zur Muskulatur zu gelangen, teils ventral vom Stamme bleibend, sich zu ihrem Endgebiet begeben, ist diese Gliederung der Nerven und Muskeln zum wichtigen Merkmal der Vergleichung geworden. Praktische Bedeutung hat diese Erfahrung allerdings erst in zwei Fällen erhalten, indem nämlich von SCHULMAN erstlich gezeigt werden konnte, daß die Monotremen keinen Pterygoideus internus besitzen, zweitens sich ergab, daß der sogenannte „Detrahens mandibulae“ der Monotremen weder dem hinteren, noch dem vorderen Bauch des Digastricus homolog sei (vgl. des näheren die Darstellungen von TOLDT [1908] und GAUPP [1913]).

Nunmehr hat sich gezeigt, daß auch bei Amphibien und, wie ich bereits mitgeteilt habe (1913), auch bei Sauropsiden eine solche Gliederung besteht; wenn auch mit Unterschieden im Verlauf, erfolgt doch die Anordnung der motorischen Äste unverkennbar nach dem gleichen Typus. Leider sind bei den schönen Untersuchungen LUTHERS über die Fische (1909 und 1913) die Nerven, wie in allen früheren Untersuchungen der Kaumuskulatur, zu kurz gekommen, so daß man noch nicht sagen kann, wie sich das Verhältnis der Nerven zum Stamm hier herausstellen wird. Immerhin hat jeder Versuch einer Homologisierung der Gnathostomenkaumuskulatur an dieser Grundtatsache festzuhalten, daß nur dorsale und ventrale Muskeln untereinander verglichen werden dürfen. Wenn dem aber so ist, so ist es auffällig, daß man der Frage nach den Ursachen dieses Nervenverlaufes und dem tieferen Sinn der ganzen Erscheinung noch nicht nachgegangen ist. In seinen embryologischen Untersuchungen über die Entwicklung der Kaumuskulatur hat nun EDGEWORTH im Jahre 1911 gefunden, daß Fische und Sauropsiden, sowie Amphibien und Säuger anfänglich den gleichen Ausgang der Bildung besitzen, nämlich eine schräg zum Unterkiefer liegende Myotomknospe. Bei den Fischen und Sauropsiden zerlegt sich diese Knospe in einen dorsalen und ventralen Teil, bei den Amphibien und Säugetieren dagegen in einen äußeren und inneren Teil. Die Entwicklung bei Säugetieren zeigte nun, daß der äußere Teil des Myotoms den Ursprung gab dem Masseter, Temporalis und Pterygoideus externus, der innere Teil dagegen

dem Pterygoideus internus und Tensor tympani — daß also die Scheidung der später von „dorsalen“ und „ventralen“ Nerven versorgten Muskeln bereits zusammenfällt mit der embryonalen Scheidung des Myotoms in einen äußeren und inneren Abschnitt! Hierdurch ist nachgewiesen, daß jener SCHULMANSCHEN Scheidung doch ein sehr viel tieferer Sinn zugrunde liegen muß. Bestärkt werden wir in dieser Ansicht durch die Anatomie der Kaumusku- latur der Amphibien. Auch hier fällt die von mir nachgewiesene Gliederung nach der Innervation zusammen mit der Gliederung nach der Genese. EDGEWORTH hat nämlich gefunden, daß beim Triton das Myotom des Kiefersegments mit seinem inneren Teil einen Pterygoideus, mit seinem äußeren Teil einen den Ursprung des 3. Trigeminusastes bedeckenden „Masseter“ und eine innere Portion dieses Muskels („Temporalis“) liefert.

Das gemeinsame Merkmal all dieser Erscheinungen ist nun zweifellos die Lage der Muskelkomponenten zum 3. Ast des Trigeminus. Die Kaumuskeln zerfallen in solche, die medial (ventral) von ihm liegen, und solche, welche lateral (dorsal) von ihm liegen¹⁾. Dies muß für den Verlauf der motorischen Äste maßgebend sein. Denn da die Portio minor in einem Bündel geschlossen zum 3. Ast des Trigeminus und zwar an seine mediale Seite tritt, so müssen diejenigen Äste, die zu den außen liegenden Muskeln ziehen, diejenige Seite des Stammes gewinnen, die jenen Muskeln zugekehrt ist.

Nun könnte man meinen, es sei nach EDGEWORTHS Befunden in Zukunft besser, von „inneren“ und „äußeren“ Muskeln zu sprechen und die Innervation als etwas, was sich „von selbst“ verstehe und nach der ganzen Sachlage nur „naturgemäß“ sei, auf sich beruhen zu lassen. Demgegenüber ist auf die bisher unbekannte Tatsache hinzuweisen, die ich bei Amphibien und Reptilien gefunden und in der vorliegenden Abhandlung, wie auch früher (1913, 1914) mitgeteilt habe: Die Doppelinnervation von Muskeln und die Plexusbildung an den motorischen Nerven, bei Anuren und Lacertiliern. Diese Befunde kommen also nur bei Amphibien und Reptilien und wahrscheinlich auch bei Vögeln zur Beobachtung; warum sie bei Säugern fehlen, ist bei der

1) LUTHER unterscheidet lateral, kaudal und medio-rostral ge- legene Muskeln. Dies ist aber eine rein äußerliche Scheidung, da grade die „kaudalen“ Muskeln von ventralen Nerven versorgt werden.

später zu begründenden (p. 175 ff.) Annahme klar, daß hier nahezu einzig „dorsale“ (laterale) Muskeln zur Entwicklung gelangt sind. Bei Amphibien und Reptilien zeigen sie aber, und beweisen: daß sekundäre Zusammenschlüsse der Muskelkomponenten vorkommen, daß also dorsal innervierte Muskelteile ihren Anschluß an ventral innervierte vollziehen können. Dieser Verschmelzungsprozeß kann auf die Muskeln beschränkt sein (Amphiuma, Cryptobranchus, Emys, Krokodilier) oder sich auf die Nervenstämme ausdehnen (Dactylethra, Ceratophrys, Varanus, Chamaeleo). Im letzteren Falle wird sich also der EDGEWORTHSche Begriff eines „inneren“ Myotomteiles nicht mehr mit dem eines medial innervierten Muskel decken. Die Ontogenese schließt vielmehr hier sogleich den später dort liegenden Muskel in diesen Ort seiner Entstehung ein und, wenn alle Nerven abgeschnitten werden, bleibt keine Möglichkeit einer Analyse. Das zeigt sich bei EDGEWORTHS Befunden an Ranalarven. Hier entsteht nach EDGEWORTH bei Larven von 7 mm Länge aus dem Myotom gleichfalls eine innere und äußere Portion. Die innere Portion läßt hier aber nur den „Pterygoideus“ (i. e. Pterygoideus anterior meiner Terminologie) entstehen. Alle anderen Muskeln entstehen aus dem äußeren Teil des Myotoms. Trotzdem ließ sich mit Sicherheit zeigen, daß viel umfänglichere Teile dieser „äußeren“ Muskulatur ventral innerviert werden und zwar vorzugsweise durch solche Nervenstämmchen, die gleichzeitig dorsale Elemente mit sich führen. So konnte oben die Ansicht begründet werden, daß ein Teil des Mandibularis externus der Urodelen („Masseter major“) in den tieferliegenden Muskeln stecke. Mit einem Worte: „Innere“ und „äußere“ embryonale Portionen bei verschiedenen Formen sind prospektiv nicht gleichwertig; die Ontogenie ist hier nicht eindeutig; die peripherischen Nerven bleiben das feinere Reagens auf die Zugehörigkeit der Muskelteile¹⁾.

Erst alle drei jetzt feststehenden Tatsachen führen auf die richtige Auffassung der Kaumuskulatur und auf das Kernproblem der ganzen Frage. Die erste Tatsache: die Existenz dorsaler und ventraler motorischer Trigeminiäste (SCHULMAN 1906) die zweite Tatsache: die Existenz innerer und äußerer Myotomteile (EDGEWORTH) die dritte Tatsache: Muskelverschmelzungen und Nerven-

1) Durch außer acht lassen dieser Tatsache entsteht eine große Unsicherheit der Beurteilung, wenn wir uns eben allein auf die Lage der Muskeln zum Trigeminus stützen (vgl. LUTHER p. 110).

plexusbildungen bei Amphibien und Reptilien (ich selbst 1913, 1914 und in vorliegender Schrift). Dies zusammengenommen bedeutet: Nicht, daß jetzt noch bei allen Formen die Lage der Muskeln außen und innen von *N. maxillaris inferior* unverrückbar feststände, kann die Annahme sein und nicht diese rein topographische Abgrenzung hat einen inneren Wert, sondern daß im ursprünglichen Typus der Kaumuskulatur der Gnathostomen diese Lage bestanden hat wird uns dadurch gezeigt; weiterhin, daß die mit diesem Typus verbundene Verlaufsrichtung der motorischen Äste so tief in der Organisation der Kaumuskulatur festhaftet, daß sie bewahrt bleibt, unbeschadet der komplizierten Umlagerungen innerhalb der Muskulatur; endlich daß wir, auch wenn im einzelnen Falle die Lage der Muskeln zum *R. maxillaris inferior* nicht mehr maßgebend bleibt (z. B. die Cranio-pterygoid-Muskeln der streptostylen Sauropsiden!) in der Anordnung der Nerven dennoch einen Hinweis auf ihren ursprünglichen Mutterboden haben. Erst dadurch nun, daß wir durch die Erkenntnis der Plexusbildung eine Vorstellung davon bekommen haben, wie zäh die Nerven ihre ihnen durch Vererbung vorgeschriebenen Bahnen festhalten, werden wir zu der Frage geführt, ob diese beiden Muskelschichten, die eine, die den 3. Trigeminusast trägt, die andere, die ihn bedeckt, einander gleichwertig sind. Bisher hat man sich vorzugsweise vorgestellt, daß der „Adductor mandibulae“ der Selachier der gemeinsame Mutterboden für die Kaumuskeln der Amnioten sei. So läßt z. B. DRÜNER (1903) den Temporalis, Masseter und Pterygoideus der Urodelen aus dem Adductor mandibulae der Selachier hervorgehen; (1904) nimmt er den „Temporalis“ der Amphibien davon aus, während EDGEWORTH (1911) seine (DRÜNERS) erste (1863) Ansicht zu der seinigen macht. Nun liegt aber der Adductor mandibulae der Selachier typisch medial (ventral) vom 3. Ast des Trigeminus. So zeigen es VETTERS Darstellungen, so hebt es besonders LUTHER (1909) hervor, ohne die sich dabei bietenden Ausnahmen zu verkennen oder unerörtert zu lassen. Es kann also unter keinen Umständen davon die Rede sein, die Kaumuskeln der Amphibien und Amnioten insgesamt auf den „Adductor mandibularis“ der Haie zu beziehen. Vielmehr ist der in dieser Weise bei Selachiern als gefestigter Besitz erscheinende Muskel als ein Homologon nur der ventralen Kaumuskulatur anzusehen. Mit anderen Worten: die bei Selachiern existierenden Kaumuskeln sind nur ein Teil der später existierenden. Hiermit ist nicht gesagt, daß die Selachier nun auch den

[historischen] Ausgangspunkt gebildet haben, so sehr man ganz allgemein dieser Beurteilung zuneigt. Es kann bei Selachiern auch Rückbildung einer schon bei ihren Almen vorhandenen oberflächlichen Muskelschicht angenommen werden.

2. Amphibien und Gnathostomen hinsichtlich der Homologie der Kaumuskeln.

Durch zahlreiche, zuletzt durch LUTHERS (1909—1913) vortreffliche Untersuchungen, sind uns die Kaumuskeln der Fische gut bekannt geworden. Auch die Bedeutung der einzelnen Komponenten dieser Muskulatur ist schon ausgiebig erörtert worden. Wir kennen weiter durch eine Anzahl Arbeiten (VERSLUYS (1903) BRADLEY (1903) WATKINSON (1906)) einige Grundzüge des Aufbaues der Reptilienmuskulatur und durch SCHULMAN (1906) die entsprechenden Verhältnisse der Säugetiere. Nachdem nun auch die Trigeminiuskeln der Amphibien analysiert worden sind, stände dem Versuch einer zusammenfassenden Beurteilung der Homologien nichts mehr im Wege, zumal ich selbst auf manchen Gebieten (Schildkröten, Lacertilien, Crokodilier) eigene Erfahrungen gesammelt habe. Dennoch will ich mich nur auf wenige Andeutungen beschränken und nur das, was mir gesichert erscheint, hervorheben. Was zunächst

a) Amphibien und Fische

anbelangt, so stehen wir hier teilweise noch auf recht unsicherem Boden. Eine Möglichkeit, die bei Fischen beschriebenen Muskeln auf Teile der Amphibienmuskulatur zu beziehen, scheint mir vorab noch nicht gegeben. Es stellen sich diesem Vergleich gegenwärtig noch Schwierigkeiten in den Weg.

Nach dem am Schluß des vorigen Abschnittes Bemerkten ist es vor allem die Frage, wie die oberflächlichen („dorsalen“) Schichten dieser Muskulatur: Mandibularis externus und Cranio-mandibularis, entstanden seien? Der innigere Zusammenhang zwischen den tiefen Cranio-mandibularis-Schichten und den vorderen Teilen des Pterygoideus anterior, wie auch die Gemeinsamkeit der zu diesen Muskeln tretenden Nerven spricht unbedingt dafür, daß hier, in der hinteren Umgebung des Auges, ein primitiver Zusammenhang zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur besteht. Es gibt also drei Möglichkeiten, sich die Bildung der beiden Muskelschichten zu erklären. Entweder

geht man aus von dem rein ventral liegenden Adductor mandibulae der Haie: dann gelangt man zu der Ansicht, daß von vorn her die Ausbreitung einer oberflächlichen Schicht stattgefunden habe. Oder man betrachtet die Ausbildung des Adductor mandibulae bei Haien als Produkt der Rückbildung einer früher vorhandenen oberflächlichen Schicht. Auch in diesem Falle käme man zu der Annahme der sekundären Entstehung einer oberflächlichen Schicht, müßte sie dann aber bei unbekanntem Ausgängen erfolgt ansehen — oder aber man rechnete von vornherein mit der Existenz einer geschichteten, den Nerven einschließenden Muskulatur. Alle diese Wege halte ich für gangbar; stets aber spricht der Zusammenhang beider Schichten oralwärts, wie ich ihn bei Urodelen und Anuren nachgewiesen habe, für eine Sonderstellung dieser Zone im genetischen Sinne.

Die Entscheidung für den ersten Weg liegt wohl am nächsten, und sie wäre gerechtfertigt, wenn wir irgendwelche Ansätze zur Bildung einer oberflächlichen Schicht bei Fischen realisiert fänden. Soweit ich aber den Darstellungen VETTERS und LUTHERS entnehmen kann, finden wir entweder nur den einfachen Zustand (Selachier [VETTER, LUTHER] und Chondrostei [LUTHER 1913]) oder bereits den einer vollendeten Schichtung. Dies geht aus VETTERS Beschreibungen namentlich der Teleostier hervor, aber auch aus LUTHERS Darstellung der Ganoiden und Crossopterygier. Besonders erfreulich ist an und für sich, und für theoretische Entscheidungen förderlich, die große Übereinstimmung, die zwischen Crossopterygieren (LUTHER [1913]) und meinen Befunden besteht. Die Beschreibung, die LUTHER von Polypterus und Calamoichthys gibt (Ursprung des „Temporalis“ dorsal vom N. ophthalm. profundus, des Pterygoideus ventral davon, Durchtritt des 2. Trigeminusastes zwischen „Temporalis“ und „Masseter“), gilt, wie wir gesehen haben, auch von den Urodelen.

Ein eigentlicher „Status nascendi“ für diese oberflächliche Schicht ist aber bei Fischen nirgends nachgewiesen. Die Zustände bei Chondrostei hält LUTHER selbst für rückgebildet. So gelange ich vorderhand zu einer Annahme der zweiten der drei oben genannten Möglichkeiten, ohne aber den 3. Weg völlig ausschließen zu wollen.

Immerhin ist der Zustand der Selachier für das Verständnis der höheren Organisationen sehr bedeutsam. Demgemäß haben sich auch VETTER und LUTHER in Überlegungen darüber klar zu werden versucht, wie aus dem einschichtigen Adductor mandibulae

die geschichtete Muskulatur der Fische entstanden sein möchte. VETTER, und ihm folgt GEGENBAUR in seiner Vergleichenden Anatomie, faßt dafür zwei Möglichkeiten ins Auge: Erstlich, daß die oberen Schichten durch Auswachsen des Constrictor des Hyoidbogens über den Adductor mandibulae entstanden seien — sodann, daß mit der Entstehung der dermalen Ossifikationen neue Ursprünge und Insertionen des Adductor entstanden seien. Die tiefsten Schichten seien die ältesten, die äußeren desto jünger, je oberflächlicher sie lägen. LUTHER hat beobachtet, daß bei einigen Selachiern der N. maxillaris inferior in einer Rinne des Muskels liege, bei anderen von dem Muskel umwachsen werde (1909). Daneben gelangt er (1913) zu Vorstellungen, die denen VETTERS über die Verlagerung der Ursprünge und Ansätze nahestehen. LUTHER unterscheidet sich aber in einem wichtigen Punkte von VETTER. Während dieser den Gegensatz zwischen Adductor und Constrictor dorsalis hinterer Visceralbogen auch auf den Kieferbogen überträgt, bezweifelt es LUTHER (1909, p. 95ff.), ob solche Sonderung in einen Adductor arcuum und einen Constrictor am Kieferbogen wirklich stattgefunden habe und leitet auch den „Adductor mandibulae“ der Haie von einem Constrictorteile ab.

So scheint mir die Sachlage gegenwärtig die zu sein, daß Urodelen und höhere Fische bereits Komplikationen der Schichtung ihrer Kaumuskeln aufweisen und daß wohl gemeinsame Ausgänge in der Differenzierung dieser Schichten angenommen werden dürfen. Ob sich für die Feststellung des Ganges dieser Differenzierung positive Anhaltspunkte ergeben werden, wird mir die weitere Bearbeitung der Frage zeigen. Zweifellos scheint mir das eine zu sein, daß die tiefe (Pterygoid-)Schicht die ältere ist und daß die Ausbildung der oberen Schicht von der vorderen Grenze dieser tiefen Schicht ihren Ausgang genommen habe¹⁾.

Spezielle Homologien aufzustellen, ist zurzeit untunlich, so sicher sie für manche Formen (z. B. Crossopterygier nach LUTHER) auch begründbar erscheinen. Aber wenn man erfahren hat, wie oft ein einziger neuer Befund in der Innervation eines Muskelkomplexes die gesamte Beurteilung verschiebt, wird man geneigter, mit definitiven Urteilen zurückzuhalten. Mehr also zu sagen, als daß die gesamte ventrale Muskulatur der Amphibien dem Ad-

1) LUTHER (p. 115) vermutet, daß sich diese Ausbreitung von hinten nach vorn vollzogen habe. Ich halte dies für weniger wahrscheinlich, als die von mir ausgesprochene Annahme.

ductor mandibulae der Haie homolog ist, scheint mir heute verfrüht. Andererseits scheint es mir sicher, daß in einigen Punkten die Fische primitivere Merkmale aufweisen, als die Amphibien dies betrifft vor allem die Insertionen am Unterkiefer und die Breitenausdehnung der Muskeln. Es gibt Zustände (VETTER, HOLMQUIST [1911], DIETZ [1912] bei Teleostiern), wo Teile des tiefsten Kaumuskels (also eines Pterygoideus) bis zur Symphyse des Unterkiefers reichen. Bei Amphibien erstreckt sich der *M. pteryg. post.* nur bis nahe vor das Gelenk; dagegen finden sich wiederum bei Reptilien Zustände, wo der Pterygoideus posterior viel weiter nach vorn reicht. Für das Krokodil habe ich (1914) von solchem Zustande schon berichtet²⁾. Auch bei *Varanus* und *Chamaeleon* finden sich Portionen dieses Muskels weit nach vorn, bis zum Auge hin, ausgedehnt. Hieraus würde die Möglichkeit folgen, sich die Beschränkung des *M. pterygoideus posterior* auf die Gelenkregion, wie sie bei Amphibien stattfindet, als etwas Sekundäres vorzustellen. Die Würdigung der Adduktorenteile der Fische und ihren Vergleich mit denen der Amphibien behalte ich mir für einen folgenden Teil meiner Untersuchungen vor.

b) Amphibien und Amnioten.

Die entscheidende Rolle, die die Kaumuskeln in der Frage des Kiefergelenkes und seiner Homologie spielen, haben schon oft zur Vergleichung der Muskeln der Gnathostomen untereinander

1) Die Vermutung von LUTHER, „daß die Vorfahren der Tetrapoden einst einen solchen ventralen (intramandibularen) Adductorteil besaßen“, ist von mir, gestützt auf diesen Nachweis beim Krokodil, bereits damals ausgesprochen worden; L.'s weiterer Schluß, „daß derselbe jedoch bei den Amphibien und Amnioten verloren ging“, ist demnach nicht zutreffend. Dagegen hat er sehr recht, wenn er fortfährt: „Es ist mir wahrscheinlich, daß ein kaudalster (articulärer) und tiefster Teil des Muskels bei den Vorfahren der Tetrapoden stets ungeteilt (i. e. durch eine Zwischensehne) verblieb, ähnlich, wie es bei den Selachiern der Fall ist. Dafür sprechen auch die Verhältnisse bei den Crossopterygiern, indem unmittelbar vor dem Kiefergelenk durchaus fleischige Fasern vom Quadratum zum Unterkiefer ziehen“. — Ich habe gerade zeigen können, daß es in der Tat ein zu dieser Gelenkportion des Pterygoideus posterior gehöriger Muskel ist, der in den *Canalis primordialis* eintritt. — Was indes diese merkwürdige Portion *A ω* VETTERS betrifft, so glaube ich nach meinen Erfahrungen bei Fischen, daß ihre Entstehung wesentlich anders wird erklärt werden müssen, als bisher geschehen.

geführt. Ehe ich die hierüber bestehenden Ansichten erörtere, liegt mir an der Aussonderung einer besonderen Frage, der nämlich nach der Homologie derjenigen Muskeln, die bei Reptilien und Vögeln die Pterygopalatinspange bewegen. Sie scheint mir noch nicht eindeutig entschieden und erfordert weitere Erforschung.

Die allgemeine Ansicht geht dahin, daß die bewegliche Pterygopalatinspange den älteren Zustand repräsentiere und der feste Anschluß dieser Knochen an den Schädel etwas sekundär von Amphibien und Säugetieren Erworbenes sei. VERSLUYS hat in seinen hervorragenden Werken über das Streptostylieproblem (1910, 1912) die ganze Frage eingehend erörtert, so daß ich von Wiederholungen absehen kann; in einem Punkte ist er weiter gegangen und hat, indem er anstatt von einem „streptostylen“ von einem „kinetischen“ Schädel spricht, eine große Vertiefung des ganzen Problems herbeigeführt. VERSLUYS hält einen an bestimmten Stellen beweglichen Schädel für das älteste Stadium des Gnathostomencraniums. Von ihm aus seien mannigfache Typen kinetischer Schädel entstanden: ein metakinetischer bei gewissen Reptilien, ein mesokinetischer bei Vögeln, zu mehreren Malen endlich sei der Schädel „akinetisch“ geworden. Was die bei dieser Beweglichkeit des Schädels wirksamen Muskeln anlangt, so hält er an seiner schon früher (1898) geäußerten Ansicht der Homologie der Craniopterygoid-Muskulatur mit dem Levator pterygopalatini der Fische fest¹⁾. Man hätte also hiernach anzunehmen, daß bei Amphibien und Mammalia diese Muskulatur rudimentär geworden sei. In diesem Falle würde also der Mangel eines Ursprungs der tiefsten Cranio-mandibularis-Schichten am Pterygoid (s. oben p. 116) als ein sekundärer Zustand zu beurteilen sein. Die Reptilien hätten hiernach primitivere Zustände bewahrt als die Amphibien.

In einer Fußnote zu meinem Vortrage (1913) habe ich bemerkt, daß ich mich der erwähnten Homologisierung nicht ganz anschließen könne, weil mir teils die Beobachtungen von EDGEWORTH (1911), teils meine eigenen die Sachlage doch vielleicht etwas komplizierter erscheinen ließen. Was EDGEWORTHS Beobachtungen anlangt, so hat dieser in der Ontogenese der Kaumuskulatur zwei Typen angetroffen. In Entfaltung des einen Typus teilt sich das Myotom in einen oberen und unteren Abschnitt (Scyllium, Acipenser, Lepidosteus, Amia, Salmo, Sauropsiden); bei dem zweiten Typus teilt sich das Myotom nicht in einen oberen und unteren, sondern in einen äußeren und inneren Abschnitt (Ceratodus, Necturus, Triton, Rana, Alytes, Bufo lentiginosus, Pelobates, Lepus). EDGEWORTH betont nun, daß in primitiver Lage das noch ungeteilte Myotom bei allen Gnathostomen ursprünglich quer zum Palatoquadratum und unbefestigt an ihm liege, also in

1) Die Wahrscheinlichkeit dieser Homologie wird verstärkt durch den schönen Fund LUTHERS (1914) eines Levator quadrati bei Gymnophionen.

derjenigen Lage, die die dauernde bei den akinetischen Schädeln (zweiter Typus) sei. EDGEWORTH folgert hieraus, daß die Palatoquadratspange nicht von Anfang an ein für Muskelbefestigungen bestimmtes Skelettstück gewesen sei. Er betont ferner, daß er nirgends bei Amphibien oder Säugern ontogenetische Spuren des dorsalen Myotomteiles gefunden habe¹⁾, hält daher auch aus diesem Grunde den festen Schädel für primitiver und meint, die Streptostylie sei im Zusammenhang mit der Teilung des Myotoms in einen oberen und unteren Abschnitt entstanden. Bei Sauropsiden nimmt er zwei Formen der Streptostylie an und läßt die Monimostylie der Chelonier, Krokodilier und Rhynchocephalier von der Streptostylie der Vögel sekundär entstehen.

Ich will diesen Überlegungen weder folgen, noch ihnen entgegenzutreten, doch aber auf einen Punkt hinweisen, der für die Diskussion beachtenswert ist. Zweifellos ist nämlich die Sonderung in einen äußeren und inneren Teil des Kaumuskelmyotoms die übergeordnete und nicht etwa gleichwertig derjenigen in einen oberen und unteren Abschnitt. Dies geht nicht nur aus EDGEWORTHS Befunden hervor, sondern auch daraus, daß nach meinen eigenen Feststellungen bei Lacertiliern diejenigen Muskeln, die offenbar aus dem „oberen“ Myotom hervorgehen, ventral innervierte Muskeln sind, daß also der „obere“ Myotomteil nicht aus dem gesamten ungeteilten Myotom hervorgegangen sein kann, sondern nur aus denjenigen seiner Komponenten, die bei Amphibien die innere Abteilung des Myotoms bildet. Es unterbleibt also offenbar in diesen Fällen die Sonderung in einen inneren und äußeren Teil; sie wird übersprungen, ohne daß wir schließen dürften, daß das Material dazu nicht vorhanden sei. Zweifellos hat also indirekt der „untere“ Teil des Myotoms auch einen Anteil an der Ausbildung der Heber des Pterygoids, wenngleich das in der Ontogenie nicht mehr zum Ausdruck zu gelangen scheint. Ich folgere hieraus, daß allein die Tatsache, daß zwei Muskelgruppen bei Fischen und Reptilien der gleichen „dorsalen“ Myotomschicht entstammen, nicht zwingend sei, um uns zur Annahme einer kompletten Homologie zwischen den beiden Gruppen zu führen, daß vielmehr dabei auch die Natur der Nerven Berücksichtigung verdient. Nach meinen Erfahrungen werden sie von dem N. pterygoideus anterior abgegeben und man kann durch einen Vergleich zwischen Varanus und Chamaeleon feststellen, daß mit dem Fehlen besonderer Heber des Pterygoids (Chamaeleon) auch diejenigen Rami ventrales anteriores fehlen, die bei Varanus vorhanden sind. Beiden Formen gemeinsam bleibt dann nur der Ast zum Depressor palpebrae inferioris in ähnlichem Verlauf.

Eine andere Erwägung knüpft sich an die Muskelursprünge am Pterygoid. Solange man die Kaumuskel der Amphibien nicht kannte, konnte man annehmen, zudem gestützt auf falsche Angaben

1) Dem widerspricht allerdings LUTHER.

über diese Muskulatur, daß auch bei ihnen eine besondere vom Pterygoid entspringende und am Unterkiefer inserierende Muskulatur existiere. Wir haben uns aber davon zu überzeugen gehabt, daß bei Amphibien das Pterygoid als Muskelursprung überhaupt keine Rolle spielt. Dadurch entsteht nun die bis jetzt noch nicht diskutierte Frage, ob dieser Zustand primitiv oder sekundär zu beurteilen sei; es leuchtet (s. oben p. 116) ein, daß solche Ursprünge bei streptostylen Schädeln nur existieren können, wenn gleichzeitig suspensoriale Muskeln vorhanden sind. Man müßte daher die pterygo-mandibularen Muskeln der Reptilien und zwar dann auch diejenigen der mit akinetischen Schädeln versehenen für primitive halten und sie unmittelbar an die Zustände der Fische anschließen, während bei den Amphibien diese Muskeln bis auf Spuren verloren gegangen wären. Vorderhand scheint mir diese Frage, wenngleich sie sich begründen läßt, doch noch weiterer Prüfung bedürftig, wie auch die andere, ob die Teile des Pterygo-palatin-Spange, an denen bei Reptilien die Adduktorenteile entspringen homolog denen sind, an denen sich die Muskeln der Fische befestigen (Metapterygoid, Ectopterygoid). Auch mit einem neuerlichen, sekundären Übertritt von Muskeln, entsprechend meiner Darstellung im speziellen Teil, auf das Pterygoid muß gerechnet werden. Dies würde dann zu dem Gedanken führen, wie ich ihn (1913) ausgesprochen habe, daß die Muskeln zwischen Cranium und Pterygoid in dem Maße entwickelt worden seien, wie der Übertritt eines Teiles der craniomandibularen Muskulatur auf das Pterygoid erfolgte. Zu dieser Ansicht ist aus anderen Gründen auch EDGEWORTH gelangt. Die Einheitlichkeit der Innervation, wie ich sie bei Reptilien nachweisen konnte, würde ebenfalls die Cranio-ptyerygoid- und Pterygo-mandibular-Muskulatur als zusammengehörig erkennen lassen.

Die Annahme einer primitiven Streptostylie erfordert nicht unbedingt gleichzeitig die Annahme einer Homologie der diesen Skeletteinrichtungen dienstbaren Muskulatur. Wenn ich somit auch glaube, daß eine Entscheidung noch von weiteren Untersuchungen abhängig zu machen sein wird, so möchte ich dabei die Möglichkeit offen gehalten wissen, daß trotz homologer Skelettverhältnisse dennoch andere Muskeln bei Sauropsiden als Beweger der Pterygo-palatin-Spange zur Entwicklung gelangt seien, als bei Fischen

Für eine Homologisierung der Amphibienmuskulatur mit derjenigen der Gnathostomen ist eine Entscheidung über den Wert dieser pterygocranialen Muskulatur zunächst auch nicht unerlässlich. Entweder ist sie derjenigen der Fische homolog — dann ist sie bei Amphibien und Mammalia überhaupt nicht da — oder sie ist bei Reptilien erst entstanden — dann steckt sie in einem Teil der Amphibienmuskulatur, der dann jedenfalls für die Vergleichung der übrigen Komponenten nicht direkt von Wert ist.

Eine gesonderte Prüfung der Beziehungen der Amphibien zu beiden Amniotenabteilungen scheint geboten.

α) Amphibien und Reptilien¹⁾.

Wer von der Kaumusculatur der Amphibien ein Bild bekommen hat, dem bietet die Kaumusculatur der Schildkröten und Krokodile und — wenn wir von den Muskeln des beweglichen Pterygopalatinum absehen — auch die der Lacertilien, Ophidier und Vögel nichts grundsätzlich Neues. Insbesondere ist die Musculatur von Cryptobranchus geeignet, den Anschluß an die Amphibien zu vermitteln. Inwiefern auch gewisse Merkmale der Lacertilien bei Anuren hervortreten, ist oben bemerkt worden, woran erinnert sei, um einer allzu einfachen Vorstellung von dem genealogischen Zusammenhang entgegenzutreten.

Lagerung der Muskeln, Beziehung zu den Nerven, Sonderung der Komponenten — alles ist im Grunde völlig übereinstimmend mit den Zuständen bei den Urodelen der Siredon-Cryptobranchus-Reihe. Hinsichtlich der Nomenklatur herrscht bei Reptilien große Verwirrung (vgl. VERSLUYS 1904), an deren Klärung ich hier nicht herangehen möchte; die Berücksichtigung von Ursprung und Ansatz und die Innervation wird leicht die Bedeutung der von den einzelnen als Pterygoideus, Pterygoideus externus, internus, Pterygomandibularis usw. gedeuteten Teile enthüllen, und die von mir vorgeschlagene und in der vorliegenden Abhandlung durchgeführte Nomenklatur wird die Übersicht erleichtern.

Was die einzelnen Komponenten anlangt, so ist bei Cheloniern eine Übereinstimmung, auch was die Massenverhältnisse der Komponenten anlangt, vorhanden. Bei Krokodilen und Eidechsen scheint der Cranio-mandibularis an Bedeutung zurückzutreten und

1) LUTHER macht Angaben über Homologien zwischen Anamiern und Amnioten mit Reserve, „da die Angaben in der Literatur, sowie seine eigenen bisherigen Untersuchungen nicht im Einzelnen für ein definitives Urteil genügen“. Ich sehe daher von einer nachträglichen Diskussion dieser Angaben ab. Den Versuch einer Vergleichung hatte ich ja bereits selbst (1913) gemacht; LUTHER geht auf ihn nicht ein. Was die Vergleiche mit den Säugetieren anlangt, so homologisiert LUTHER den mit dem Cranio-mandibularis verbundenen inneren Teil („Add. mand. internus“ LUTHER, Pteryg. anterior ich) mit dem Pterygoideus internus + Tensor veli palatini und Tensor tympani + (Pterygo-tympanicus). Aus dem Pterygoideus posterior dagegen (i. e. Add. mand. post. seiner Nomenklatur) läßt er den Detrahens mandibulae der Monotremen werden. Lage und Innervation des Detrahens mandibulae widerspricht dieser Homologisierung. S. weiter unten.

der Mandibularis externus neigt zur Verschmelzung mit dem Pterygoideus posterior. Der Pterygoideus anterior ist bei Krokodilen einfach, bei Cheloniern mehrfach geschichtet, bei beiden gegen den Cranio-mandibularis nicht scharf gesondert. Bei Lacertiern gehören anscheinend die vom Cranium zum Augenlid und zum Pterygo-palatinum ziehenden Muskelteile in sein Nerven-gebiet hinein. Ganz besonders wichtig aber ist die Tatsache, daß der Pterygoideus posterior, der bei Cheloniern ganz übereinstimmend mit dem der Amphibien ist, bei Krokodiliern und Lacertiern ungewöhnlich reiche Differenzierungen eingeht. Über die Verhältnisse beim Krokodil habe ich bereits kurz berichtet, daß er nämlich dort vermittelt einer besonders innervierten Portion weit oralwärts am MECKELschen Knorpel inseriert (*Ao VETTER*). Auch bei Vögeln scheinen die Hauptkomplikationen von dem Pterygoideus posterior auszugehen. Dies ist ja begreiflich, denn es ist der Muskel des Articulare und des MECKELschen Knorpels. Er inseriert vor dem Gelenk und scheint auf die mannigfache Beanspruchung des Gelenkes bei der Nahrungsaufnahme der Sauropsiden besonders fein zu reagieren. Er tritt sogar an die Stelle anderer Komponenten, so daß die Rückbildung der oberflächlichen Cranio-mandibularis- („Temporalis-“) und Mandibularis-externus- („Masseter-“) Schichten von da aus verständlich wird. Möglicherweise wird die Verschmelzung zwischen Pterygoideus posterior und Mandibularis externus von eben daher verständlich.

Man kann sagen, daß, unbeschadet nahezu völliger Homologie der Muskulaturen, die der Sauropsiden eine steigende einseitige Ausbildung und Differenzierung des Pterygoideus posterior darbietet, der mit den Portionen, in die er sich gliedert, das Bild oft durchaus beherrscht.

β) Amphibien und Säugetiere.

Ich möchte daher die gegenwärtig durchweg geübte Vergleichung zwischen der Kaumuskulatur der Säugetiere und Reptilien auch nicht ohne weiteres gutheißen. Wenn wir nur die Frage erheben, auf welche Bestandteile der Emammalia-Muskulatur wir die Kaumuskeln der Säugetiere zurückführen können, so ist es für die rein spekulative Festsetzung der Homologien gleichgültig, ob wir die Amphibien oder Reptilien als Vergleichsmaterial heranziehen, denn grundsätzlich enthalten beide die gleichen Bestandteile. Handelt es sich aber um die praktische Frage, welchen Ausgang wir für die Umbildung des Kauapparates annehmen wollen,

so erschweren wir meines Erachtens den Vergleich, wenn wir gerade die Reptilienmuskulatur als Ausgang betrachten. FUCHS (1906, p. 88) hat dies Bedenken benutzt, um die Umbildung der starken Muskelmassen, die sich am Articulare befestigen, im Sinne der REICHERTSchen Theorie für unmöglich zu erklären.

Zurzeit erscheint es mir sogar bedenklich, an urodelenartige Ausgänge mit der Neubildung des Säugetiergelenks anzuknüpfen. Es spielen hier andere Fragen hinein, die ich noch nicht für spruchreif halte, in deren Erörterung ich mich also vorab durchaus bescheide. Nur so viel möchte ich aussprechen, daß, da es gerade der Pterygoideus posterior zu sein scheint, der den Säugern als Kaumuskel fehlt, ein Ursprung des Säugetierzustandes von den Formen, wo wir den fraglichen Muskel gerade in reichster Differenzierung antreffen, nicht sehr wahrscheinlich ist.

Die grundsätzliche Betrachtung, die also von speziellen Anschlüssen zunächst absieht, hat vor allem einer Ansicht über die Kaumuskeln der Säugetiere ganz entschieden entgegenzutreten. Sie unterscheiden sich von denen der Emammalia nicht nur im Grade der Ausbildung einzelner Teile oder in der Kombination ihrer Komponenten, wie man vielleicht nach der Lektüre von JAEKEL (1906) annehmen möchte. Sie sind vielmehr ihrem Wesen nach durchaus von jenen verschieden. Es fehlen ihnen zwei Muskeln (Pterygoideus posterior und Mandibularis externus), während einer neu hinzugekommen ist, der allerdings schon bei den Emammalia präformiert in bestimmten Teilen der Kaumuskeln enthalten ist. Die Versuche einer Homologisierung reichen schon weit zurück. Ganz ohne Rücksicht auf die Kiefergelenkfrage hatte KILLIAN (1890) bereits festgestellt, daß der Tensor veli palatini und Tensor tympani „als solcher“ den Embryonen der Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische wie den erwachsenen Tieren fehlt. Er hat bereits damals die gemeinsame Innervation des Tensor tympani, Tensor veli und Pterygoideus internus festgestellt, desgleichen daß (bei Didelphys-Embryonen) Tensor veli und Tensor tympani dicke Faserbündel austauschen oder (Mensch, Hund) einzelne Fasern. Schon damals leitete KILLIAN alle drei Teile von einem gemeinsamen Muskel ab und sah diesen im „M. pterygoideus“ der Amphibien, und zwar der Anuren, Siren und Menopoma. Diesen betrachtete er als die vereinigten M. pterygoidei externus und internus der Reptilien, während bei den meisten Urodelen nach KILLIAN die Pterygoidei

noch im innersten Abschnitt des Temporalis steckten. So leitete KILLIAN bereits den Tensor tympani von einem Kaumuskel ab.

Spätere Untersuchungen hat REUTER über die Entwicklung der Kaumuskeln bei Säugetieren (1897) angestellt, ohne wesentliche Förderung der — von ihm auch gar nicht in Betracht gezogenen — Homologiefrage. Wichtig ist nur, daß er die Fasern der Anlage des Pterygoideus externus lateral, die des Pterygoideus internus medial vom MECKELschen Knorpel verlaufen läßt, was als gesetzmäßig für die Säugetiere erkannt worden ist (GAUPP 1913, p. 142 und Fig. 120) und zugleich insofern von Wichtigkeit, als daraus folgt, daß der Mutterboden dieses Muskels schwerlich ein medial vom MECKELschen Knorpel liegender Muskel sein kann. REUTER schildert beim Schwein die Anlage der Kaumuskulatur als ein umgekehrtes Y, dessen Stiel den Temporalis, dessen außen vom MECKELschen Knorpel liegender Teil den Masseter, dessen innen gelegener Teil die beiden Pterygoidei hervorgehen lasse. Vergleicht man seine Figuren, so stimmt diese Angabe wohl mit seiner Fig. 9, nicht aber mit dem ersten Stadium der Fig. 8 (16 mm Nackensteißlänge) überein. Hier sieht man vielmehr deutlich eine Δ -förmige Bildung, deren Basis vom Querschnitt des MECKELschen Knorpels und dem dicht medial davon liegenden Blastem des Pterygoideus internus gebildet wird. Die Spitze wird dagegen von der Anlage der drei anderen Kaumuskeln gebildet und zwischen beiderlei Muskelanlagen liegt der dicke Querschnitt des N. mandibularis. Erst später bildet sich die Δ -förmige Anlage in eine Λ -förmige um. Mit dieser Ergänzung stimmt REUTERS Darstellung sehr schön überein mit derjenigen von EDGEWORTH (1911, p. 194), wonach bei Kaninchenembryonen von 13 mm Länge die Anlage der Kaumuskulatur eine \wedge -förmige Gestalt zeigt. Der äußere Teil dieses \wedge schief stehenden Komplexes liefert den Masseter, Temporalis und Pterygoideus externus, der innere Teil den Pterygoideus internus und Tensor tympani.

Trotz dieser Befunde und obgleich SCHULMAN (1906) gezeigt hatte, daß der M. pterygoideus externus ein dorsaler Muskel sei, ist eine sicher begründete Homologie der vier Komponenten der Säugermuskulatur mit Komponenten bei Emammalia noch nicht gegeben worden. Dies rührt vor allem daher, daß die Innervation und Gliederung der Amphibien- (und Reptilien-) Kaumuskulatur nicht bekannt war, also an dem ungenügenden Vergleichsmaterial. Es rührte teilweise aber auch von dem bedenk-

lichen Irrtum her, daß man vom „Pterygoid“ entspringende Muskeln als Vorläufer der beiden Mm. pterygoidei der Säugetiere finden wollte. GAUPP (1913) hat hierauf schon hingewiesen und hat ausgeführt, daß ja der Pterygoideus externus an der Ala temporalis entspringe und höchstens der Pterygoideus internus am „Pterygoid“. Dieser Knochen ist aber, wie wir gleichfalls durch GAUPP (1910) wissen, gar nicht das „Pterygoid“ der Amphibien und Sauropsiden, sondern ein Rest des „Os parabašale“ dieser Tiere. — Es ist also in keinem Falle nötig, für einen der beiden Muskeln einen Vorläufer mit einem Ursprung am „Os pterygoideus“ aufzusuchen — ja es würde jetzt geradezu ein Ursprung von diesem Knochen als Bedenken gegen eine Homologie geltend gemacht werden können.

Der gegenwärtige Stand der Frage findet sich bei GAUPP (1913, p. 134—146) in der kritisch-umsichtigen Weise dieses Forschers dargestellt. Ich selbst habe (1913) den Versuch gemacht, die Homologien, begründet auf die Innervation durchzuführen. Der Kernpunkt des Vergleichs ist der, daß bei den Säugern nur ein ventral innervierter Kaumuskel (Pterygoideus internus) vorhanden ist, bei den Amphibien und Reptilien deren zwei. Ferner liegt der 3. Ast des Trigemini bei den Säugtieren zwischen beiden Mm. pterygoidei, bei den Amphibien und Reptilien dagegen zwischen der Gruppe der Mm. pterygoidei einerseits¹⁾ und dem Cranio-mandibularis nebst Mandibularis externus²⁾ andererseits. Bereits im vorigen Jahre habe ich diese Verhältnisse so erklärt, daß die laterale und occipitale Schicht des Pterygoideuskomplexes, d. h. also der M. pterygoideus posterior³⁾, sich als Kaumuskel nicht auf die Säugetiere vererbt haben könne. Der vordere, orale Teil, der Pterygoideus anterior⁴⁾, würde dadurch seine Lage zum Nerven beibehalten haben, während das, was wir „Pterygoideus externus“ nennen, unmittelbar nach lateral davon als eine Neugliederung entstanden sein müsse. Als Mutterboden für diese Neugliederung kann aber nach der ganzen Sachlage nur eine tiefere Schicht des M. cranio-mandibularis⁵⁾ in Betracht kommen.

1) Ad. mand. internus und posterior LUTHER.

2) Pseudotemporalis und Add. mandib. externus LUTHER.

3) Add. mand. posterior LUTHER.

4) Add. mand. internus LUTHER.

5) Pseudotemporalis LUTHER.

Diese Annahme läßt sich durch eine Anzahl schwerwiegender Gründe — abgesehen von den soeben schon genannten — stützen. Es sind dies

erstens solche, die in embryologischen Beobachtungen ihre Stütze haben. Nach REUTER und EDGEWORTH steht beim Schwein und Kaninchen das Blastem des Pterygoideus externus ursprünglich in innigstem Zusammenhang mit demjenigen des Temporalis. Es wäre also, falls der Temporalis der Säuger im Craniomandibularis¹⁾ der Amphibien und Reptilien steckte, und das ist wahrscheinlich der Fall, an sich schon die embryonale Untersuchung ein Beweis für die vorgetragene Ansicht;

Zweitens Gründe in der Beschaffenheit der cranio-mandibularen Muskulatur bei Amphibien. Wir haben diese als ein Gebilde von steigendem Schichtenreichtum kennen gelernt und können ihr die Disposition, eine neue innere Schicht, etwa vom Craniomandibularis medius aus, selbständig abzugliedern, nicht absprechen. Unter welchen Umständen dies erfolgte, ist eine Frage für sich. Es eröffnet sich jedenfalls dem Verständnis der Kieferfrage ein neuer Weg, wenn wir annehmen, daß eine Komponente dieses Muskels, von besonderem Wert für spezifische, neue (etwa Sauge-) Bewegungen, es war, die für die Zerlegung des Unterkiefers von Wert wurde und daher in besonderer Weise zur Selbständigkeit gelangte. Hierdurch soll ebensowenig eine feste Ansicht über den gänzlich dunklen Hergang geäußert werden, wie über die für eine solche Wirkungsweise vorauszusetzende Insertion. Beides behalte ich mir für den Fortgang meiner Arbeiten vor.

Drittens Gründe gegeben in der Innervation des Pterygoideus externus bei den Säugetieren. Hierbei berichte ich zugleich über eigene noch unveröffentlichte Teile meiner Arbeiten. Durch SCHULMAN ist bekannt geworden, daß der Pterygoideus externus aus derselben Quelle wie der Temporalis und Masseter innerviert wird. Insbesondere besteht eine tiefe Portion des Temporalis, der er nahesteht, bei Ornithorhynchus. Es existiert hier ein N. temp. prof. anterior, der mit dem N. pteryg. externus zusammen dem N. buccinatorius angeschlossen verläuft. Ähnlich ist es auch bei Echidna. Diese tiefe Temporalisportion (Pars sphenoidalis des Caput anterius) der

1) Pseudotemporalis LUTHER.

Pars temporalis des *M. masseterico-temporalis* von *Echidna* und *Ornithorrhynchus* ist also dem *Pterygoideus externus* innig verwandt. Auch ihre Ursprünge liegen nahe beieinander (s. bei SCHULMAN). Ich habe nun dies Verhältnis bei Säugetieren in großem Umfange geprüft und finde, daß es durchaus gesetzmäßig ist. Die Doppelnervation des Temporalis durch *Nn. temporales profundi anteriores* und *posteriores* (Mensch) ist bekannt. Die vorderen dieser Nerven gehen vom *N. buccinatorius* ab. Bei einer großen Reihe von Säugetierköpfen, die ich daraufhin untersucht habe, ist die Doppelnervation durchgehends anzutreffen; dabei wechselt aber der Anteil der beiden Nervenbezirke sehr stark. Am geringsten ist ihr Anteil am Aufbau des Temporalis nach meinen Präparaten bei Huftieren und Paarhufern; am größten bei Insectivoren (besonders *Centetes*) und Marsupialiern, d. h. dieser, dem *Pterygoideus externus* eng verwandte tiefste Kopf des Temporalis bildet in diesen Fällen fast den ganzen Temporalis; der durch *Nn. temporales prof. posteriores* versorgte Anteil ist hier nur gering.

Die Gesamtheit all dieser Gründe fällt schwer ins Gewicht für die Annahme, daß der *Cranio-mandibularis* der Amphibien (oder Reptilien?) in seinen tieferen Schichten Sonderungen erfahren habe, die zur Bildung einer völlig selbständigen (*Pterygoideus externus*) und einer an den Temporalis angeschlossenen bleibenden Portion (*Caput anterius*) geführt haben mögen. Dabei muß aber ein bisher unbekanntes Moment funktioneller Art, eine für die ganze zur Säugetierorganisation führende Entwicklungsrichtung, eine entscheidende Rolle gespielt haben. Die Analyse dieses Momentes und die Feststellung der für seine Wirksamkeit voraussetzende Organisation halte ich für die Hauptaufgabe der weiteren Forschung.

Noch eine weitere Homologie, die bereits in der Literatur erörtert worden ist, läßt sich nach meinen Untersuchungen nunmehr sicherer begründen. Es ist die zwischen dem „*Detrahens mandibulae*“ der Monotremen und dem „*Masseter*“ der Nichtsäuger¹⁾. Hierüber sagt TOLDT (1908) Folgendes: „Vor allem ist die Sonderstellung des *M. detrahens mandibulae* der Monotremen

1) LUTHER scheint diesen Muskel der Monotremen vom *Pterygoideus posterior* (*Add. mand. posterior* seiner Nomenklatur) abzuleiten.

in seiner Innervation durch einen Zweig des Trigeminus begründet. Diese hat bis jetzt eine befriedigende Erklärung nicht gefunden.“ TOLDT ist aber der Meinung, daß Anhaltspunkte zu einer morphologischen Deutung bestehen. Als solche Deutung gibt er an, „daß sich dieser Muskel bei der Neubildung des Kiefergelenks . . . von dem Masseter abgespalten habe; . . . diese Annahme befindet sich auch in Einklang mit den Ermittlungen SCHULMANS über den Nerven des M. detrahens, nach welchem sich dieser vom gemeinsamen Nervenstamm für die Mm. temporalis und masseter, und zwar erst nach dessen Austritt aus der Schädelhöhle, abzweigt“. GAUPP hatte bereits vor SCHULMAN auf die Bedeutung dieses Muskels hingewiesen und betont, daß, da er ein Trigeminusmuskel sei, er gerade Zeugnis für die Theorie ablege, daß das Kiefergelenk der Säuger zwischen den Trigeminusmuskeln entstanden sei, so daß dann einer dieser Muskeln eben occipital vom Gelenk zu liegen komme.

Abgesehen von der oben zitierten Ansicht TOLDTS ist eine genauere Fixierung eines bestimmten Muskels als Homologon des Detrahens mandibulae nicht erfolgt. Jene Ansicht TOLDTS erläutert GAUPP folgendermaßen (1913): Unter „Abspaltung vom Masseter“ sei wohl nicht zu verstehen, daß er sich „von einem schon gut differenzierten Säugermasseter nachträglich abgespalten habe und kaudalwärts gewandert sei, sondern . . . daß er sich zugleich mit dem Masseter selbst aus einer gemeinsamen Muskelmasse der Reptilien (dem sogenannten capiti-mandibularis) bei der Neubildung des Kiefergelenks herausdifferenziert hat; GAUPP meint dann, daß als Ausgang in erster Linie in Betracht kämen die Portionen des großen M. capiti-mandibularis, die unmittelbar vor dem Quadrato-Articulargelenk gelegen sind. — Nach der ganzen Sachlage kann nun nur ein dorsal innervierter Muskel dabei in Frage kommen. Diese Muskelteile besitzen aber gerade bei Reptilien nach meinen Erfahrungen eine so geringe Selbständigkeit, daß man schwerlich gerade bei ihnen den Ausgang der Neubildung suchen möchte. Sehr viel klarer liegen die Dinge bei den Urodelen, wo in der Tat der M. mandibularis externus¹⁾ als wohl charakterisierter und sehr selbständiger Muskel in Betracht kommt. Er mit seinem oft weit nach hinten reichenden Ursprung (z. B. Menobranchus) leistet auch hinsichtlich seiner Topographie allen

1) Add. mand. externus LUTHER.

Forderungen genüge, die an das Homologon des Detrahens mandibulae zu stellen sind. Bei der Abgliederung des Unterkiefers empfängt er ohne weiteres die Lage, die der Detrahens bei Monotremen innehat. Insbesondere ist seine Innervation durch die beiden von mir nachgewiesenen Äste so, daß sie fast unmittelbar gültig sein kann für die von SCHULMAN für seinen Detrahens gemachten Angaben. Ob freilich der Muskel ganz oder partiell zum Detrahens geworden sei, muß vorab unbeantwortet bleiben. Somit glaube ich in dem M. mandibularis externus den Mutterboden für den Detrahens mandibulae der Monotremen sehen zu können.

Es bleibt also noch die gesamte Masse der oberflächlichen Schichten des M. cranio-mandibularis übrig¹⁾, deren Vererbbarkeit auf die Säugetiere nach der ganzen Sachlage nicht bezweifelt werden kann. Aus diesen Schichten müssen die als Pars masseterica, Pars zygomatico-mandibularis und Caput medium + posterius des M. temporalis bezeichneten Kaumuskeln hervorgegangen sein. Die Innervation, die sie alle als abhängig von einem einzigen dorsalen Nervenstamm nachweist, widerspricht dem nicht; im Gegenteil wird diese Annahme dadurch unterstützt, daß alle diese Portionen — wenigstens bei Monotremen nach SCHULMAN — unselbständig sind, weil sie ihre Nerven mit Nachbarportionen gemeinsam beziehen. Nur das Caput anterius des Temporalis macht mit einem selbständigen Nerven eine Ausnahme. Ganz ähnlich aber zeigen sich bei Urodelen die oberen Schichten des Cranio-mandibularis im Gegensatz zu der tiefsten Schicht.

Es ist nach all dem möglich, ein Grundschema für die Homologien zwischen Emammalia und Mammalia aufzustellen. Es liefert

1. der M. mandibularis externus den M. detrahens mandibulae der Monotremen. Bei höheren Säugetieren sind Reste des Muskels bis jetzt nicht nachgewiesen;
2. der M. cranio-mandibularis
 - a) mit seinen oberen Schichten den Masseter und obere Portionen des Temporalis;

1) Pseudotemporalis LUTHER.

- | | |
|--|--|
| b) mit tiefen Schichten | das Caput anterius des Temporalis und den M. pterygoideus externus; |
| 3. der M. pterygoideus anterior | den M. pterygoideus internus (fehlt bei den Monotremen); |
| 4. der M. pterygoideus posterior s. levator partis articularis cartilag. Meckeli | keine, als Kaumuskeln wirksamen Elemente, wahrscheinlich den M. tensor tympani und M. pterygospinosus. |

Die Tatsache, daß der Pterygoideus internus den Monotremen fehlt, ist für die tiefe und höchst einseitig verschobene Stellung dieser Tiere bedeutsam, spricht indes von einer anderen Seite für die Richtigkeit der Homologien. Denn wenn nach unseren obigen Darlegungen dieser Muskel mit den tiefsten Teilen des Cranio-mandibularis bei Urodelen fast stets noch zusammenhängt (s. S. 167) und wenn diese Tatsache so gedeutet worden ist, daß an dieser Stelle die Entfaltung einer dorsalen Schicht von dem ursprünglichen, ventral innervierten Adductor mandibulae begonnen habe, so würde man als Ausgang für die Monotremen Formen anzunehmen haben, bei denen der Adductor mandibulae in die Bildung eines Pterygoideus posterior nahezu ganz aufgegangen war, während ein kleiner Bezirk an der Verwachsungsstelle mit den oberflächlichen Schichten bestehen blieb, der, bei Rückbildung des Pterygoideus posterior, sich als nicht scharf in seiner Zugehörigkeit definierter Bestandteil den tiefen Teilen des Cranio-mandibularis anschloß.

Das hier entworfene Bild wurde gewonnen durch Feststellung der Innervation der Kaumuskeln bei Amphibien und durch Vergleich der Ergebnisse dieser Feststellung mit dem, was über die Innervation der Säugermuskeln bekannt war. Im einzelnen ergeben sich nun noch interessante Parallelen. Zunächst ist es bedeutsam, daß Säuger und Reptilien, was die Verwendung der einzelnen Komponenten anlangt, in deutlichem Gegensatze stehen. Die Reptilien entwickeln die ältesten Bestandteile der Muskulatur, die direkten Abkömmlinge des Adductor mandibulae zu ungemeiner Höhe der Ausbildung. Sie kauen vorzugsweise mit dem Pterygoideus posterior (und verwenden den Pterygoideus anterior teilweise zur Bewegung des beweglichen Pterygopalatingerüstes?). Die dorsalen Schichten der Muskulatur

sind, namentlich was den Cranio-mandibularis anlangt, stark reduziert, zum Teil (Mandibularis externus) mit dem Pterygoideus posterior verschmolzen oder in Verschmelzung begriffen. Die Säugetiere haben die uralten Bestandteile des Adductor mandibulae bis auf den zum Pterygoideus internus umgebildeten Teil als Kaumuskeln verloren. Die Hauptmasse ihrer Kaumuskeln entstammt der sekundären, dorsalen Kaumuskulatur, die bei ihnen eine enorme Entwicklung genommen hat. Ganz im Gegensatz zu den Reptilien ist es gerade der Cranio-mandibularis, der die wichtigen und charakteristischen Kaumuskeln der Säugetiere liefert. In der sehr geringen Entfaltung der dorsalen Trigemini-muskulatur bei Reptilien und ihrer starken Ausbildung bei Säugetieren erblicke ich ein Moment, das einer direkten Ableitung der Kaumuskeln der Säugetiere von denen der Reptilien hinderlich in den Weg tritt. Höchstens die Chelonier kämen hierbei in Betracht. Eine Kaumuskulatur, wie sie die Urodelen, und unter ihnen Formen wie Cryptobranchus, besessen haben, ist als Ausgang eher brauchbar; auch an Siren muß gedacht werden. Es wird Aufgabe der weiteren Untersuchung, auch an fossilem Material, sein, diesen Ausgängen nachzuforschen.

Einige Worte über den Tensor veli palatini seien anmerkungsweise hinzugefügt.

Man leitet ihn entweder (KOSTANECKI) vom Pterygo-mandibularis oder vom Pterygo-sphenoidalis (FÜRBRINGER, CORDS) ab. GAUPP, der diese ganze Frage eingehend erörtert (1913, p. 137138), scheint der ersteren Annahme näher zu stehen. Die von mir geschilderten Tatsachen (vgl. z. B. Textfig. 15 2, 3) würden am ehesten mit dieser Annahme vereinbar sein. Pterygoideus internus, Tensor veli palatini und Tensor tympani würden dann Teile des Pterygoideus anterior + posterior sein, derart, daß der Tensor veli palatini dem Übergangsbereich zwischen beiden (s. auch Textfig. 2) entspricht, aber nähere Beziehungen (Textfig. 15) zum Pterygoideus anterior behielt. Interessant ist nun, daß beide erwähnten Ansichten eine Vereinigung unter der Voraussetzung zulassen, daß der Pterygo-sphenoidalis der Reptilien aus dem Pterygoideus anterior herzuleiten sei, wie mir das durch seine Innervation wahrscheinlich gemacht wird. Dann könnte auch in ihnen, nicht aber im Levator suspensorii der Selachier der Mutterboden für den Muskel liegen.

Was die Ursprünge und Insertionen anlangt, so ist die oben gegebene Übersicht über die Homologien auch mit ihnen keineswegs im Widerspruch. Im Gegenteil: das Gebiet, das der Ursprung des Cranio-mandibularis am Schädel der Urodelen ein-

nimmt: Frontale, Parietale, Orbitosphenoid und Parabasale, läßt sich ohne Annahme größerer „Wanderungen“ auch als Ursprungsgebiet des Masseter, Temporalis und Pterygoideus externus bei Säugetieren betrachten. Die Insertionen all dieser Muskeln liegen am Dentale, wie die des Cranio-mandibularis. Auch für Ursprung und Ansatz des Pterygoideus internus bestehen keine Schwierigkeiten, während in der Insertion des Pterygoideus externus allerdings noch ein ungelöstes und für die ganze Kieferfrage entscheidendes Problem steckt, auf das ich im II. Teil dieser Untersuchungen eingehen zu können hoffe.

Würzburg, 4. Mai 1914.

Nachtrag. Als der vorletzte Korrekturbogen dieser Abhandlung an mich gelangt war, kam mir die Arbeit von LUTHER zu Händen: „Über die vom N. trigeminus versorgte Muskulatur der Amphibien mit einem vergleichenden Ausblick über den Adductor mandibulae der Gnathostomen und einem Beitrag zum Verständnis der Organisation der Anurenlarven“, Acta soc. scient. fennicae, Bd. XLIV, Nr. 7, Helsingfors 1914. Die Abhandlung bildet eine Fortsetzung früherer Abhandlungen desselben Verfassers (vgl. das Literaturverzeichnis 1909, 1913). Die Schrift LUTHERS behandelt zum Teil andere, für die Gesamtfrage nach dem Wert der einzelnen Bestandteile der Trigeminiuskulatur höchst wichtige Gebiete (Kaumuskeln der Gymnophionen, ventrale Constrictorengruppe) in mustergültiger, umfassender Weise. In dem von uns gemeinsam behandelten Gebiete ist LUTHERS Darstellung von der Kaumuskulatur der Anurenlarven und deren Metamorphose auf viel reicheres Material gestützt und zum Teil auch eingehender gehalten, als bei mir. Trotzdem stimmen unsere Ergebnisse nahezu völlig überein. In dem speziellen Gegenstande meiner Untersuchungen aber, den Componenten der Adductor mandibulae, scheinen mir die Ergebnisse LUTHERS noch nicht als Abschluß unserer Kenntnis gelten zu können.

In der Beschreibung stimmen unsere Darstellung in dem, was wir beide gesehen haben auch hier völlig überein. Nicht an allen, wenn auch an einigen Punkten hebt LUTHER diese Übereinstimmung mit meinen Angaben, soweit sie (1913) publiziert waren, hervor. Die Konstatierung dieser Übereinstimmung vermissen ich z. B. an der wichtigsten Stelle auf p. 65, wo LUTHER den Verlauf des Nerven zum Pterygoideus posterior beschreibt. Was die Vergleichung bei LUTHER anbelangt, so scheint sie mir in ihrer Würdigung der Beziehungen zwischen Amphibien und Fischen reich an fruchtbaren Anregungen, die jedoch wegen unzureichender Kenntnisse der Fischverhältnisse (namentlich des durch meine Untersuchungen am Krokodil 1914 besonders wichtig gewordenen M. mandibularis internus [AOW VETTERS]) noch weiterer Prüfung bedürfen werden. Die Vergleichung

mit Amnioten, die LUTHER selbst nur (p. 121) als provisorisch betrachtet wissen möchte, weicht von der in meiner Darstellung gegebenen, wie sie auch in ihren Grundzügen schon in meinem Vortrage (1913) mitgeteilt war, in jeder Hinsicht ab. Insbesondere scheint mir, daß LUTHER dem Übergewicht der ventralen Muskulatur bei Sauropsiden und ihrer starken Reduktion zugunsten der dorsalen bei Säugetieren nicht hinreichende Würdigung hat zuteil werden lassen. LUTHERS Terminologie habe ich noch in die Synonymentabelle aufnehmen können. Im Übrigen habe ich Abweichungen in Fußnoten erwähnt.

Würzburg, 26. Juli 1914.

Erklärung zu den Tafeln 1—5.

In allen Abbildungen, mit Ausnahme der Figg. 1, 3, 5, 8, 12, sind die homologen Muskelteile mit den gleichen Farben wiedergegeben und zwar:

Rosa, der *M. mandibularis externus*,
 Hellbraun, der *M. cranio-mandibularis sublimis*,
 Dunkelbraun, der *M. cranio-mandibularis medius*,
 Rot, der *M. cranio-mandibularis profundus* und die *Mm. pterygoidei*.

In der Darstellung der Nerven sind:

Gelb, die sensiblen	}	Äste gekennzeichnet.
Weiß, die motorischen		

Tafel 1.

Fig. 1. Schädel von *Siredon* nach einem in der Würzburger anatomischen Sammlung vorhandenen, stark getrockneten Exemplar. Die Ursprungsflächen der Muskeln eingetragen, desgl. teilweise die Insertionen. *Cranio-mandibularis profundus* dunkelrot.

Fig. 2. Kaumuskeln von *Siredon*. *Mandibularis externus* am Ursprung abgelöst und zurückgeschlagen. *Cranio-mandibularis sublimis* und vorderster Teil des *Profundus* am Ursprung abgelöst und nach unten geschlagen. *R. II. Trigemini* abgeschnitten und nach außen geschlagen. *R. ophthalmicus profundus* ein wenig sichtbar, ehe er unter den Muskel tritt.

Fig. 3. Schädel von *Amphiuma* mit Muskelursprüngen und Insertionen wie in Fig. 1. Schädel nach einem Exemplar des Senckenbergischen Museums in Frankfurt.

Fig. 4. Kaumuskeln von *Amphiuma*. *Mandibularis externus* abgetragen. Oberflächliche und mittlere Schichten des *Cranio-mandi-*

bularis gleichfalls abgetragen. Vom Cranio-mandibularis profundus ist aus dem occipitalen Teil ein Stück herausgenommen, um den Nerven „10“ deutlich zu machen. Die lateral vom R. ophthalmicus profundus gelegene Schicht des Muskels ist am Ursprung abgelöst und zur Seite geschlagen. R. II. Trigemini abgeschnitten, der Stumpf emporgeschlagen. R. ophthalmicus profundus in situ, doch ist in der Mitte ein Stück entfernt, um die Nerven „7, 8, 9“ deutlich zu machen.

Fig. 5. Schädel von *Siren lacertina*. Original im Zoologischen Institut zu Würzburg. Ursprünge der Muskulatur (s. Fig. 1).

Fig. 6. Oberflächliche Lage der Kaumuskeln von *Siren*. Die oberflächliche Portion des Mandibularis externus am Ursprung abgelöst und gegen den Unterkiefer zurückgeschlagen. Tiefe Portionen des Muskels in situ „Verbindungsportion“ in situ. Oberflächliche Schicht des Cranio-mandibularis am Ursprung abgeschnitten und zurückgeschlagen. Mittlere Schicht des Cranio-mandibularis in situ. Pterygoideus anterior und posterior teilweise sichtbar; ersterer an seiner Insertion am Außenrande des Dentale, letzterer an seiner Insertion vor dem Gelenk. R. ophthalmicus profundus zwischen Cranio-mandibularis medius und anterior heraustretend.

Tafel 2.

Fig. 7. Die in Fig. 6 in situ befindlichen Muskelschichten abgelöst und heruntergeschlagen. Processus postorbitalis mit dem an ihm entspringenden Muskel in Zusammenhang gelassen. Übersicht über den Situs der Mm. pterygoideus anterior und posterior. Die Nerven „10“ und „11“ der Fig. 6 abgelöst. An der Außenseite der Pterygoidmuskulatur. Der Nerv 12a, sich gabelnd und in den Muskel eintretend. Der Nerv 12b schlingt sich um den occipitalen Rand des Muskels und erscheint vorn zwischen beiden Muskeln wieder.

Fig. 8. Schädel von *Menobranchus*. Original in eigenem Besitz. Muskelursprünge und -ansätze wie Fig. 1.

Fig. 9. Situs der Kaumuskeln von *Menobranchus*-Mandibularis externus, Cranio-mandibularis sublimis und medius.

Fig. 10. Die in Fig. 9 dargestellten Muskeln abgelöst und heruntergeschlagen. Äußere Lage des Cranio-mandibularis profundus. R. II. Trigemini abgeschnitten, Stumpf zurückgeschlagen. R. ophthalmicus profundus verdeckt.

Fig. 11. Darstellung der tiefsten Schichten des Cranio-mandibularis von *Menobranchus* mit ihren Nerven. Die äußerste Feinheit des Nerven „6“ ist in der Wiedergabe der Originalfigur nicht zum Ausdruck gelangt.

Tafel 3.

Fig. 12. Schädel von *Cryptobranchus* mit Muskelursprüngen und -ansätzen (s. Fig. 1). Original im Zoologischen Institut zu Würzburg.

Fig. 13. *Cryptobranchus*. Ursprung des Mandibularis externus erhalten. Die beiden oberen Schichten des Craniomandibularis am Ursprung abgelöst und zurückgeschlagen, mit ihren Nerven noch teil-

weise in Zusammenhang. Äußere Schicht des Craniomandibularis profundus in situ. Gelenkwärts die tiefere Lage, nasenwärts darunter der Tensor membranae pterygo-maxillaris sichtbar. *R. II.* Trigemini abgeschnitten. *R. ophthalmicus profundus* unter dem Craniomandibularis profundus tretend.

Fig. 14. *Cryptobranchus*. Äußere Schicht des Craniomandibularis profundus zurückgelegt. Tiefste Schicht freigelegt. Die vom Pterygoid kommenden Fasern an deren linkem Rande sichtbar. Nasenwärts die *Mm. tensor membranae pterygo-maxillaris* und *pterygo-maxillaris*. *M. ophthalmicus profundus* abgetragen. Die außerordentliche Feinheit des motorischen Nerven „*8*“ ist in der Reproduktion nicht zum Ausdruck gelangt.

Tafel 4.

Fig. 15. Kaumuskeln und Nerven von *Rana mugiens*; etwa dreifach vergrößert.

Fig. 16. Unterkiefer von *Rana mugiens* von oben. *a* Skelett, *b* mit Insertionen.

Fig. 17. Situs der Kaumuskeln von *Bufo granulosus* Spix; etwa vierfach vergrößert.

Fig. 18. Schädel des Tieres, wie er nach der Präparation der Muskeln sich darstellte; etwa dreifach vergrößert.

Fig. 19. Situs der Kaumuskeln in ihrer oberflächlichen Lage. Nerven „*2*“, „*3*“, „*5*“ der Fig. 17 sichtbar.

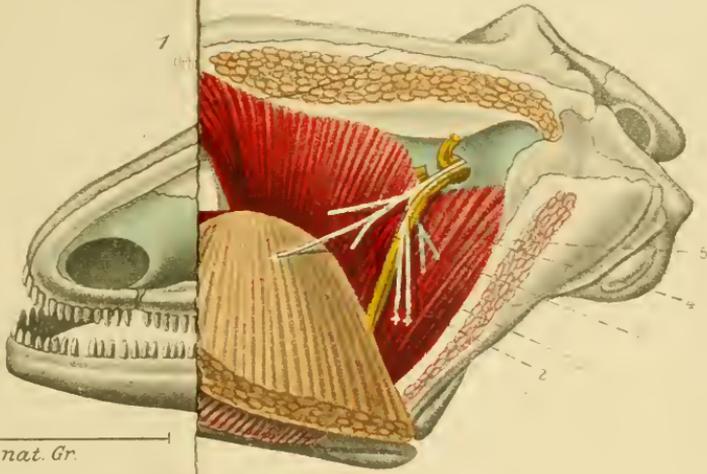
Erklärung dieser Figuren im Text.

Tafel 5.

Eig. 20. Schädel einer etwa 6 cm langen *Pelobotes*larve vor der Metamorphose von oben. Situs der Kaumuskeln. Das Bild bringt rechts und links verschiedene Zustände der Muskulatur zum Ausdruck.

Fig. 21. Halbschematische Abbildung eines Schädels einer 2 cm langen *Pelobotes*larve, während der Metamorphose der Kaumuskeln.

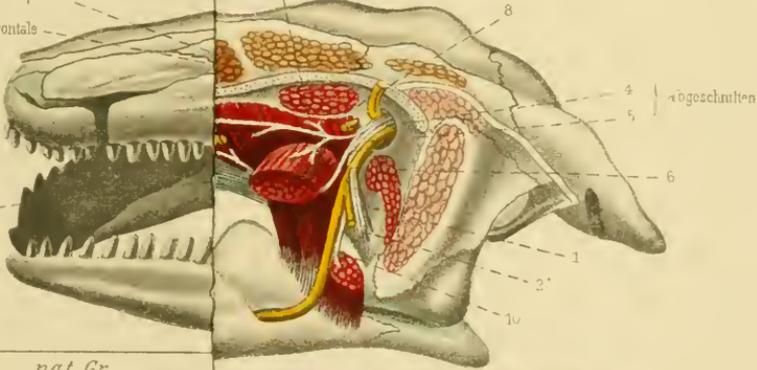
Erklärung dieser Figuren im Text.



nat. Gr.

Vomeropalatinum 3.

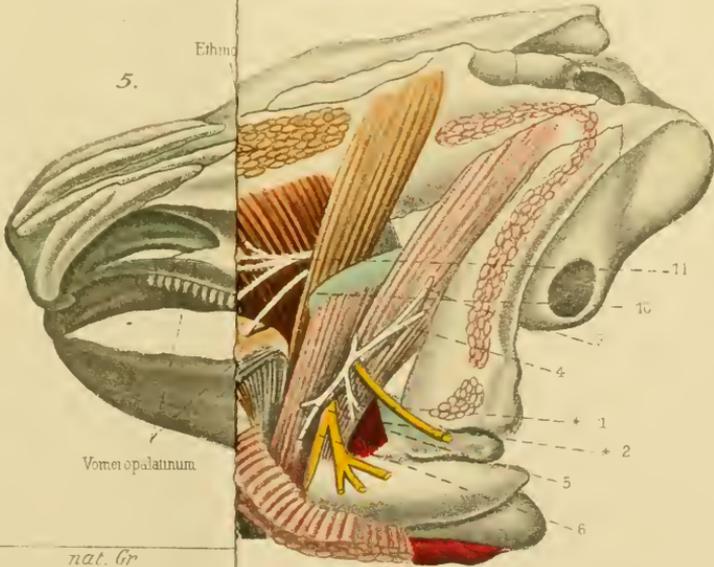
Præfrontale



nat. Gr.

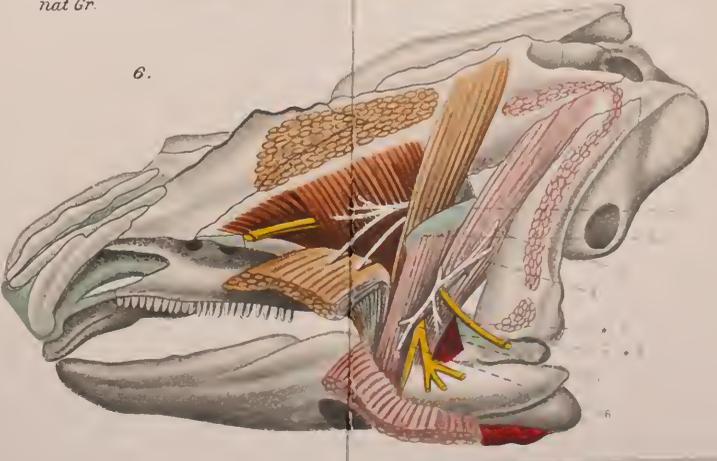
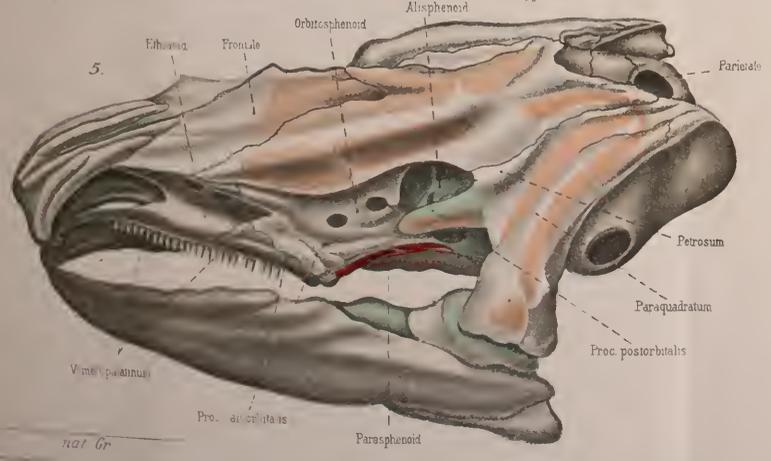
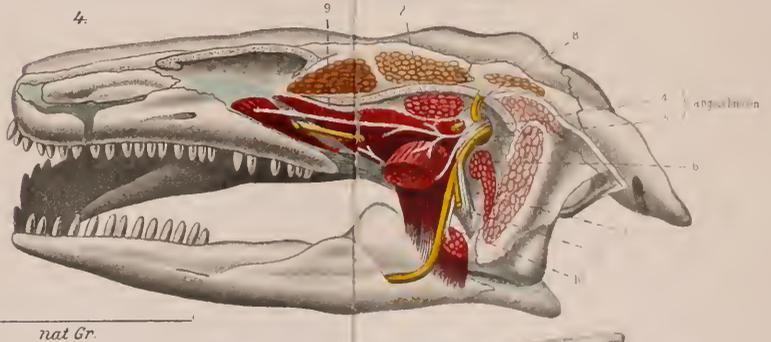
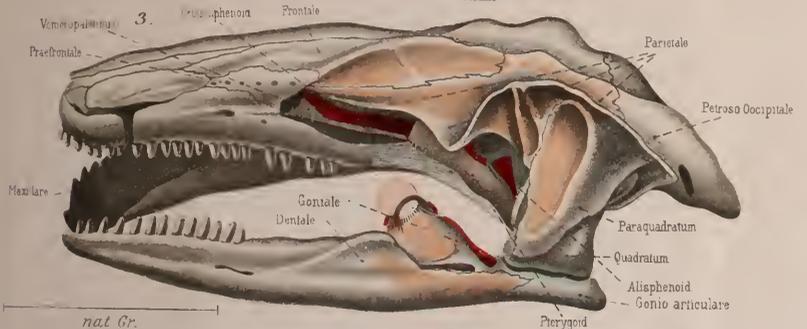
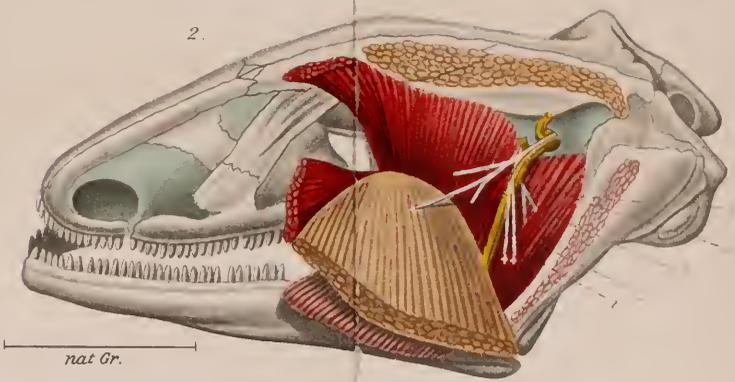
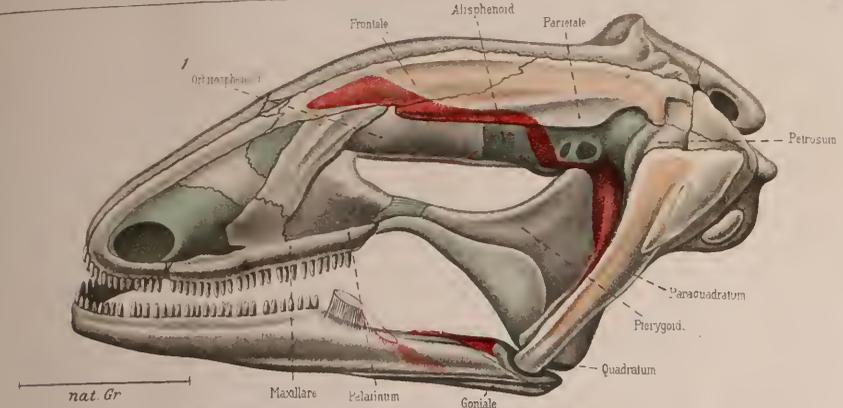
Maxillare

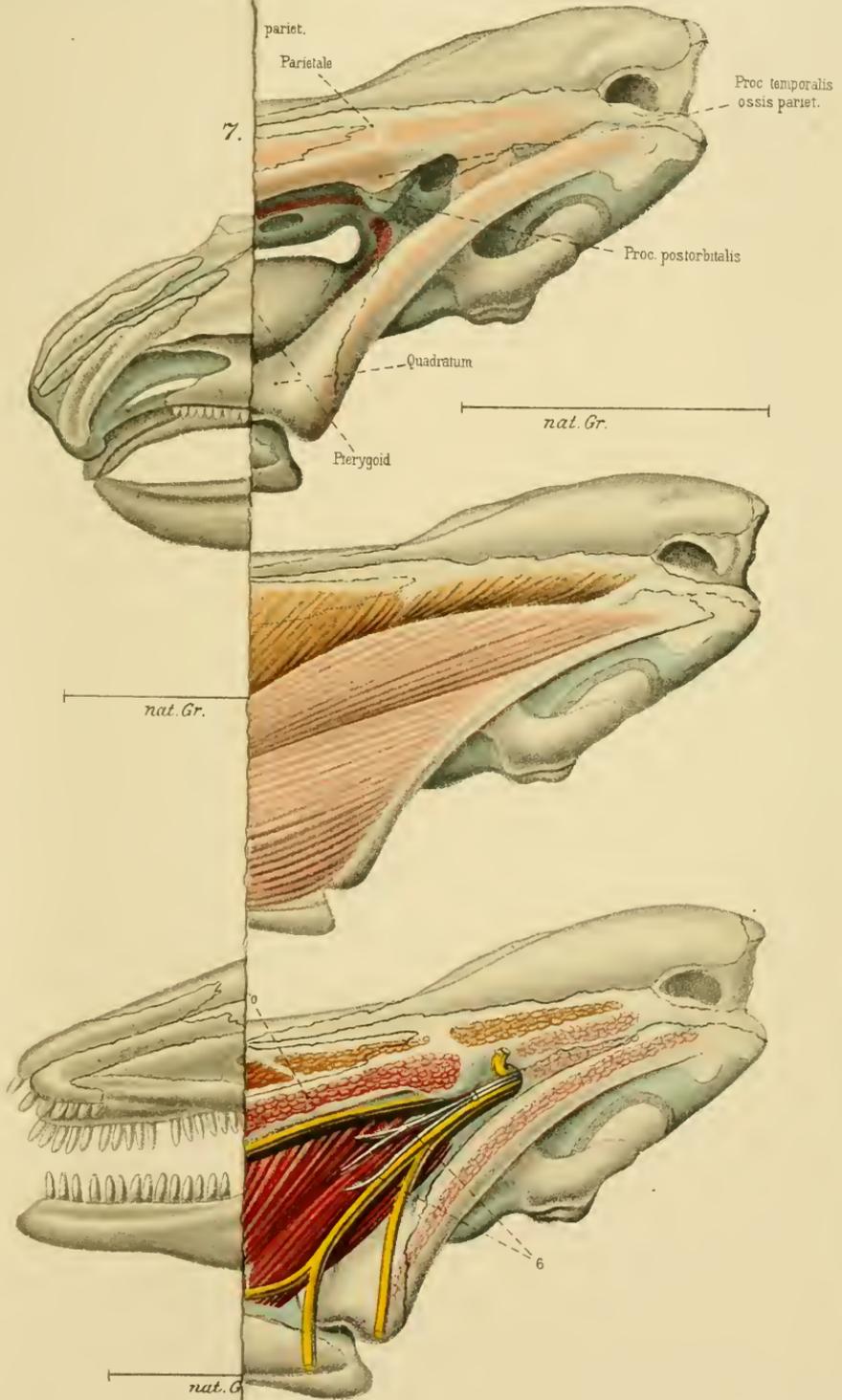
abgeschulten

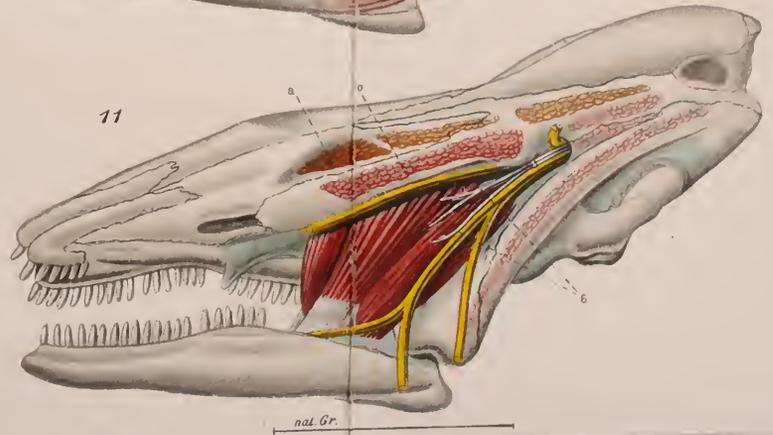
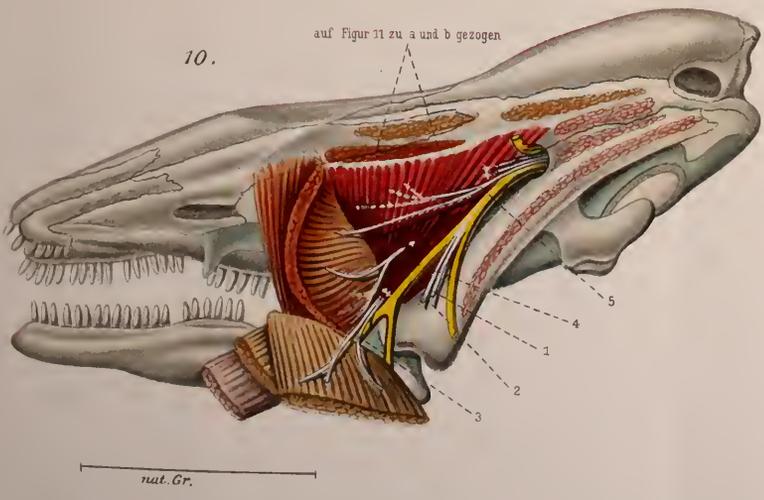
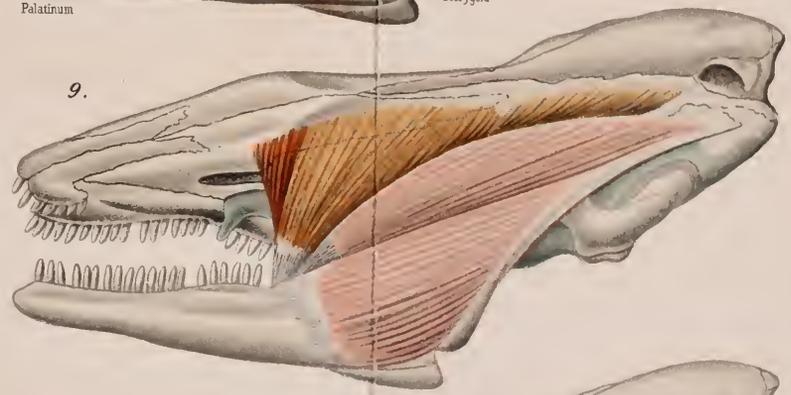
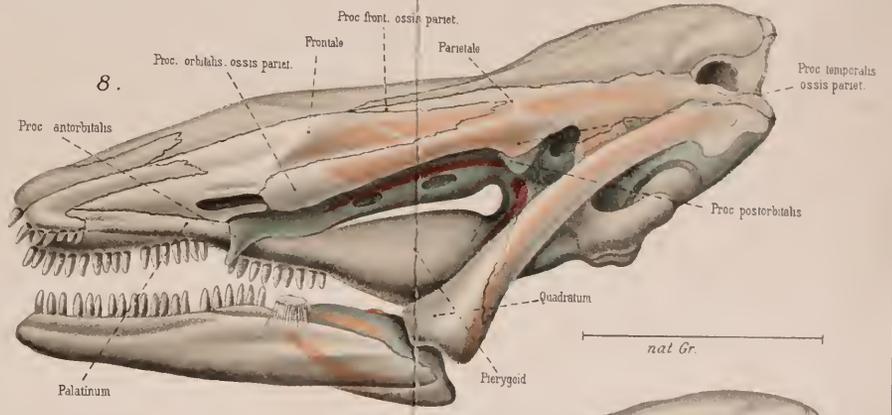
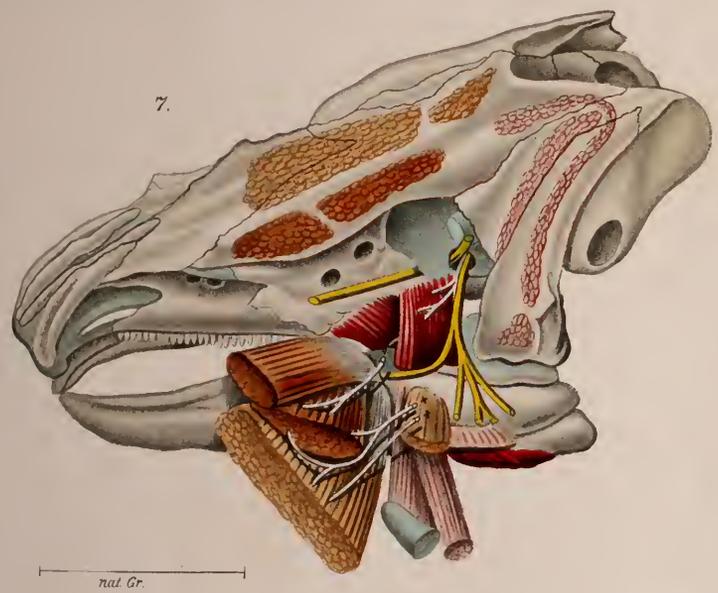


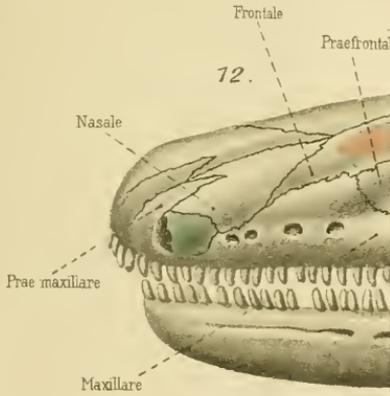
nat. Gr.

Vomeropalatinum

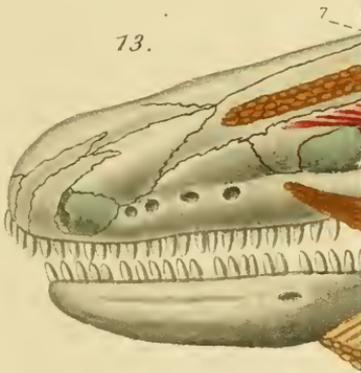






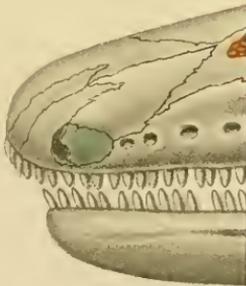


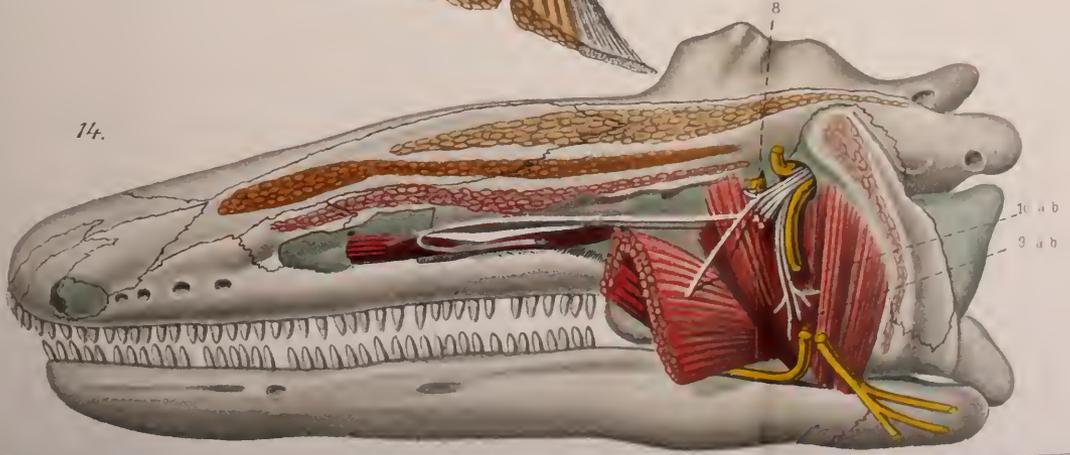
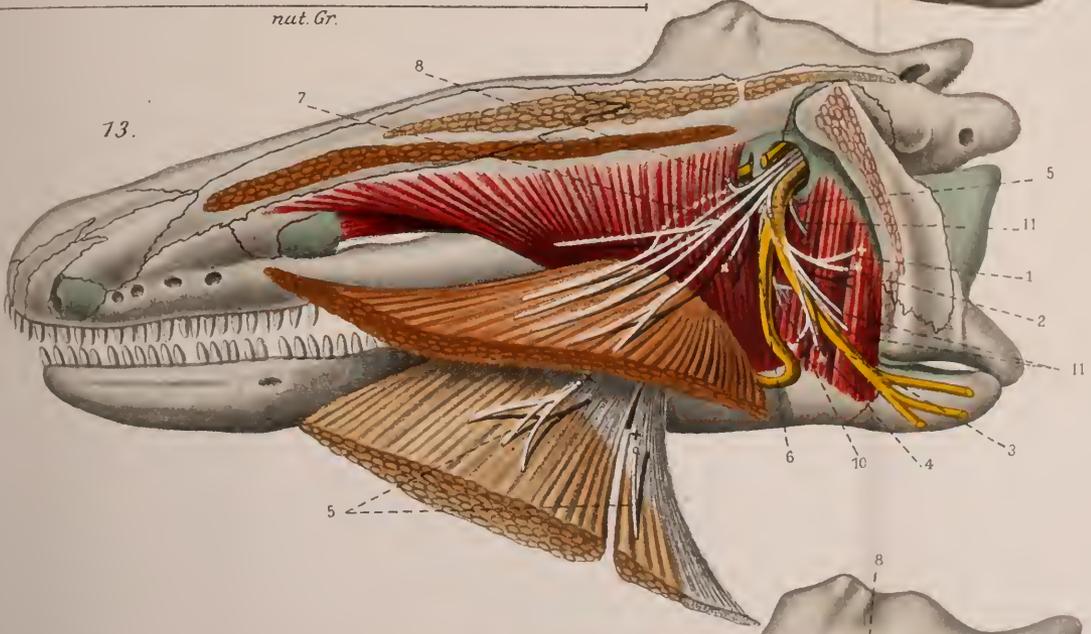
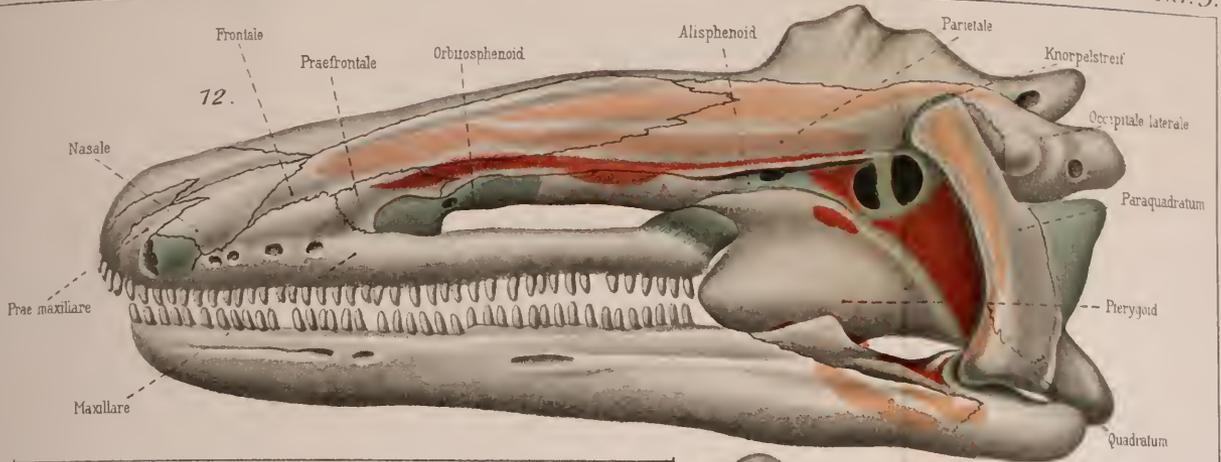
nat. Gr.



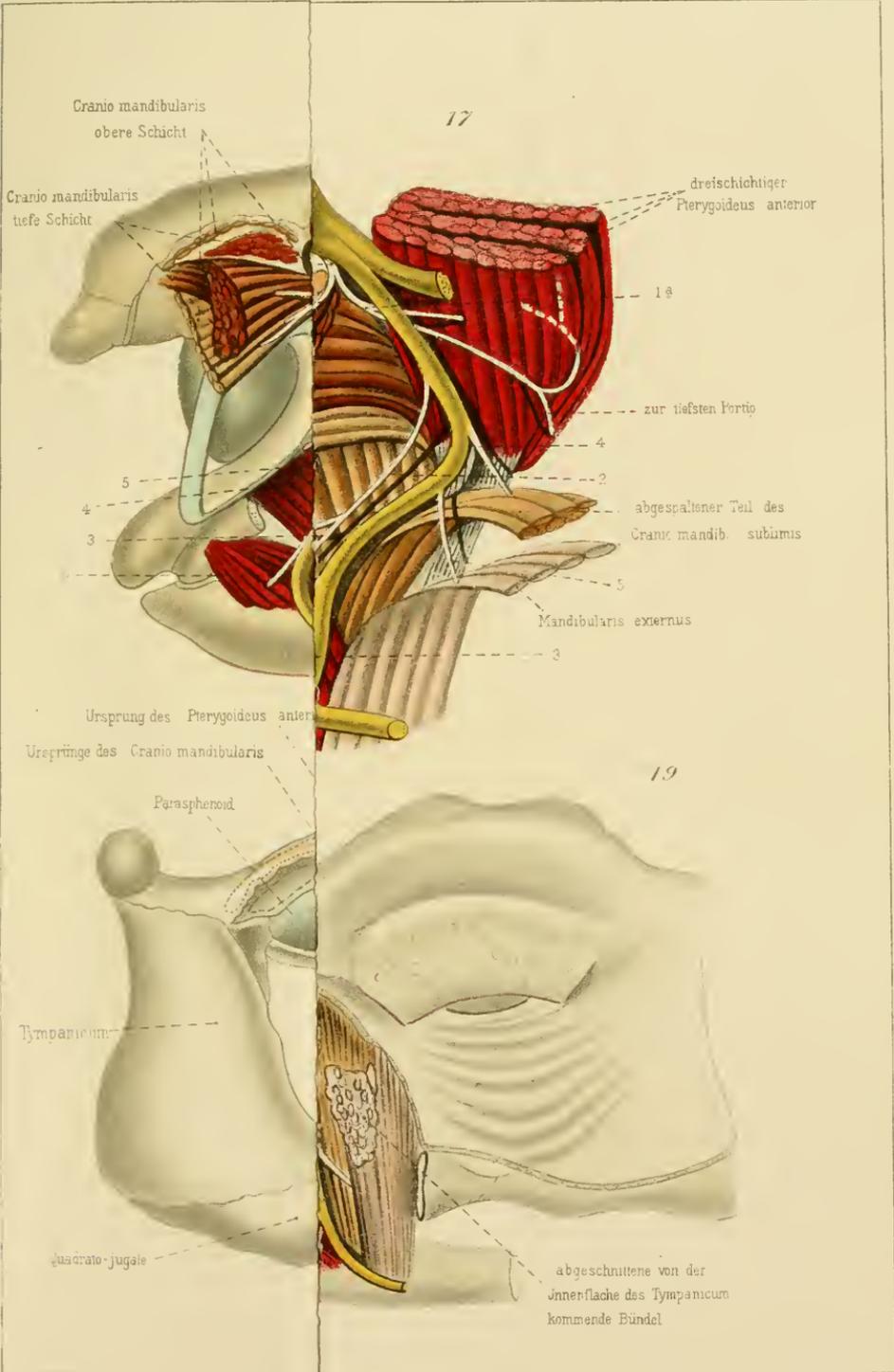
5

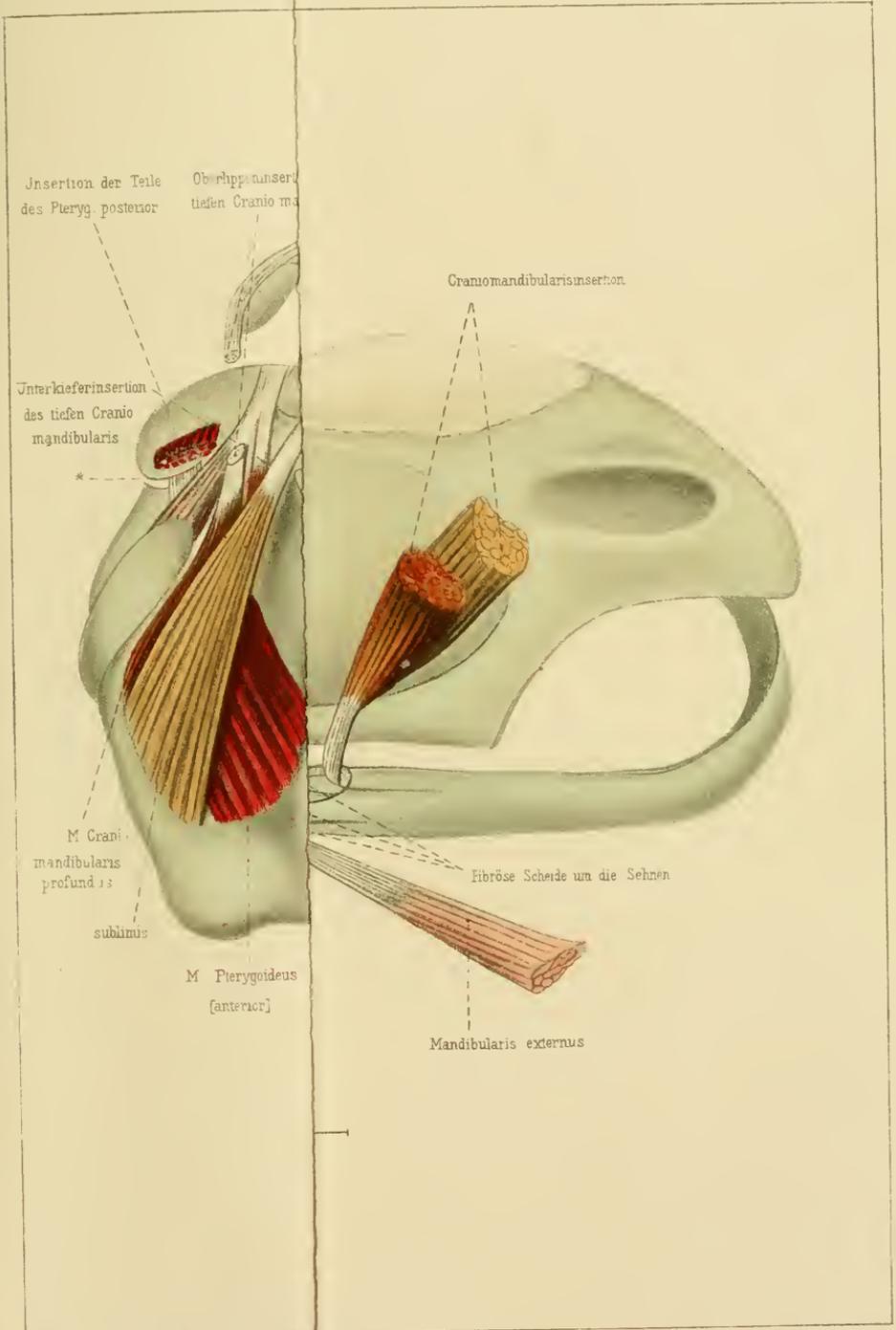
14.











Insertion der Teile
des Pteryg. posterior

Oberlippeninsertion
tiefen Cranio ma

Cranomandibularisinsertion

Unterkieferinsertion
des tiefen Cranio
mandibularis

*

M Crani-
mandibularis
profundus

sublimis

M Pterygoideus
[anterior]

Fibröse Scheide um die Sehnen

Mandibularis externus

