

## Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels.

Von

Dr. Philipp Stöhr,  
Prosector in Würzburg.

---

Mit Tafel XXIX und XXX.

---

### Einleitung.

Es giebt wohl kaum ein Capitel in der Geschichte des Wirbelthierskeletes, welches so verschiedene, sich vielfach widersprechende Auslegungen erfahren hätte, als die Entwicklung und Deutung des Gehörknöchelchen. Sehen wir auch ab von den eigenthümlichen Resultaten, zu denen eine Vergleichung der bei den Säugethieren bestehenden Einrichtungen nach unten mit denen niederer Wirbelthiere führt, so ergiebt sich selbst dann noch eine Reihe von Arbeiten, deren Resultate in directem Widerspruche zu einander stehen.

Nachdem von GÜNTHER<sup>1)</sup> und HUXLEY<sup>2)</sup> bei Hatteria der directer Zusammenhang des Hyoidbogens mit dem Stapes nachgewiesen worden war, schien die schon früher ausgesprochene Lehre, dass der fragliche Skelettheil genetisch in engen Beziehungen zum zweiten Visceralbogen stehe, das Uebergewicht zu gewinnen. Dem gegenüber aber machte sich auf entwicklungsgeschichtlichen Studien fussende Behauptungen geltend, welche den streitigen Theil — wenigstens bei den Amphibien — als einen Theil der Labyrinthwand angesehen wissen wollten. Nachdem schon früher REICHERT<sup>3)</sup> die viscerale Natur des Operculi

1) Philosoph. Transactions 1867. p. 620.

2) »On the Representatives of the Malleus and the Incus of the Mammalia the other Vertebrata« in »Proceedings of the Royal Society«. 1869. p. 394.

3) REICHERT, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien nebst den Bildungsgesetzen des Wirbelthierkopfes im Allgemeinen und seinen hauptsächlichsten Variationen durch die einzelnen Wirbelthierclassen Königsberg 1838.

in Abrede gestellt hatte, waren es SEMMER<sup>1)</sup> und zuletzt PARKER<sup>2)</sup>, welche die Abstammung des Operculum vom zweiten Visceralbogen bei den urodelen Amphibien leugneten, während bei den höheren Thieren eine solche zugestanden wurde. Die Homologie des Operculum der Amphibien mit der Columella resp. dem Stapes der höheren Thiere war damit aufgehoben. Es schien mir indessen eine Vereinigung beider Parteien möglich durch die Annahme, dass die Columella aus zwei genetisch verschiedenen Theilen bestehe: aus einer in die Fenestra ovalis eingesenkten Platte, welche von der Labyrinthwand stammte (Operculum s. s.) und aus einem verschieden geformten, theils knorpeligen, theils knöchernen Stiel, welcher das dorsale Ende des zweiten Visceralbogens darstellte (Columella s. s.). Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch eine Beobachtung TRAUTMANN'S<sup>3)</sup>, die allerdings von diesem in einem andern Sinne gedeutet wurde.

Unter solchen Umständen schien es lohnend, die Entwicklung der Columella bei den Reptilien zu verfolgen. Die Untersuchung wurde auch begonnen, allein bald ergab sich die Nothwendigkeit, den Schädel der Urodelen zuvor noch einmal einer genaueren Untersuchung zu unterziehen, da mir die einzige Arbeit von SEMMER (die von PARKER war damals noch nicht erschienen) nicht hinreichende Aufschlüsse bot. Es zeigte sich nun im Verlaufe einer Arbeit, die eigentlich nur eine Voruntersuchung sein sollte, so viel Eigenthümliches, von den bisherigen Beschreibungen Abweichendes, dass ich mich veranlasst sah, mein ursprünglich gefasstes Thema weiter hinauszuschieben und die Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels eingehender zu untersuchen.

Die dabei gewonnenen Resultate habe ich in drei Abschnitten niedergelegt. Der erste behandelt die jüngsten Anlagen des knorpeligen Kopfskeletes, des Kraniaum sowohl, wie des Visceralskeletes, der zweite Abschnitt den eigentlichen Zielpunkt der unternommenen Untersuchungen, die Entwicklung der Ohrkapsel und der ihr anliegenden Theile bis zu ihrer definitiven Ausbildung; der dritte Abschnitt endlich schildert die Schicksale der Kopfchorda, der knorpeligen Basilarplatte und die Bildung des Processus odontoideus des ersten Rumpfwirbels.

1) A. SEMMER, Untersuchungen über die Entwicklung des MECKEL'schen Knorpels und seiner Nachbargebilde. Dissertation. Dorpat 1872.

2) PARKER, On the Structure and Development of the Skull in the Urodulous Amphibia, in Philosophical Transactions of the Royal Society. vol. 167. pt. 2.

3) TRAUTMANN, Der gelbe Fleck am Ende des Hammergriffs, in »Archiv für Ohrenheilkunde«. XI. Bd. Neue Folge. V. Bd. p. 105.

Da ich in gleicher Weise die Entwicklung des Kopfskeletes der Anuren zu untersuchen gedenke, habe ich hier von einer Vergleichung mit diesen und einer eingehenden Berücksichtigung der einschlägigen Literatur Abstand genommen.

Die Untersuchungen wurden hauptsächlich an Triton cristatus vorgenommen, welcher, in Würzburg leicht zu beschaffen, in allen Larvenstadien mir zur Verfügung stand; ausserdem habe ich untersucht Triton taeniatus und — hauptsächlich zum Vergleich mit den Angaben PARKERS — die jüngeren Stadien von Siredon pisciformis, welche letztere ich der Liberalität KÖLLIKER'S verdanke. Die Beschränkung auf eine so geringe Anzahl von Arten findet wohl ihre Entschuldigung durch die Schwierigkeiten, die mit den jetzt üblichen Untersuchungsmethoden verknüpft sind. Anfertigung, Studium der Schnittserien, Zeichnen und Modelliren der Schnitte nimmt viele Zeit in Anspruch, so dass ich bei einer gründlichen Untersuchung unmöglich daran denken konnte, dieselbe auf viele Arten auszudehnen.

Schliesslich erfülle ich noch die angenehme Pflicht, Herrn Geh. Rath v. KÖLLIKER für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit welcher mir derselbe seine reichhaltige Bibliothek zur Verfügung stellte, meinen besten Dank auszusprechen.

### Methoden der Untersuchung.

Die Thiere wurden nach der von KLEINENBERG<sup>1)</sup> angegebenen Weise in Lösungen von Chromsäure oder Pikrinsäure gebracht und darauf in schwachem, starkem und absolutem Alkohol allmähig gehärtet. Die meisten kleineren Larven und Embryonen wurden alsdann in einer neutralen oder schwach ammoniakalischen Carminlösung von dunkelrother Farbe in toto gefärbt. Grössere Larven wurden dagegen vor dem Färben in eine gesättigte, wässrige Pikrinsäurelösung gebracht, in welcher sie längere oder kürzere Zeit verweilen mussten, je nachdem mehr oder weniger Knochen vorhanden war. Köpfe erwachsener Tritonen blieben bis zu mehreren Monaten in der Lösung. Aus der Pikrinsäure kamen die Objecte direct in eine stark ammoniakalische Carminlösung. Nach 18—24 Stunden wurden die Präparate aus der Carminlösung genommen und die überflüssige Farbe in destillirtem Wasser, das mehrmals gewechselt werden musste, ausgewaschen. Nach etwa 6—10 Stunden wurden sie in dünnen Spiritus gebracht, der allmähig durch immer stärkeren ersetzt wurde.

Ausser der Carminfärbung habe ich mit Vortheil das von WEIGERT

1) Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere von FOSTER u. BALFOUR. Uebers. v. KLEINENBERG. 1876. p. 244.

empfohlene Bismarckbraun angewendet. Die gehärteten Objecte wurden, wenn nöthig, nach der von Busch<sup>1)</sup> angegebenen Methode in 1—2 % Salpetersäure entkalkt, ausgewaschen und dann in die Anilinfarbe übertragen, von welcher ich mir eine gesättigte, mit 50 Theilen absoluten Alkohols versetzte Lösung bereitet hatte<sup>2)</sup>. Die Färbung leistet gerade für meine Zwecke ganz Vorzügliches; die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels färbt sich tief dunkelbraun, so dass man an den Schnitten schon bei Betrachtung mit unbewaffnetem Auge die knorpligen Skelettheile deutlich erkennen kann.

Anfangs habe ich die so gefärbten und gehärteten Objecte auf kurze Zeit (20—30 Minuten) in Bergamottöl gebracht und dann in die von KLEINENBERG (l. c. p. 246) angegebene Mischung von Spermaceti und Ricinusöl eingebettet. Die Einbettungsmasse hat aber den Nachtheil, dass sie mit befeuchtem Messer geschnitten werden muss. Es kann da selbst bei aller Vorsicht leicht geschehen, dass Theile, die nicht in festem Zusammenhang unter einander stehen, z. B. Visceralbogen und Schädel auf Frontalschnitten, aus ihrer ursprünglichen Lagerung gebracht werden. Ebenso macht die Uebertragung dünnerer Schnitte auf den Objectträger Schwierigkeiten, die, wenn auch zu überwinden, doch sehr zeitraubend sind. Ich habe deshalb die Methode aufgegeben, nachdem ich hier bei Dr. BRAUN eine andere kennen gelernt hatte, welche gestattet, die Präparate trocken zu schneiden. Die Behandlung ist folgende: Die gehärteten und gefärbten Präparate kommen aus dem absoluten Alkohol in Terpentinöl, 6—24 Stunden je nach der Grösse des Objectes, aus diesem in eine concentrirte Lösung von Terpentinparaffin, in welcher sie ebenfalls so lange bleiben, und werden dann endlich in eine Masse eingebettet, die aus vier Theilen Paraffin und einem Theil Talg besteht. Ist die Procedur auch eine etwas langwierige, so lohnt sich doch die Mühe vollkommen. Die Masse dringt in die engsten Spalten, so dass Masse und Präparat wie aus einem Gusse sind; sie lässt sich trocken schneiden, bröckelt nicht und selbst die feinsten Schnitte können mit einer gebogenen Nadel auf den Objectträger übertragen werden, ohne dabei die geringste Verlagerung ihrer Theile zu erfahren. Die anhaftende Masse wird durch einen Tropfen Terpentinöl aufgelöst und der Schnitt nun in Dammarfirniss eingeschlossen.

Zur Anfertigung der Schnitte bediente ich mich des LONG'schen

1) Busch, Zur Technik der mikroskopischen Knochenuntersuchung. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XIV.

2) Genauere Angaben finden sich in BORN's »Nasenhöhlen und Thränen-nasengang der amnioten Wirbelthiere«. Morpholog. Jahrbuch. V. p. 64 u. 65.

Mikrotoms, das mit vorzüglichen Messern ausgestattet ist. Die meisten Köpfe habe ich in frontaler Richtung durchschnitten, doch leisteten mir auch horizontale und in sagittaler Richtung angefertigte Schnitte gute Dienste. Von besonderem Vortheil waren mir letztere beim Studium des Processus odontoideus. Um möglichst sicher zu gehen, habe ich von kritischen Stadien die Thiere in Abständen von  $\frac{1}{2}$ —4 mm untersucht und Serien derselben Grössen in verschiedenen Schnittrichtungen angelegt.

Meistens betrug die Dicke meiner Schnitte  $\frac{1}{20}$  mm; sie reichte vollkommen aus zur deutlichen Erkennung und Unterscheidung der einzelnen Gewebstheile; bei den kleineren Objecten legte ich von gleich grossen Thieren mehrere Serien an; feinere von  $\frac{1}{60}$ — $\frac{1}{80}$ — $\frac{1}{100}$  mm Dicke für histologische Untersuchungen oder zur Entscheidung fraglicher Bilder, und dickere von  $\frac{1}{20}$  mm zum Modelliren.

Bei Anfertigung der Modelle bin ich nach der von BORN<sup>1)</sup> angegebenen Methode verfahren. Sie ist mir von wesentlichem Nutzen gewesen.

So weit es mir möglich war, suchte ich meine durch Schnitte und Modelle gewonnenen Resultate durch Präparation unter der Loupe zu controliren; mit Vortheil verwendete ich dabei gefärbte Köpfe.

Zur Darstellung schematischer Totalansichten junger Visceralskelete habe ich die Querschnitte der einzelnen Bogen auf quadrirtes Papier übertragen, nachdem ich die Abstände der Querschnitte sowie die Breite dieser mit einem Ocularmikrometer gemessen hatte.

## Erster Abschnitt.

### Die ersten Anlagen des Kopfskelets.

Die Skeletanlagen des Kopfes bilden sich aus einem Gewebe, welches aus netzförmig anastomosirenden, embryonalen Zellen und zahlreichen, grösstentheils in Zellen eingeschlossenen Dotterplättchen besteht.

#### A. Visceralskelet.

Die ersten Veränderungen, welche in diesem indifferenten Gewebe bemerkbar sind, äussern sich in einer mehr regelmässigen Stellung der Zellen, welche nun in relativ grossen Abständen senkrecht zur Längsachse des betreffenden Skeletstückes gestellt sind. Sehr rasch erfolgt eine Vermehrung dieser Zellen; die Skeletanlage besteht alsdann aus einem Blastem, welches sich gerade so verhält, wie die kürz-

1) BORN, Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch Bd. II. p. 579.

lich von STRASSER<sup>1)</sup> beschriebene axiale Gewebsmasse der Extremitäten junger Urodelenlarven, also zahlreiche rundliche, stellenweise facettirte Kerne und eine geringe Menge Protoplasma zeigt. Die meisten Dotterplättchen sind alsdann verschwunden; der fast vollkommene Mangel an Dotterplättchen ist fortan ein charakteristisches Zeichen für die Anlagen des Visceralskeletes. Das erste Stück, welches auf diese Weise angelegt wird, ist der erste Visceralbogen. Er ist unten in der Medianlinie nahezu geschlossen und theilt sich bald in zwei Abschnitte, in das dorsale dickere Quadratum und in den dünneren, aber längeren MECKEL'schen Knorpel. Kurze Zeit darauf entsteht der Zungenbeinbogen, dem dann rasch die Anlagen des ersten, zweiten, dritten und endlich des vierten Kiemenbogens folgen.

Bei einem 9 mm langen Embryo von Triton cristatus findet man schon die Anlagen sämtlicher Visceralbogen mit Ausnahme des letzten. Die Anlagen sind meist deutlich umschrieben, die ältesten an einigen Stellen sogar von spindelförmigen Zellen, die einen gestreckt ovalen Kern besitzen, umgeben.

Es ist nicht schwer, aus einer fortlaufenden Reihe von Schnitten sich ein Bild des jungen Visceralskeletes zusammenzustellen (Taf. XXIX, Fig. 1). Der erste Bogen lässt zwei Theile, Quadratum und MECKEL'schen Knorpel unterscheiden. Hinter diesem liegt der Zungenbeinbogen (*ZB*), der, wie seine Nachfolger, noch sehr wenig gekrümmt ist, so dass er in den Bereich weniger Schnitte fällt. Von ihm entspringt eine kurze, mediane, nach hinten gerichtete Anlage. Sie ist unpaar und entspricht dem spätern ersten Basibranchiale (*Bb*<sup>1)</sup>). Diese lässt zunächst jederseits einen Fortsatz entstehen, der in gleicher Richtung, wie der Zungenbeinbogen verläuft: die Anlage des ersten Kiemenbogens (*KB*<sup>1)</sup>). Dicht dahinter entspringen zwei weitere Aeste, die zweiten Kiemenbögen (*KB*<sup>2)</sup>), welche in diesem Stadium als mediale Aeste des ersten Bogens betrachtet werden können. Dieser Zustand ist indessen nur ein vorübergehender, die zweiten Kiemenbögen nähern sich später der Medianlinie und erhalten ein eigenes Basibranchiale. Bei Menobanchus scheint jener embryonale Zustand zu persistiren, denn wie ich aus der Abbildung HUXLEY's<sup>2)</sup> ersehe, ist bei diesem Thier der zweite Kiemenbogen ein Spross des ersten. Die

1) STRASSER, Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrbuch. Bd. V. 1879.

2) HUXLEY, On the Structure of the Skull and of the Heart of Menobanchus lateralis. pl. XXX. fig. 2 in »Proceedings of the scientific meetings of the Zoological Society of London«. 1874. Part II. Vergl. auch WIEDERSHEIM, Kopskelet der Urodelen in Morpholog. Jahrbuch. III. Bd. 1877. Taf. I. Fig. 4.

dritten Kiemenbögen ( $KB^3$ ) sind mediale Aeste der zweiten; von vierten ist noch Nichts wahrzunehmen. Dagegen finde ich zu beiden Seiten des Kehlkopfeinganges eine dichte Gruppe von Zellen, die denen der Bogenanlagen gleichen, nur sind hier noch viele Dotterplättchen dazwischen gestreut. Das ist die Anlage der Kehlkopfknorpel, die indessen eine Zeitlang in diesem indifferenten Zustand verharrt, ehe sie sich in wirklichen Knorpel umwandelt. Es liegt nahe, diese Anlage mit den Visceralbögen in Verbindung zu bringen, sie etwa als einen Theil des vierten Kiemenbogens zu betrachten; allein bei Triton cristatus entsteht der vierte Kiemenbogen als medialer Ast des dritten und kommt nicht so nahe an den Kehlkopfeingang zu liegen. Vielleicht giebt die Entwicklungsgeschichte anderer Amphibien Aufschluss über dieses interessante Verhältniss <sup>1)</sup>.

Bei einer nur wenig längeren Larve desselben Thieres ( $9\frac{1}{2}$  mm) sind die genannten Theile schon viel weiter vorgeschritten. Nicht nur dass die gesammten Anlagen viel deutlicher geworden sind, sich schärfer abgrenzen, auch neue Theile haben sich gebildet, und im vorigen Stadium schon eingeleitete Verschiebungen haben stattgefunden. Der vierte Kiemenbogen ist angelegt (Fig. 2  $KB^4$ ); er ist ein medialer Spross des dritten. Die dorsalen Enden sämmtlicher Kiemenbögen sind mit einander verbunden, gehen in einander über. Der erste Kiemenbogen inserirt nicht genau an den lateralen Rand der unpaaren medianen Anlage, sondern an den seitlich untern Rand derselben, ein Verhalten, das im nächsten Stadium noch ausgeprägter erscheint. Der zweite Kiemenbogen hat seine directen Beziehungen zum ersten aufgegeben (cf. Fig. 2).

Schon in diesem Stadium beginnt an einzelnen Stellen die knorpelige Differenzirung, indem die früher dicht gedrängten rundlichen Kerne weiter auseinanderrücken und eine gleichartige Grundsubstanz auftritt. Jetzt ist dieser Vorgang am besten in der dorsalen Hälfte des Quadratum zu beobachten; allmählig schreitet die Umwandlung in Knorpel ventralwärts vor. Es differenzirt sich also zuerst das Quadratum, dann der an dieses stossende Theil des MECKEL'schen Knorpels. Auf diese Weise entsteht das Bild eines sich Entgegenwachsens der Knorpelspangen. Die knorpelige Differenzirung erfolgt übrigens so rasch, dass es nicht leicht ist, sich von dem geschilderten Vorgang zu überzeugen. Ein weiterer erschwerender Umstand liegt darin, dass die dorsalen Enden noch in die Länge wachsen. Das ist besonders bei dem Zungenbeinbogen und den Kiemenbögen der Fall, ich habe in-

<sup>1)</sup> Auch eine genaue Untersuchung von Siredon pisciformis führte zu keinem entscheidenden Resultate.

dessen auch hier mit aller Deutlichkeit gesehen, dass die knorpelige Differenzirung nicht in der Mitte, sondern getrennt in den Seitentheilen ansetzte. Die knorpeligen Anlagen des Visceralskelets sind somit paarig.

In kurzer Zeit ist das Visceralskelet in Knorpel umgewandelt; bei einer 40 mm langen Larve von *Triton cristatus*, Fig. 3, sind nun sämtliche Kiemenbögen in einem Zustand, welcher von nun an — Segmentirung abgerechnet — mit nur geringen Abänderungen durch das ganze Larvenleben persistirt. Die ventralen Enden des Zungenbeinbogens haben sich abgegliedert vom 4. Basibranchiale, das noch ungegliedert mit den ventralen Enden des ersten Kiemenbogens zusammenhängt. Die oben erwähnte Verschiebung ist noch viel deutlicher und soll an einer Reihe von Querschnitten beschrieben werden.

Fig. 4. In der Mitte sieht man einen etwa rhombischen oder plump kleeblattförmigen Knorpel: das erste Basibranchiale ( $Bb^1$ ) kurz vor der Theilung; seitlich unten liegen die durchschnittenen Zungenbeinhörner ( $ZB$ ), darüber Stücke des Quadratum ( $Q$ ).

Fig. 5. Das erste Basibranchiale ist zerfallen in zwei Stücke, die übereinander liegen. Das obere hat einen kreisrunden Querschnitt; es ist das zweite Basibranchiale ( $Bb^2$ ). Das untere ist ein queres Band mit aufgetriebenen Enden; es hat etwa die Gestalt einer im Griff geknickten Hantel; es ist der Rest des ersten Basibranchiale ( $Bb^1$ ), der sich eben zur abermaligen Theilung anschickt.

Fig. 6 zeigt — das Quadratum abgerechnet — sechs Knorpelquerschnitte; die am weitesten lateral gelegenen sind wieder die Zungenbeinhörner; in der Medianlinie liegt oben das zweite Basibranchiale (es nähert sich in der Form mehr einem quer gestellten Oval), unten die mediale Fortsetzung des ersten Basibranchiale ( $UB$ ); seitlich von diesen beiden liegt je ein Durchschnitt des ersten Kiemenbogens ( $KB^1$ ).

Einen Schnitt weiter (Fig. 7) — und das zweite Basibranchiale ist in zwei neben einander gelegene Theile zerfallen: die Durchschnitte des zweiten Kiemenbogens ( $KB^2$ ); die Zungenbeinhörner sind im Begriff aufzuhören; erster Kiemenbogen und Fortsetzung des ersten Basibranchiale verhalten sich wie auf dem vorhergehenden Schnitte. Acht weitere Schnitte zeigen dasselbe Bild, dann hört die mediane Fortsetzung ( $UB$ ) des ersten Basibranchiale auf.

Combinirt man aus diesen Querschnitten ein Bild des Visceralskeletes, so ergibt sich ein Resultat, das von den bisher beschriebenen und abgebildeten Visceralskeleten wesentlich verschieden ist. Das erste Basibranchiale zerfällt in zwei übereinander gelegene Stücke.

Das obere ist das zweite Basibranchiale, das anfangs sehr kurz ist und alsbald in den rechten und linken zweiten Kiemenbogen sich spaltet. Das untere, für welches ich den Namen 1. Basibranchiale beibehalte, theilt sich in drei Theile, in den rechten und linken ersten Kiemenbogen und in ein median gelegenes unpaares Stück, welches die directe Fortsetzung des ersten Basibranchiale darstellt (Fig. 3). Es ist dasselbe Stück, welches von DUGÈS<sup>1)</sup> bei der Larve von *Triton marmoratus* (*Salamandre marbrée*) als »urohyal«, oder von HYRTL<sup>2)</sup> bei der Larve von *Salamandra maculata* als »Zungenbeinstiel« aufgeführt wird. Bei manchen Urodelen gabelt es sich am hinteren Ende; die Theilungsstelle verknöchert später, während sich das vor der Theilungsstelle gelegene Stück zurückbildet; auf diese Weise entsteht das Os thyroideum v. SIEBOLDT'S. In neuerer Zeit wird der »Zungenbeinstiel« als zweites Basibranchiale aufgeführt<sup>3)</sup>. Da aber das wirkliche zweite Basibranchiale über und vor diesem gelegen, so ist eine solche Benennung nicht statthaft. Ich will den fraglichen Skelettheil, der, wie aus Fig. 1, 2 und 3 ersichtlich ist, sich von allen Theilen des Visceralskeletes zuletzt entwickelt, Urobranchiale nennen. Da wo das erste Basibranchiale sich theilt, finden Muskeln ihre Anheftung, welche sich selbst durch die sorgfältigste Präparation nicht gut entfernen lassen. Hierin liegt wohl der Grund der Unrichtigkeit der bisherigen Abbildungen. Die Beziehungen des Quadratum zum Kanium werde ich bei der Entwicklungsgeschichte dieses berücksichtigen.

Das Visceralskelet junger Tritonenlarven ist in den jüngsten Stadien von REICHERT<sup>4)</sup> beschrieben und abgebildet worden. Seine Darstellungen weichen aber in vielen Punkten von dem eben Geschilderten ab. Es erklären sich diese Differenzen wohl zum grössten Theile durch die damals übliche Methode der Präparation mit Messer und Scheere, deren Resultate natürlich um so weniger Verlässliches boten, je kleiner die untersuchten Objecte waren. Waren ja nicht nur die feineren Knorpelzüge übersehen, sondern auch beginnende Hautverknöcherungen als »häutig-knorplige Bildungstreifen« bezeichnet worden,

1) DUGÈS, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leur différens âges. Paris 1834. pl. XV. fig. 114 c. Er vergleicht es dem Urohyale der Fische. p. 176.

2) HYRTL, *Cryptobranchus japonicus*. Schediasma anatomic. 1865.

3) So wird das Stück von den Engländern genannt. Vergl. z. B. PARKER, »On the Structure and Development of the Skull in the Urodelous Amphibia« in »Philosophic. Transactions«, vol. 167. pt. II. Tafel 29. fig. 3. Auch WIEDERSHEIM (l. c.) gebraucht die gleiche Nomenclatur.

4) l. c. II. Abschnitt. Taf. II.

was natürlich die Klarheit der Darstellung in hohem Grade beeinträchtigen musste. Es fehlt z. B. in Taf. XXIX, Fig. 17 der ventrale Theil des zweiten Kiemenbogens (Keratobranchiale<sup>2</sup>). Wahrscheinlich hat REICHERT die ventralen Theile des ersten und zweiten Kiemenbogens, die sehr nahe bei einander liegen und sich sogar an einer Stelle berühren (vergl. meine Fig. 2 u. 3), für ein Stück gehalten. In Fig. 25 ist der fehlende Theil eingezeichnet (*h*), dafür vermisse ich die mediane Fortsetzung des ersten Basibranchiale, das Urobranchiale, welches in Fig. 17 angegeben ist. Die dorsalen Verbindungen sämtlicher Kiemenbogen sind vollständig übersehen worden.

Die Deutungen REICHERT's haben längst besseren Platz gemacht und würde eine nochmalige Widerlegung derselben eine überflüssige Wiederholung sein. Dagegen möge ein Vergleich der REICHERT'schen Nomenclaturen mit den an die Stelle dieser getretenen heutigen Benennungen erlaubt sein. Der »Zungenbeinkörper«, Fig. 25  $\alpha$ , entspricht dem heutigen Basibranchiale<sup>1</sup>; das »Suspensorium des Zungenbeins«  $\delta$  dem ventralen Theile des heutigen Keratohyale, während das ganze Keratohyale gleichbedeutend ist mit dem »vordern Zungenbeinhorn« REICHERT's. Das Keratobranchiale<sup>1</sup> heisst bei REICHERT »das erste Stück des Kiemenbogenträgers, welches zum sogenannten vordern Stück des hintern Zungenbeinhorns der Tritonen wird«. Mit *a*, *c*, *d* werden als »Stücke, welche Kiemenbogen tragen«, also zweites, drittes und viertes Stück (Kiemenbogenträger) Theile bezeichnet, welche in dieser Anordnung in Wirklichkeit nicht existiren.

Der Fehler, welcher dann eine ganze Reihe von irrthümlichen Deutungen nach sich zog, beruhte darin, dass REICHERT eine Gliederung übersehen hatte, welche *h* von *a* (Fig. 25) scheidet. Dieses Uebersehen ist schuld, dass REICHERT mit demselben Buchstaben  $\mathcal{J}$  in Fig. 25 und 26 ganz verschiedene Theile bezeichnete.  $\mathcal{J}$  in Fig. 25, »das fünfte Stück oder der vierte uneigentliche Kiemenbogen, welches unserer Ansicht nach zum hintern Stück des hintern Zungenbeinhorns wird«, ist der wirkliche vierte Kiemenbogen (Branchiale<sup>4</sup>);  $\mathcal{J}$  auf Fig. 26 dagegen ist das heutige Epibranchiale<sup>1</sup>.

Das »sechste Stück, welches in die Columella sich verwandelt«, ist unser jetziges Keratobranchiale<sup>2</sup> und hat mit der Columella nie etwas zu thun. REICHERT's Figuren (17 und 25) sind übrigens nach Visceralskeleten älterer Larven entworfen, da überall schon die Abgliederung der einzelnen Visceralbogen kenntlich ist. Aus einem verhältnissmässig frühen Stadium ist das Visceralskelet, welches HUXLEY<sup>1</sup>) von

1) HUXLEY l. c. pl. XXXI. fig. 2 a.

einem eben ausgeschlüpften Triton abbildet. Dasselbe stimmt im Grossen und Ganzen mit meiner Fig. 3 überein, nur steht bei HUXLEY der Zungenbeinbogen mit dem Basibranchiale<sup>1</sup> noch in Verbindung, die dorsalen Verbindungen zwischen zweitem und drittem, und drittem und viertem Kiemenbogen fehlen und auch die oben geschilderte eigenthümliche Stellung der ventralen Enden des ersten und zweiten Kiemenbogens ist unberücksichtigt gelassen.

DUGÈS<sup>1)</sup> giebt ebenfalls eine Abbildung des Visceralskeletes einer (ältern) Tritonlarve (*Triton marmoratus*); die Verhältnisse sind daselbst viel genauer angegeben, als bei REICHERT; eine Uebersetzung der Nomenclatur DUGÈS' macht keine grossen Schwierigkeiten. Auch hier sind die dorsalen Verbindungen der Kiemenbögen nicht gezeichnet. Ebenso verhält es sich mit der 43 mm langen Larve von *Seironota perspicillata*, welche PARKER abgebildet hat<sup>2)</sup>.

Bei *Siredon pisciformis* beginnt die Verknorpelung der Anlagen des Visceralskeletes sehr frühzeitig. Schon bei einem 7 mm langen Embryo sind Spuren von Knorpelzellen zu entdecken und ist es wieder der erste Visceralbogen, welcher zuerst jene Umwandlung erfährt. Die ventralen Enden der MECKEL'schen Knorpel berühren sich in der Medianlinie; ebenso hängen die Anlagen der folgenden Bogen ventral mit den entsprechenden der andern Seite zusammen. Die Anlagen der Visceralbogen nehmen von vorn nach hinten an Deutlichkeit ab, so dass man an einem Kopfe eine ganze Reihe von Uebergängen, von der ersten Anlage an bis zur knorpeligen Differenzirung, unterscheiden kann. Bei einem zweiten, nur um Geringes längeren Embryo (7 $\frac{1}{4}$  mm) war die Differenzirung viel weiter vorgeschritten. Das Quadratum stellte da einen verhältnissmässig schlanken Knorpelstab dar, war ohne Fortsätze und zeigte sich vom MECKEL'schen Knorpel deutlich abgegliedert. Zungenbeinbogen sowie sämtliche Kiemenbogen waren deutlich knorpelig. Die Anordnung verhielt sich wie bei dem oben beschriebenen 9 $\frac{1}{2}$  mm langen, eben ausgeschlüpften Triton *cristatus*; nur von einer Verschiebung der Ursprungsstelle des ersten Kiemenbogens war noch Nichts zu bemerken.

PARKER<sup>3)</sup> hat das Visceralskelet eines 4—4 $\frac{1}{2}$  Linien (circa 9—10 Millimeter) langen Embryo von *Siredon pisciformis* ebenfalls beschrieben und abgebildet; aber es erwachsen manche Schwierigkeiten, dasselbe mit meinen Beobachtungen in Einklang zu bringen. Jünger als mein 7 mm langer Embryo scheint der PARKER's insofern zu sein, als die

1) DUGÈS l. c. pl. XV. fig. 144.

2) l. c. pl. 29. fig. 3.

3) l. c. p. 539. plate 22. fig. 1 u. 2.

ventralen Enden der MECKEL'schen Knorpel sich nicht berühren (»the Meckelian rods do not meet by a space equal to a fourth of their length«), älter in so fern, als sämtliche Visceralbogen verknorpelt sind; nur der »Pfeiler des Mandibularbogens« (das Quadratum) soll noch granulirtes indifferentes Gewebe sein. Diese letztere Angabe steht mit meinen Beobachtungen in directem Widerspruch. Die Verknorpelung schreitet, wie ich oben bei Triton cristatus beschrieben habe, dorso-ventralwärts vor, beginnt also zuerst am Quadratum und setzt sich dann auf den MECKEL'schen Knorpel fort. Beweis für meine Angabe, dass die Visceralbogen sich paarig anlegen, finde ich auch in PARKER's Fig. 2 (pl. 22). PARKER scheint daselbst nur die wirklich knorpeligen Theile abgebildet zu haben, während er die andern angelegten Partien, welche den eigenthümlichen Zusammenhang der Visceralbogen zeigen, nicht gesehen zu haben scheint. Offenbar war selbst PARKER's geschickte Hand nicht im Stande, diese subtilen Verhältnisse der sichern Beobachtung zugänglich zu machen; es war eben die Methode nicht ausreichend. PARKER hat selbst an die unrichtigen Stellen einen Schatten angebracht, Muskeln, die vom Skelet nicht zu entfernen waren und dasselbe unsichtbar machten.

Was die fehlende Vereinigung des MECKEL'schen Knorpels betrifft, so scheint mir das eine Folge der Präparation zu sein; ich glaube, dass die beiden Stücke auseinandergerissen worden sind. Auch bei HUXLEY<sup>1)</sup> finde ich den gleichen Fehler.

Im weiteren Verlaufe gleicht das Visceralskelet des Siredon so sehr dem der Tritonlarve, dass die für diese gegebene Abbildung Taf. XXIX, Fig. 3 auch als gültig für Siredon angesehen werden kann. Das gilt besonders für das zweite Basibranchiale und das Urobranchiale. Es ist demnach auch die Bezeichnung *bbr*<sup>2</sup> auf PARKER's Taf. XXV, Fig. 5 unrichtig.

## B. K r a n i u m.

Die ersten Anlagen des K r a n i u m bestehen — wie sich im Verlaufe dieser Untersuchungen zeigen wird — aus einer Anzahl wohl von einander getrennter paariger Theile. Einer von diesen verhält sich hinsichtlich seiner ersten Entwicklung wie ein Rumpfwirbel, es erscheinen hier zuerst Anlagen oberer Bogen; der zweite Theil entwickelt sich als selbständige Kapsel eines Sinnesorgans; der dritte besitzt eine gewisse Aehnlichkeit mit Bogen, zeigt jedoch eine Reihe von Eigenthümlichkeiten, die denselben von den einfacheren Bildungen entfernen und

1) l. c. pl. XXXI. fig. 1 u. 2.

das Erkennen seines ursprünglichen Verhaltens in hohem Grade erschweren. Die drei Theile werden in der Reihenfolge, in welcher sie entstehen, beschrieben werden.

Zuerst entstehen die seitlichen Schädelbalken (RATKE). Die Anlage derselben erfolgt etwas später, als die des Visceralskeletes. Gerade wie bei diesem entstehen aus dem embryonalen Bildungsgewebe jene dichtgedrängten Zellen, welche die Anlagen der Skeletstücke schon vor der knorpeligen Differenzirung erkennen lassen. Die auf dem Querschnitt erscheinenden Umrisse der Balkenanlagen sind vorn rundlich, nehmen aber bald weiter hinten die Gestalt einer aufrecht stehenden Lamelle an; das letztere findet sich besonders in der Umgebung des Sehnervendurehanges; man kann also schon von einer angelegten Seitenwand des Schädels sprechen, ehe die knorpelige Differenzirung begonnen hat. Die orbitale Schädelseitenwand wird in Verbindung mit dem Balken angelegt, nicht selbständig, wie dies GÖTTE<sup>1)</sup> als allgemeines Verhalten hinzustellen geneigt ist. Je weiter man die Balkenanlage nach hinten verfolgt, desto undeutlicher wird ihre Umgrenzung; Dotterplättchen in immer grösseren Mengen sind zwischen die Anlagen eingestreut, und ehe noch die Augäpfel auf den Frontalschnitten verschwunden sind, werden die Balkenanlagen bis zur Unkenntlichkeit verdeckt durch reichliche Dotterplättchen und die Anlagen der Augenmuskeln; erst weiter hinten findet man wieder Spuren der Balken, die dann continuirlich in das zur Seite der Chorda gelegene Gewebe übergehen, welches sich bald in die Anlage der Balkenplatten umbildet.

Aehnlich wie bei Triton cristatus ( $9\frac{1}{2}$  mm), von welchem diese Beschreibung entworfen ist, verhält es sich bei Siredon pisciformis. Auch hier nehmen die Balkenanlagen von vorn nach hinten an Deutlichkeit ab<sup>2)</sup>. In einer Beziehung aber unterscheiden sich die Anlagen

1) GÖTTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875. p. 709. — Für die Batrachier hat übrigens auch GÖTTE das Hervorgehen der orbitalen Schädelwand aus den Balken beobachtet, glaubt aber auch an die Anlagerung neuer Elemente an die Ränder, denen eine bestimmte Grenze fehlt. — HUXLEY (l. c. p. 499) hält Sphenoidal- und Ethmoidalgegenden des Amphibienschädels für Wachstums- und Umwandlungsproducte der Balken.

2) Die Balken scheinen sich also von vorn nach hinten zu entwickeln; diesem Umstande könnte einige Bedeutung gegen die Auffassung der Balken als obere Bogen beigegeben werden. Die oberen Bogen legen sich nämlich gerade umgekehrt an, sind zuerst dicht an der Chorda am deutlichsten und wachsen von da erst allmählig empor. Es ist aber nicht zu vergessen, dass die Anlagen der Balken durch gleichzeitig auftretende Muskelanlagen, die später an der seitlichen Schädelwand entspringen, alterirt werden und dass so das Erkennen des ursprünglichen Verhaltens in hohem Grade erschwert, wenn nicht unmöglich gemacht wird.

der Balken und des Visceralskeletes des Siredon von den gleichen Gebilden des Triton; während für diese die Armuth an Dotterplättchen als charakteristisch nachgewiesen werden konnte, finden sich bei Siredon in den Anlagen des Visceralskeletes, noch mehr aber in denen der Balken, Dotterplättchen und Pigmentkörnchen; letztere sind auch in grosser Menge im Gehirn und in den Ganglien, nicht aber in den Anlagen der Muskeln gelegen.

Die knorplige Differenzirung der Balkenanlagen erfolgt bei Triton und Siredon auf gleiche Weise, doch sind bei letzterem auch noch in wirklichem Knorpel Dotterplättchen zu finden. Die Balken erscheinen an Frontalschnitten von vorn nach hinten betrachtet zuerst rund, weiter hinten erheben sie sich zur Bildung der seitlichen Schädelwand (*Crista trabeculae*)<sup>1)</sup>, Taf. XXIX, Fig. 11, *Crtr*, welche zuerst eine Oeffnung zum Durchtritt des Opticus (*o*) und eines Gefässes erkennen lässt. Etwas hinter dem Opticusloch findet sich noch eine zweite grössere Oeffnung (*o'*), welche theils durch Muskelanlagen ausgefüllt ist. Auch durch diese passirt ein Gefäss und ein Bündel Nervenfasern. Dicht hinter der Begrenzung dieser zweiten Oeffnung fällt die Schädelwand steil ab und geht wieder in einen rundlichen Stab über, der mit den jetzt gleichfalls knorpligen Balkenplatten (*B Pl*) zusammenhängt. Am hinteren Rande der *Crista trabeculae* liegt das Ganglion Gasseri. Nicht lange nach diesen Vorgängen entspringt vom vordern Ende jedes Balkens ein knorpliger, gerade seitwärts gerichteter Fortsatz, der das Geruchsorgan von unten umgreift: die Balkenhörner, Fig. 12 C. Eine »Internasalplatte« fehlt jetzt noch sowohl bei Triton, wie bei Siredon (vergl. PARKER l. c. p. 546).

Halten wir nun das Gesagte dem gegenüber, was PARKER von einem 5 Linien (11 mm) langen Siredon beschreibt und abbildet. Schon ein flüchtiger Vergleich der Fig. 3 auf Taf. XXII mit den Abbildungen eines nach einem 9 mm langen Siredon verfertigten Modells, Taf. XXIX, Fig. 12 u. 13, ergiebt bedeutende Differenzen. Da ist nichts zu sehen von einem Unterschied zwischen Spange und *Crista*; der Ausschnitt, in welchem das Ganglion Gasseri liegt, fehlt; ebenso fehlt die ganze vordere Hälfte der Balken. Auch von dem Loch für den Opticus und von der zweiten hinter diesem gelegenen Oeffnung ist nichts zu entdecken, da ja der ganze Balken nicht einmal bis zur Mitte des Auges reicht. Ebenso wenig genügen die nach einer halben Linie längeren Larven entworfenen Figuren 1 und 2 auf Taf. XXIII, welche abgesehen von der fehlenden Vereinigung des MECKEL'schen

1) »A sphenoidal neural crest«. PARKER.

Knorpels und dem Mangel der Balkenhörner noch andere Fehler aufweisen, die ich später besprechen werde. Es ergibt sich eben wieder daraus die Unzulänglichkeit der Methode.

Die Abbildungen HUXLEY'S<sup>1)</sup> bedürfen keiner weiten Erörterung, da sie sich von denen PARKER'S hinsichtlich der Balken wenig unterscheiden. REICHERT'S Figuren lassen ebenfalls keinen Vergleich zu. Sie sind auch nach grösseren Larven entworfen.

Zur Zeit der knorpeligen Differenzirung der Balken steht das schon knorpelige, proximale Quadratende der Schädelseitenwand sehr nahe, ist aber doch von dieser (durch das Ganglion Gasseri) getrennt (vgl. Fig. 11). Als bald aber schiebt das Quadratum vor dem Ganglion Gasseri einen dünnen Fortsatz aufwärts, welcher mit der knorpeligen Schädelseitenwand verschmilzt (Fig. 12 u. 13). Das Quadratum wird also selbständig angelegt und setzt sich erst secundär mit dem Schädel in Verbindung.

Die Frage nach der Entstehung des Quadratum bei den Amphibien ist eine vielfach discutirte. REICHERT'S erste Angaben (l. c. p. 96 und p. 402) sind zu unbestimmt, um daraus entnehmen zu können, ob er eine selbständige Entstehung des Quadratum annimmt oder nicht; erst spätere Bemerkungen (p. 121 und p. 122) lassen vermuthen, dass er das Quadratum als einen Fortsatz des »ersten Schädelwirbels« betrachtet. In demselben Sinne, nur viel deutlicher, sprachen sich STANNIUS<sup>2)</sup> und GEGENBAUR<sup>3)</sup> aus: der Kiefernstiel ist im Zusammenhang mit dem Primordialkranium angelegt. In directem Gegensatz hierzu stehen die Beobachtungen SEMMER'S<sup>4)</sup>, welcher gefunden hat, dass bei Triton taeniatus das Quadratum sich unabhängig vom Primordialkranium entwickelt und sich erst später mit diesem in Verbindung setzt. Auch HUXLEY und PARKER haben beobachtet, dass das Quadratum selbständig angelegt wird. Ebenso scheint GÖTTE<sup>5)</sup> der Ansicht zu sein,

1) l. c. pl. XXXI. fig. 4 und 2.

2) STANNIUS, Handbuch der Zootomie. II. Theil. 2. Buch. Zootomie der Amphibien. 1856. p. 33.

3) GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1870. p. 469. In der neuesten Auflage des Grundrisses (1878) findet sich keine diesbezügliche Notiz, denn der Satz »mit dem Primordialkranium in unmittelbarer Verbindung steht das Palatoquadratum« gilt doch wohl vom Knorpelschädel der erwachsenen Thiere. p. 479.

4) A. SEMMER, Untersuchungen über die Entwicklung des MECKEL'schen Knorpels und seiner Nachbargelände. Dissertation. Dorpat 1872. p. 23 u. 74.

5) Es ist nicht leicht, sich aus den GÖTTE'schen Darstellungen ein klares Bild zu verschaffen, indessen glaube ich doch, dass WIEDERSHEIM (l. c. p. 464) Unrecht hat, wenn er sagt: »der Quadratknorpel soll nach GÖTTE ursprünglich mit der prootischen Region verbunden sein«. Es könnte allerdings die von GÖTTE p. 732 ge-

dass das Quadratum sich nicht im Zusammenhang mit dem Primordialkranium anlege, während in neuester Zeit WIEDERSHEIM<sup>1)</sup> sich an GEGENBAUR anschliesst und den ursprünglichen Zusammenhang des Quadratkorpels und der prootischen Gegend bei den Amphibien für das Richtige hält. Meine Beobachtungen, welche mich auf die Seite von HUXLEY, SEMMER, PARKER und GÖTTE stellen, bringen somit das Quadratum vollständig in die gleiche Kategorie, wie die übrigen Visceralbogen, welche ebenfalls getrennt vom Schädel angelegt werden.

Nach GÖTTE<sup>2)</sup> bildet der Schläfenflügelknorpel (d. i. der Fortsatz des Quadratum, welcher sich mit der Regio prootica verbindet) bei Bombinator die seitliche Schädelwand unmittelbar vor der Ohrkapsel allein; ein Theil des äusseren Segmentes fügt sich der ursprünglichen Schädelanlage zur Umschliessung des Hirns an. Bei den von mir untersuchten Urodelen kann von einer derartigen Leistung des Quadratum keine Rede sein, denn die Schädelseitenwand erleidet nicht die geringste Verbreiterung, nachdem sie sich mit dem Quadratum verbunden hat. Das spätere Auswachsen der Schädelwand nach hinten und ihre Verbindung mit der knorpeligen Ohrkapsel auf Rechnung des Quadratum setzen zu wollen, ist eine Annahme, die mir durch Nichts gerechtfertigt erscheint. Es ist übrigens nach dem, was ich bei PARKER sehe, ein derartiger Vorgang auch bei den Anuren zweifelhaft.

Kurz nach der Anlage der Balken entsteht die der Balkenplatten, d. i. eine paarige, zu den Seiten der Chordaspitze gelegene Anlage, der »Basaltheil des vordersten Wirbelringes« GÖTTES. Sie besteht anfangs aus demselben embryonalen Gewebe, wie die andern schon beschriebenen Skeletanlagen; die weitere Differenzirung dieses Gewebes ist aber von der der Balken und des Visceralskeletes etwas verschieden. Die Zellen rücken näher zusammen, doch sind dieselben

bene Auseinandersetzung über das Kiefersuspensorium etwas derartiges glauben machen, allein p. 629 ist bei der Schilderung der ursprünglichen Grundlage des ganzen Schädels nur von der die Wirbelsaite einschliessenden Knorpeltafel (Basalplatte) und von zwei Bogenpaaren (seitl. Schädelbalken und Occipitalanlage) die Rede. P. 634 heisst es weiter, dass der Verlauf des (ersten) Wirbelbogens an dem verdickten Seitenrande der vorderen Schädelbasis leicht zu erkennen ist, dass aber später sich diese Unterschiede zwischen den eigentlichen Grundlagen des Schädels und den secundär sich daran schliessenden Knorpeltafeln vollständig ausgleichen. Unter den »secundär sich daran schliessenden Knorpeltafeln« kann doch nur die Knorpelplatte des ersten äussern Segmentes (»grosser Flügelknorpel«) und vielleicht auch die knorpelige Ohrkapsel gemeint sein. P. 371 endlich spricht G. von Theilen, welche nur accessorisch zur Herstellung der knorpeligen Hirnkapsel beitragen, nämlich die Gehörkapsel und Knorpeltheile des ersten äusseren Segmentes.

1) l. c. p. 164.

2) l. c. p. 633.

nie in so dichter Menge zusammengedrängt, wie in den Anlagen der Balken und des Visceralskelets. Alle Zellen sind prall gefüllt mit Dotterplättchen, welche während der knorpligen Differenzirung und selbst nach derselben noch erhalten bleiben. Hier fehlt also ein Stadium dotterplättchenarmer, nicht knorpliger Zellhaufen vollständig. Bei Triton sind diese Unterschiede zwischen Visceralskeletanlagen und Balkenplatte viel schärfer ausgeprägt als bei Siredon; indessen sind auch bei diesem die Balkenplatten durch grösseren Reichthum an Dotterplättchen ausgezeichnet. Vergleicht man die am Visceralskelet und am Kraniaum sich abspielenden Vorgänge mit einander, so ergibt sich, dass am Visceralskelet die knorplige Differenzirung sich erst dann vollzieht, wenn die Dotterplättchen zum grössten Theile verschwunden sind; viel schneller (oder verhältnissmässig früher) verkorpeln die Balkenplatten, lange vor der Auflösung der Dotterplättchen. Die Mitte zwischen beiden halten die Balken ein.

Bald sind die Anlagen der Balkenplatten in Knorpel umgewandelt und man findet nun bei Triton sowohl wie bei Siredon — zu beiden Seiten der Chordaspitze — zwei kurze Knorpelstreifen, welche vorn breit sind und nach hinten sich allmählig verschmälern; sie haben die Gestalt von rechtwinkligen Dreiecken, deren rechter Winkel vorn der Chordaspitze anliegt, während der eine spitze Winkel gerade nach hinten, der andere lateralwärts gerichtet ist; dieser letztere steht mit dem Balken seiner Seite in continuirlicher Verbindung (vergl. Taf. XXIX, Fig. 44). Die Anlagen der Balkenplatten sind paarig; nur das Perichondrium zieht continuirlich von der einen Seite zur andern, während sich Knorpel nur an den Seiten, nicht aber an der obern oder untern Fläche des vordern Chordaendes findet. Diese Trennung besteht aber nur kurze Zeit; bald treten rechte und linke Balkenplatte mit einander in Zusammenhang, bald über, bald unter, stets aber vor der Chordaspitze, und bilden jetzt eine unpaare Platte<sup>1)</sup>. Die mediane Verschmelzung erfolgt zu sehr verschiedenen Zeiten bei ein und derselben Art. Ich besitze, besonders von Siredon, Präparate, welche eine Verschmelzung der paarigen Anlage zu einer unpaaren Platte schon vor der knorpligen Differenzirung zeigen.

Zusammen mit dem vordern Chordaende besteht nun ein etwa gleichschenkliges Dreieck; die eine Seite desselben sieht nach vorn, die beiden andern sind schräg nach hinten und aussen gerichtet; die hintere Spitze des Dreiecks setzt sich in die Chorda fort, welche von

1) Da die Platte nur an der Chordaspitze unpaar ist, seitlich aber immer von der der andern Seite durch die Chorda getrennt ist, werde ich auch jetzt noch von »Balkenplatten« sprechen.

da an seitlich nicht mehr von Knorpel, sondern nur von Muskeln bekleidet ist. In diesem Stadium findet sich also am Kranium nur Knorpel an der Chordaspitze; die hintere Begrenzung dieser knorpeligen Balkenplatten fällt zusammen mit der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel des häutigen Gehörbläschens. — Die paarige Anlage der Balkenplatten verschmilzt, wie eben erwähnt, in der Medianlinie. Es bestehen nun in dem Verhalten der Chordaspitze zur Knorpelplatte bei Triton und Siredon gewisse Verschiedenheiten. So steckt denn bei Triton cristatus das zugespitzte Chordaende so in der Knorpelmasse, dass sie auf einem Frontalschnitte allseitig von Knorpel umgeben ist. Bei Triton taeniatus ist der obere gegen die Schädelhöhle sehende Umfang des Chordaquerschnittes frei, während seitlich und unten Knorpel gelegen ist. Bei Siredon pisciformis endlich ist das umgekehrt der Fall, die Chordaspitze ist unten frei und nur seitlich und oben von Knorpel bedeckt. So habe ich es in den meisten Fällen gefunden; doch giebt es auch vielfache Ausnahmen, so dass an eine gewisse Variabilität in dieser Hinsicht gedacht werden könnte, was um so glaubwürdiger erscheinen dürfte, als Angehörige einer Gattung verschiedenes Verhalten zeigen.

Nach den Balkenplatten bilden sich zwei neue Theile des Schädels und zwar zuerst die Occipitalia und kurz darauf die knorpeligen Ohrkapseln.

Die Entwicklung der Occipitalia verläuft im Anfange genau in derselben Weise, wie die der obern Bogen eines Rumpfwirbels. In dem die elastische Chordascheide umgebenden Gewebe, welches sich nach oben in die das Hirn umschliessende Membran fortsetzt, treten oben und seitlich von der Chorda die ersten Anlagen von Bogen auf. Sie sind paarig und erst dann als Bogen kenntlich, wenn die knorpelige Differenzirung anhebt, indem die Bogenanlagen vor der Verknorpelung sich durch Nichts von der allgemeinen häutigen Umkleidung des Centralnervensystems unterscheiden. Diese knorpeligen Anlagen der Occipitalia stehen mit den Balkenplatten in keiner Verbindung. Die Occipitalia werden selbständig angelegt (vergl. Taf. XXIX, Fig. 12 und 13). Im weitem Verlauf nun umwachsen die Occipitalbogen die Chorda, zunächst ohne sich ventral oder dorsal über dieser zu vereinigen; die Occipitalanlage bleibt vor der Hand paarig. Man kann nun jederseits zwei Theile unterscheiden; den Bogenthail, welcher das Gehirn umgreift, und den der Chordascheide anliegenden Theil, welchen ich Occipitalplatte nennen will. Die Occipitalplatten entsprechen den HUXLEY'schen Parachordalia. Allmählig wachsen sich Occipitalplatten und Balkenplatten entgegen, ver-

schmelzen mit einander und stellen nun zusammen mit der Chorda den Aehsentheil der »Basilarplatte« (»Basalplatte«, »Basilarknorpel«) dar, welche bis jetzt fast allgemein als ein ganzes, im Zusammenhang angelegtes Gebilde angesehen wurde. Die Basilarplatte besteht somit aus zwei getrennt angelegten, paarigen Stücken, den Balkenplatten, die nach vorn in die seitlichen Schädelbalken auslaufen und den Occipitalplatten, die sich nach oben in die Occipitalbogen fortsetzen. Dazu kommen noch später die seitlichen Theile der Basilarplatte, welche mit Balkenplatten und Occipitalplatten nichts zu thun haben, denn sie sind — wie sich im weitern Verlauf dieser Untersuchungen ergeben wird — von den Ohrkapseln aus hinzutretende Theile.

Die Lehre von der einheitlichen Anlage der Basilarplatte ist bis in die neueste Zeit eine fast unangetastete gewesen. Aus der älteren Literatur ist mir keine Angabe bekannt, welche sich gegen diese Lehre ausgesprochen hätte<sup>1)</sup>, und auch in der neueren Literatur hat sie noch sehr viele Vertreter. So finden sich z. B. bei GEGENBAUR<sup>2)</sup>, WIEDERSHEIM<sup>3)</sup> und selbst bei GÖTTE<sup>4)</sup>, welcher sonst eifrig bestrebt ist, die discontinuirliche Anlage des Schädels zu beweisen, nur Bestätigungen des Satzes, dass die Basalplatte in continuo angelegt wird. Dieser Anschauung entgegen haben HUXLEY<sup>5)</sup> und PARKER<sup>6)</sup> behauptet, dass Trabekel und Parachordalelemente getrennt angelegt würden; die beiden Forscher scheinen jedoch keine genügende Berücksichtigung

1) Nur bei LEYDIG (Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852) finden sich Angaben, welche gegen eine einheitliche Anlage der Basilarplatte verwerthet werden könnten. LEYDIG äussert sich allerdings in dieser Hinsicht nicht weiter. Die Chorda tritt »in den Anfang der früher bezeichneten Platte (Balkenplatte und Balken), die ebenso mit den vorhin genannten Theilen (Ohrkapseln und Substanzlage um die Chorda) jetzt verschmolzen sind« p. 106. Also müssen die Theile früher getrennt gewesen sein. Auch in den Abbildungen (Taf. XXIX, Fig. 9 a u. b) ist eine Grenzlinie zwischen Balkenplatte und dem dahinterliegenden Gewebe gezogen.

2) GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Heft. Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872. p. 27 u. 28.

3) WIEDERSHEIM l. c. p. 9 u. 10.

4) GÖTTE l. c. p. 366 u. 716.

5) HUXLEY, On Menobranchus. p. 198. Leider gelang es mir nicht, mir HUXLEY'S »Amphibia«, Encycl. Brit. Vol. IX. und Croonian Lecture (Proc. Roy. Soc. 1858) zu verschaffen.

6) PARKER, On the Structure and Development of the Skull of the Common Frog, in Philos. Transact. of the royal society of Lond. Vol. 161. 1872. p. 143. Ferner in »Urdelenschädel« ibid. 1877. p. 545, endlich in »Morphology of the Skull« von PARKER und BETTANY. 1877. § 78.

erfahren zu haben, denn ich finde die betreffenden Stellen nirgends citirt, obwohl HUXLEY im Jahr 1874 und PARKER schon 1872 auf diesen wichtigen Umstand aufmerksam gemacht hatten.

In einem Punkte differiren jedoch meine Befunde von denen HUXLEY's und PARKER's. Beide lehren nämlich übereinstimmend mit den bisherigen Anschauungen <sup>1)</sup>, dass die Occipitalbogen aus der knorpligen Schädelbasis hervorzurufen, dass also zuerst knorplige Schädelbasis und dann Occipitalbogen entstehen. Ich finde nun gerade umgekehrt, dass die Occipitalbogen das Primäre, die Occipitalplatten aber das Secundäre sind (vergl. Taf. XXIX, Fig. 15), ein meiner Meinung nach sehr wesentlicher Unterschied, denn dadurch stimmt die Occipitalanlage vollkommen mit der eines Rumpfwirbels überein. Ein Schädeltheil wird wie ein Rumpfwirbel angelegt und tritt erst später mit den übrigen Schädeltheilen in Verbindung, wobei er zum Theil sein charakteristisches Aussehen einbüsst.

Die knorplige Ohrkapsel wird auf folgende Weise angelegt. An der lateralen Fläche der häutigen Ohrkapsel, etwa in der Mitte derselben, erscheinen in der bindegewebigen Umgebung derselben die ersten Knorpelzellen. Auf dem Querschnitte stehen sie in einfacher Reihe, 6—8 an der Zahl, hintereinander und umgreifen so die laterale Begrenzung der Labyrinthwand. Weder an der obern, noch an der untern Seite der Ohrkapsel sind weitere Knorpelzellen wahrzunehmen, welche eine Verbindung mit der Balkenplatte herstellen könnten. Die Balkenplatte reicht zu dieser Zeit nicht einmal bis zur Mitte der Ohrkapsel (vergl. Taf. XXIX, Fig. 12 u. 13). Die knorplige Labyrinthwand wird somit selbständig angelegt. Dieser Befund bestätigt die Mittheilungen von WIEDERSHEIM (l. c. p. 41), GÖTTE <sup>2)</sup>, HUXLEY (l. c. p. 498) und PARKER <sup>3)</sup>. — Es ergibt sich somit für die jüngsten Anlagen des knorpligen Kopfskelets Folgendes:

1) Vgl. z. B. RATHKE, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsb. 1839. p. 122.

2) l. c. p. 366. GÖTTE lässt auch LEYDIG (l. c.) bei Selachiern eine getrennte Anlage der Gehörkapseln finden. p. 745.

3) Urodelenschädel l. c. pl. 23, f. 4 u. 2. Es finden sich übrigens bei PARKER Angaben, aus denen mit Sicherheit hervorgeht, dass PARKER das Neuroepithel, welches sich leicht mit Carmin färbt, für jungen Knorpel angesehen hat. Es erklärt sich dadurch auch die meinen Befunden widersprechende Angabe, dass die Ohrkapseln zuerst unten verknorpeln (p. 542, pl. 22, fig. 3 au). Auch giebt PARKER die Zeit der Verknorpelung der Gehörsäcke zu früh an, ja er corrigirt (p. 543) sogar HUXLEY, der (On Menobranchus pl. XXXI, fig. 4) die Ohrkapseln ganz richtig als membranös erkannt hatte. Weitere Angaben PARKER's über die Ohrkapsel zeigen, dass er auch hier noch durch die Farbendiagnose zu irrthümlichen Auffassungen gelangt ist. Auf diese werde ich später zu sprechen kommen.

Die ersten knorplig auftretenden Skelettheile des Kopfes sind die Visceralbogen. Sie entstehen paarig und hängen mit dem noch häutigen Kranium nicht zusammen. Auch nach der knorpligen Differenzirung sind Quadratum und knorplige Schädelseitenwand noch eine Zeitlang getrennt.

Nach den Visceralbogen erscheinen Balken, Balkenplatten, Occipitalia und die Ohrkapseln. Diese stehen ursprünglich weder mit den gleichnamigen Gebilden der andern Seite, noch unter sich in Verbindung. Die ersten Anlagen des Knorpelkranium bestehen somit aus drei paarigen, von einander getrennten Stücken.

## - Zweiter Abschnitt.

### Die Entwicklung der Ohrkapsel und ihrer Nachbartheile.

Wir verliessen die Ohrkapsel in einem Stadium, in welchem sie zum grössten Theile häutig war und nur auf ihrer lateralen Fläche ein kleines, ovales Knorpelplättchen trug, dessen Längsdurchmesser parallel zu demjenigen der Ohrkapsel stand. Dieses Plättchen vergrössert sich — zunächst in der Fläche — nach allen Seiten hin und bald ist die häutige Ohrkapsel von einer knorpligen Schale überzogen, die nur an wenigen Stellen Lücken zeigt (*Triton cristatus* 15 mm). Anfangs finden sich drei solcher Lücken. Die erste, grösste nimmt fast die ganze mediale Labyrinthwand ein; nur vorn und hinten findet sich eine mediale knorplige Ohrkapselwand; der übrige Theil ist durch eine Haut verschlossen, die in ihrer untern Hälfte vom N. facialis und acusticus durchbrochen wird. Die zweite, etwas kleinere Lücke ist an der Grenze zwischen äusserer und unterer Fläche der knorpligen Ohrkapsel gelegen; sie hat die Gestalt eines schrägen Ovals mit hinten ausgezogener, nach oben sehender Spitze und ist durch eine Haut vollständig verschlossen. Das ist die Fenestra ovalis, welche sich also als ein Rest der primitiven häutigen Ohrkapsel erweist, der niemals verknorpelt. Die dritte Lücke ist die kleinste und liegt vor und medianwärts von der Fenestra ovalis; sie ist offen: die Austrittsstelle des N. facialis. Ehe noch die mediale knorplige Labyrinthwand in grösserer Ausdehnung ausgebildet ist, setzt sich die knorplige Ohrkapsel hinten in Verbindung mit dem obern Ende des Occipitalbogens, wodurch die Austrittsstelle des N. vagus, der bis dahin in der Vertiefung zwischen Ohrkapsel und Occipitalbogen gelegen war, in ein

Loch umgewandelt wird. Fast zu derselben Zeit tritt auch eine Verbindung zwischen Ohrkapsel und Balkenplatte auf, indem das Gewebe, das zwischen dem lateralen Rande der Balkenplatte und der medialen untern Kante der Ohrkapsel gelegen ist, allmählig verknorpelt. Indem diese letztgenannte Verknorpelung nach hinten weiter schreitet, erfolgt eine dritte knorpelige Verbindung zwischen der Ohrkapsel und der inzwischen gewachsenen Occipitalplatte<sup>1)</sup>. Jetzt erst bildet sich die mediale knorpelige Labyrinthwand, die — wenn vollendet — drei Oeffnungen für die Nerven erkennen lässt. Zwei von diesen sind in der untern Hälfte der medialen Wand gelegen, die vordere ist grösser, die hintere kleiner; über der letzteren liegt die dritte kleinste Oeffnung, welche nur einen dünnen Nerv in das Labyrinth treten lässt. Etwa zu derselben Zeit erfolgt noch eine vierte Verbindung der Ohrkapsel mit der hintern obern Ecke der Balkenerista; dadurch wird die Austrittsstelle des Trigemini überbrückt und die Ohrkapsel nun vollständig in den Bereich des Primordialkranium gezogen. Jetzt wird auch die Austrittsstelle des Facialis durch eine Knorpelbrücke in ein mediales kleineres und ein laterales grösseres Loch geschieden; durch beide gehen Portionen des Facialis (vergl. Taf. XXIX, Fig. 44).

Während diese Vorgänge sich abspielen, verdicken sich die Ohrkapselwandungen und bilden ins Innere der Ohrkapsel hineinragende Vorsprünge, welche den Verlauf der Bogengänge markiren und später auswachsend sich zu vollständigen knorpeligen Begrenzungen der Bogengänge ausbilden. Die medialen obern Kanten der Ohrkapseln wachsen sich entgegen und verschmelzen an einer kleinen Stelle miteinander, so dass für eine kurze Strecke ein knorpeliges Schädeldach gebildet wird. Diese Stelle ist auf Frontalschnitten zu sehen, welche in der Gegend des vordern Abschnittes der Fenestra ovalis durch den Kopf gelegt sind. Sie wurde bisher Occipitale superius genannt und erweist sich also, wie WIEDERSHEIM (p. 409) richtig vermuthet hat, als ein Abkömmling der knorpeligen Labyrinthblasen.

Verlassen wir für einen Augenblick die Ohrkapsel und betrachten wir die an den benachbarten Theilen stattgefundenen Veränderungen. Die Balkenplatten sind verhältnissmässig wenig in die Länge, noch weniger aber in die Breite gewachsen; sie haben sich nach hinten mit den Occipitalplatten, die ebenfalls eine nur geringe Breite besitzen, vereint, so dass nun die Kopfchorda in ihrer ganzen Länge seitlich von Knorpelmasse bekleidet ist. Es besteht also jetzt der Achsentheil der

1) Man darf sich indessen nicht vorstellen, als wenn die Verbindung der Ohrkapsel mit der Balkenplatte und die mit der Occipitalplatte von einander getrennt seien.

Basalplatte, der indessen sehr schmal ist und nur an seinem vordern und hintern Ende, wo die Balken, beziehungsweise die Occipitalbogen entspringen, sich verbreitert zeigt. Der Raum zwischen diesem sanduhrförmigen Achsentheil und der untern medialen Kante der Ohrkapsel ist durch Knorpel ausgefüllt, so dass eine directe knorpelige Verbindung zwischen Ohrkapsel und dem Achsentheil der Basilarplatte besteht. Diese verbindende Knorpelmasse, welche also die peripheren Theile der Basalplatte darstellt, ist nicht durch Wachstum des Achsentheils in die Breite, sondern durch knorpelige Differenzirung des zwischenliegenden Gewebes von den Ohrkapseln aus entstanden. Man kann sich an Frontalschnitten von Tritonenköpfen, die nicht zu intensiv mit Bismarckbraun gefärbt sind, leicht überzeugen, wie weit der Achsentheil der Basalplatte und wie weit das von den Ohrkapseln aus verknorpelnde Gewebe sich an der Zusammensetzung der ganzen Basalplatte betheiligen. Taf. XXIX, Fig. 46 zeigt den Achsentheil (*BPl*) von dem ältern, sich dunkler färbenden Knorpel der Balkenplatte eingenommen, seitlich davon ist der jüngere, hellere, periphere Knorpel (*PK*) wahrzunehmen. Mustern wir die Reihe der weiter hinten liegenden Schnitte, so zeigt sich, dass der Antheil der Balkenplatten (*BPl*) ein immer geringerer wird und schliesslich auf ein Minimum reducirt ist; der periphere Knorpel (*PK*) bildet dann — selbstverständlich mit der Chorda — fast allein die ganze Basalplatte (Fig. 47). Gehen wir noch weiter nach hinten, so zeigen sich in immer mehr zunehmender Mächtigkeit die Occipitalplatten (*OPl*), welche in gleicher Weise, wie vorn die Balkenplatten, hier den Achsentheil der Basalplatte einnehmen (Fig. 48). Die Grenzen zwischen axialem und peripherem Theile sind häufig durch spindelförmige Kerne, die dem Perichondrium des Achsentheils angehörten, deutlich markirt. Der Antheil, welchen die peripheren, neu hinzugekommenen Theile an der Zusammensetzung der Basalplatte nehmen, ist somit kein geringer, an einer Stelle sogar ein weit überwiegender.

Von grossem Interesse war mir die Frage, ob sich nicht ein Stadium finden lasse, in welchem der Achsentheil der Basalplatte vorn von der Balkenplatte, hinten von den Occipitalplatten, in der Mitte aber von den peripheren, von den Ohrkapseln aus entstandenen Knorpeln gebildet werde, mit anderen Worten, ob sich nicht die Zusammensetzung der Basalplatte aus drei Theilen nachweisen lasse. Es ist mir aber bis jetzt noch nicht möglich gewesen, mit Sicherheit ein solches Verhalten zu constatiren.

Das Quadratum ist in dieser Zeit bedeutend gewachsen und hat deutliche Fortsätze entwickelt. Der aufsteigende Fortsatz (ascending

process, postorbitaler Fortsatz), d. i. der Verbindungstheil zwischen Quadratkörper und Trabecularwand (Alisphenoidtheil derselben) ist sehr fest geworden und hat an Dicke stark zugenommen. Er entspringt von der medialen oberen Ecke des Quadratum. Von der lateralen oberen Ecke steigt ein Fortsatz schräg nach hinten und oben, er legt sich an die knorplige Ohrkapsel an und verschmilzt später mit dieser; das ist der Proc. oticus. Endlich lässt sich noch die Anlage eines dritten medialen Fortsatzes erkennen, des Stieles (pedicle, Palatobasalfortsatz), der sich später mit der untern Fläche der Ohrkapsel verbindet (Taf. XXIX, Fig. 14 P). Von einem Proc. pterygopalatinus ist noch keine Spur sichtbar; er wird viel später angelegt.

Der Hyoidbogen ist ebenfalls gewachsen und liegt sein dorsales Ende bei Triton crist. (17 mm) gerade unter der Austrittsstelle des Nerv. facialis, etwa 0,4 mm unter der knorpligen Ohrkapsel. Bei Siredon piscif. (20 mm) reicht das dorsale Ende des Hyoidbogens etwas weiter nach hinten und endet gerade unter der Fenestra ovalis, 0,42 mm unterhalb derselben.

Der nächste wichtige Vorgang ist die Entstehung des Operculum. Bei der Kleinheit der fraglichen Objecte — der Längsdurchmesser der Fenestra ovalis beträgt um jene Zeit kaum 0,5 mm — ist es unmöglich, durch Präparation unter der Loupe zu einem sicheren Resultate zu gelangen; dagegen liefert die Zerlegung in Frontalschnitte nicht zu missdeutende Bilder. Ich habe Taf. XXIX in den Figg. 8, 9 u. 10 drei aufeinander folgende Durchschnitte des Schädels einer 24 mm langen Larve von Triton cristatus abgebildet, an denen man die erste Anlage des Operculum leicht studiren kann. Man erblickt auf Fig. 8 die vollständig vom Knorpel umgebene Schädelhöhle *SH* und die ebenfalls durchaus knorpelige linke Ohrkapsel, welche die Labyrinthhöhle umgiebt (*LH*). Die Stelle, wo das Operculum wurzelt, ist schon an diesem Schnitte kenntlich, begrenzt durch zwei Kerben, welche Durchschnitte von Rinnen sind, in denen die V. jugularis (in der lateralen Rinne) und die A. carotis (in der medialen Rinne) verlaufen. Oben aussen liegt auf der Ohrkapsel das Os squamos. (Tympanicum); die Chorda ist in einer Rinne des dünnen Os parasphenoid. gelegen. Von Visceralbogen sind die Durchschnitte des ersten, zweiten und dritten Kiemenbogens zu sehen; der Zungenbeinbogen fällt nicht mehr in diesen Schnitt, sein dorsales Ende liegt vier Schnitte ( $=\frac{1}{5}$  mm) vor dem hier abgebildeten. Der nächste Schnitt, Fig. 9, zeigt im Grossen und Ganzen dieselben Verhältnisse, nur sind die Kerben noch tiefer geworden; an der lateralen Kerbe ist der Knorpel vollständig verschwunden, es ist eine Membran an der Stelle: das vorderste Ende der

Fenestra ovalis; der dritte Kiemenbogen schiebt sich zur Abgabe des vierten Kiemenbogens an. Im dritten Schnitt endlich sieht man die häutige Fenestra ovalis und auf ihr einen planconvexen Knorpelquerschnitt: die Anlage des Operculum (O). Gelingt es schon mit leichter Mühe, aus den Querschnitten die Entstehung des Operculum zu errathen, so giebt die Betrachtung eines nach einer ganzen Schnittserie angefertigten Wachsmodells (Taf. XXIX, Fig. 44) volle Sicherheit. Vom vordern Rande des knorpeligen Fenesterrahmens entspringt ein kurzer nach hinten gerichteter Fortsatz (O), der auf der häutigen Fenestra ovalis aufliegt. Zu beiden Seiten des Fortsatzes liegen grosse Blutgefässe (die Rinnen sind auf der Figur sichtbar), die bei der Vergrösserung desselben in so fern eine Rolle spielen mögen, als sie durch Druck die knorpeligen Rinnen, welchen sie anliegen, immer mehr vertiefen und schliesslich den Boden der Rinnen zum völligen Schwund bringen. Die Vergrösserung des Fortsatzes erfolgt aber gewiss auch durch eignes Wachsthum. Bei Triton cristatus sowohl, wie bei Tr. taeniatus bleibt der Fortsatz nicht lange mit dem knorpeligen Fenesterrahmen in knorpeliger Verbindung; ehe er noch eine besondere Grösse erreicht, schnürt er sich von seinem Mutterboden ab und stellt nun ein freies, auf der Fenestra ovalis aufliegendes Knorpelplättchen dar, das Operculum. Bei Siredon pisciformis bleibt die knorpelige Verbindung viel länger bestehen und erreicht der Fortsatz erst eine ansehnliche Grösse, ehe er sich abschnürt. Hier gelingt es auch, durch Präparation unter der Loupe das durch Schnittserien und Modelle gewonnene Resultat zu bestätigen.

Das Operculum ist demnach ein Theil der knorpeligen Ohrkapsel, hervorgewachsen vom vordern Umfang des ovalen Fensters. Mit dem Hyoidbogen steht es genetisch in keiner Beziehung.

Bei der Vergleichung der in den vorangehenden Seiten über Ohrkapsel und Operculum niedergelegten Befunde mit den Angaben anderer Autoren zeigen sich eine ganze Anzahl von Differenzpunkten, welche nun hier näher besprochen werden sollen. Was zunächst die Bildung der Fenestra ovalis betrifft, so steht meine Angabe, dass das ovale Fenster ein unverknorpelter Theil der primitiven häutigen Ohrkapsel sei, allen bisherigen Angaben entgegen, welche übereinstimmend lehren, dass ein Stadium existire, in welchem der ganze Boden der Ohrkapsel knorpelig sei, ein Stadium, in welchem es keine Fenestra ovalis gebe; dasselbe entstehe erst später entweder durch Dehiscenz (PARKER, Urdelenschädel p. 546) oder unter gleichzeitiger Entwicklung des Operculum (SEMMER, WIEDERSHEIM).

Ich habe schon zu wiederholten Malen auf die Unzulänglichkeit der früher gebräuchlichen Untersuchungsmethoden und die denselben entspringenden Fehler hingewiesen, so dass ich gewiss ohne weitere Berücksichtigung die älteren Angaben, welche auf solchen Methoden fussen, übergehen kann. Nur gegen PARKER möchte ich hier bemerken, dass ich eine ganze Reihe von Schnittserien durch Köpfe von Axolotln besitze, welche seinem dritten Stadium entsprechen und dass ich weder bei diesen, noch bei nächst kleinern oder nächst grössern Thieren jemals einen vollständig knorpeligen Ohrkapselboden gesehen habe. Stets war eine durch eine Membran geschlossene Fenestra ovalis vorhanden. Die Angabe ist demnach unrichtig; PARKER hat sich verleiten lassen, die die Fenestra ovalis schliessende Membran, welche bei Siredon sehr dick ist und die Vena jugularis förmlich in sich einschliesst, für Knorpel zu halten. Die membranöse Lücke im Ohrkapseldach, welche PARKER abbildet (Taf. XXIII, Fig. 4), existirt in dieser Form auch nicht bei Siredon; solche Bilder sind dadurch zu Stande gekommen, dass PARKER das gefärbte Neuroepithel der Ohrblase für Knorpel angesehen hat. Der Fund, den ich in einem Falle bei Triton machte — es fand sich ein kleines durch Bindegewebe verschlossenes Loch im Ohrkapseldach (s. Zool. Anzeiger II. Jahrg. No. 24) — ist demnach ohne weitere Bedeutung.

Ausser den durch Präparation unter der Loupe erlangten Befunden giebt es nur noch eine Angabe über die Entwicklung der Ohrkapsel und der Fenestra ovalis: die schon oben citirte Arbeit von SEMMER, welcher durch Zerlegung von Tritonenschädeln in eine fortlaufende Reihe von Frontalschnitten zu Resultaten gelangt war, welche mit meinen Ergebnissen in keinen Einklang zu bringen waren. Ich werde die Arbeit SEMMER's weiter unten bei der Besprechung der Literatur über die Entwicklung des Operculum eingehend berücksichtigen.

Die Lehre, dass das Operculum ein Theil der Labyrinthwand sei, ist durchaus keine neue. So findet sich schon bei REICHERT (l. c. p. 126) eine sehr bestimmte Angabe, dass das Foramen ovale durch eine knorpelige Haut verschlossen sei, welche ihre Entstehung dem Ohrlabyrinthknorpel verdanke. Wie diese Entstehung vor sich gehe, ist für Triton nicht näher angegeben. Bei *Bufo igneus* hat sich am äussern Rande des Ohrlabyrinthes »ein elliptisch geformtes Knorpelblättchen von der umliegenden Masse gelöst und steht mit derselben an seiner Peripherie nur häutig im Zusammenhange. Nach seiner Hinwegnahme wird uns durch das ovale Fenster der Eingang zum Labyrinth des Gehörorgans frei gemacht. Dieses Knorpelstückchen stellt das Gehörknöchelchen

des *Bufo igneus* dar\* (p. 45). Ausdrücklich wird hervorgehoben, dass trotz der darauf gerichteten Bemühungen ein Zusammenhang mit dem zweiten Visceralbogen nicht zu bemerken war. Ebensowenig ist es auch WIEDERSHEIM gelungen, bei Triton alpestr. und Amblystoma in irgend einem Entwicklungsstadium Beziehungen zwischen dem obern Ende des Hyoidbogens und der Labyrinthwand nachzuweisen, welche auf eine Abschnürung des Operculum vom dorsalen Ende des Hyoidbogens hindeuten könnten. Nach WIEDERSHEIM geht die Entwicklung des Operculum so vor sich: »Kurz nach Verschmelzung der Parachordalelemente mit den Gehörblasen sieht man am äussern Rand ihrer Unterfläche eine ringförmige Zone auftreten, welche bei genauerm Studium sich als eine circuläre Verdünnung der Knorpelwand herausstellt. Letztere schreitet immer weiter fort und schliesslich hat sich eine rundlich ovale Knorpelscheibe aus der Labyrinthwand herausgeschnürt, ein deutlicher Beweis, dass das Operculum der Urodelen ontogenetisch nicht vom Kiemenapparat, sondern von der Gehörkapsel selbst herzuleiten ist\*.

Wie aus den Darstellungen REICHERT's sowohl wie WIEDERSHEIM's ersichtlich ist, haben beide die eigentliche Entstehung des Operculum nicht gesehen, sondern das Operculum erst in spätern Stadien zu Gesicht bekommen. Die Spalte zwischen dem Rand des Operculum und dem Umfang des ovalen Fensters ist ihnen bei der Kleinheit des Objects entgangen. Während nun WIEDERSHEIM ontogenetisch das Operculum (= Columella nach W. p. 134) nicht als ein Theilstück des Hyoidbogens betrachtet, sieht er sich durch phylogenetische Erwägungen gezwungen, dasselbe doch mit dem Hyoidbogen in Zusammenhang zu bringen. Als Analogon ist das Verhalten des Quadratum angegeben, welches in der Ontogenese auch nicht mehr als ein Theilstück eines (des ersten) Visceralbogens erscheine (p. 165).

Nach dem oben Erwähnten (p. 491) ist dieser Vergleich nicht mehr möglich. Das Quadratum entwickelt sich wie ein Visceralbogen und fällt somit eine Stütze für die Auffassung des Operculum als Theilstück eines Visceralbogens. Eine andere Frage ist die, ob nicht die Columella<sup>1)</sup> ein Theilstück des zweiten Visceralbogens ist, das sich später mit dem Operculum in Verbindung setzt.

Auch SEMMER findet, dass das Operculum sich aus der knorpligen Labyrinthwand herauschnürt. Die laterale knorplige Wand des Vestibulum beginnt dort, wo der laterale Fortsatz (d. i. der Proc. otic.) des Quadratum an sie herantritt, sich deutlich zu verdicken. »Aus diesem immer weiter sich verdickenden Theil bildet sich das Oper-

1) Ich nenne die Platte Operculum, den Stiel Columella.

culum in sehr einfacher Weise dadurch, dass die das Prooticum in späteren Entwicklungsstadien betreffende Verknöcherung in einiger Entfernung von der Achse dieser Verdickung Halt macht (p. 26. Taf. I, Fig. 10, 11, 12 und 13). SEMMER befindet sich somit in einem auffallenden Widerspruch mit dem, was ich bei Triton gefunden. Denn nach SEMMER giebt es keine Fenestra ovalis, die zu irgend einer Zeit nur durch eine bindegewebige Membran verschlossen ist und das Operculum entsteht nicht durch Hervorwachsen aus dem knorpligen Fensterrahmen, sondern es ist nichts anderes, als ein nicht verknöcherner Theil der knorpligen Ohrkapsel. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich nun, dass SEMMER das Operculum überhaupt gar nicht, weder bei Larven, noch bei ausgewachsenen Thieren gesehen hat. Was SEMMER hier beschreibt, besteht wirklich und ich selbst habe an Durchschnitten durch Köpfe erwachsener Tritonen jene Stelle (siehe Taf. XXX, Fig. 22 K) stets gefunden. Es ist wirklich ein Theil der knorpligen Ohrkapsel, der nicht verknöchert, allein derselbe hat mit dem Operculum gar nichts zu thun. Das wirkliche Operculum scheint SEMMER deswegen nicht gesehen zu haben, weil er nur vermittelst Schnittserien untersuchte und wahrscheinlich sich begnügte, wenn er an dem vermeintlichen Operculum angelangt war. Die ganze Ohrkapsel scheint er nie in Schnitte zerlegt zu haben, sonst hätte ihm das Operculum bei etwas grösseren Larven nicht entgehen können. Dass er bei kleinen Larven die Fenestra ovalis übersehen, lässt sich wohl begreifen, wenn man weiss, dass dieselbe bei Triton taeniatus nur einen Längsdurchmesser von kaum  $\frac{1}{5}$  mm besitzt. Es ist da sehr leicht möglich, dass bei dickeren Schnitten dieselbe kaum in die Augen fällt. Die diesbezüglichen Angaben SEMMER's beruhen demnach auf vollständig irrthümlichen Auffassungen und sind für die Entwicklungsgeschichte des Operculum der Urodelen nicht zu verwerthen.

In vollkommenem Einklang dagegen befinde ich mich mit PARKER, der die Entwicklung des Operculum bei *Siredon pisciformis* näher verfolgt, und wie ich gefunden hat, dass dasselbe aus dem knorpligen Fensterrahmen hervorwachse (Urodelenschädel p. 554). Auf die Unterschiede, welche in dieser Hinsicht bei *Siredon* und Triton bestehen, habe ich schon oben aufmerksam gemacht, ich muss jedoch hier beifügen, dass in einzelnen Fällen auch bei Triton das Operculum längere Zeit mit dem Fensterrahmen in knorpliger Verbindung zu bleiben scheint. So besitze ich z. B. eine Schnittserie des Kopfes einer 33 mm langen Larve von *Triton cristatus*, auf welcher das Operculum nicht nur vorn, sondern sogar auch median mit dem Fensterrahmen knorplig zusammenhängt.

In GEGENBAUR'S zweiter Auflage des Grundrisses der vergleichenden Anatomie (1878) ist das Operculum noch als Theil des Visceralskeletes bezeichnet (p. 562).

---

Mit dem Hervortreiben des Operculum hat der hintere Abschnitt des knorpiligen Primordialkranium nahezu seinen Höhepunkt erreicht, indem von nun an keine neuen Knorpeltheile mehr angelegt werden. Die gesammten Knorpel wachsen noch eine Zeit lang in die Länge und Dicke, gleichzeitig heben aber an verschiedenen Punkten Vorgänge an, welche erst mit der Zerstörung des grössten Theiles des Knorpelkranium ihren Abschluss finden; Knochen tritt an dessen Stelle.

Grössere Veränderungen dagegen erfahren einzelne Theile des Visceralskeletes; so wächst das Quadratum noch bedeutend aus, Ohrfortsatz und Stiel nehmen an Dicke zu, während der aufsteigende Fortsatz zu wachsen aufhört. So kommt es, dass letzterer, welcher früher ohne Grenze in den Körper des Quadratum übergieng, welcher der stärkste Fortsatz des Quadratum war, hinter seinen Genossen zurückbleibt und eine verhältnissmässig dünne Knorpelbrücke zwischen Quadratum und dem Alisphenoidtheil des Trabekels darstellt. Jetzt endlich entsteht auch der knorpelige Processus pterygopalatinus. Wie das Quadratum, so wächst auch noch der Zungenbeinbogen; sein dorsales Ende nähert sich immer mehr der Ohrkapsel und wird endlich mittels Bandmassen an dieselbe angeheftet; diese Stellung ist indessen eine nur vorübergehende, indem später bei erwachsenen Thieren das dorsale Ende des Zungenbeinhorns weit hinter der Ohrkapsel gelegen ist. Ebenso endlich gehen mit dem Verlust der äusseren Kiemen Form- und Stellungsveränderungen der andern Theile des Visceralskeletes einher, welche indessen nur so weit Berücksichtigung erfahren werden, als es im Interesse dieser Arbeit liegt.

Untersucht man den Kopf eines Triton, der eben im Begriffe ist sich umzuwandeln (Triton cristatus 40 mm), so erkennt man, dass die eben angedeuteten Veränderungen schon in ausgedehntem Grade eingetreten sind.

Die äussere Oberfläche der knorpiligen Ohrkapsel ist von einer dünnen, continuirlichen Knochenrinde überzogen, welche nur einige Stellen an der vordern Kuppe der Ohrkapsel, sowie die nächste Umgebung der Fenestra ovalis frei lässt; die innere Oberfläche dagegen zeigt den Knochenbeleg nicht in zusammenhängender Lage, es finden sich vielmehr an einzelnen Stellen Lücken, in denen der Knorpel frei zu Tage liegt. Die an Knochenkörperchen arme Knochenrinde ist aussen von einer

zellenreichen Gewebsschicht, dem Periost überzogen und mit einer Reihe von Osteoblasten besetzt. Nach Innen grenzt die Knochenrinde an den Knorpel, welchem sie direct aufliegt. Eine indifferente Gewebsschicht ist zwischen dieser Knochenrinde und der Knorpelsubstanz nirgends vorhanden. Gerade darin besteht ein bedeutender Unterschied zwischen perichondralem und Deckknochen, dass ersterer seiner knorpeligen Unterlage dicht aufliegt, während letzterer allseitig von indifferenten, dem Bindegewebe ähnlichen Gewebsschichten umgeben ist. Das ist auch der Grund, warum sich der perichondrale Knochen an macerirten Schädeln nicht von seiner Unterlage abheben lässt. Es besteht also auch von diesem Gesichtspunkte aus keine Identität zwischen perichondralem und Deckknochen; ein weiteres Moment, welches den Einwänden GEGENBAUR's<sup>1)</sup> gegen die Verschiedenheit des »primären und secundären« Knochens entgegen ist. Die Kopfknochen lassen sich entweder von einem Haut- oder Schleimhautskelet ableiten (HERTWIG), dann heissen sie Deckknochen, oder sie entstehen auf einer knorpeligen Unterlage, und für diese hat KÖLLIKER

1) GEGENBAUR, Ueber primäre und secundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialkranium. Jenaische Zeitschrift. Bd. III. 1867. p. 54. GEGENBAUR suchte darin die principielle Verschiedenheit zwischen primären und secundären (primordialen und Deck-Knochen) Knochen zu verwischen und stand dadurch im Widerspruch mit KÖLLIKER (Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der königl. zool. Anstalt zu Würzburg. 1849), der im Anschluss an eine Anzahl älterer Forscher sich für eine scharfe Trennung von primordialen und Deck-Knochen ausgesprochen hatte. — Uebereinstimmend mit GEGENBAUR verhielten sich VROLIK (Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostei. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. I. 1871—1873. Siehe auch BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Amphibien. p. 20) und WIEDERSHEIM (Kopfskelet der Urodelen. p. 138 u. 177), während HUXLEY (The elements of comparative anatomy. p. 296) eine unentschiedene Stellung einnahm. Dagegen hat O. HERTWIG (Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XI. Supplementheft. 1874) sich zu Gunsten KÖLLIKER's entschieden. Es giebt keinen Uebergang zwischen primären und secundären Knochen. »Während die Deckknochen aus einer Verschmelzung von Schuppen und Zähnen abgeleitet werden können, ist dies für die primären Knochen nicht möglich. Dieselben sind vielmehr von vornherein ossificirte Abschnitte des Primordialkranium und stellen sich hinsichtlich ihrer Genese auf gleiche Stufe mit den Verknöcherungen der Wirbelsäule, indem sie wie jene im Anschluss an eine knorpelige Grundlage entstehen.« GEGENBAUR hält indessen an seiner Ansicht, welcher er durch vergleichende Betrachtungen neue Stützen verleiht, fest. (Ueber das Kopfskelet von Alepocephal. rostr. Morpholog. Jahrb. Bd. IV. Suppl.) — Vergl. ferner KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1879. p. 463 u. folg.

den Namen primordiale Knochen gewählt. Die Entstehung des primordialen Knochens ist eine zweifache; entweder entsteht der Knochen im Perichondrium, perichondraler<sup>1)</sup> Knochen, der dem Knorpel dicht aufliegt, oder der Knochen bildet sich als Auskleidung von Höhlungen, welche durch Zerstörung und Auflösung von Knorpelsubstanz entstanden sind (primordialer Markraum). Solcher Knochen heisst dann enchondraler. Der Unterschied zwischen perichondralem und enchondralem Knochen ist übrigens in so fern ein geringer, als ja der Anstoss zur Bildung des primordialen Markraums ebenfalls vom Perichondrium ausgeht. Uebergänge von der perichondralen zur enchondralen Verknöcherung lassen sich bei den Urodelen nachweisen. Als ein dritter Modus der Verknöcherung käme endlich die von GEGENBAUR<sup>2)</sup> beschriebene directe Umwandlung von Knorpel in Knochen hinzu. Das Knorpelgewebe geht hier unmittelbar in Knochengewebe über. Dieser letzte Modus hat übrigens nur eine beschränkte Verbreitung.

Die Dicke der äussern Knochenrinde ist nicht allerorts die gleiche; dünn ist sie in der nächsten Umgebung der Fenestra ovalis, dicker am Dach und am Boden der hinteren Ohrkapselhälfte, verhältnissmässig sehr dick in der Umgebung der Nerven und Gefässe. Der Nervus facialis, der früher innen auf dem Boden der Ohrkapsel aufliegend dieselbe frei passirte, ist jetzt von einem knöchernen Rohr umschlossen, also von dem übrigen Hohlraum der Ohrkapsel getrennt; auch der kurze Canal für den Ramus palatinus des N. facialis besitzt jetzt knöcherne Wandungen (Taf. XXX, Fig. 49 *Krp*).

Es ist oben erwähnt worden, dass die innere Knochenrinde nicht so zusammenhängend ist, sondern an vielen Stellen aussetzt und dass hier der Knorpel sichtbar ist. Der Knorpel zeigt hier nun ein eigenthümliches Verhalten; er ist wie angefressen, zeigt buchtige Höhlun-

1) Ich kann die Namen »perichondrostotische und enchondrostotische Verknöcherung« schon aus dem Grunde nicht acceptiren, weil dieselben von den einzelnen Autoren in ganz verschiedenem Sinne gebraucht werden. So bezeichnet VROLIK den Knochen als enchondrostotisch da, wo der Knochen den Knorpel überwiegt; perichondrostotisch dagegen wird der Knochen da genannt, wo er nur als dünne Lamelle dem Knorpel aufliegt. Es drücken demnach, wie der Autor selbst bemerkt (p. 237), diese beiden Worte nur das Massenverhältniss zwischen Knorpel und Knochen aus. HERTWIG dagegen nennt Deckknochen perichondrostotische, die primordialen Knochen enchondrostotische. Es sind demnach die Namen »perichondral« und »perichondrostotisch« durchaus nicht gleichbedeutend. WIEDERSHEIM endlich nähert sich zwar VROLIK, doch scheint eine völlige Uebereinstimmung nicht zu bestehen, denn er nennt den peri- oder ektochondrostotischen Verknöcherungsprocess gewissermassen eine Weiterbildung der einfachen Deckknochenentwicklung.

2) GEGENBAUR, Ueber die Bildung des Knochengewebes. Zweite Mittheilung. Jenaische Zeitschrift. Bd. III. 4867.

gen, welche durch einen grossen Reichthum an zelligen Elementen ausgezeichnet sind. Die Ausbuchtungen sind immer an der freien Innenfläche des Knorpels gelegen.

Merkwürdiger Weise ist die Reaction des diesen Resorptionsstellen zunächst gelegenen Knorpelgewebes eine ausserordentlich geringe, ja an vielen Stellen ist es ganz unmöglich, irgend eine Veränderung daselbst wahrzunehmen. Da ist weder eine Verkalkung der Grundsubstanz, noch eine Andeutung einer lebhafteren Zelltheilung vorhanden. Es scheinen dem Zerfall des Knorpels wenig tiefgreifende Veränderungen vorauszugehen. An andern Stellen trifft man auf kleine Verkalkungen, dieselben finden sich jedoch stets in der Nähe schon gebildeten Knochens und hängen vielleicht immer mit solchem zusammen. Manchmal ziehen entfernt von Resorptionsstellen verkalkte Streifen von der Knochenrinde in den Knorpel hinein und erscheinen dann einzelne Knorpelzellen von einer verkalkten Zone rings umgeben.

Solche Resorptionsstellen von dem eben beschriebenen Aussehen sind mehrere an der innern Oberfläche der Ohrkapsel gelegen. Zwei grosse finde ich an der lateralen und dorsalen Labyrinthwand (Taf. XXX, Fig. 19 *r* u. *r'*), zwei nur wenig kleinere, vorne am Boden und an der medialen Wand (*r''*), und eine fünfte am Boden des hintern Drittels der Ohrkapsel. An einigen Stellen ist der Knorpel schon völlig aufgelöst und wird hier die Wandung des Labyrinths nur durch den an der Oberfläche perichondral entstandenen Knochen dargestellt (vergl. *r*). An der äussern Ohrkapselfläche finden sich keine Resorptionslücken.

Der eben beschriebene Verknöcherungsprocess ist also ein perichondraler. Von der Oberfläche her wird Knochen aufgelagert, der allmählig sich verdickend an Stelle des Knorpels tritt. Der Knorpel wird, ohne vorher wesentliche Veränderungen zu erleiden, aufgelöst. (Die Ursache der geringen Reaction liegt vielleicht in der unbedeutenden Dicke der knorpeligen Ohrkapsel.) Der Unterschied zwischen diesem Vorgang und der enchondralen Verknöcherung ist nur ein sehr geringer. Es braucht nur in den angefressenen Ausbuchtungen des Knorpels zur Ablagerung von Knochensubstanz zu kommen und die Hauptbedingungen der enchondralen Verknöcherung sind erfüllt. Und dieser Vorgang findet wirklich statt und zwar da, wo die medialen Fortsetzungen der Ohrkapsel zur Bildung eines kurzen knorpeligen Schädeldachs (knorpeliges Occipitale sup. der Autoren) zusammenstossen (Taf. XXX, Fig. 20 und 21 *OS*). Auch dieses fällt der Verknöcherung anheim, jedoch nicht so frühzeitig, wie andere Knorpeltheile des Krania, sondern erst später, bei etwa ein Jahr alten Thieren. Das knorpelige Schädel-

dach besitzt jetzt eine relativ bedeutende Dicke, so dass ein an dasselbe von der Seite herantretendes Gefäss eindringen kann, ohne an dieser Stelle die gesammte Knorpelsubstanz zum Schwinden zu bringen, es bleiben vielmehr zu beiden Seiten des Blutgefässes zunächst Knorpelreste bestehen. So ist ein langgestreckter Markraum gebildet, in dessen Achse ein grosses Gefäss, umgeben von einer dichten Menge indifferenten Zellen, gelegen ist. Die Wandungen des Markraumes sind an einzelnen Stellen aufgekleidet mit jungem Knochen. Um das Bild der enchondralen Verknöcherung vollständig zu machen, zeigt auch der Knorpel die charakteristischen Veränderungen. Die Grundsubstanz ist verkalkt, die Zellen vergrössert und etwas weiter weg vom Markraum in lebhafter Theilung begriffen. Die knorpelige Stelle im Schädeldach fällt jedoch nicht vollständig der Verknöcherung anheim<sup>1)</sup>; ich finde nämlich bei einem erwachsenen Triton cristatus einen medianen Knorpelstreifen, der histologisch in drei Theile gesondert ist; die beiden Seitentheile zeigen das enchondrale Verknöcherungsbild, der mittlere Theil ist deutlich von den Seitentheilen geschieden und besteht aus dicht an einander gelagerten Zellen mit spärlicher Zwischensubstanz.

Mit zunehmendem Alter verknöchert die Ohrkapsel immer mehr, während der Knorpel resorbirt wird, und stellt endlich beim erwachsenen Thier eine vorwiegend knöcherne Blase dar, die abgesehen von ganz unbedeutenden Knorpelresten an den Bogengängen nur noch Knorpel besitzt am Umfang des ovalen Fensters und an den Stellen, wo die Fortsätze des Quadratum der Ohrkapsel anliegen. Diese letzteren werden später noch genauere Berücksichtigung finden. Das Operculum bleibt knorpelig.

Bei der Beschreibung der Vorgänge am Quadratum gehe ich von einem Larvenstadium aus, in welchem der Ohrfortsatz des Quadratum sich mit der Ohrkapsel in Verbindung gesetzt hat. Die Verbindungsstelle ist ganz vorn an der seitlichen Labyrinthwand vor und über der Fenestra ovalis gelegen. Anfangs liegt der Ohrfortsatz nur der Ohrkapsel an, allmähig aber wird die Verbindung eine innigere, es tritt eine vollkommene Verschmelzung beider Theile ein. Dieser Zustand findet sich schon bei 25 mm langen Larven von Triton cristatus und habe ich denselben selbst noch bei den grössten Larven, die ich besitze (70 mm), immer wiedergefunden. Allein derselbe persistirt nicht; allmähig bildet sich eine Spalte zwischen Ohrfortsatz und Ohrkapsel,

1) Nach WIEDERSHEIM besitzen alle Urodelen insgesamt ein hyalines Knorpelstück am obern Umfang (?) des For. occipitale. l. c. p. 109.

welche mit einer vollkommenen Trennung beider Gebilde endet. Der Grund der Trennung ist vielleicht in der eintretenden Stellungsveränderung des Quadratum zu suchen. Das Quadratum ist nämlich anfangs schräg nach vorn gerichtet (bleibend bei Perennibranchiaten), während es später eine mehr quere Stellung zum Kranium einnimmt (vergl. PARKER, WIEDERSHEIM und O. HERTWIG l. c. p. 40). Die Stelle der Ohrkapsel, an welcher der Ohrfortsatz des Quadratum anliegt, verknöchert nicht (Taf. XXX, Fig. 22 K), die Zellen der oberflächlichsten Schichten werden zwar spindelförmig, die Grundsubstanz verkalkt theilweise, ebenso finden sich einzelne Verkalkungen an der innern, gegen die Kapselhöhle gelegenen Seite, im Grossen und Ganzen aber bleibt die Stelle knorplig und ist sie es, welche SEMMER irrthümlicher Weise für das Operculum angesehen und deren Entwicklung er beobachtet und beschrieben hatte <sup>1)</sup>.

Ganz ähnliche Verhältnisse bestehen für den zweiten Fortsatz des Quadratum, der mit dem Boden der Labyrinthwand in Verbindung tritt, den »Stiel«. Die Verbindungsstelle ist ebenfalls nahe dem vordern Ende der Ohrkapsel gelegen und verknöchert daselbst die Labyrinthwand gleichfalls nicht. Eine vollkommene Verschmelzung zwischen Stiel und Ohrkapsel tritt erst sehr spät ein (nicht vor dem ersten Jahr) und persistirt dann; eine histologische Grenze zwischen beiden Theilen ist übrigens immer wahrzunehmen (cf. Taf. XXX, Fig. 22 St). Während beim Ohrfortsatz also früher vollkommene Verschmelzung mit der Ohrkapsel bestand und später eine Art Gelenk sich bildete, ist umgekehrt die Verbindung zwischen Stiel und Ohrkapsel anfangs eine unvollständige und wird erst später eine continuirliche. Plethodon scheint in dieser Beziehung gegen Triton larvale Zustände darzubieten: continuirliche Verbindung des Ohrfortsatzes, Gelenkverbindung des Stieles (vergl. WIEDERSHEIM Taf. VIII, Fig. 446).

Der aufsteigende (postorbitale) Fortsatz nimmt mit zunehmendem Alter des Thieres immer mehr ab. Anfangs ist die Abnahme nur eine

<sup>1)</sup> Eine Abbildung derselben Stelle findet sich auch bei WIEDERSHEIM Taf. VIII, Fig. 425 GK (Triton viridescens). Daselbst ist auch ein continuirlicher Zusammenhang zwischen Tympanicum (einem Deckknochen) und dem Petrosium (einem primordialen Knochen) dargestellt. Bei Triton taeniatus sowohl, wie bei Tr. cristatus, ist das Tympanicum (Squamosum) an das Petrosium durch derbes Bindegewebe geheftet, welches sich gleich dem Knochen mit Carmin lebhaft färbt; es ist dann selbst bei stärkern Vergrösserungen nicht leicht, den Unterschied zwischen Knochen und Bindegewebe deutlich wahrzunehmen, manchmal ist die Grenze zwischen Beiden völlig unbestimmbar. Vergl. z. B. Taf. XXX, Fig. 22 den Knochen über K. Vielleicht ist dieses Verhalten geeignet, das Einwachsen eines »secundären« Knochens in den Knorpel (GEGENBAUR, Alepocephalus p. 38) zu erklären.

relative, nur ein Stehenbleiben im Wachstum, während die andern Fortsätze weiter wachsen; später verknöchert derselbe und ist am erwachsenen Thiere von einem knorpligen Processus ascend. nichts mehr wahrzunehmen.

Der Proc. pterygopalatinus ist ein flacher Knorpel, der nach vorn und aussen ziehend sich allmählig zuspitzt. Er ist so gedreht, dass er mit der äussern Fläche nach oben, mit der innern nach unten gewendet ist. Seine Entstehung fällt in eine sehr späte Zeit, indem ich ihn zum ersten Male deutlich bei einem etwa 40 mm langen Triton cristatus, der eben in der Umwandlung begriffen war, gesehen habe. Dagegen habe ich ihn bei einer 60 mm langen Larve desselben Thieres nicht auffinden können; nur an einer Stelle habe ich an der lateralen Fläche des Os pteryg. eine Gruppe von Zellen gesehen, die mit Knorpelzellen einige Aehnlichkeit hatten; die Stelle lag weit vor dem Körper des Quadratum und stand nicht durch ähnliche Zellen mit dem Quadratum in Verbindung; es schien hier also geradezu der Proc. palatin. selbstständig angelegt zu werden. Zur Stütze dieser Möglichkeit fehlen mir jedoch weitere Belege. Das Os pterygoid. ist lange vor dem Proc. palat. entstanden [Tr. crist. 33 mm].

Die feineren Vorgänge bei der Verknöcherung des Quadratum betreffend, habe ich keine eingehendere Untersuchungen angestellt; ich füge also hier nur bei, was ich an den mit Chromsäure oder KLEINENBERG'scher Pikrinsäure behandelten Präparaten gesehen habe. Nachdem zuerst perichondraler Knochen entstanden ist, erfolgt am lateralen Rande des Quadratknorpels nicht weit vom Unterkiefergelenk die Bildung eines primordialen Markraumes; die Knorpelzellen sind in der Umgebung desselben vergrössert, die Grundsubstanz verkalkt. So finde ich es bei einer grossen, 60 mm langen Larve von Triton cristatus. Dagegen habe ich an den umgewandelten, aber kleineren (40 mm und 50 mm) Kammolchen den Quadratknorpel noch unversehrt gefunden; an einer Stelle aber — an der Grenze zwischen mittlerem und oberem Drittel des Quadratkörpers hatten sich die Zellen sehr stark vermehrt; ihre Form hatte sich dabei geändert, aus den rundlichen oder rundlich ovalen Knorpelzellen waren mehr längliche Gebilde geworden; alle hatten eine horizontale Richtung. Die Grundsubstanz war sehr spärlich geworden und schien von feinen, wellig verlaufenden, glänzenden Fasern durchzogen. In wie weit diese Erscheinung als Vorläuferin der Verknöcherung zu betrachten ist, vermag ich nicht zu entscheiden; späterhin erfährt fast das ganze obere Drittel des Quadratknorpels eine derartige Umwandlung; ich möchte diesen Vorgang eher als Einleitung zu einer Umwandlung des Knorpels in Bindegewebe

betrachten. Bei einem einjährigen Triton cristatus war der grösste Theil des Knorpels aufgelöst; der Körper des Quadratum war fast ganz knöchern und enthielt grosse, mit Fett, Gefässen und rundlichen Zellen erfüllte Hohlräume; nur gegen das Unterkiefergelenk und in den Fortsätzen war noch Knorpel vorhanden. Auffallend war mir, dass ich nirgends eine selbstständige Bildung von Knochensubstanz im Innern des Markraumes beobachten konnte; stets hingen die Knochenbälkchen mit dem perichondral entstandenen Knochen zusammen. Ob dieses Verhalten ein für die Urodelen charakteristisches ist, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten. Von den Fortsätzen des Quadratum verknöchert der postorbitale in derselben Weise, wie der Quadratkörper; die andern dagegen erfahren eine eigenthümliche Umwandlung; die Knorpelzellen vermehren sich daselbst derart, dass die Grundsubstanz ganz verdrängt wird und nur in Form sehr schmaler Streifen zwischen den Zellen erhalten bleibt, so dass man auf den ersten Blick wahren Zellknorpel vor sich zu haben glaubt; die Formen der Zellen giebt besser als eine Beschreibung die beigegebene Zeichnung wieder (Taf. XXX, Fig. 22).

Fasst man das hier Gefundene kurz zusammen, so ergiebt sich, dass der grösste Theil des Quadratknorpels verknöchert; ein kleiner Theil wird in eine Art Bindegewebsknorpel umgewandelt, während die hinteren Fortsätze das Bild eines Zellknorpels darbieten. Ich muss übrigens bemerken, dass ich bei Triton taeniatus eine solche Structur der Fortsätze nicht gesehen habe; dieselben bleiben hyalinknorpelig. Dagegen wird der oberste Theil des Quadratknorpels in wirkliches Bindegewebe umgewandelt.

Der Zungenbeinbogen steht während des Larvenstadiums in keiner näheren Beziehung zur Ohrkapsel. Sein dorsales Ende ist — bei Triton cristatus — unter der Ohrkapsel gelegen, 0,5 mm von derselben entfernt und bestehen keine besonderen Bandverbindungen zwischen beiden Theilen. Erst mit der Umwandlung nähert sich das dorsale Ende etwas der Ohrkapsel und wird schon in einer Entfernung von 0,4 mm durch Bindegewebszüge an die schon verknöcherte Labyrinthwand vor der Fenestra ovalis angeheftet. Zu dieser Zeit ist das Operculum schon von der Labyrinthwand abgeschnürt und liegt frei auf der Fenestra ovalis. Diese Verbindung zwischen Ohrkapsel und Hyoidbogen ist jedoch keine bleibende, allmähig schiebt sich der letztere dicht am Operculum vorbei nach hinten; es giebt ein Stadium, in welchem der Hyoidbogen nur durch Gefässe und Bindegewebe von dem Operculum getrennt ist (vergl. Taf. XXX, Fig. 20 H). Die Entfernung von der Oberfläche des Operculum beträgt nur 0,05 mm. Beim erwachsenen Thier endlich liegt das dorsale Ende des Zungenbeinbogens nach hinten

und aussen von der Fenestra ovalis, durch Bandmassen an die Haut befestigt. Der Zungenbeinbogen bleibt in grösserer Ausdehnung an der ventralen Spitze, in geringerer an dem dorsalen Ende knorplig. Das Mittelstück verknöchert perichondral und enchondral und enthält beim erwachsenen Thier unregelmässig gestaltete Markräume.

Das dorsale Stück des gleichfalls verknöcherten ersten Kiemenbogens liegt auf Frontalschnitten vorne unter dem Hyoidbogen, weiter hinten lateral von demselben und überragt den Hyoidbogen weit nach hinten. — Bei grossen Larven ist an Sagittalschnitten ein grosser Musculus stapedius sichtbar, welcher vom Knorpel des Schultergürtels mit breiter Basis entspringend, sich allmählig verschmälernd an die ganze Oberfläche des Operculum ansetzt. Seine Entwicklung habe ich nicht näher verfolgt.

### Dritter Abschnitt.

#### Die Bildung des Atlanto-Occipitalgelenkes und des Processus odontoides des ersten Rumpfwirbels.

Ich gehe bei Beschreibung dieser Vorgänge von einem Stadium aus, in welchem die Seiten der Kopfhorda von den schon vereinigten knorpligen Occipital- und Balkenplatten bekleidet werden. Letztere sind auch unter sich vor der Chordaspitze knorplig verbunden. Es besteht also eine knorplige Basilarplatte, welche die Chorda seitlich und vorn umgiebt, die dorsale und ventrale Fläche derselben dagegen frei lässt. Die hinteren Enden der Basilarplatte sind von den Basen der knorpligen Bogen des ersten Rumpfwirbels getrennt durch ein Gewebe, welches mit dem zu Intervertebralknorpel werdenden Gewebe übereinstimmt. Es wird wie dieser später wirklich zu Knorpel, gelangt indessen aus nachher zu erörternden Ursachen zu keiner bedeutenden Entwicklung. Ich will dieses Gewebe Intervertebro-Occipitalknorpel nennen (Taf. XXX, Fig. 23 JV O). Der erste Rumpfwirbel (Atlas) besteht nur aus den beiden oberen Bogen, welche dem oberen, seitlichen Umfang der elastischen Chordascheide dicht aufsitzen. So finde ich es bei einem  $17\frac{1}{2}$  mm langen Triton cristatus. Nun erfolgt zunächst die Bildung des Atlanto-Occipitalgelenkes. Schon bei einem 18 mm langen Triton cristatus sieht man je einen kurzen, verhältnissmässig dicken Fortsatz vor und unter den Basen der knorpligen Bogen des ersten Rumpfwirbels liegen. Wie es scheint, ist derselbe aus dem Intervertebro-Occipitalknorpel entstanden. Er hängt jetzt mit den Bogen zusammen, ist nach vorn leicht concav und bildet die Pfanne, in welche die leicht convexen Enden der Basilarplatte, die Condylä occi-

pitales eingelenkt sind. Zwischen Pfanne und Gelenkköpfen besteht eine deutliche Gelenkspalte. Ich habe bis jetzt nicht beobachtet, dass ein kontinuierlicher Knorpel der Gelenkbildung vorausgegangen ist; somit würde sich das Atlanto-Occipitalgelenk wie die Gelenke an den Bogen<sup>1)</sup> verhalten.

Um diese Zeit hat sich ein zweiter Vorgang eingeleitet. An Frontalschnitten, die durch den hintersten Abschnitt des Schädels gelegt sind, sieht man, dass der hintere Abschnitt der zu beiden Seiten der Chorda gelegenen Basilarplatte, die knorpeligen Occipitalplatten (Parachordalknorpel), nicht mehr direct auf der elastischen Scheide der Chorda aufliegen, wie das früher der Fall war, sondern durch ein langovale Kerne führendes Gewebe von der Chorda getrennt sind. Es ist also eine Spalte zwischen Chorda und den knorpeligen Occipitalplatten aufgetreten; die Breite derselben beträgt 0,02 mm. Untersucht man die entsprechende Stelle an einem grösseren (24 mm langen) Triton cristatus, so zeigt sich, dass die Spalten noch breiter geworden sind, der Zwischenraum misst 0,04 mm (Taf. XXX, Fig. 27). Die Spalten haben sich zugleich nach vorn ausgedehnt, sie lassen sich 8 Schnitte (= 0,4 mm) weiter nach vorn verfolgen und enden sich allmähig verengend. Die Occipitalplatten haben sich an einer kleinen Stelle (0,4 mm vor der auf Fig. 27 abgebildeten) ventral von der Chorda vereint, so dass die Chorda hier in einer oben offenen Knorpelrinne ruht. Dieser ventrale Knorpel ist die Anlage des knorpelig sich erhaltenden Occipitale basilare. Der erste Rumpfwirbel hat sich insofern verändert, als seine Knochenrinde dicker geworden ist, deutlicher Intervertebralknorpel sich zeigt und die ersten Spuren einer Verknorpelung der Chorda selbst zu bemerken sind.

Betrachten wir die der Fig. 27 entsprechende Stelle bei einem 33 mm langen Kammolch (Fig. 28), so zeigt sich der Abstand zwischen Occipitalplatten und Chorda noch bedeutender, wie früher; er beträgt nun 0,08 mm. Es sind also die Occipitalcondylen noch weiter seitlich gerückt, was natürlich von einer entsprechenden Ortsveränderung der Gelenkpfannen des ersten Rumpfwirbels begleitet ist. Diese erfolgt jedoch nicht gleichfalls durch Abhebung des Knorpels von der Chorda, sondern durch Wachstum der Knorpelmassen in die Breite.

Die Spalten lassen sich noch 48 Schnitte weit nach vorn verfolgen, sind also 0,9 mm lang geworden. Ihre vordern Enden fallen in einen Frontalschnitt, der zugleich die vordern Ränder der ovalen Fenster trifft. Es ist demnach nicht nur der Occipitaltheil der Basilarplatte,

<sup>1)</sup> Vergl. GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862. p. 14.

sondern auch ein Abschnitt des Balkentheils von der Chorda getrennt, so dass künftig von einer Trennung der Basilarplatte von der Chorda, nicht mehr allein der Occipitalplatten die Rede sein wird. Die ventrale Verbindung der Occipitalplatten ist in grösserer Ausdehnung erfolgt, sie ist 0,4 mm lang. Wie Fig. 28 weiter zeigt, ist auch die Kopfhorda selbst verknorpelt (*Ch K*) und lässt sich dieser Chordaknorpel nach hinten bis zum Chordaknorpel des ersten Rumpfwirbels verfolgen, mit welchem er continuirlich zusammenhängt. Es erhebt sich nun die Frage: hat sich der Knorpel der Kopfhorda selbstständig gebildet und sich erst nachträglich mit dem Chordaknorpel des ersten Rumpfwirbels verbunden oder stammt der in der Kopfhorda befindliche Knorpel von dem des ersten Rumpfwirbels? Ueber diese Frage giebt die Betrachtung einiger durch die Medianlinie von Kopf und Wirbel geführter Sagittalschnitte Aufschluss.

Man sieht Fig. 24 Kopfhorda und den vordersten Theil der Rumpfhorda sagittal durchschnitten; die Grenze zwischen beiden, durch Vergleich mit mehr zur Seite gelegenen Sagittalschnitten gewonnen, ist durch eine vertikale Linie angedeutet. Das vordere Ende der Kopfhorda ist etwas nach abwärts gebogen; vor und über demselben liegt Knorpel (*B*), welcher durch die Vereinigung der Balkenwurzeln vor der Chordaspitze entstanden ist; unten liegt das Parasphenoid (*PS*), welches der Chorda vorn eng anliegend weiter hinten von der Chorda getrennt wird durch einen Knorpelstreifen (*OB*), der sich nach vorn allmähig verliert. Dieser Streifen ist der Durchschnitt durch die ventrale Vereinigung der Occipitalplatten. An der Rumpfhorda sind zwei und ein halber Rumpfwirbel (*I, II, III*), der erste, zweite und der halbe dritte sichtbar. Die knöchernen Doppelkegel (*K<sub>1</sub> K<sub>2</sub> K<sub>3</sub>*) sind deutlich vorhanden; derjenige des ersten Rumpfwirbels weicht in der Form von den andern ab, er greift oben auf die Schädelchorda über. Zwei Intervertebralknorpel sind vorhanden (*JV<sub>1</sub>, JV<sub>2</sub>*). Vom Intervertebro-Occipitalknorpel *JVO* ist nur eine Spur zu sehen; er ist bedeckt vom Knochen des ersten Rumpfwirbels. (Ein Vergleich mit Fig. 23 zeigt die Veränderungen, die hier stattgefunden haben.) Chordaknorpel ist nur am ersten Rumpfwirbel zu sehen, während an den übrigen Wirbeln noch nichts zu bemerken ist. Auffallend ist, dass der Chordaknorpel (*Ch K*) nicht mehr genau in der Mitte des ersten Rumpfwirbels gelegen ist, sondern sich nach vorn etwas verschoben zeigt. Es ist das die erste Andeutung eines Uebergreifens auf die Kopfhorda.

Vergleichen wir dieses Bild mit einem Sagittalschnitt durch die Mitte des Schädels eines 33 mm langen *Tr. cristatus* (Fig. 25). Der erste Rumpfwirbel (*I*) ist vollständig sichtbar, vom zweiten (*II*) nur das vor-

derste Ende; der zwischen diesen gelegene Intervertebralknorpel (*J V*) hat die Chorda stark eingeschnürt und zeigt schon den Beginn weiterer Differenzirung; dagegen ist der Intervertebro-Occipitalknorpel sehr schwächlich geblieben. Es ist möglich, dass derselbe durch den mächtig entwickelten Chordaknorpel des ersten Rumpfwirbels in seiner weiteren Ausbildung gehindert wurde; doch ist nicht zu vergessen, dass ersterer früher angelegt wird, als der Chordaknorpel. Dieser hat eine bedeutende Ausdehnung erfahren und reicht bis in die Kopfchorda hinein; er besitzt die unverhältnissmässige Länge von 0,65 mm. Auch der knöcherne Theil des ersten Rumpfwirbels hat sich stark nach vorn verlängert und greift besonders oben weit auf die Scheide der Kopfchorda über.

Die oben gestellte Frage beantwortet sich also dahin, dass der im hintersten Abschnitt der Kopfchorda sich findende Chordaknorpel ein Abkömmling des Chordaknorpels des ersten Rumpfwirbels ist. Dadurch werden engere Beziehungen zwischen dem hintersten Abschnitt der Schädelchorda und dem ersten Rumpfwirbel angeknüpft, welche durch das Uebergreifen des Knochenringes des letzteren weitere Befestigung erfahren. Andererseits giebt der Theil der Schädelchorda den genaueren Zusammenhang mit der Basilarplatte auf. Ein früher zum Schädel gehöriger Abschnitt wird von diesem getrennt und einem Rumpfwirbel einverleibt.

Nächst höhere Stadien zeigen einmal weitere Ausbildung der nun angebahnten Vorgänge, d. i. also vollständige Lösung der gesammten Kopfchorda von der Basilarplatte und innigere Befestigung mit dem ersten Rumpfwirbel, und als Neues discrete selbstständige Verknorpelungen der Kopfchorda. An Frontalschnitten durch den Schädel einer 38 mm langen Tritonlarve, welche zugleich den vordern Rand der Fenestra ovalis treffen, findet man innerhalb der Chordascheiden Knorpel; dieser zeigt indessen keine bedeutende Ausdehnung weder in die Länge noch in die Höhe; er nimmt an der quer durchschnittenen Chorda nur den Boden ein und lässt mehr als zwei Drittel der Chorda vollkommen intact. Er steht in keiner Verbindung mit dem hintern Chordaknorpel. Ausser dieser durchaus deutlichen Stelle finde ich eine zweite nicht ganz klare an der Spitze der Chorda, wo ebenfalls der Boden der Chorda in unbedeutender Ausdehnung verknorpelt zu sein scheint.

Ich überspringe nun einige Stadien, in denen die Rückbildung der Kopfchorda und die Verknöcherung der Basilarplatte beginnt und

gehe sofort zur Beschreibung eines Stadiums über, in welchem die eben genannten Prozesse schon weit gediehen, ja theilweise der Vollendung nahe gerückt sind. Bei einer 60 mm langen Larve von *Triton cristatus* ist von der Schädelchorda bis auf wenige Spuren nichts mehr zu sehen; ihr vorderer grösserer Abschnitt hatte sich allmählig zurückgebildet, man konnte in einer Reihe früherer Stadien stufenweise die Veränderung der Chorda-Zellen und -Scheiden verfolgen; der hintere kleinere Abschnitt der Schädelchorda ist zu einem Fortsatz des ersten Rumpfwirbels, dem *Processus odontoides* geworden, ist aber als eigentliches Chordagewebe ebenfalls nicht mehr zu erkennen, da Chordaknorpel an dessen Stelle getreten ist; erhalten haben sich hier nur die Chordascheiden, welche den Chordaknorpel umgeben und an der Spitze des Zahnfortsatzes gefaltet und zusammengeknittert sind.

Am seitlichen Umfang des *Processus odontoides* hat sich Knorpel gebildet; er ist aus dem die Chordascheide umgebenden Bindegewebe entstanden und stellt den Gelenküberzug des Zahnfortsatzes dar; oben liegt der Chordascheide Knochen auf, unten ist sie noch eine Zeit lang frei, später wird auch der untere Umfang von Knorpel überzogen, indem die seitlichen Gelenkknorpel ventral zusammenwachsen. Der Zahnfortsatz gleitet in der Rinne des knorpeligen *Occipitale basilare*, durch Bänder an der Seite und an der Spitze in derselben festgehalten.

Beim Erwachsenen ist die Schädelchorda spurlos verschwunden.

Der Basilarknorpel ist in grosser Ausdehnung zerstört, perichondral entstandene Knochen sind an dessen Stelle getreten. Knorpelig erhalten sind nur die vordern Vereinigungen der Balkenwurzeln und die ventralen Vereinigungen der Occipitalplatten, das knorpelige *Occipitale basilare*, also Theile, die später als die andern Theile der Basilarplatte entstanden sind. Wie Betrachtungen früherer Stadien lehren, haben sich an der cerebralen und pharyngealen Seite der Basilarplatte perichondrale Knochenlamellen gebildet, gleichzeitig mit diesen sind — nur an der cerebralen Fläche des Knorpels — Resorptionslücken aufgetreten, von denen aus eine Auflösung der Knorpelsubstanz erfolgte. Die ersten Resorptionslücken finden sich zu beiden Seiten der Chorda etwa in der Mitte der hintern Schädelbasis. Es muss übrigens bemerkt werden, dass den Knochenlamellen, welche an Stelle des Basilarknorpels treten, keine grosse Rolle zukommt, sie bilden nur im hintersten Abschnitt des Schädels gemeinschaftlich mit dem knorpeligen *Occipitale basilare* die Schädelbasis, weiter vorn tritt an die Stelle derselben allmählig das *Parasphenoid*. (Vergl. z. B. bei WIEDERSHEIM Urodelenschädel Taf. VIII, Fig. 446 und 425.)

Fig. 26 gebe ich noch eine Abbildung eines medianen Sagittalschnittes durch den Kopf einer 70 mm langen Larve von *Triton cristatus*. Die Chorda ist verschwunden, der Proc. odontoid., ein Theil des ersten Rumpfwirbels, mit Ausnahme einer kleinen Stelle von Knochen überzogen. Da der Schnitt genau durch die Mitte geht, ist von einem Gelenkknorpelüberzug nicht viel zu sehen; derselbe ist in diesem Stadium wohl an den Seiten mächtig, kaum aber in der ventralen Mittellinie entwickelt. Zwei Chordaknorpel sind abgebildet; der vordere ist dreimal so lang als der hintere. Auch vom Intervertebro-Occipitalknorpel sind noch Spuren vorhanden; er ist im Begriff sich aufzulösen.

Aus den in den letzten Seiten niedergelegten Befunden ergibt sich, dass der Proc. odontoid. des ersten Rumpfwirbels kein aus diesem entstandener Fortsatz ist, sondern vielmehr sich als der hinterste Theil der Schädelchorda erweist, der seine Beziehungen zum Schädel aufgegeben und sich mit dem Wirbel eng verbunden hat. Der dadurch entstandene Defect wird theilweise ausgeglichen durch das ventrale Zusammenwachsen der Occipitalplatten (Bildung des Occipitale basilare). Dadurch erhält der hintere Rand der Schädelbasis eine andere Form; aus einer früher annähernd geraden Linie wird ein nach hinten concaver Bogen. Zwischen der Bildung des Zahnfortsatzes des Epistropheus der höhern Thiere und dem gleichnamigen Gebilde des ersten Rumpfwirbels der Urodelen besteht somit vielfache Uebereinstimmung.

Ueber das Verhalten der Chorda im Schädel der Urodelen während der Entwicklung finden sich bei GEGENBAUR<sup>1)</sup> einige Angaben, die auch von WIEDERSHEIM<sup>2)</sup> citirt werden. Ueber die Entstehung des Processus odont. ist Nichts erwähnt; die Beschreibung enthält aber einige andere Sätze, welche mit dem von mir Angegebenen in Widerspruch zu stehen scheinen. So heisst es bei GEGENBAUR: »Bemerkenswerth ist es, dass mit dem Entstehen einer homogenen Knochenlamelle an Rückgratwirbeln auch die gesammte Schädelchorda von einer solchen umschlossen wird«. Damit wird wohl eine vollständige Umschliessung nicht gemeint sein, aber auch eine theilweise Umschliessung von selbstständigen Knochen muss ich in Abrede stellen. Die Chorda liegt im Schädel mit ihrer Unterfläche auf dem Parasphenoid, von welchem zwei Längskämme sich erheben, die im Querschnitt gesehen die Chorda von unten her theilweise umfassen (vergl. Taf. XXIX, Fig. 8,

1) GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. p. 24.

2) WIEDERSHEIM, Kopfskelet der Urodelen. p. 173.

9 und 10 PS), mit anderen Worten: die Chorda liegt in einer Rinne des Parasphenoid; während bei Triton cristatus die Rinne nicht eben tief ist, erscheint dieselbe bei Triton taeniatus von einer solchen Tiefe, dass nur die obere Fläche der Chorda von Knochen unbedeckt ist. Eine Ausnahme macht derjenige Theil der Kopffhorda, welcher zum Proc. odont. wird; der knöcherne Ueberzug derselben ist aber, wie oben gezeigt wurde, eine Fortsetzung der Knochenlamelle des ersten Rumpfwirbels. PARKER<sup>1)</sup> findet übrigens auch Knochenlamellen an der Kopffhorda. So an der Chordaspitze bei Seironota perspicillata (pl. 29, fig. 1 und 2) und bei Siredon; bei letzterem ist daselbst Knochen im 4., 5. und 6. Stadium zu sehen (pl. 22, fig. 4 und 5, 6 und 7; pl. 24, fig. 2); im 7. Stadium dagegen fehlt Knochen (pl. 25, fig. 1 und 2). Im Text heisst es dann: »the sheath of bone was now unapparent, save perhaps as a slight groove on the parasphenoid; in all the Urodeles this sheath is very evanescent« (p. 556). Die Worte PARKER'S sind meinem Versuch, die Differenzen zu heben, gewiss nicht ungünstig. Um die Selbstständigkeit der Knochenlamelle der Schädelchorda zu retten, bliebe nur die Annahme übrig, dass dieselbe erst später mit dem Parasphenoid verschmelze. Meine Präparate bieten indess zu einer solchen Annahme keine Anhaltspunkte.

Besser löst sich der zweite Differenzpunkt; die Chorda soll nach GEGENBAUR im Occipitale basilare in der Mitte liegen und eine dickere Knorpellage eher über sich als unter sich haben. Ich habe diese Stelle auch gefunden, allein sie ist nicht mehr im Bereich des Schädels gelegen. Solche Schnitte haben die Chorda zwischen Schädel und erstem Rumpfwirbel getroffen, der Knorpel über und unter der Chorda ist der Intervertebro-Occipitalknorpel, der seitlich mit den Occipitalgelenkfortsätzen des ersten Rumpfwirbels zusammenhängt.

Die Chorda im Schädel ist oben in ihrer ganzen Länge frei bis auf eine kleine Stelle ganz vorn, wo sie von der medialen Vereinigung der Balkenwurzeln ein wenig bedeckt wird. Ueber das verschiedene Verhalten der Chordaspitze zum Knorpel habe ich oben pag. 20 einige Angaben gemacht.

Der zweite Theil des Satzes: »Das Ende des Schädelrestes der Chorda wird theils durch Resorption, theils Ueberführung in Knorpel und damit allmälige Assimilirung mit dem benachbarten Gewebe des Primordialkranium herbeigeführt,« kann mit dem oben erbrachten Nachweis, dass kein Theil der Schädelchorda dem Primordialkranium einverleibt wird, keine Geltung mehr beanspruchen.

1) PARKER, On the Structure and Development of the Skull in the Urodelous Amphibia.

Die Entwicklung des Proc. odontoideus der Urodelen ist in PARKER's öfter citirtem Werke in kurzen Zügen geschildert. Was derselbe bei Triton cristatus, Spelerpes salmonea, S. rubra und Notophthalmus viridescens beschreibt, weicht wesentlich von meiner Darstellung ab. Da wo die Chorda zwischen den Occipitalcondylen gelegen ist, entsteht jederseits von derselben ein kleines ovales Posterior parachordal (Knorpel?), welche beide später verknöchern und dann mit einer knöchernen Scheide verschmelzen, welche selbstständig um den Theil der Chorda sich bildet, welcher in dem Raum zwischen den Occipitalgelenkfortsätzen des ersten Rumpfwirbels gelegen ist. Später erfolgt dann noch eine Verschmelzung mit dem ersten Rumpfwirbel. Abbildungen sind dieser Schilderung nicht beigegeben, der Verf. stellt solche in einer besonderen Publication in Aussicht. Offenbar hat PARKER den Entwicklungsgang nicht an Schnitten untersucht, sonst hätte er das Wichtigste, das Vorwachsen des Chordaknorpels des ersten Rumpfwirbels nicht übersehen können. Was seine Parachordalia posteriora sind, ist mir unerklärlich; vielleicht mein Intervertebro-Occipitalknorpel. Die von PARKER geschilderten selbstständigen Ossificationen sind schon von ALBRECHT<sup>1)</sup> angezweifelt worden, welcher die Entwicklung des Proc. odont. bei Siredon in folgender Weise schildert: »Die Parachordalknorpel neben der Chorda verschmelzen frühzeitig mit demjenigen Theile des Atlasknorpels, der die Chorda umgiebt. Die Verknöcherung des basi-occipitalen Abschnittes der Parachordalknorpel oder der aus ihnen entstehenden Basilarknorpel geht von dem Atlas aus jederseits neben der Chorda vor sich, indem das so entstehende Basi-Occipitale sich von den Ex-Occipitalia gelenkig absetzt. Der zwischen den Labyrinthblasen oder den spätern Otica liegende Abschnitt der Parachordalknorpel oder des aus ihnen entstehenden Basilarknorpels hingegen verknöchert nicht. Diesen interotischen Abschnitt des Basilarknorpels, der früher zum Basioccipitale gerechnet wurde, möchte ich vorschlagen, die Cartilago basiotica zu nennen.«

»Genau aber wie bei den Sauropsiden und Säugethieren das mit dem Epistropheus inniger verbundene Centrum des Atlas durch einen ventralen Bogen zwischen den Bogenstücken des Atlas ersetzt wird, der, wie schon von RATHKE und BERGMANN nachgewiesen ist, eine ursprünglich zwischen Atlas und Basioccipitale gelegene Hypapophyse ist, genau so wird bei Siredon das mit dem Atlas inniger verbundene

1) Ueber einen Processus odontoides des Atlas bei den urodelen Amphibien. Eine vorläufige Mittheilung. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften. 10. August 1878 und Nachtrag zu derselben. Centralbl. v. 28. Septbr. 1878. Eine weitere Ausarbeitung des Themas ist mir bis jetzt nicht bekannt.

Basiooccipitale durch einen ventralen Bogen zwischen den beiden Exoccipitalia ersetzt, der ursprünglich eine Hypapophyse zwischen Basiooccipitale und Basioticum ist und nach vorn mit dem Parasphenoid verschmilzt.«

Richtig in der ganzen Darstellung ist nur die Angabe, dass der Zahn des Atlas der Urodelen ein Theil des Schädels ist. Freilich nicht das Basiooccipitale, wie ALBRECHT meint, sondern nur des basiooccipitalen Theils der Chorda. Eine eingehende Widerlegung verspare ich mir bis zum Erscheinen einer ausführlichen Schilderung seiner Befunde.

Der Process. odontoid. der Urodelen ist übrigens schon von HYRTL<sup>1)</sup> und HARTING<sup>2)</sup> beschrieben worden. Wie auch die spätern Beschreiber desselben, PARKER und ALBRECHT<sup>3)</sup>, versuchten auch diese eine Deutung des Fortsatzes und stellten Vergleiche mit Atlas und Epistropheus der höhern Thiere an. So glaubt HYRTL, dass der erste Rumpfwirbel der Urodelen den mit dem Atlas verwachsenen Epistropheus darstelle, eine Ansicht, welcher sich auch C. K. HOFMANN<sup>4)</sup> angeschlossen hat. Leider reichen die meisten meiner Schnittserien nicht so weit nach hinten, dass mehrere Rumpfwirbel mit durchschnitten waren, und an den verhältnissmässig wenigen Präparaten, an denen solche noch zu sehen sind, findet sich nichts, was in diesem Sinne Verwerthung finden könnte.

Fassen wir die in den vorstehenden Untersuchungen gewonnenen Resultate zusammen, so ergibt sich für die Entwicklung des Kopfskeletes der Urodelen, speciell für Triton, Folgendes:

In den jüngsten Stadien, in denen Skelettheile überhaupt zu erkennen sind, erblickt man die knorpeligen Anlagen des ersten Visceralbogens, welcher sich jederseits in zwei Stücke, das Quadratum und den MECKEL'schen Knorpel theilt. Danach bilden sich der Reihe nach der Hyoidbogen und vier Kiemenbogen. Diese fünf Visceralbogen hängen in der ersten, nicht knorpeligen Anlage mit einander zusammen, verknorpeln aber von getrennten Punkten aus und sind deshalb, wie der erste Visceralbogen, als paarig zu betrachten.

Nach der Differenzirung des Visceralskeletes entwickeln sich die seitlichen Schädelbalken. Von den Seiten der Spitze der Kopfhorda,

1) HYRTL, Cryptobranchus japon. Schediasma anatomic. 1865.

2) HARTING, Leerboeck van de grondbeginselen der dierkunde in haren gehulen omvang. 2. Aufl. Morphologie. 1867.

3) Siehe die zweite Mittheilung ALBRECHT's. Centralbl. No. 39.

4) In BRONN's Amphibien.

welche nur in der hintern Schädelhälfte gelegen ist, entstehen zwei fast senkrecht stehende platte Knorpellamellen; sie werden vom Opticus durchbohrt und laufen, niedriger werdend, in einem nach einwärts concaven Bogen nach vorn, wo sie als rundliche Stäbe frei enden. Die Balken sind anfangs paarig, verschmelzen aber bald dicht vor der Chordaspitze und stellen nun mit derselben die unpaare Balkenplatte dar. Nicht lange darauf entspringt am hintersten Abschnitt der Schädelchorda eine weitere Knorpelanlage; sie ist paarig, hat die Gestalt oberer Bogen eines Rumpfwirbels und entspricht der Occipitalanlage. Zu derselben Zeit endlich bildet sich selbstständig die knorplige Ohrkapsel. Es besteht nun der Schädel aus drei getrennten Theilen, den Balken mit der Balkenplatte, den Occipitalbogen und den Ohrkapseln. Die Balken treiben an ihren vordern Enden die lateralen Balkenhörner; nahe dem hinteren Ende der Balken setzt sich das Quadratum mit ihnen in Verbindung.

Die weiteren Angaben beziehen sich nur auf die hintere Schädelhälfte.

Balkenplatte, Occipitalanlage und Ohrkapsel verwachsen nun miteinander und bilden bald eine knorplige Basilarplatte, in deren Mitte die dorsal und ventral unbedeckte Chorda liegt. Durch Verbindungen der Ohrkapsel einerseits mit der postorbitalen Balkenwand, andererseits mit dem dorsalen Ende des Occipitalbogens werden vollständig knorplige Begrenzungen für die Austrittsstellen des Trigemini und des Vagus geschaffen. Durch Verwachsung der Ohrkapseln über dem Gehirn entsteht ein kleines knorpliges Schädeldach. Das Quadratum tritt in innigere Beziehung zum Schädel dadurch, dass es sich mit der lateralen Ohrkapselfläche durch den Processus oticus, mit der basalen Fläche der Ohrkapsel durch den »Stiel« in Verbindung setzt. Jetzt wächst aus dem vordern Umfang des knorpligen Rahmens des ovalen Fensters das Operculum hervor, welches sich bald abschnürt und nun frei auf der Fenestra ovalis liegt. Zu gleicher Zeit wird das knorplige Occipitale basale gebildet und zwar durch ventrale Verwachsung der Basilarplatte im hintersten Schädelabschnitt. Mit diesem Vorgang steht in enger Beziehung die Entwicklung des Processus odontoideus.

Damit ist der Höhepunkt des Knorpelkraniums erreicht. Im weitern Verlaufe der Entwicklung verschwindet der Knorpel grösstentheils und nur wenige Reste bleiben erhalten. An Stelle des Knorpels tritt Knochen. Der Modus der Verknöcherung des Kranium ist zwar vorwiegend ein perichondraler, doch lassen sich auch enchondrale Verknöcherungen nachweisen; die Verknöcherungen des Visceralskelets sind sowohl perichondrale, als auch enchondrale.

Ausser diesen knorplig vorgebildeten Knochen betheiligen sich am Aufbau des Kopfes Hautverknöcherungen, die sogen. Deckknochen. Zwischen beiden besteht genetisch und histologisch eine scharfe Grenze; es giebt keinen Uebergang von »primärem« zu »secundärem« Knochen.

Wie der grösste Theil des Knorpelkranium, so geht auch der grössere Theil der Schädelchorda zu Grunde, nur der hinterste Abschnitt derselben erhält sich noch, erleidet aber insofern eine Veränderung, als die Chordazellen in Knorpel umgewandelt werden. Dieser Abschnitt der Schädelchorda löst sich vom Kranium und verwächst mit dem ersten Rumpfwirbel, dessen Processus odontoideus er darstellt.

Würzburg, am 4. August 1879.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXIX.

Fig. 1, 2 und 3. Visceralskelete von Triton cristatus. Halbschemat.

*Bb*<sub>1</sub>, erstes Basibranchiale,

*Bb*<sub>2</sub>, zweites Basibranchiale,

*ZB*, Zungenbeinbogen,

*KB*<sub>1</sub> — *KB*<sub>4</sub>, erster bis vierter Kiemenbogen,

*UB*, Urobranchiale.

\* Anlage des Kehlkopfknorpels.

Fig. 4. Embryo, 9 mm lang.

Fig. 5. Eben ausgeschlüpfte Larve, 9½ mm lang.

Fig. 6. Junge Larve, 10 mm lang.

Fig. 7, 8, 9 und 10. Vier auf einander folgende Frontal-Schnitte durch den Kopf einer 10 mm langen Larve von Triton cristatus, siehe Text pag. 10. Etwa 24 mal vergrössert.

*Q*, Quadratum,

*ZB*, Zungenbeinbogen,

*Bb*<sub>1</sub> und *Bb*<sub>2</sub>, erstes und zweites Basibranchiale,

*UB*, Urobranchiale,

*KB*<sub>1</sub> und *KB*<sub>2</sub>, erster und zweiter Kiemenbogen.

Fig. 11, 12 und 13. Drei aufeinander folgende Frontalschnitte durch den Kopf einer 24 mm langen Larve von Triton cristatus, siehe Text p. 27. Etwa 12 mal vergrössert.

*SH*, Schädelhöhle,

*LH*, Labyrinthhöhle,

*O*, Operculum,

- O S*, »Occipitale superius«,  
*I, II, III, IV*, erster bis vierter Kiemenbogen,  
*P S*, Os parasphenoid,  
*Sq*, Os squamos. (Tympanicum),  
*C*, Arteria carotis,  
*J*, Vena jugularis.

Die Figuren 11, 12, 13 und 14 sind Abbildungen von Wachsmodellen, welche nach der von BORN angegebenen Methode nach Schnittserien hergestellt wurden. Die in natürlicher Grösse gezeichneten Modelle geben die wirklichen Verhältnisse in vierzigfacher Vergrößerung wieder. Knorpel blau.

Fig. 11. Knorpelkranium und Quadratknorpel eines  $7\frac{1}{2}$  mm langen Axolotls. Von oben gesehen.

- Tr*, seitliche Schädelbalken,  
*Cr tr*, Schädelseitenwand,  
*B Pl*, Balkenplatte (paarig),  
*Q*, Quadratum (vom Schädel getrennt),  
*Ch*, Chorda,  
*O*, Loch für den Opticus,  
*O'*, zweites Loch in der Schädelseitenwand.

Fig. 12. Knorpelschädel eines 9 mm langen Axolotl. Von oben gesehen. Man erblickt die drei getrennten Schädelanlagen.

- B Pl*, Balkenplatte (unpaar),  
*C*, Balkenhörner,  
*Q*, Quadratum in Verbindung mit dem Schädel,  
*Au*, Knorpelplättchen auf der häutigen Ohrkapsel.  
*AO*, Occipitalbogen (paarig).

Fig. 13. Derselbe Schädel von der Seite gesehen. Buchstaben wie in Figur 11 und 12.

Fig. 14. Knorpelschädel einer 24 mm langen Larve von Triton cristatus. Die vordere Hälfte ist abgeschnitten; man sieht die Schnittflächen der Schädelseitenwand *Sch S*. Ebenso ist der Körper des Quadratum abgeschnitten. Die von *Q* gezogene Linie deutet auf die Schnittfläche. Der Schädel ist so gedreht, dass man ihn von links und unten sieht.

- Vb<sub>1</sub>*, Verbindung der Ohrkapsel mit der oberen Ecke der Crista trabecul. (Schädelseitenwand),  
*PO*, Proc. otic. des Quadratum,  
*PA*, Proc. ascend. des Quadratum,  
*Fp T*, Öffnungen für den Trigeminus,  
*Tr*, Schädelbalken (Wurzel desselben),  
*F*, Loch für den Facialis,  
*F'*, Loch für den Ramus palatinus des Facialis,  
*P*, Stiel (Palatobasalfortsatz des Quadratum),  
*FO*, Fenestra ovalis,  
*O*, Operculum; oben und unten davon die Rinnen für die Gefässe,  
*Vb<sub>2</sub>*, Verbindung der Ohrkapsel mit den oberen Enden der  
*AO*, Occipitalbogen,  
*Fp V*, Öffnung für den Vagus,  
*BKn*, Basilarknorpel,  
*OB*, Occipitale basilare, *Ch*, Chorda.

Fig. 45. Occipitalbogenanlage. Nach einem  $\frac{1}{100}$  mm dicken Frontalschnitt durch den Kopf eines 12 mm langen Axolotls. Etwa 440 mal vergrößert.

- AO*, Occipitalbogen,  
*E Chs*, elastische Chordascheide,  
*C Chs*, cuticulare Chordascheide,  
*Ch*, Chorda,  
*V*, Vagusganglion.

Fig. 46, 47 und 48. Aus drei Frontalschnitten durch den Kopf einer  $17\frac{1}{2}$  mm langen Larve von *Triton cristatus*, siehe Text pag. 499. Etwa 125mal vergrößert. Achsentheil der Basilarplatte dunkler.

- B Pl*, Balkenplatte,  
*O Pl*, Occipitalplatte,  
*P K*, peripherer Knorpel,  
*Ch*, Chorda,  
*P S*, Os parasphenoid.

Fig. 46. Schnitt No. 36.

Fig. 47. Schnitt No. 41.

Fig. 48. Schnitt No. 48.

### Tafel XXX.

Der Knochen ist in allen Zeichnungen dunkelbraun, der Knorpel in Fig. 49—22 hellbraun, in Fig. 23—28 hellbraun und punktiert angegeben.

Fig. 49. Aus einem Frontalschnitt durch den Kopf eines 40 mm langen *Triton cristatus* [rechte Ohrkapsel], siehe Text pag. 507. Etwa 60mal vergrößert.

- Sq*, Squamosum (Deckknochen),  
*P*, perichondrale Knochen,  
*r, r', r''*, Resorptionslücken am Knorpel,  
*P S*, Os parasphenoid,  
*F*, N. facialis in einem knöchernen Canal verlaufend,  
*K r p*, knöcherner Canal (Wand desselben) für den Ramus palatinus des Facialis.

Fig. 20. Aus einem Frontalschnitt durch den Kopf eines 1 Jahr alten *Triton cristatus*, um den Hyoidbogen am Operculum zu zeigen, siehe Text pag. 512. Etwa 50mal vergrößert.

- O*, Operculum,  
*H*, Hyoidbogen, nahe an seinem dorsalen Ende durchschnitten.  
*OS*, Occipitale superius,  
*P S*, Os parasphenoid,  
*Sq*, Os squamos.

Fig. 21. Enchondrale Verknöcherung am Occipitale superius. Ein Jahr alter *Triton cristatus*. Etwa 400mal vergrößert.

Fig. 22. Frontalschnitt durch die Ohrkapsel eines erwachsenen *Triton cristatus*. Die Ohrkapsel ist knöchern bis auf zwei Punkte *K* und *K<sub>1</sub>*, an welche sich die Fortsätze des Quadratum anlegen. Der Knorpel der Fortsätze ist eigenthümlich modificirt, siehe Text pag. 512. Nahezu 60mal vergrößert.

- K* ist das Operculum SEMMER's,  
*Q*, Quadratum,  
*P O*, Processus oticus,  
*Sl*, Stiel (Palatobasalfortsatz).

Fig. 23—26. Vier Sagittalschnitte mitten durch Kopf- und vordern Theil der Rumpfchorda. Etwa 40mal vergrößert.

*Ch*, Chorda,

*B*, Vereinigung der Balken vor der Chordaspitze,

*OB*, Occipitale basilare,

*JVO*, Intervertebro-Occipitalknorpel,

*JV*, Intervertebralknorpel,

*Ch K*, Chordaknorpel,

*PS*, Os parasphenoid,

*K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub>*, knöcherner Doppelkegel der Rumpfwirbel,

*I, II, III, IV*, erster bis vierter Rumpfwirbel,

*Pr O*, Processus odontoideus.

Fig. 23. Larve von *Triton cristatus*, 20 mm lang.

Fig. 24. Larve von *Triton cristatus*, 30 mm lang.

Fig. 25. Larve von *Triton cristatus*, 33 mm lang.

Fig. 26. Larve von *Triton cristatus*, 70 mm lang.

Fig. 27. Frontalschnitt durch die Occipitalgegend einer 24 mm langen Larve von *Triton cristatus*, siehe Text pag. 514.

*Ch*, Chorda,

*AO*, Occipitalbogen,

*O Pl*, Occipitalplatte,

*B*, Bindegewebe.

Fig. 28. Frontalschnitt durch die Occipitalgegend einer 33 mm langen Larve von *Triton cristatus*, siehe Text pag. 514.

*Ch K*, Chordaknorpel,

*K*, Fortsetzung des knöchernen Doppelkegels des ersten Rumpfwirbels auf die Kopfchorda.

Berichtigung: In der Erklärung der Abbildungen, Tafel XXIX, Fig. 4—7, ist irrthümlich pag. 40 statt pag. 484 und bei Fig. 8—10 pag. 27 statt pag. 500 stehen geblieben.

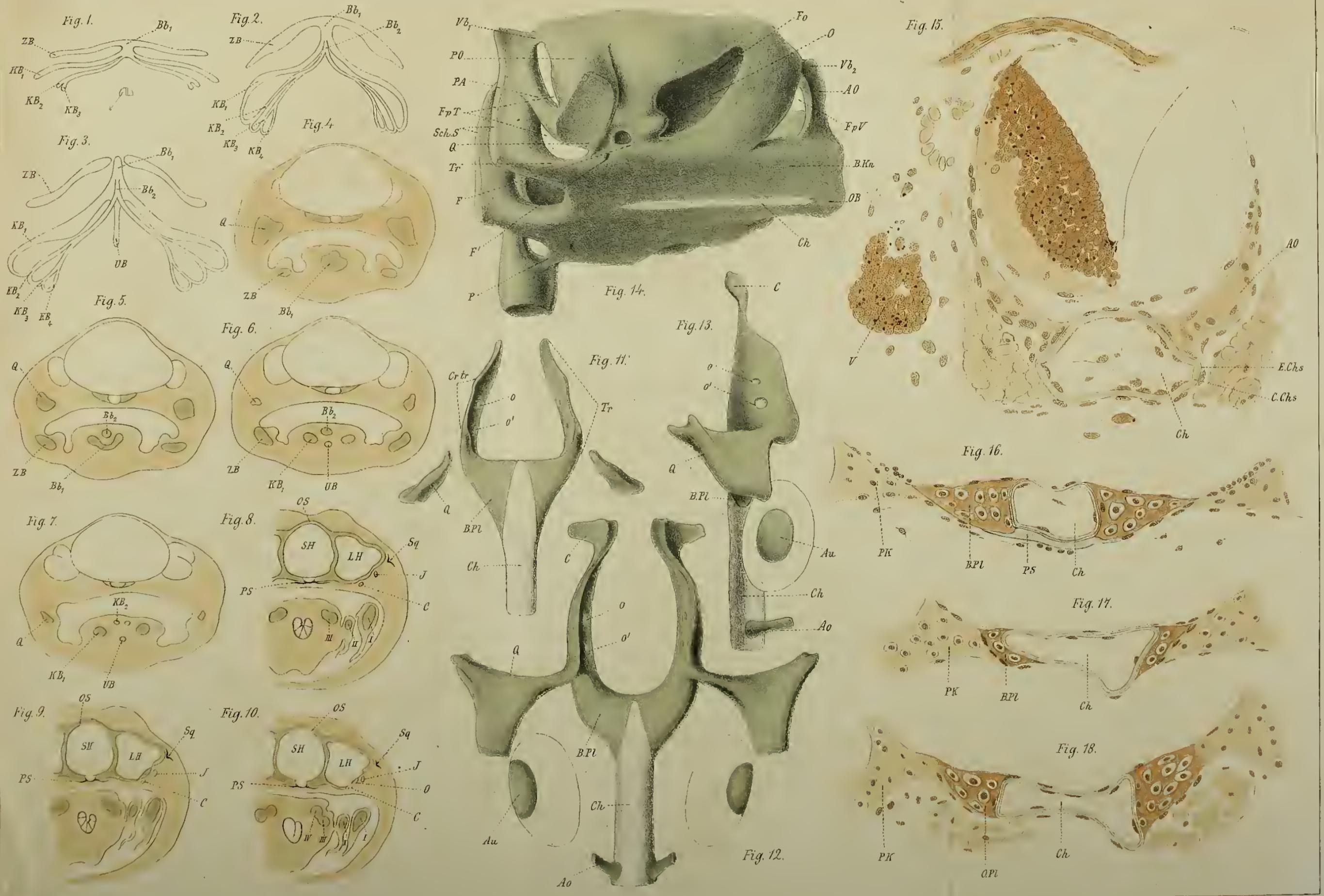
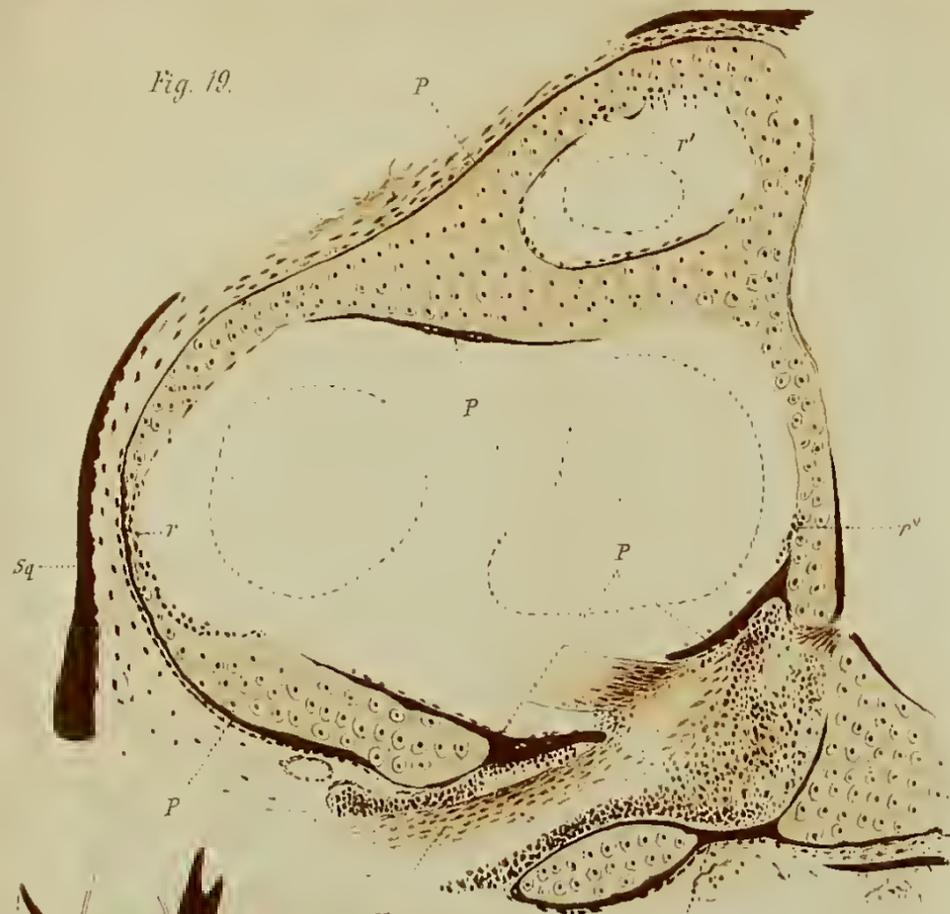




Fig. 19.



OS

Fig. 21.



Fig. 20.



Fig. 22.

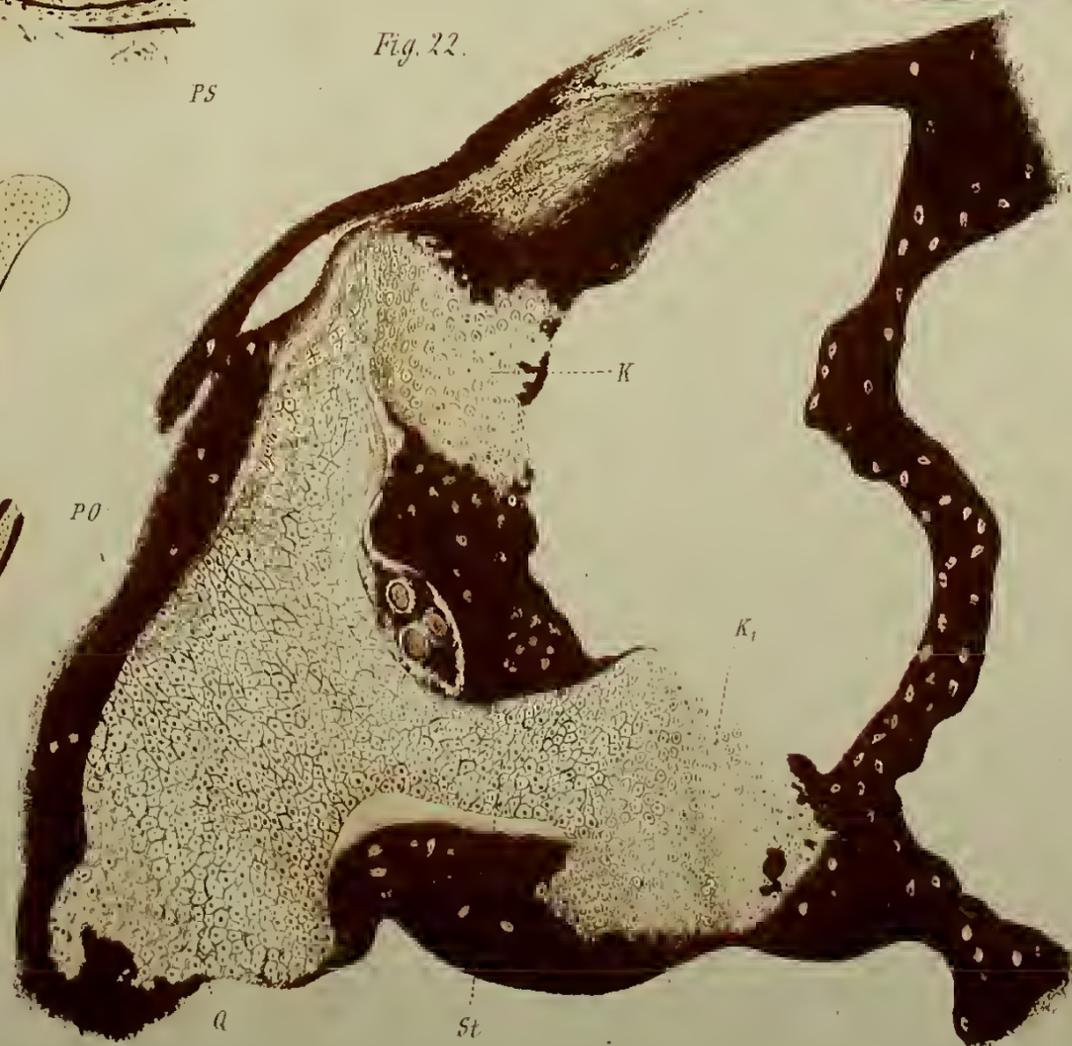


Fig. 27.

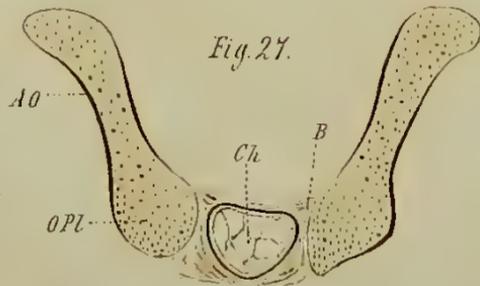


Fig. 28.

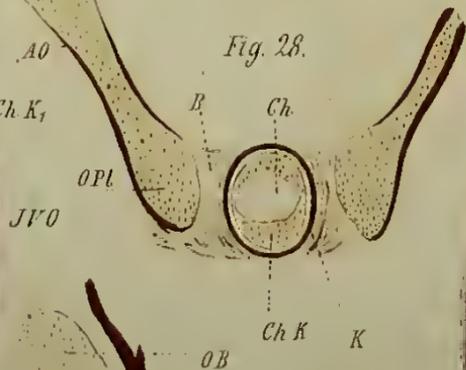


Fig. 26.



Fig. 24.

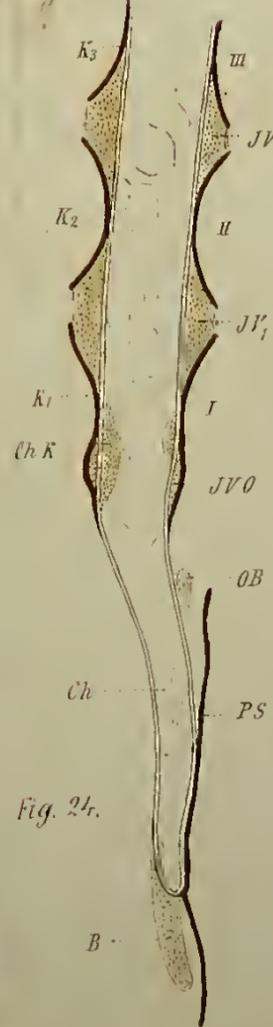
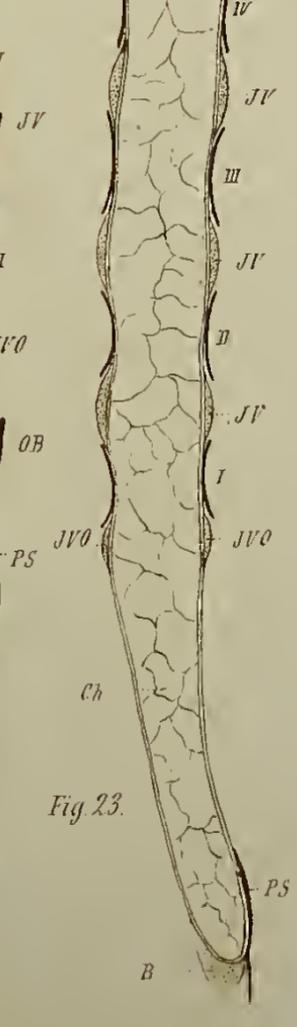


Fig. 25.



Fig. 23.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1879-1880

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Stöhr Philipp

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels.  
477-526](#)