

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE, MASSACHUSETTS

IN MEMORY OF

EDWARD GARDINER GARDINER
1854-1907

Edw. G. Gardiner





#### DAS

# KOPFSKELET DER URODELEN

EIN BEITRAG

ZUR VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DES

# WIRBELTHIER-SCHÄDELS.

VON

# DR. ROBERT WIEDERSHEIM,

A. O. PROFESSOR UND PROSECTOR ZU FREIBURG i/B.

MIT IX TAFELN UND 6 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

WILHELM ENGELMANN.

1877.

(SAII)

KOPESKORJET DER ERODELEN

WIGHER CHIEF SCHOOLS

(Separ.-Abdruck aus Morph. Jahrb. III. Bd.)

ATHERED WAS ASSESSED.

3318

# SEINEM LIEBEN SCHWAGER

# PROFESSOR A. WEISMANN

WIDMET DIESE SCHRIFT

DER VERFASSER.

# STREET, STREET

# PROPERTY A. WESTMONE



and the second

## VORWORT.

Als ich im Jahr 1875 eine Monographie zweier italienischer Urodelen, der Salamandrina perspicillata und des Spelerpes fuscus (Geotriton) verfasste, stand mir ein verhältnissmässig nur kleines Material — fast einzig und allein unsere vaterländischen Urodelen-Formen — zu Gebot. Es lag deshalb in der Natur der Umstände, dass sich der vergleichende Abschnitt in ziemlich engen Grenzen bewegte und keine auf das Gesammtgebiet der geschwänzten Amphibien sich erstreckenden Gesichtspuncte gewonnen werden konnten. Dieser Mangel machte sich mir am meisten fühlbar bei der Bearbeitung des Kopfskeletes, dessen Durchforschung mir namentlich bei dem ersten der genannten Thiere so überraschende Resultate geliefert hatte.

Es reifte deshalb damals schon der Wunsch in mir, meine Untersuchungen über diesen Theil des Skeletes noch weiter auszudehnen und womöglich alle bis jetzt bekannten Arten der geschwänzten Amphibien zum Vergleich herbeizuziehen. Dabei schwebte mir der Gedanke vor, für diese Thiergruppe dieselbe einheitliche Auffassung der morphologischen Charactere anzubahnen, wie sie von Gegenbaur für das Kopfskelet der Selachier anno 1872 gewonnen worden war. Letztere Arbeit zeigte somit den Weg, wie gearbeitet werden musste, nicht nur für die Amphibien, sondern für die Wirbelthiere überhaupt.

Wenn ich mir nun auch wohl bewusst bin, dass der Schüler in dem hier Gebotenen weit zurückgeblieben ist hinter dem Meister, so möge man das Lückenhafte und Unvollkommene mit seinem guten Willen und seinen redlichen Bestrebungen entschuldigen. VI Vorwort.

Dass es mir überhaupt möglich geworden ist, meine Untersuchungen fast über alle Formen der Urodelen auszudehnen, verdanke ich der Liebenswürdigkeit und Zuvorkommenheit einer grossen Reihe von Freunden und Gönnern, deren Namen ich hier folgen lasse und denen ich zugleich meinen besten Dank ausspreche: Kölliker, Gegenbaur, Ecker, Weismann, Haeckel, Strauch, Bessels, Koch, Leuckart, Fürbringer, Spengel, Dorla, Möblus und Flesch.

Die Menge des von allen Seiten mir zufliessenden Materiales resp. die aus dessen Bewältigung mir erwachsende Mühe zog die schon im Sommer 1875 begonnene Arbeit mehr in die Länge, als mir lieb war und erforderte andererseits eine grosse Anzahl von Tafeln, für deren liberale Gestattung ich dem Herrn Verleger zu grossem Dank verpflichtet bin.

Im Januar 1877.

R. Wiedersheim.

# INHALT.

	Seite										
Einleitung	. 1										
Die Urodelen	. 3										
Vom Cranium	. 9										
Vom Visceralskelet	. 14										
Die Kopfnerven	. 16										
Specieller Theil.											
Phanerobranchiata	. 17										
Siren lacertina	. 17										
Menobranchus lateralis und Proteus anguinus	. 29										
Cryptobranchiata	. 43										
Amphiuma tridactylum	. 43										
Menopoma allegh. und Cryptobranchus japon	. 56										
Salamandrida (lechriodonta)	. 66										
Ellipsoglossa naevia und nebulosa	. 66										
Ranodon sibiricus und Salamandrella	. 71										
Spelerpes, Plethodon, Gyrinophilus	. 74										
Batrachoseps attenuatus	. 77										
Anaïdes lugubris	. 79										
Desmognathus fuscus	. 82										
Salamandrida (mecodonta)	. 93										
Der knöcherne Schädel	. 93										
Siredon pisciformis	. 93										
Amblystoma punctatum	. 95										

'III		Inhalt

											Seite
Salamandra atra											
Chioglossa lusitanica											
Die Gattung Triton											
Triton viridescens											
Triton torosus											103
Salamandrina perspicillata.											104
Das Chondrocranium	der S	Salam	andr	i d e n							104
Der Zungenbein-Kien	n e n b	ogen-	- A p p :	arat							124
Der Opercular-Appara	at.		1.2.1								134
Allgemeiner Theil.											
Uebersichtliche Zus:	a m m e	nfas	sung	u n d	w	ei	tere	9	В	e –	
trachtungen			_								138
Chorda und Columna	verte	brali	s								168
Allgemeine Ergebniss	e un	d Ref	lexio	nen							173
Tafelerklärung											181

met selletony

## Einleitung.

Die Frage nach der Entstehung des Wirbelthierschädels war seit alter Zeit eines der Hauptprobleme der vergleichenden Anatomie und hat auch in den letzten fünfzig Jahren eine sehr verschiedene Beantwortung erfahren. Dies hatte seinen Grund in der Art und Weise der Untersuchung, die keineswegs, wie es vom heutigen Standpunct der Wissenschaft aus am natürlichsten erscheinen muss. mit den einfachsten Formen begann, sondern meistens den Säugethierschädel zum Ausgangspunct wählte. Was Wunder, wenn durch Detailbeschreibung der höchsten Typen nichts erreicht wurde, als eine massenhafte Ansammlung von todtem Material, das unverstanden in den Sammlungsschränken ruhte! Da sprang die Göthe-OKEN'sche »Wirbeltheorie« ins Publikum und damit war wenigstens in sofern ein Fortschritt erreicht, als man anfing, den Schädel nicht mehr als einen dem übrigen Skelet fremdartigen Theil sondern als eine modificirte resp. weiter entwickelte Wirbelsäule zu betrachten. Dieser Gesichtspunct war nun bis vor wenigen Jahren der massgebende für alle Schädeluntersuchungen, welche sich nach und nach auf eine immer grössere Anzahl von Thierformen erstreckten.

Während man aber hätte erwarten sollen, dass die »Wirbeltheorie« gerade durch die Verhältnisse der niederen Formen gestützt
würde, machte man die gegentheilige Erfahrung und sah ein, dass
hier vor Allem nicht allein mit den knöchernen, sondern auch mit den
knorpeligen Theilen zu rechnen sei. Dieser neue Factor gelangte

durch embryologische Studien zu immer grösserer Bedeutung und immer klarer stellte es sich heraus, dass die gerade bei den höchsten Klassen am meisten in die Augen springende Aehnlichkeit des Kopfes mit Wirbelsegmenten im Sinne von Göthe und Oken eine nur scheinbare, dass sie ein Trugbild sei. Man sah ein, dass mit der Morphologie des Kopfskelets noch einmal von vorn anzufangen sei und dies geschah auch durch die Arbeiten Huxley's und Gegenbaur's. Durch letztere — und ich habe dabei in erster Linie diejenige über das Kopfskelet der Selachier im Auge wurde zur Evidenz bewiesen, dass die aus dem Primordialeranium hervorgehenden Skelettheile »discrete Ossificationen eines stets continuirlichen Knorpelstücks« sind. »Sie sind angepasst an die Form jenes Knorpelcraniums und vergrössern sich entsprechend den Verhältnissen seines Wachsthumes. « Gegenbaur geht dabei von der gewiss unbestrittenen Annahme aus, dass jener Zustand als der ursprüngliche angenommen werden muss, »in welchem das Knorpelcranium ohne Ossificationen bestand.« Dieser niedere Zustand findet sich bei den Selachiern und diese sind deshalb vorzüglich geeignet, die Grundlage zu bilden, »auf welcher sich die vergleichende Anatomie des Kopfskeletes der Wirbelthiere sicherer erheben kann, als von bereits differenzirten Formen, wie es die knöchernen Cranien sind.«

Dieser Satz wurde dadurch glänzend bestätigt, dass Gegenbaur gestützt auf die Homologisirung von Kopf- (Vagus - Gruppe) und Spinal-Nerven eine Metamerie am chordalen Abschnitt des Knorpelcranium der Selachier erschliessen konnte.

Somit war die alte Wirbeltheorie, wenn auch nicht ad integrum restituirt, so doch insofern wieder zur Geltung gebracht, als wir Schädel und Wirbelsäule in morphologischer Beziehung von demselben Gesichtspunct aus aufzufassen haben.

Auf diesem Boden nun stehen wir heute und meine eigenen Untersuchungen haben hier anzuschliessen. Dabei wäre selbstverständlich in erster Linie an das Kopfskelet der übrigen Fische, vor Allem an das der Ganoiden zu denken und daran würden sieh dann die Teleostier anreihen

Mit den letzteren aber wären wir an einem Zweig des Thierstammes angelangt, von wo aus kaum Anknüpfungspunete an höhere Typen zu gewinnen sind, weshalb wir uns nach anderen, directer zum Ziele führenden Wegen umzuschauen haben. Diese treffen wir bei den Chimären, an welche in ungezwungener Weise die Dipnoer sich anschliessen.

Letztere besitzen aber schon manche Eigenthümlichkeiten der Amphibien, so dass ihnen von Huxley mit vollem Recht ein »chimäro-amphibienartiger Character« zugesprochen wird. Durch sie also werden wir zu den Urodelen geführt und diese treten uns in einer Formenreihe entgegen, deren einzelne Glieder sich grossentheils von einander ableiten, auseinander entwickeln lassen.

Gerade dieser Umstand lässt das Studium dieser Thiergruppe als ein sehr interessantes erscheinen, zumal da uns in der Wirbelthierwelt eine tiefere Einsicht in den Zusammenhang der Formen nicht allzuoft vergönnt, ja leider in sehr vielen Fällen ganz unmöglich gemacht ist.

Wie viele Zwischenformen für uns unwiederbringlich verloren sind und wie viele noch durch die Hand des Paläontologen an's Tageslicht gezogen werden, bleibt der Zukunft vorbehalten. Jedenfalls steht soviel fest, dass ein beträchtlicher Theil der jetzt lebenden Thierwelt nur die Endglieder einer unendlich grossen Reihe früher vorhandener Generationen darstellt.

In wie weit dieser Satz auch auf die Amphibien sich bezieht, wird im Lauf dieser Untersuchungen klar werden.

#### Die Urodelen.

Nach der Beschaffenheit der Athmungswerkzeuge hat man diese Ordnung der Amphibien in drei grosse Abtheilungen zerfällt. Die unterste Stufe nehmen die sogenannten Perennibranchiaten ein, welche durch lebenslängliche Beibehaltung von Kiemen gewissermassen die niedrigsten Entwicklungsstadien der höheren Formen repräsentiren.

Daran reihen sich die Derotremen, welche nach Abwerfung der Kiemen zeitlebens an jeder Seite des Halses ein Kiemenloch beibehalten, somit einem höheren Entwicklungs-Stadium der dritten Gruppe entsprechen, die man mit dem Namen der Salamandriden oder Myctodera zu bezeichnen gewöhnt ist. Letztere sind in völlig ausgewachsenem Zustand reine Lungenathmer.

Will man diese auf der Beschaffenheit der Respirations-Organe basirende Eintheilung aufrecht erhalten, so geräth man in die missliche Lage, den japanesischen Riesensalamander nicht unterbringen zu können. Derselbe besitzt im ausgewachsenen Zustande weder Kiemenspalten noch Kiemenbüschel und wäre in alleiniger Erwägung dieses Umstandes zu den Salamandriden zu stellen. Vergleicht man aber seine Organisation genauer mit derjenigen der Fischmolche, namentlich von Menopoma, so wird man gewahr, dass, wenn man bei letzterem das Kiemenloch hinwegrechnet, beide die grösste Uebereinstimmung zeigen. Ich werde dies weiter unten noch genauer zu entwickeln Gelegenheit haben.

COPE 1) hat die Unzulänglichkeit dieses Eintheilungsprincipes wohl eingesehen und deshalb eine auf der Osteologie des Schädels beruhende Classificirung vorgeschlagen. Vom anatomischen Standpuncte aus kann ich letzterer in Manchem beipflichten, obgleich sie, wie dies auch von A. Strauch (Revision der Salamandriden-Gattungen 1870) sehr betont wird, für den Systematiker so lang zurückzuweisen ist, als andere, leichter wahrnehmbare Merkmale zur Eintheilung vorhanden sind.

Solche erkennt der Petersburger Gelehrte in der Abwesenheit oder geringen Entwicklung der Augenlider (Fischmolche incl. Cryptobranchus japon.) oder in der Anwesenheit derselben (sämmtliche Salamandriden).

Als zweites Merkmal benützt Strauch die Stellung der Gaumenzähne. »Diese bilden bei den ausgewachsenen Salamandriden zwei schmale, mitunter in der Mittellinie des Gaumens vereinigte Streifen, die immer am Hinterrande der zu einem einzigen Knochen (?) verwachsenen Ossa palatina stehen und entweder den ganzen Hinterrand des Knochens einnehmen oder nur auf einen Theil desselben beschränkt sind, oder endlich am Innenrand zweier, nach hinten gerichteter, divergirender Fortsätze des Gaumenbeines sitzen: bei den Ichthyoiden hingegen zeigen die Gaumenzähne entweder genau dieselbe Anordnung in Haufen, welche bei den Larven der Salamandriden Norm zu sein scheint, oder aber sie stehen am Vorderrande der meist durch Naht miteinander vereinigten Ossa palatina und bilden einen Bogen, der in seiner Krümmung ziemlich genau demjenigen der Kieferzähne folgt; die erste dieser beiden Anordnungen, wo nämlich die Gaumenzähne bürstenförmige Haufen bilden, ist im ganzen sehr selten und findet sich nur bei den (?) Arten der Gattung Siren L., die zweite dagegen kommt allen übrigen Fischmolchen, mit Einschluss der fossilen Gattung Andrias Tsch., gemeinschaftlich zu.«

<sup>1)</sup> Journ. Acad. Philadelph. 2. ser. VI.

STRAUCH hat wohl eingesehen, dass diese angeführten Unterscheidungsmerkmale nicht genügen, »sobald es sich um Larven handelt, bei denen die Augenlider, ähnlich wie bei manchen Fischmolchen, eine kreisförmige Falte darstellen, während die Gaumenzähne eine bürstenförmige Anordnung zeigen.«

Als drittes Merkmal wird von Strauch die Organisation des Zungenbein-Kiemenbogen-Apparates herbeigezogen, worauf ich mich aber jetzt nicht näher einlassen und dabei lieber auf diese Untersuchungen verweisen will.

Strauch hat es für nothwendig erachtet, sowohl die Abtheilung der Ichthyoidea, als die der Salamandriden noch einmal in zwei Tribus zu zerfällen, wobei er für die ersteren den Besitz von äusserlich sichtbaren resp. inneren Kiemen, für die letzteren die Anordnung der Gaumenzähne der Länge ( $\mu\tilde{\eta}\varkappa o\varsigma$ ) oder der Quere und schrägen Richtung ( $\lambda \acute{\epsilon}\chi\varrho\iota o\varsigma$ ) nach massgebend sein liess. Ich will diese Eintheilung hier folgen lassen und dabei immer diejenigen Gattungen, deren Vertreter mir entweder insgesammt, oder doch theilweise zur Untersuchung vorlagen, mit einem Sternchen bezeichnen.

# A. Ichthyoidea.

### I. Phanerobranchiata.

Siren\*.
Menobranchus\*.
Proteus\*.

# II. Cryptobranchiata.

Amphiuma\*.
Menopoma\*.
Cryptobranchus\*.

## B. Salamandrida.

#### I. Mecodonta.

Salamandra\*.
Pleurodeles\*.
Bradybates.
Triton\*.

Chioglossa\*. Salamandrina\*.

#### II. Lechriodonta.

Ellipsoglossa\*.
Isodactylium\*.
Onychodactylus.
Amblystoma (Axolotl)\*.
Ranodon\*.
Dicamptodon.
Plethodon\*.
Desmognathus\*.
Anaides\*.
Hemidactylium.
Heredia.
Spelerpes\*.
Batrachoseps\*.

Wie vorstehende Tabelle zeigt, habe ich den Axolotl ohne Weiteres zu den Amblystomen gestellt und ihn somit aus der Reihe der Ichthyoiden gestrichen. Derselbe ist bereits von Cuvier, Baird, Gray und Duméril für eine Amblystomen-Larve erklärt worden und auch Strauch scheint sich dieser Auffassung zuzuneigen. Während man sich nun bis in die allerneueste Zeit mit der einfachen und absolut unerklärten Thatsache der Umwandlung abzufinden hatte, hat Weismann (Ueber die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma Z. f. w. Z. XXV. Suppl. B.) gezeigt, wie jene überhaupt zu denken sei. Für die Art seiner scharfsinnigen Auffassung sprechen zahlreiche von mir durch das Studium der Anatomie des Schädels gewonnene Thatsachen, die an der betreffenden Stelle ihre Erledigung finden werden.

Was die geographische Verbreitung der Urodelen anbelangt, so sind sie nach der übereinstimmenden Aussage von Jäger und Strauch ausschliesslich auf die nördlich vom Aequator gelegenen Gegenden beschränkt, kommen jedoch der östlichen wie der westlichen Hemisphäre in gleicher Weise zu. Ueber die Polargrenze ihres Verbreitungsbezirkes lässt sieh bis dato nichts sieheres bestimmen, dagegen weiss man, dass sie auf der östlichen Halbkugel bis etwa zum 36 n. B. (Norden von Algier) und falls die Fundortsangabe

von Amblystoma persimile sich als richtig erweisen sollte, bis zum 15° n. B. (Siam), auf der westlichen dagegen bis zum 5° n. B. (Neu-Granada) gegen den Aequator vordringen. Strauch, dem ich diese Notizen entnehme, knüpft daran folgende Bemerkung:

Dieser allerdings noch sehr mangelhaft umgrenzte Verbreitungsbezirk der Molche, der den grössten Theil der auf der nördlichen Hemisphäre vorhandenen Ländermasse umfasst und im Süden grösstentheils durch Meere oder durch wasserlose Wüsten natürlich begrenzt wird, entpricht zweien von den sechs gegenwärtig allgemein angenommenen Faunengebieten, nämlich dem paläoarktischen und dem neoarktischen und lässt sich bei alleiniger Berücksichtigung der Salamandriden in vier scharf geschiedene und durch das Vorkommen von eigenthümlichen Arten characterisirte Bezirke eintheilen, von denen je 2 auf jedes der beiden genannten Faunengebiete entfallen. Die beiden Bezirke des paläoarktischen Gebietes werden durch die aralo-kaspischen Steppen von einander geschieden, und zwar ist die Scheidung eine sehr vollkommene, indem beide so getrennten Bezirke nicht blos keine einzige gemeinschaftliche Species besitzen, sondern auch durch das Auftreten von völlig verschiedenen Gattungen ausgezeichnet sind; die Grenzscheide zwischen den beiden Bezirken des neoarktischen Gebietes hingegen wird vom Felsengebirge gebildet und ist bei Weitem nicht so vollständig, denn erstens kennt man zur Zeit bereits eine Art, Amblystoma mayortium, welche das Grenzgebirge überschreitet und sowohl im westlichen, als auch im östlichen Bezirke vorkommt, und zweitens sind die sieben für dieses Faunengebiet characteristischen Genera in ihren Arten nicht, wie auf der östlichen Halbkugel, auf einen der beiden Bezirke beschränkt, sondern drei unter ihnen besitzen zu beiden Seiten des Felsengebirges Repräsentanten«.

STRAUCH bezeichnet diese vier Bezirke mit dem Namen des eineummediterranen, des asiatischen, des pacifischen und des atlantischen.

Endlich noch ein Wort über die fossilen Formen der Urodelen:

Wenn man absieht von den paläozoischen Ganocephalen, so findet man nach einer an mich gerichteten, freundlichen Mittheilung Prof. Zittel's und Rütimeyer's, eine vollständige Zusammenstellung der bis zum Jahr 1860 bekannten fossilen Urodelen in der Paläontographica Vol. XII von H. v. Meyer. Es handelt sieh im Ganzen um sechs mehr oder weniger deutlich getrennte Gattungen, die theils

den Ichthyoidea theils den Salamandriden angehört zu haben scheinen. Sie stammen aus dem Mergel von Oeningen, aus der Braunkohle des Niederrheines, aus dem Basalt-Tuff, der Braunkohle und dem Halb-Opal von Böhmen. Alle ohne Ausnahme gehören der Molasse- oder Miocen-Zeit an und H. v. Mexer fügt die Bemerkung bei: »Aelter als tertiär sind die Batrachier überhaupt nicht.«

Dieser Satz hat sich nach neueren Untersuchungen nicht bestätigt, was um so weniger befremdet, wenn man die niedere Organisationsstufe in Betracht zieht. In dem Bulletin de la société géolog. de France 3. série t. III. p. 299 theilt A. Gaudry mit, dass ihm Batrachier aus der »oberen Schicht der primären Formation«¹) eingeschickt worden seien, welche ihrer ganzen Organisation nach »di minuent la distance, qui nous semblait séparer les Urodèles d'avec les Anoures«.

Ich werde dieser Entdeckung ihrer eminenten Bedeutung wegen später noch ein besonderes Capitel widmen; für jetzt soll es genügen, nur auf das Vorkommen von Urodelen in geologisch so alten Formationen hingewiesen zu haben. Dieser in Frankreich (Saôneet-Loire, und Millery bei Autun) gemachte Fund ist, wie aus der allerneuesten Zeit berichtet wird, nicht vereinzelt geblieben. So erfahre ich durch Sandberger und Zittel, dass derselbe Batrachier in Thüringen (in der Dyas) »massenhaft« gefunden werde. Gaudry vermuthet, dass auch der in den Oelschiefern des Ohio (Wyman) vorkommende Raniceps (Pelion) Lyelli zu derselben Gattung zu rechnen sei.

Somit lägen Spuren von Urodelen vor aus der Dyas von Frankreich, Deutschland und Amerika. Es wäre für mich von hohem Interesse gewesen, die von Tag zu Tag sich in erstaunlicher Weise mehrenden Reste der Vorzeit Amerikas gerade auf Urodelen hin näher prüfen zu können, es mangelte mir aber die zugehörige Literatur z. B. Cope's Synopsis und andere Sammelwerke.

Ich glaubte, bei dieser kurzen paläontologischen Betrachtung ganz absehen zu dürfen von den für diese Erdschichten characteristischen Ganocephalen, da letztere, wenn ihre Urodelen-Natur überhaupt sieher feststeht, immerhin noch durch eine ungeheure Kluft von den jetzt lebenden Formen getrennt sind. Jedenfalls sind sie meiner Meinung nach im Sinne einer fortlaufenden Reihe, deren Glieder sich auseinander entwickeln liessen, nicht zu verwenden.

<sup>1)</sup> Genau genommen stammen sie aus dem »Unteren Rothliegenden«, wie mir Sandberger berichtet.

#### I. Vom Cranium.

Entwickelungsgeschichte.
Allgemeiner Grundplan und Ossification.

Ich habe hierüber wenig eigene Studien angestellt und was ich zu geben vermag, betrifft nur einige Formen der Salamandriden. Bedenkt man aber, dass der dem Schädel derselben zu Grund liegende Organisationsplan im Wesentlichen derselbe ist, wie er auch den Cryptobranchiaten zukommt, so lassen sich die gewonnenen Resultate mit vieler Wahrscheinlichkeit auch auf letztere anwen-Somit blieben die Phanerobranchiaten davon ausgeschlossen, über deren Entwickelungsgeschichte noch gar keine Erfahrungen vorliegen. Es ist dies um so mehr zu bedauern, als der Schädel derselben, namentlich in der Naso-ethmoidal-Gegend in sehr beträchtlicher Weise von den beiden andern Haupttypen abweicht und in jeder Beziehung eine viel niedrigere Stellung beansprucht, als jene. Eine genaue Entwicklungsgeschichte dieser Molche müsste - so viel kann man jetzt schon mit Sicherheit behaupten - die werthvollsten Thatsachen liefern und eine in phylogenetischer Beziehung sehr fühlbare Lücke vielleicht ausfüllen können.

Nachdem der Schädel aus der sogenannten Kopfbeuge mit seiner Längsaxe in die horizontale Stellung übergegangen ist, sieht man die nur eine kurze Strecke im hintersten Schädelabschnitt verlaufende Chorda auf beiden Seiten von Knorpelstreifen umgeben. Diese wachsen dorsal – und ventralwärts über sie zusammen und bilden dadurch eine annähernd rechteckige, vorne halbmondförmig ausgeschnittene hyaline Basalplatte (Parachordal-Elemente: Parker, Huxley) (»Hüllmassen« Rathke's). Seitlich davon liegen die bereits deutlich entwickelten Gehörbläschen, die noch keinen Knorpelüberzug besitzen und zu der Basalplatte in rein appositionellem Verhältniss stehen (Paraneural-Elemente: Parker).

In der Vorwärtsverlängerung der beiden seitlichen Hörner des oben erwähnten ausgeschnittenen Vorderrandes erstrecken sich zwei in der Sagittal-Axe verlaufende Knorpelzüge, welche vor der Gegend der späteren Lamina cribrosa von beiden Seiten zusammenfliessen.

Sie erzeugen dadurch eine mit der Concavität dem Vorderrand der Basal-Platte entgegenschauende hyaline Leiste, welche sich nach vorn in eine horizontal liegende Knorpelplatte fortsetzt. Damit ist die Grundanlage, wenn ich so sagen darf, das Gerippe des Urodelenschädels gegeben und wir können jetzt schon an letzterem drei Hauptbezirke unterscheiden:

- 1) einen durch die Basalplatte repräsentirten, occipitalen,
- 2) einen davon ausgehenden trabekularen, oder orbitalen,
- 3) einen durch die Concrescenz der Trabekeln zu einer Platte erzeugten ethmoidalen.

An keiner Stelle dieses continuirlich fortlaufenden Knorpelgerüstes ist ein Zerfall in Metameren im Sinne einer Columna vertebralis zu bemerken.

An der Grenze des Ueberganges vom occipitalen in den orbitalen Abschnitt stossen wir auf das primordiale Suspensorium des Unterkiefers, welches in seiner weiteren Entwicklung drei Fortsätze unterscheiden lässt: 1) einen nach rückwärts schauenden, für die Anlagerung des Hyoid-Bogens, 2) einen nach vorn und einwärts am Grund der Orbita gelegenen (Processus pterygo-palatinus) und endlich 3) einen zu demjenigen Theil des Trabekels sich erstreckenden Knorpelfaden, welchen man mit dem Namen des Alisphenoids zu bezeichnen gewohnt ist.

Die anfangs sehr niedrigen Trabekel erheben sich mehr und mehr und erzeugen vorn im Verein mit ihrem sich gleichfalls erhebenden zusammengeflossenen Absehnitt eine nischenartige Vertiefung für das Vorderhirn, oder anders ausgedrückt: die erste Anlage einer hyalinen Lamina cribrosa.

Zu gleicher Zeit wuchert auch die Ethmoidalplatte zum eigentlichen Septum nasale empor und bildet nach vorn zu, mehr oder weniger eingekerbt, das knorpelige Widerlager des Zwischenkiefers. Ebenso wachsen davon aus die das Cavum nasale bald vollkommen bald nur theilweise umschliessenden häutig-hyalinen Nasenkapseln sammt dem die Choanen von rückwärts her begrenzenden Antorbitalfortsatz. Endlich wäre noch ein, bei gewissen Arten wenigstens zu beobachtendes Rückwärtswachsen der hintersten äussersten Ecke des Nasensackes zu notiren.

Diese von hier auswachsende Spange ist am besten als Oberkieferfortsatz zu bezeichnen.

Auch bei Anuren entwickelt sich der Oberkieferknorpel vom Nasengerüste aus, wird aber nach den Untersuchungen von Götte (Entwicklungsgeschichte der Unke 1875) im weiteren Verlauf der Entwicklung atrophisch und verschwindet endlich ganz, um dem mit dem Antorbital - Fortsatz innig verschmolzenen Gaumenflügelknorpel Platz zu machen.

Sehr auffallend und zu der oben geschilderten Entwicklung des Urodelenschädels im Gegensatz stehend erscheint die von Born constatirte, von den Trabekeln unabhängige Entstehung der Nasenknorpel bei der Knoblauchkröte. Er sagt in seinem Aufsatz über die Nasenhöhlen etc. (Morph. Jahrb. II): »Die Nasenhöhlen liegen anfänglich nach aussen von den Trabekeln; ihre Knorpel entstehen ganz unabhängig von denselben; das Septum ist eine sehr späte und sehr complicirte Bildung, die dadurch zu Stande kommt, dass bis zum Vorderrande der Choane die Trabekel von den Knorpeln der Nase überwachsen, durch die sich ausdehnenden Höhlen nach unten verdrängt und dann resorbirt werden, während zugleich die frühere Decke der Nasenhöhlen aufgerichtet und zu einem Theile der Scheidewand umgewandelt wird, welche sich im übrigen hinten aus den erhaltenen Theilen der Trabekel, vorn durch Verknorpelung des intertrabeculären Schleimgewebes bildet. Beim Frosch liegen dagegen die Nasenhöhlen von vornherein über den Trabekeln«. Letztere liefern das Septum, welches sich erst secundär mit den Eigenknorpeln der Nasenhöhle verbindet.

Diese Thatsache hat auch Götte (l. c.) ausdrücklich hervorgehoben.

Ich lasse hier, um den nur in kurzen Zügen entwickelten Grundplan des Molch-Schädels zu illustriren, eine rein schematische Zeichnung folgen und gehe zur Betrachtung der knöchernen Bestandtheile über.

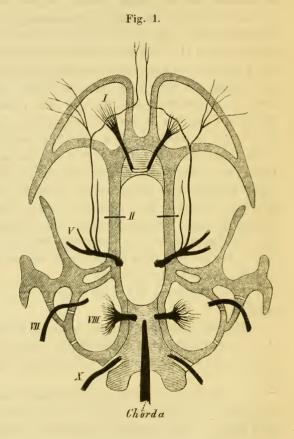
So, wie wir den Primordial-Schädel verlassen haben, bot er ungefähr das Aussehen eines oben und unten offenen Kahnes, der nach hinten in eine einfache horizontale, von der Chorda durchsetzte Lamelle auslief, während die Vorder- und Seitenwände durch die Trabecularia gegeben waren. Die occipitale Basalplatte tritt nun mit ihren beiden Seitentheilen sowohl, als mit ihrem vorderen Uebergangsabschnitt in immer nähere Verbindung mit der einstweilen selbständig entstandenen hyalinen Gehörkapsel und fliesst schliesslich vollkommen mit ihr zusammen.

Beide Labyrinth-Hälften werden oben durch eine mehr oder weniger breit ausfallende Knorpelcommissur (Occipitale superius der Autoren) vereinigt. Dadurch sind die Grenzen für das Hinterhauptsloch gegeben und wenn wir bei dem oben gebrauchten Vergleich stehen bleiben wollen, so communicirt jetzt das Schiff nach rück-

wärts durch eine einzige (Foramen occip.) und nach vorwärts durch zwei Oeffnungen (Foramina olfact.).

Die grosse, auf dem Boden klaffende Lücke wird nun durch eine

ziemlich früh auftretende diinne Knochenlamelle, das Parasphenoid abgeschlossen und von oben her dienen die sich entwickelnden Frontalia und Parietalia zum Verschluss des Cavum cranii. Weitere Deckknochen entwickeln sich in der Schnauzengegend. Es sind dies die Praemaxillaria, an welche sich erst sehr spät von aussen her die Oberkieferbeine anschliessen. Am Boden der Nasenkapseln ist noch früher entstanden der Vomer, und in seiner Rückwärtsverlängerung treffen wir das bis zum Suspensorium reichende



Pterygopalatinum. Endlich wäre in der Reihe der Deckknochen noch zu gedenken des Praefrontale, des Nasale und des das Suspensorium schuppenartig von aussen deckenden Tympanicum oder Squamosum.

Auf die Herrwig'sche Theorie über die Entstehung der Schädelknochen komme ich später zu sprechen.

Alle diese von mir als » Deckknochen« des Schädels beschriebenen Gebilde entwickeln sich ohne Beeinflussung der unter ihnen liegenden hyalinen Bezirke des Primordialschädels und ohne festere Verbindung mit demselben; sie sind in gewissem Sinne als Lückenbüsser desselben zu betrachten, wenn dies auch keineswegs für alle Fälle

seine Geltung hat. Sie stehen dadurch im Gegensatz zu einem andern Knochensystem, welches sich entweder auf einer oder auf beiden Seiten des die Trabekel und die knorpeligen Gehörblasen umhüllenden Perichondrium's entwickelt. Nie sah ich im Innern dieser Knorpelmassen Kalksalze primär auftreten, sondern immer ging die Ossification wie eben erwähnt, von der Peripherie aus, wobei der innen liegende Knorpel immer mehr reducirt, gewissermassen todt strangulirt wurde, bis er sich schliesslich vollständig verflüssigte, in Fett umwandelte und in dieser Form resorbirt wurde. Dann blieben lufthohle Räume zurück, in die das Knochengewebe einrückte und sie mehr oder weniger ausfüllte.

Es ist dies somit ein rein peri- oder ectochondrostotischer Verknöcherungsprocess, gewissermassen eine Weiterbildung der einfachen Deckknochen-Entwicklung resp. ein Uebergang von der secundären zur primären Knochenbildung, wie er von Gegenbaur und A. J. Vrolk am Teleostier-Schädel zur Genüge an's Licht gezogen worden ist. So sagt ersterer: »Die ganze Erscheinung der Differenzirung des knöchernen Schädels wäre somit auf eine Anpassung der perichondralen Ossification an die vom knorpeligen Cranium gegebene Unterlage zurückzuführen«.

Wenn nun VROLIK durch seine Studien am Teleostierschädel zu dem Fundamentalsatz gelangt: dass der perichondrostotische Zustand stets dem enchondrostotischen vorhergeht, so gibt uns das oben geschilderte und von mir an sämmtlichen untersuchten Urodelenschädeln constatirte Verhalten einen deutlichen Wink für die phyletische Stellung der geschwänzten Amphibien gegenüber den Teleostiern, resp. den Plagiostomen. Mit andern Worten: die Thatsache, dass bei manchen Knochenfischen (z. B. beim Salm) im ausgewachsenen Zustand des Schädels ausnahmslos vollständig enchondrostotische Knochen sich finden, während sich bei einer ganzen Reihe von Urodelen der perichondrostotische Zustand zeitlebens erhält, diese Thatsache, sage ich, weist den geschwänzten Amphibien in skeletogener Beziehung eine deutliche Mittelstellung zwischen den beiden Hauptklassen der Fische an und stellt sie nicht, wie die alte Anatomie wollte, an das Ende der einen Abtheilung derselben, nämlich der Knochenfische.

Einen der Hauptstützpuncte dieses Satzes werde ich bei der Alisphenoidgegend geltend zu machen haben; jetzt darüber nur so viel, dass diese Schädelregion bei den Teleostiern sehr spät verknöchert.

Andererseits zeigt uns das Verhalten der Plagiostomen sowohl wie das maneher Knochenfische, dass auch die Urodelen sich aus Formen heraus entwickelt haben müssen, welche ein ganz knorpeliges Schädeldach und einen ganz knorpeligen Schädelboden besessen haben werden, wo also die beiden phyletisch sehr alten Frontalia und das Parasphenoideum in ungleich lockererer Verbindung mit dem Schädelgehänse gestanden haben, als wir dies jetzt beobachten.

Dass diese Formen in der Entwicklungsreihe der Thiere weit zurückliegen, beweist uns der Umstand, dass die postulirte Ausdehnung des Knorpeleraniums sich in der Ontogenese des Salamandriden-Schädels nicht mehr geltend macht. Sehr wahrscheinlich kann hier die Entwickelungsgeschichte der Phanerobranchiaten und vielleicht auch der Cryptobranchiaten werthvolle Ergänzungen liefern.

Während wir nach dem oben Mitgetheilten den Satz aussprechen konnten, dass die Verknöcherung der Trabekular- und Petrosocecipital-Region auf perichondrostotischem Wege erfolgt, macht hiervon ein einziger Schädelbezirk eine Ausnahme. Ich meine denjenigen Theil des Kiefersuspensoriums, den wir mit Quadratum bezeichnen. Hier sehen wir (beim Axolotl wenigstens) nämlich primär einen Ossificationspunct endochondral auftreten, was nicht befremden wird, wenn ich bei gleichzeitiger Erinnerung an die Abkunft des Suspensoriums vom Kiemenskelet behaupten kann, dass die Verknöcherung des letzteren bei allen von mir untersuchten Urodelen (ich habe in dieser Beziehung auch unsere einheimischen Tritonen im Auge) überhaupt auf enchondrostotischem Wege zu Stande kommt. Somit könnte man dem Visceralskelet auch in dieser Beziehung (»enchondrostotische Verknöcherung ist ein erworbener Zustand«) ein höheres Alter, als dem Cranium vindiciren!

#### II. Vom Visceralskelet.

Die Pleuralelemente Huxley's componiren sich aus einem System von sechs hyalinen Spangen, von denen die vorderste mit ihrem oberen Abschnitte ursprünglich zum Suspensorium des Unterkiefers, mit ihrem unteren zum Mandibulare wird. Letztere wird dann fernerhin von Belegknochen umgeben, die uns später beschäftigen werden.

Die zunächst nach rückwärts liegende Spange gliedert sich ebenfalls in zwei Abschnitte, von denen ich nach dem Vorgange der englischen Autoren, den oberen, zur Aussenseite der Labyrinthgegend sich aufkrümmenden mit Keratohyale, und den unteren im Boden der Mundhöhle eingebetteten mit Hypohyale bezeichnen will. Die Hälften beider Seiten, worin wir die Hyoidhörner zu erkennen haben, werden durch kurzes, straffes Bindegewebe in der Mittellinie vereinigt. Ueber das in der vergleichenden Anatomie so vielfach discutirte Schicksal des oberen Endes vom Hyoidhorn resp. seine Beziehungen zur Fenestra ovalis will ich mich für jetzt noch nicht näher aussprechen, da ich diesen Verhältnissen ein besonderes Capitel zu widmen gedenke.

Nach rückwärts vom Zungenbeinhorn liegen noch vier weitere mit zahnartigen Schleimhautpapillen besetzte Spangen, welche von vorn nach hinten stetig an Grösse abnehmen. Die zwei vorderen bestehen aus einem ventralen (Keratobranchiale I u. II) und einem dorsalen, oder vielmehr seitlich gelegenen Abschnitt (Epibranchiale I und II), während die beiden hinteren (Epibranchiale III und IV) nur den letzteren besitzen. Eine Ausnahme davon macht Menopoma, worüber später Ausführlicheres.

Diese vier hinteren Bogen liegen in der seitlichen Schlundwand eingebettet und die drei ersten, also Epibranchiale I—III tragen an ihrem lateralen Ende die büschelförmigen äusseren Kiemen. Das vierte Epibranchiale schliesst sich mit seinem lateralen Ende enge an seinen Vorgänger an, besitzt einen rudimentären Character und trägt keine äusseren Kiemen mehr.

Die Bogensysteme beider Seiten werden zum Theil in der Mittellinie durch eine hyaline Commissur vereinigt, zum Theil bleiben sie unverbunden in der Schleimhaut liegen. Ersteres gilt für das Hyoideum und den ersten und zweiten Visceralbogen im engeren Sinne; letzteres betrifft das Epibranchiale III und IV. Die knorpelige Commissur besteht nur aus einem einzigen, ungegliederten Stück dem Basibranchiale I; es läuft nach hinten in einen sehr früh verknöchernden, gabelig sich theilenden Stiel aus, der von den Engländern Basibranchiale II genannt wird, obgleich er in frühen Embryonalstadien kein abgegliedertes individualisirtes Stück darstellt. Seine Loslösung von dem vorderen Abschnitt ist ein secundärer Vorgang.

Aus diesem sehr einfachen Verhalten des Copular-Apparates, den wir uns ursprünglich aus einer den Visceralbögen entsprechenden Anzahl von Einzelstücken entstanden denken müssen, geht deutlich hervor, wie gross die Reihe von Generationen gewesen sein muss, welche die in der Grundanlage des Cranium im engeren Sinn so viel Aehnlichkeit bietenden Plagiostomen von den Urodelen trennt. Dass diese Differenz gerade den Zungenbein-Apparat betrifft, kann in Erwägung der functionellen Beziehungen desselben nicht befremden. Haben mir doch meine Studien gerade hierin eine Mannigfaltigkeit der Formen in der Amphibienwelt selbst aufgedeckt, wie man sie in ein und derselben Thierklasse kaum für möglich halten sollte; immer fanden sich dabei die wichtigsten, die Muskulatur und dadurch den ganzen Schleudermechanismus betreffenden correlativen Aenderungen.

Alle diese sind in letzter Instanz von äusseren Einflüssen, von der Art der Nahrungsaufnahme etc. abhängig und zeigen gerade durch die wahrhaft verschwenderische Differenzirung, welchem Wechsel der, wie es scheint, bei allen Urodelen ursprünglich ziemlich gleich mässig angelegte, in obiger Weise geschilderte Apparat unterliegen kann.

Die zwischen Mandibular – und Hyoidbogen gelegene Spalte wird bei den höheren Wirbelthieren zum tympano-eustachialen Durchgang, ein Verhalten, das, wie ich später zeigen will, bei gewissen Urodelen schon vorbereitet ist.

### III. Die Kopfnerven.

Wie wichtig ihr Studium für die ganze Schädel-Organisation überhaupt ist, haben die obgenannten Untersuchungen Gegenbaur's über das Kopfskelet der Selachier zur Genüge bewiesen. Es war daher selbstverständlich, dass sie auch in den Bereich dieser Untersuchungen zu ziehen waren und ich gebe hier ihre Vertheilung am Urodelenschädel, speciell an Siredon piscif. in den allgemeinsten Zügen, wobei ich auf den schematischen Holzschnitt auf pag. 12 verweise.

Da wo die knorpeligen Nasenkapseln von den in der Mitte zusammenstossenden Trabekeln entspringen, sind jene vom Olfactorius durchbohrt.

Weiter nach rückwärts an der seitlichen Schädelwand (Orbitosphenoid) treten, von vorn nach hinten gerechnet, folgende Nerven aus: Trochlearis, Opticus und Abducens. Darauf folgt das

Foramen für den Quintus an der Stelle, wo das sogenannte Alisphenoid in die prootische Region umbiegt.

Der Facialis aus einer Wurzel mit dem in's Labyrinth gelangenden Acusticus entspringend tritt zwischen der medialen Circumferenz des Quadratknorpels und der seitlichen Labyrinthwand zu Tage, wobei er mit dem Opercularband (siehe unten) in Berührung tritt. Der Vagus endlich, verbunden mit dem Glossopharyngeus¹) verlässt den Schädel durch eine grosse Oeffnung auswärts von den Condyli occipitales.

Ich brauche wohl kaum an das für die ganze Wirbelthierwelt typische Verhalten zu erinnern, dass zwischen Trigeminus- und Vagus-Austritt die Gehörkapsel zu liegen kommt.

Der Hypoglossus wird durch den ersten und zweiten Spinalnerven gebildet.

Ich gehe nun zur speciellen Beschreibung der anatomischen Verhältnisse des Urodelenschädels über und zwar beginne ich mit der Abtheilung der Phanerobranchiaten, als jener Gruppe. in der uns die primitivsten und somit einfachsten Formen begegnen. Nachdem ich die einzelnen Arten und Genera durchgesprochen, werde ich versuchen, die sich mir ergebenden Resultate unter einem einheitlichen Gesichtspunct zusammenzufassen, um daran endlich allgemeine Reflexionen anzuknüpfen.

Wenn ich dabei durchweg den Schädel in drei gesonderte Bezirke, nämlich in einen petroso-occipitalen, einen orbitalen und endlich einen ethmoidalen zerfälle, so folge ich einfach einem durch den Gang der Entwicklungsgeschichte vorgezeichneten Princip.

# Specieller Theil.

### A. Phanerobranchiata,

### 1) Siren lacertina.

Die Seltenheit des Thieres in den europäischen Sammlungen war wohl die Veranlassung, dass sich mit der Anatomie des Schädels

<sup>1)</sup> Nur bei Siren lacertina findet sich eine besondere Oeffnung für den Glossopharyngeus.

nur ein einziger Forscher, nämlich Cuvier (Recherches sur les ossements fossiles t. X), etwas eingehender beschäftigt hat. Doch lässt auch seine Beschreibung, namentlich rücksichtlich des Chondrocranium Manches zu wünschen übrig und so dürfte eine wiederholte Bearbeitung dieses Gegenstandes wohl am Platze sein. Leider hat mir nur ein einziges Exemplar zur Verfügung gestanden und diesem Umstand ist es auch zuzuschreiben, dass ich über einzelne Punete nicht so, wie ich es wünschte, in's Klare gekommen bin.

#### a) Pars ossea cranii.

Die Ossa petroso-occipitalia sind zwei starke, das hintere Dritttheil des Schädelranmes von oben, von der Seite, und von unten mehr oder weniger vollständig umschliessende Knochenbezirke, woran man demgemäss drei Flächen unterscheiden kann. Davon ist die obere (Fig. 11 Pet) weitaus die grösste und besitzt einen medianwärts tief ausgeschweiften und einen äusseren nur sanft eingebauchten Rand. Ersterer wird vom Parietale überlagert, während sich an letzteren der obere Rand des Squamosum Tp anlegt. Unter dem hintersten Ende der Parietalnaht stossen beide Knochenbälften mit breitem Rande zusammen, und zwar vorn direct, nach hinten mittelst einer dreieckigen Cartilago supra-occipitalis (Fig. 11 Os). Eine bogig geschwungene, von aussen und hinten bis zur höchsten Höhe emporlaufende Muskelleiste trennt beide Abschnitte von einander. Vor Os auf Fig. 11.

Nach vorn kann man auf der Oberfläche des Knochens noch einen Rand unterscheiden, der uns wegen eines dort vorstehenden, dornartigen Fortsatzes beim Primordialschädel noch einmal beschäftigen wird. Der hinterste, äusserste Winkel der Oberfläche des Petroso-occipitale ist messerartig zugeschärft (Fig. 12 Pet²) und trägt auf seiner obersten Spitze (Fig. 11 und 18†) eine knopfartige Vorragung, die sehr leicht von ihrer Unterlage abgeht, so dass ich beinahe geneigt bin, hierin ein Gebilde sui generis zu erblicken. Wohin es morphologisch zu stellen, und ob vielleicht an das Interealare der Teleostier zu denken ist, wage ich nicht zu eutscheiden; jedenfalls ist das Knochenstückehen einer erneuten Untersuchung werth.

Was die äussere Fläche des Petroso-occipitale betrifft, so ist dieselbe durch eine scharfe Kante von der oberen abgesetzt. Am meisten in die Augen springend ist die an der Grenze zwischen der Aussen - und Unterfläche des Knochens liegende enorme Oeffnung, welche der, allerdings durch eingelagerte Knorpelsubstanz in ihrer Grösse etwas reducirten Fenestra ovalis entspricht. Die Lücke setzt sieh am macerirten Schädel unter plötzlicher Verjüngung auf die ganze Unterfläche des Petrosum fort und zerfällt diese dadurch in ein vorderes und hinteres Stück Fig. 12 Pet, Pet".

Dieser Zerfall der knöchernen Gehörkapsel in eine vordere und hintere Abtheilung wird uns bei einer ganzen Reihe von Urodelen wieder begegnen, doch zeigt sich bei letzteren das ganze Petrosum, also auch seine Oberfläche quer durchgeschnürt. Die auf Fig. 12 mit Pet bezeichnete vordere Abtheilung war durch eine Naht von demjenigen Bezirke der Unterfläche des Petrosum gesondert, welcher das Facialis- (Fac) vom Trigeminusloch (Tg) trennt. Ich habe dies Verhalten ausserdem sonst nirgends in der Urodelen-Welt beobachtet. Ebenso war das mit Pet" bezeichnete Stück von dem anstossenden Abschnitte des Petroso-occipitale abhebbar. Ich möchte diese auf bestimmte Ossificationscentren binweisende und unter den Hux-Ley'schen Otica nicht unterzubringende Bildungen anderen Untersuchern sehr zur Beachtung empfehlen; sie lassen sich ohne Querund Längsschnitte, wozu mir leider das Material fehlte, nicht genauer studiren.

Die Unterfläche der Petroso-occipitalia stösst in der Mittellinie nicht zusammen, sondern wird durch eine breite Knorpelmasse getrennt, wovon ich beim Knorpelschädel handeln will. Alle diese Details, die ich an diesem Theil des Knochens beschrieben habe, lassen sich erst erkennen, wenn man das dieselben von unten bedeckende Parasphenoid bis zur Medianebene absprengt, wie es auf der Fig. 12 geschehen ist.

An jenem Theile des Petrosum, welcher der prootischen Region entspricht, und an welche sich derjenige Abschnitt der hyalinen Schädelbalken anschliesst, welcher mit Ala magna bezeichnet zu werden pflegt, lassen sich zwei stark prominirende Knochenzapfen unterscheiden. Der eine liegt tief unten in der Ebene des Parasphenoids, der andere weiter oben an der äussersten, vordersten Kante der Regio prootica. Beide sind durch einen tief nach hinten einspringenden Ausschnitt von einander getrennt und werden im Hintergrund desselben durch einen knöchernen Pfeiler verbunden, welcher nach vorn das Trigeminus-, nach hinten das Facialisloch begrenzt. Der obere wie der untere Knochenzapfen ist von einer Knorpelkappe überzogen und beide articuliren mit der doppelten Wurzel des Suspensorium.

Endlich habe ich noch eine tiefe Bucht zu erwähnen, welche sieh am hinteren Umfang des Knochens findet und wodurch das Occipitale laterale scharf von der opisthotischen Region des Petrosum abgesetzt wird; in ihrer Tiefe mündet das grosse Vagusloch.

Die Scheitelbeine sind von solcher Länge, dass sie an der Herstellung aller drei Schädelregionen participiren. Man kann an ihnen drei Fortsätze unterscheiden, wovon sich einer Fig. 11 rückwärts von P auf die Oberfläche des Petrosum hinerstreckt, während die beiden andern Pr' und Pr3 gegen das im Verhältniss zum Parietale nur klein entwickelte Frontale hin gerichtet sind. Der erstere davon läuft ähnlich wie bei andern Phanerobranchiaten schwertförmig sich verjüngend bis über eine Querlinie nach vorn, welche die beiden Foramina olfactoria mit einander verbindet, der zweite  $Pr^3$  ist an seinem Vorderrand tief eingeschnitten und in den dadurch entstehenden Falz ist die hintere Circumferenz des Frontale eingelassen, ein Verhalten, das ich sonst nirgends zwischen Stirn und Scheitelbein beobachtet habe. Der hintere Rand der Parietalia ist, wie die Fig. 11 es zeigt, ausgeschweift und trägt eine auf der Abbildung nicht gut wiedergegebene Muskelleiste; das Occipitale superius tritt dahinter in einer für Urodelen sehr ungewöhnlichen Weise breit hervor.

Die Stirnbeine laufen unter immerwährender Dickenzunahme sehr weit nach vorn, allwo sie mit zwei von der Praemaxillargegend herkommenden Knochenlamellen durch dicht verfilztes Bindegewebe sehr fest verlöthet sind. An diesem ihrem Vorderrand sind sie in der Richtung von vorn und innen nach hinten und aussen abgeschrägt, wodurch sie ein schnabelartiges Aussehen erhalten. An eben dieser Stelle liegen sie dem Primordialschädel und weiter nach hinten der aus letzterem sich herausbildenden Lamina eribrosa resp. deren Rückwärtsverlängerung, dem Orbitosphenoid, direct auf. Weder die Stirn- noch Scheitelbeine schicken Orbitalfortsätze ab, wie wir dies bei andern Urodelen beobachten.

In der Regio naso-ethmoidalis treffen wir bei vollständiger Maceration des Schädels nur sehr wenig knöcherne Gebilde und diese sind sowohl oben als unten auf die unmittelbare Umgebung der Medianebene beschränkt, diesem Umstand ist es zuzuschreiben, dass die in die verschiedensten Werke übergegangene Cuvier'sche Abbildung in der Vorderkopfgegend ein spiessartiges Rostrum besitzt und so dem Schädel einen Character verleiht, den er unter Berücksichtigung des Primordialeranium keineswegs besitzt (Fig. 11).

Bei der Betrachtung von oben erscheint der Mittellinie zunächst eine vorn und hinten zugespitzte annähernd spindelförmige Knochenlamelle, welche sowohl ventral- als medianwärts gehöhlt ist und mit ihrem Hinterende weit nach rückwärts zwischen die beiden Frontalia hineinsticht (Fig. 11 Pacc). In Folge der ebengenannten Ausschweifung des medialen Randes liegt der Primordialschädel (Fig. 11 Pc) zwischen den Hälften beider Seiten eine Strecke weit frei zu Tage.

Die vordere Spitze erstreckt sich genau so weit als der mit Pc bezeichnete Knorpelfortsatz des Primordialschädels und ist zugleich etwas nach vorn und abwärts gekrümmt.

Nach aussen von dieser Knochenlamelle liegt eine ihr dicht angelagerte zweite, jedoch weniger weit nach rückwärts sich erstreckende, spiessförmige Schuppe, welche wie die erstgenannte in eine schalenartige Vertiefung am Vorderende der Stirnbeine hineinpasst. Während aber jene nach vorn spitz zulief, verdickt sich diese mehr und mehr, krümmt sich gegen den Mundrand herab und schickt dort medianwärts einen Alveolarfortsatz (Fig. 12 Pmx) ab, der aber mit seinem Gegenstück in der Mittellinie nicht zusammenstösst, sondern durch den schon oben beschriebenen Knorpelfortsatz des Primordialschädels (Fig. 11 und 12 Pc) von ihm getrennt wird.

Der Alveolarfortsatz trägt keine Zähne, sondern ist an seinem Unterrande nur fein gerieft. Trotzdem kann es keinem Zweifel unterliegen, dass wir hier ein, wenn auch nur rudimentäres Praemaxillare mit einem aufsteigenden und einem Kieferfortsatz vor uns haben. Von einem Cavum intermaxillare wie es den meisten übrigen Urodelen zukommt, kann hier keine Rede sein und dem entsprechend ist auch von einer Drüse nichts zu entdecken.

Viel schwieriger als die Deutung jenes Stückes ist die des medianwärts davon gelegenen (Pacc), das weder in der Lage noch in der Configuration mit irgend einem der sonst in der Vorderkopfgegend der Molche liegenden Theile in Parallele gebracht werden kann. Cuvier scheint es als ein rudimentäres Nasale aufgefasst zu haben, eine Ausicht, der ich nicht beitreten kann. Seiner topographischen Beziehung nach könnte man viel eher an ein secundäres Abspaltungsproduct vom Processus ascendens des Zwischenkiefers erinnert werden, oder liesse sich vielleicht an das Supraethmoid der Knochenfische denken.

Vom Oberkiefer und dem vorderen Stirnbein vermochte ich

keine Spur zu entdecken, ein Verhalten, das bei den übrigen Phanerobranchiaten wiederkehrt.

An der Basis eranii liegt das fischähnlich gestaltete mächtige Parasphenoid, welches sich von der Condylengegend des Hinterhaupts bis zur Praemaxillarregion erstreckt und eine mittlere plane Fläche und gewulstete Seitenränder unterscheiden lässt. Seine grösste Breitenausdehnung besitzt es in der Regio quadrata, schnürt sich dann in der Orbitalgegend etwas ein, um sich endlich im Bereich des später zu erwähnenden Antorbitalfortsatzes (Fig. 12 AF) auf's Neue zu verbreitern. Darauf folgt eine die Basis des Internasalseptum's bildende, schnabelartige Verjüngung des Knochens (Fig. 12 Ps1), in Folge deren fast die ganze Unterfläche des knorpelig-häutigen Riechsackes frei zu Tage liegt. Die dem Schädelrohr zugekehrte Fläche des Parasphenoids ist ganz flach ohne irgend welche Sculptur, so dass sich Siren auch hierin an die meisten übrigen Phanerobranchiaten anschliesst.

Am lateralen Rand des sich verjüngenden vorderen Abschnittes vom Parasphenoid liegen zwei plattenartige, eine gestreckt ovale Form darbietende Knochenstücke, welche mit hechelartigen Zähnen besetzt sind (Fig. 12 Vo und Pal). Letztere stehen in Querreihen und zwar zähle ich im vorderen grösseren Abschnitte 6-7, im hinteren 4. Sämmtliche Zähne sind beweglich und lassen sich nach hinten umlegen.

Das vordere Stück ist der bei den übrigen Phanerobranchiaten sowie sämmtlichen Urodelenlarven in ganz ähnlicher Weise gelagerte Vomer, das hintere ist das Os palatinum.

Diese beiden Abtheilungen des Gaumenbogens haben also eine embryonale Stellung beibehalten und dem entsprechend müsste man erwarten, dass sich das Palatinum nach rückwärts durch eine mit ihm gleichzeitig entstandene Pterygoidspange bis zum Quadratum fortsetzt. Letztere fehlt nun ganz und gar, worauf auch von den verschiedensten Autoren aufmerksam gemacht wurde. Es liegt somit auf der Hand, dass es sich hier um eine Rückbildung handelt und dies ist auch von O. Hertwig (Ueber das Zahnsystem der Amphibien etc. A. f. m. A. Bd. XI Sppl.) mit vollem Rechte betont worden. Diese Thatsache gebietet überhaupt bei Beurtheilung des Schädels nicht nur von Siren, sondern von sämmtlichen Phanerobranchiaten grosse Vorsicht zu beobachten.

Man wird um so mehr dazu gemahnt, als auch die Anatomie der Wirbelsäule (vergl. Gegenbaur) auf einen Reductionsprocess des Skeletes hinweist und ich brauche wohl kaum an die Bildung der Extremitäten von Proteus und Siren zu erinnern, um auch dadurch dieser Ansicht eine weitere Stütze zu geben.

Die beiden Knochen der Gaumenreihe nun sind nicht mit dem Parasphenoid, sondern mit den Vorderenden der Trabekel, also jenem Punct des Skelets, an dessen Unterseite sie sich in embryonaler Zeit entwickeln, durch Bindegewebe verbunden. Die Beschreibung der Schädelbalken sollte, da es sich bei ihnen um eine sehr starke und weit ausgedehnte Ossificationszone handelt, eigentlich mit in die Beschreibung des knöchernen Schädels hereingezogen werden. Ich unterlasse dies aber aus praktischen Gründen, die sich bei Behandlung des Primordialschädels von selbst ergeben werden.

Der Aufhänge-Apparat des Unterkiefer's ist ausschliesslich knorpelig und es fällt somit nur das in enge Beziehungen zu ihm tretende Squamosum in den Bereich dieser Betrachtung.

Dieser Knochen stellt eine schwach gekrümmte, an ihrer, der Labyrinthgegend zuschauenden Seite ausgehöhlte Knochenlamelle dar, welche von unten, aussen und vorn nach hinten und oben an der Aussenwand des Petrosum emporsteigt und sich eine ziemliche Strecke vor dem Hinterende des letzteren befestigt. Je mehr die Lamelle nach oben steigt, desto mehr schärft sie sich zu (Fig. 18), während ihr unteres dickeres Ende so stark umgerollt erscheint, dass ein nur an seiner medialen Seite offener Hohlkegel entsteht, welcher die Cartilago quadrata zwingenartig und dabei so fest umschliesst, dass eine Trennung des einen von dem andern Gebilde ohne Verletzung kaum möglich ist.

Man erinnere sich dabei an das oben über die perichondrostotische Verknöcherung Gesagte, und ziehe ferner in Erwägung, dass innerhalb der Cartilago quadrata keine Spur von Kalksalzen existirt!

## b) Pars cartilaginea cranii.

Das Chondrocranium besitzt die denkbar einfachste Configuration und wenn es auch nicht in dem Umfange, wie bei Menobranchus, erhalten ist, so haben wir in ihm doch viel mehr das den übrigen Urodelen zu Grunde liegende, embryonale Verhalten zu erkennen. Die später folgende Beschreibung der Regio ethmoidalis von Menobranchus wird dieses rechtfertigen.

Abgesehen von dem oben erwähnten dreieckigen Knorpel an

derjenigen Circumferenz des Foramen occipitale, wo wir bei höheren Wirbelthieren von einem Occipitale superius sprechen können, stehen die übrigen Theile des Knorpelschädels in einem, nur an einer einzigen Stelle unterbrochenen Continuitätsverhältniss.

Wir beginnen mit ihrer Betrachtung am besten in dem basalen Theil der Hinterhauptsgegend. Dort begegnen wir auf der eerebralen Fläche des Parasphenoids einer breiten Knorpelplatte, welche, von dem Raum zwischen den beiden Occipitalia lateralia angefangen sich bis zu einer Querlinie nach vorn erstreckt, welche man durch die Mitte der Labyrinthe sieh gezogen denken kann.

Während nun diese auch bei andern Urodelen im fötalen und erwachsenen Zustand vorkommende Platte eine zusammenhängende die ganze Parasphenoidoberfläche zwischen den Petrosa bedeckende Masse ist, finden wir sie hier merkwürdigerweise in der Mitte von einer grossen, kreisrunden Oeffnung durchbrochen. Erwägt man, dass die Hypophyse genau in das Loch hineinpasst, so kann man hier mit vollem Recht von Sella tureica reden. Ich habe eine ähnliche Bildung früher auch von dem italienischen Brillensalamander und unserem einheimischen Triton helvetieus beschrieben, doch handelte es sich hier um das Parasphenoid und um keinen knorpeligen Keilbeinkörper, wie dieser Theil bei Siren lacertina zu nennen ist, wenn man die cerebralen Verhältnisse bei der Beurtheilung als massgebend erachtet (Fig. 12 Ob u. Hyp).

Von dieser Knorpelmasse gehen nun nach zwei verschiedenen Richtungen Fortsätze ab; der eine durchsetzt als ansehnlicher Streifen die Labyrinthbasis in rein transverseller Richtung und verbreitert sich am Uebergang der letzteren in die Aussenwand zu einer mächtigen, ovalen Knorpelplatte, welche die hier befindliche, beim knöchernen Schädel beschriebene grosse Lücke zum Theil ausfüllt. Die übrig bleibende Oeffnung wird von dem ebenfalls hyalinknorpeligen, stumpf kegelförmigen Operculum geschlossen. Ich werde den Bandapparat in der retrosuspensorialen Gegend aller Urodelen in einem besonderen übersichtlich gehaltenen Capitel besprechen.

Es gehört keine grosse Anstrengung dazu, um von dieser Seite des Petrosum aus das ganze häutige Labyrinth zu isoliren und in toto aus seiner, mit keiner Andeutung von knöchernen Bogengängen versehenen Kapsel herauszuheben.

Der zweite Fortsatz der betreffenden Knorpelplatte (Fig. 12 Pea) geht nach vorn gegen die Augenhöhle und richtet sich dabei aus

der horizontalen Lage auf und stellt die sagittal stehende hinterste Partie der RATHKE'schen Schädelbalken dar (Ala magna der Autoren) (As auf Fig. 12 u. 18). Vorn und hinten von Tg auf Fig. 11. Sie nimmt dabei die ganze Höhe der seitlichen Schädelwand zwischen Parietale und Parasphenoid ein und zeigt an ihrem nach rückwärts gegen die Labyrinthbasis schauenden Rand einen weiten Ausschnitt, welcher von jener zu einem grossen Loche ergänzt wird. Dieses wird durch einen von seinem vorderen und oberen Umfang entspringenden (Fig. 18 † unter VF) nach aussen und unten mit dem Quadratknorpel [Fig. 12 vor Tg) verschmelzenden Knorpelpfeiler in zwei Abtheilungen verwandelt, durch welche sowohl hinten (Ramus III) als vorn (Ramus I, II) der Trigeminus tritt. Diesem Verhalten werden wir bei Amphiuma wieder begegnen und dass dasselbe Verhalten bei manchen Selachiern zu beobachten ist, hat Gegenbaur bewiesen.

Der durch diesen Fortsatz mit der Ala magna zusammenhängende Quadratknorpel<sup>1</sup>) sitzt mit zwei conischen Zapfen auf entsprechend gebildeten schon oben besprochenen Protuberanzen in der prootischen Gegend articulirend auf. Aus der hinteren Circumferenz des einen (basalen) derselben entspringt ein ziemlich langer, nach hinten und aussen gerichteter, an seinem Ende keulenartig aufgetriebener Fortsatz (Fig. 11, 12, 18 HF), der andeutungsweise auch bei den andern Hauptgruppen der Urodelen vorkommt. So z. B. bei Cryptobranchus, Menopoma, Siredon, sehr stark bei Ranodon, schwächer bei Salamandra u. A. m.

Er wird bei Siren erst deutlich geschen, wenn man ein zwischen dem Hyoideum und dem Quadratum ausgespanntes Ligament entfernt hat.

¹) C. HASSE, Anatom. Studien Heft IV, macht über das Suspensorium von Siren eine Bemerkung, die ich mit meinen Befunden vergeblich in Einklang zu bringen bemüht bin Er sieht nämlich den Schädel dieses Thieres deswegen höher entwickelt an »weil das Os quadratum sowohl, wie das Squamosum den ganzen Rest des über resp. unter ihnen gelegenen Knorpels absorbirt hat und dass somit das Kiefersuspensorium vorzugsweise aus Knoch en besteht, während es bei Siredon noch knorpelig erschien. Das ist in einem noch höheren Grade bei Proteus ang. der Fall« etc.

Letzteres stimmt ebenso wenig mit meinen Resultaten überein, was ich später darthun werde. Man vergleiche vorläufig Fig. 14  $Qu^4$ .

Sowohl das Exemplar von Siren als das von Proteus waren, wie sich mir durch die Untersuchung der Geschlechtsorgane ergab, ausgewachsene Individuen.

Wie nun in oben beschriebener Weise ein Fortsatz von dem basalen Wurzelstück des Quadratum ausgeht, so findet sich auch einer von dem dorsalen. Derselbe ist fingerförmig und liegt genau in der Ebene der Dorsalfläche der prootischen Region; er schlägt die Richtung nach vorne und aussen ein und senkt sich zugleich unter sanfter Neigung in die Orbita herab (Fig. 11, 12, 18 bei VF).

Seiner Richtung nach gleicht dieser Fortsatz dem Flügelknorpel der übrigen Urodelen, hat aber gewiss mit diesem, bei allen Urodelen ohne Ausnahme an der Basis und nicht am Dorsaltheil des Suspensorial-Apparates entspringenden Gebilde nichts zu schaffen. Er ist vielmehr, wenn ich mich nicht irre, im Sinne des für die Selachier so characteristischen Postorbital-Fortsatzes zu deuten und ich möchte zu diesem Zweck auf die Tafel I und II Fig. 1, 2, 3 des Gegenbaur'schen Selachier-Werkes verweisen.

Die Aehnlichkeit, zumal in topographischer Beziehung (man beachte dabei das zweigetheilte Trigeminusloch!) springt am meisten in die Augen auf der Abbildung von Hexanchus auf Taf. I. Am Kopfskelet der Dipnoer finde ich hiervon keine Andeutung.

Bei Siren kreuzt sich der in Frage stehende Fortsatz unter beinahe rechtem Winkel mit dem das Foramen Trigemini halbirenden Knorpelpfeiler, der schon früher zur Sprache gekommen ist.

In der ganzen übrigen Urodelenwelt ist mir Nichts begegnet, was diesem postorbitalen Fortsatz von Siren an die Seite zu setzen wäre.

Die sehwach gehöhlte Gelenkfläche des Quadratum ist ein Rechteck mit abgerundeten Winkeln, dessen Längsaxe von innen und hinten nach vorn und aussen schaut (Fig. 12 Qu). Wenige Millimeter vor dem Trigeminusloch beginnt scharf vom Knorpel sich absetzend die Ossificationszone des Schädelbalkens, oder wenn man den alten Namen beibehalten will, das Orbitosphenoid (Fig. 11 und 12 Os). Auf seiner Aussenseite führt eine vom Antorbitalfortsatz herkommende Furche in das dem dürftigen Bulbus entsprechende kleine Opticusloch (Fig. 18 Fopt). Die Oeffnungen für den Oculomotorius und Trochlearis vermochte ich nicht aufzufinden und ob letzterer überhaupt als besonderer Hirnnerv differenzirt ist, steht dahin.

Auf seiner cerebralen Fläche ist der Knochen rinnenartig vertieft und verdiekt sich nach vorn mehr und mehr. Dabei schlägt er eine nach vorn und medianwärts gehende Richtung ein; die Stelle seiner stärksten Anschwellung liegt an der Vordergrenze der Orbita und entspricht zugleich der Ablenkung des Knochens im obgenannten Sinne.

An der Aussenseite entdeckt man hier einen starken Knorren (Fig. 11, 12, 18 AF), der an seiner Spitze eine knorpelige Apophyse trägt (K). Ueber die Ausdehnung der letzteren, welche unzweifelhaft dem »Antorbitalfortsatz« Huxley's (Anatomie des Menobranchus-Schädels) und Parker's entspricht, kann ich keine genauen Angaben machen, da ich nicht sicher bin, ob ich nicht diesen Theil bei meinem einzigen Exemplar verletzt habe.

Der fragliche Knochenzapfen ist nicht solid, sondern steht durch eine weite trichterförmige Communicationsöffnung mit dem Cavum eranii in Verbindung ohne dass jedoch ein besonderer Hirntheil eingelagert wäre.

Die cerebrale Fläche des Knochens ist an ihrem vorderen, medianwärts gerichteten Bezirk sehr vertieft wobei sich der obere und untere Rand des Knochens bedeutend verbreitert, d. h. sich ventralund dorsalwärts (kappenartig) über die Hemisphären herüber schiebt. Der obere Rand (Fig. 11 Eth) wird von dem unteren, welcher sich sogar am Boden der Nasenkapsel noch eine ziemlich weite Strecke nach vorn erstreckt, an Ausdehnung übertroffen. Zwischen beiden Rändern bricht der Olfactorius (Fig. 11 Olf) von der Schädel- in die Nasenhöhle durch (Fig. 18 Folf).

, Dieser einzig und allein durch Convergenz der seitlichen Schädelwände zu Stand gebrachte Schädelabschluss und die dadurch bewirkte, einfachste Herstellung einer Lamina cribrosa weist in ihrem primitiven Verhalten auf die Selachier zurück; andererseits sehe ich darin das Stehenbleiben des Organismus auf einer sehr niedrigen foetalen Stufe, wobei ich nur an die Grundzüge der Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels erinnern will. Anffallend ist dabei die starke ungewöhnlich weit medianwärts vordringende Ossification, die für den ventralwärts anliegenden Vomer und das Palatinum ein sehr festes Widerlager bildet und vielleicht gerade zu dem Kaugeschäft in Beziehung zu bringen ist. Doch darüber werde ich an einem andern Puncte zu berichten Gelegenheit haben.

Wenn ich oben von einer Convergenz der seitlichen Schädelwände sprach, so ist dies dahin zu präcisiren, dass die Ossificationszonen beider Seiten in der Mittellinie nicht unmittelbar zusammenstossen, es schiebt sich vielmehr eine von der Schnauzenspitze herkommende, sehmale, hyalinknorpelige Commissur dazwischen, so dass man hier nicht, wie bei Amphiuma, Menobranchus, Proteus, Salamandrina und Triton viridescens von einem vollkommen knöchernen Abschluss des Cavum eranii sprechen kann.

Ehe wir uns zur Betrachtung der Nasenkapsel wenden, verfolgen wir die Fortsetzung der Schädelbalken bis zur Schnauzenspitze. Wenige Millimeter vor der Olfactorius-Oeffnung zeigt sich die starke Knochenmasse an ihrem (inneren) Rande gespalten und in dem dadurch entstandenen Falz ruht der nach vorn zu mehr und mehr sich verschmälernde Knorpel (Fig. 11, 12, 18 IS), der zusammen mit dem Vorderende des Parasphenoids die eigentliche, zwischen beiden Nasenkapseln liegende Schädelspitze repräsentirt. ausgedrückt: Von diesem Punct an hört die Ossificationszone der Trabekeln auf und beide fliessen zu einer unpaaren keilförmigen Platte zusammen, welche dem Septum nasale vieler anderer Urodelen gleich zu stellen ist. Der Vorderrand dieser Platte erzeugt drei spitze Fortsätze, welche durch zwei tiefe Incisuren von einander getrennt sind (Fig. 11, 12 Pc und Pc1). Der mittlere, unpaare und zugleich längste Fortsatz falzt sich zwischen die Alveolarfortsätze beider Zwischenkieferhälften ein und ist wohl mit dem von mir bei Anuren nachgewiesenen Strebepfeiler des Zwischenkiefers in Parallele zu bringen; vielleicht fallen die beiden seitlichen Fortsätze, welche sich ebenfalls durch Bindegewebe mit der Ventralseite des Zwischenkiefers verbinden unter denselben Gesichtspunct. Mag dem nun so sein oder nicht, jedenfalls steht so viel fest, dass wir es mit secundären Auswüchsen der ethmoidalen Trabekularplatte zu thun haben.

Nirgends machte sich mir der Mangel an genügendem Material so sehr fühlbar, wie bei der Darstellung der direct unter der Haut gelegenen kolbig aufgetriebenen Nasenkapseln (Fig. 11 NK). Was ich mit Sicherheit darüber aussagen kann, ist Folgendes: Rings von der äusseren Circumferenz des Olfactoriusloches und dem dasselbe wie ein Schirmdach überragenden Vorderende des Stirnbeines, ferner vom lateralen Umfang der zur Schnauzenspitze sich erstreckenden, theils knöchernen, theils hyalinen Vorderenden der Trabekel entspringt jederseits eine mächtige Blase, deren Dach, wie ich bestimmt angeben kann, durchaus aus hyalinem Knorpel (wie auch bei manchen andern Molchen) besteht. Welche Verbreitung der Hyalinknorpel am Boden des Nasensackes besitzt, konnte ich nicht genau ermitteln, doch fand ich im centralen Bezirk desselben viel Bindegewebe und keine Spur von Knorpel, also ganz ähnlich wie bei den meisten Urodelen. Wie sich die Seitenränder in histologischer Beziehung verhalten weiss ich nicht und ebenso wenig kann ich dies von der Umgebung der Choane angeben. Uebrigens konnte ich die

Lage derselben (Fig. 12 Ch) unmittelbar vor dem Antorbitalfortsatz genau angeben. Auf dieser Abbildung ist die Ausdehnung der Nasenkapsel nur mit punctirten Linien angegeben und zwar finden sich zwei Reihen derselben im hinteren Bereiche, um damit anzudeuten, dass ich über die Anheftung der hinteren Circumferenz des Riechsackes nicht in's Klare gekommen bin. Es mögen dies Andere sicher stellen. — Das äussere Nasenloch ist wie bei den übrigen Phanerobranchiaten und den Selachiern unterständig, d. h. an der Ventralfläche des die Oberlippe vorstellenden Hautsaumes gelegen; es ist auf den Abbildungen nicht angegeben.

Bemerkenswerth ist eine, wie es scheint, rings von Knorpel umgebene, röhrenförmige Oeffnung auf der Oberfläche der Nasenkapsel nicht weit von der Medianlinie (Fig. 11 und 12 \* Rn). Es ist die Durchtrittsstelle des Ramus nasalis Trigemini, welcher von hier aus zur Haut der Schnauze gelangt.

Der Unterkiefer (Fig. 13) besteht aus den der grössten Zahl der Urodelen zukommenden drei Stücken. Das Angulare ist auffallend lang (Fig. 13 Ang) und erreicht beinahe den Unterkieferwinkel. Es ist an seinem hinteren Ende mit dem Kopf des (an dieser Stelle ossificirten) Meckel'schen Knorpels fest, doch nicht untrennbar verlöthet. Das kräftige Dentale externum kehrt nach aussen seine convexe Seite und ist zugleich mit seinem oberen Rand so stark nach aussen geneigt, dass beide Unterkieferhälften zusammen mit dem muskulösen und fibrösen Diaphragma oris eine tiefe Schale mit nach aussen geneigten Seitenwänden erzeugen. Aehnliches finde ich bei Protopterus. Der obere, verdickte Rand des Dentale externum trägt nur feine wie gesägt aussehende Einkerbungen, keine eigentlichen Zähne, ein Verhalten, welches mit dem des Praemaxillare vollkommen übereinstimmt und als Rückbildung zu deuten ist (Fig. 13 De).

Zwischen Angulare und Dentale liegt der fast bis zur Symphyse beider Unterkieferhälften sich erstreckende Meckel'sche Knorpel (Fig. 13 *MK*) frei zu Tage.

## 2) Menobranchus lateralis und Proteus anguinus.

Diese beiden Formen stimmen, abgesehen von dem viel schlankeren speerspitzenähnlichen Habitus von Proteus, in den fundamentalsten Puncten der Schädelanlage miteinander überein, so dass es wohl gestattet ist, sie zusammen zu besprechen. Sie gehören bekanntlich zu den best studirten Urodelen, was namentlich für den Primordialschädel von Menobranchus gilt, welcher erst in neuester Zeit von Huxley: on the Structure of the Skull and of the Heart of Menobr. lat. Proc. of the Scientific Meetings of the Zool. Society— eine ausgezeichnete Bearbeitung erfahren hat. Dennoch konnte ich eine wiederholte Aufnahme dieses Themas nicht für unnöthig erachten, da man nur durch Querschnitte von entkalkten Präparaten über die in topographischer Beziehung oft sehr verwickelten Verhältnisse vollkommen in's Klare kommen kann und gerade Huxley hat es unterlassen, solche anzufertigen.

### a) Pars ossea cranii.

Die Petroso-occipitalia zeigen viel schwächere Knochenbezirke, als wir das bei Siren wahrgenommen haben und zwar beruht dies auf einer ungleich breiteren Entwickelung des auch beim letztgenannten Thier vorhandenen Querschlitzes, welcher sich überdies nicht wie hier auf die Basis beschränkt, sondern an der Aussenseite des Labyrinthes weiter laufend auch die ganze dorsale Fläche des Gehörsackes durchsetzt. Bei vollständiger Entfernung des Knorpels bekommt man daher zwei, theils auf die Oberseite, theils auf die Unterseite vertheilte, durch eine weite Kluft getrennte Knochenbezirke, welche einerseits der Regio prootica, andererseits der Regio opisthotica, epiotica und occipitalis lateralis entsprechen (Fig. 1 u. 2). Das von Huxley untersuchte Exemplar scheint älter gewesen zu sein, als das meinige, was aus der auf seiner Figur erscheinenden starken Verknöcherung der Labyrinthbasis zu schliessen ist. An der Aussenseite des Gehörsackes finden wir die anselmliche, von einem Knorpelwall umgebene Fenestra ovalis; sie wird von dem mit langem Stab (Columella) begabten gut verknöcherten Operculum verschlossen. Sehr auffallend ist das weite Nachrückwärtsausspringen der Regio opisthotica und epiotica, was geradezu unter Bildung von conischen Fortsätzen geschieht (Fig. 1 and 2 \*). Dieses Verhalten beobachten wir nicht allein, wie Huxley meint, bei Menobranchus und Proteus, sondern auch und zwar in sehr auffallender Weise bei Anaides lugubris (Fig. 104 \*) und nicht viel schwächer bei Triton viridescens und subcristatus (Fig. 131, 140).

An der Basis der prootischen Verknöcherung liegt das in der Mitte etwas eingeschnürte Loch für den R. H u. III des Trigeminus (Fig. 2 Tg). Die Oeffnung für den Ram. palatinus des Facialis, die nach J. G. FISCHER (anatom. Abh. über Perennibranchiaten und Derotremen), getrennt von der hinter dem Squamosum gelegenen Durchtrittsstelle der Hauptportion des Facialis bestehen soll, vermochte ich nicht aufzufinden.

Die Occipitalcondylen sind sehr flach und springen kaum nach rückwärts aus (Fig. 1, 2 Cocc). Die sich anschliessende laterale Occipital-Gegend wird vom Vagus durchbohrt (Fig. 2 Vg) und besteht, gleichwie auch die hinterste mächtig verknöcherte Portion der medialen Labyrinthwand aus spongiöser Knochensubstanz, welche sich bis in die opisthotischen Protuberanzen lateralwärts zieht, um sich dann hier zu einer grösseren Höhle auszuweiten.

In diesem am meisten rückwärts liegenden Theil des Schädels (vergl. auch Proteus Fig. 14, 15, 19 \*), welcher dadurch, wie Huxley mit Recht betont, an die Labyrinthodonten erinnert, erscheint im Querschnitt ein Theil des häutigen Labyrinthes. Von knöchernen Bogengängen ist weder bei Menobranchus noch bei Proteus etwas zu entdecken.

Wie der spongiöse Knochencharacter auch der proofischen Schädelregion eigenthümlich ist, zeigt die Abbildung 46 bei Pet.

Bei Proteus (altes Exemplar) finde ich die Occipitalcondylen mit dem Hinterende des Parasphenoids synostotisch vereinigt; auch tritt bei diesem Molch das Knochengewebe der Labyrinthgegend viel mehr in den Vordergrund und verdrängt den bei Menobranchus so mächtig ausgeprägten Knorpel bis auf ein schmales, querlaufendes Ringband (Fig. 14 u. 19 Pea). Dieses theilt aber die Ohrkapsel ganz in derselben Weise in eine vordere und hintere Portion, wie wir dies oben gesehen haben.

Die Parietalia (Fig. 1 P) besitzen namentlich in ihrer hinteren Hälfte eine wahrhaft monströse Dicke und zeiehnen sich durch einen sehr zierlichen spongiösen Character aus. Die Knochenbälkchen erzeugen unter reicher Arabeskenbildung, wie sie auch dem Parasphenoid, Frontale und Quadratum zukommt, die graeiösesten Figuren (Fig. 38, 40, 41, 42, 47, 50 F, P, Ps, Qu). Man kann an den Scheitelbeinen fünf Fortsätze unterscheiden, die ich auf der Abbildung 1 mit  $Pr^1 - Pr^4$  bezeichnet habe. Der fünfte Fortsatz ist von der Oberfläche her nicht siehtbar und wird erst gut durch Querschnitte (Fig. 40, 42, 46, 47  $P^1$ ) verstanden, aus welchen hervorgeht, dass er von der Unterfläche des Parietale schief nach abwärts einwärts sich erstreekt und mit dem Parasphenoid zusammenstossend

die seitliche Schädelwand bildet. Die Aehnlichkeit mit dem Ophidierschädel springt in die Augen, ohne dass ich damit irgend welchen genetischen Zusammenhang zwischen den beiden Formen postuliren will. Jener Orbitalfortsatz des Scheitelbeines, wie ich ihn heissen will, zieht weit nach vorn und begrenzt scharf ausgeschnitten von aussen her das Foramen olfactorium (Fig. 5  $Pr^1$  und Olf).

Die Lage der auf der Dorsalseite des Schädels sichtbaren Fortsätze geht aus der Abbildung 1  $Pr^1$ — $Pr^4$  klar hervor und ich kann mir füglich eine detaillirte Beschreibung ersparen; erwähnen will ich aber, dass die Verhältnisse bei Proteus sich eben so stellen und dass auch sämmtliche Cryptobranchiaten den mit  $Pr^1$  bezeichneten lateralen Fortsatz besitzen, wie er auf der Figur 1 wiedergegeben ist. (Man vergleiche damit Fig. 7, 21, 24 und auch den Schädel von Siren Fig. 11  $Pr^1$ .)

Der Fortsatz  $Pr^3$  Fig. 1 schiebt sich eine weite Strecke unter den Frontalia nach vorn, wie auch die Parietalia von Proteus auf eine lange Strecke von den Stirnbeinen (Fig. 14 F) überlagert werden. Die Parietalia beider Thiere verbreitern sich in ihrer hinteren Hälfte sehr beträchtlich und bedecken bei Proteus in Gemeinschaft mit dem hier sich weiter auf die Schädeloberfläche heraufschiebenden Squamosum (Fig. 14  $Tp^1$ ) die dorsale Fläche der Labyrinthkapsel bis auf geringe Reste in der opisthotischen und epiotischen Region. Bei Menobranchus bleibt ein Theil der prootischen Gegend, sowie ein schmaler zwischen Squamosum und lateralem Parietalrand gelegener Streifen der Labyrinthoberfläche frei; die opisthotische Portion wird hier durch den weiter vorspringenden Fortsatz ( $Pr^4$  Fig. 1) in grösserer Ausdehnung bedeckt als bei Proteus.

Die Frontalia (Fig. 1 und 14 F) schliessen sich bei Proteus in der Mittellinie in viel längerer Ausdehnung aneinander, als bei Menobranchus, wo sie nach hinten auf eine ziemlich weite Strecke divergiren, um das Parietale zwischen sich aufzunehmen; auch sind die Stirnbeine bei Proteus relativ viel breiter entwickelt, als bei jenem (vergl. die angeführten Figuren). Der Vordertheil der Stirnknochen bietet bei beiden Molchen ein sehr merkwürdiges Verhalten dar, das ich zuerst von Menobranchus etwas genauer beschreiben will.

Nachdem die Stirnbeine in einer die beiden Antorbitalfortsätze (Fig. 1,  $2\ A\ F$ ) verbindenden Querlinie ihre grösste Breitenausdehnung erreicht haben, verjüngen sie sich nach vorn ziemlich rasch und schieben sich scharf zugespitzt zwischen die aufsteigenden Fortsätze vom Zwi-

schenkiefer (Fig. 1 u. 3 Pmx) und den Vomer (Fig. 2 Vo) ein, so dass sie beinahe die freie Schnauzenfläche erreichen. Seitlich bemerkt man eine grosse Oeffnung (Fig. 3 Folf u. Fig. 5 Olf) und innerhalb derselben erscheint der Knochen (Fig. 2, 5 Pru) hakenförmig umgerollt.

Dieser Processus uncinatus sitzt mit breiter Fläche (Fig. 2 Pru) dem Vomer und dem Parasphenoid auf und steht zum Olfactorius in ähnlicher Beziehung wie die von mir schon früher beschriebenen Hakenfortsätze der Stirnbeine von Salamandrina d. h. er tritt hier vicarirend ein für die nicht von Seite der Trabekel (wie z. B. bei Siren) gelieferte Lamina cribrosa. Die durch den Hakenfortsatz von vorn her gebildete Incisur (Fig. 5 Pru) des Stirnbeines wird von aussen und hinten durch den obgenannten Fortsatz des Scheitelbeines (Fig. 5 Pr1) und von unten her durch den Trabekularknorpel (Tri) zu einem vollkommenen Foramen olfactorium abgeschlossen. Eine gute Erläuterung dieser complicirten Verhältnisse gibt der Querschnitt Fig. 41. In der Mitte sieht man das Cavum cranii von oben begrenzt durch die beiden Stirnbeine (F), von unten durch die Hakenfortsätze derselben  $(F^4)$ , an welche sich von aussen der Trabekel (Tr) anschliesst. Zwischen diesen beiden basalwärts gelegenen Theilen einer- und dem dorsalen Stück des Frontale andrerseits bricht der Olfactorius aus der Schädelhöhle hervor und erreicht die weit lateralwärts liegende, aller knöchernen Bedeckungen baare Nasenkapsel (NK). Von unten her an  $F^1$  schliesst sich das an seinem oberen Rand wie angenagt aussehende Parasphenoid (Ps) und weiterhin die Vomera (Vo).

Die vordersten Enden der Frontalia legen sich nicht dicht an den Vomer und das Praemaxillare an, sondern bleiben durch eine ziemliche Menge straffes Bindegewebe von diesen Knochen getrennt.

Die oben besprochenen Processus uncinati der Stirnbeine finden sich in ganz ähnlicher Weise bei Proteus, dagegen erreichen sie hier nicht den Vomer, sondern stossen auf den sich dazwischenschiebenden Schädelbalken, der bei diesem Thier im Gegensatz zu Menobranchus frei zu Tage liegt und eine verkalkte Zone zeigt, auf die ich beim Primordialschädel noch einmal zurückkomme.

Die Praemaxillarknochen (Fig. 1, 2, 3, 14, 15 *Pmx*) sind bei beiden Formen paarig und lassen einen aufsteigenden und einen zahntragenden Kieferfortsatz unterscheiden. Die ersteren ziehen sich bei Proteus viel weiter auf die Schädeloberfläche hinauf als bei *M*. und liegen in ihrem ganzen Verlauf eng einander an, während sie

bei Menobranchus nach hinten zu divergiren. Sie werden bei letzterem Molch sowohl unter sieh als von den unterliegenden Vomera durch eine starke Lage dicht verfilzten Bindegewebes von einander getrennt (Fig. 37 Bg, Pra), welches der Stelle entspricht, wo ich bei den übrigen Urodelen das Cavum intermaxillare zu beschreiben haben werde. Von letzterem so wenig als von einer eingelagerten Drüse lässt sich bei diesen beiden Urodelen Etwas nachweisen.

Dadurch dass der Alveolarfortsatz des Zwischenkiefers unter sehr spitzem Winkel von dem aufsteigenden Fortsatz abgebogen ist, entsteht die für Proteus und Menobranchus so characteristische spitze Schnauze. Diese fällt in physiologischer Beziehung unter denselben Gesichtspunct wie das sogenannte Rostrum der Rochen. Beide Bildungen dienen als »Wasserbrecher« und erlauben den Thieren ein leichtes und rasches Schwimmen. Im Gegensatz dazu steht der breite abgerundete Vorderkopf von Menopoma und Cryptobranchus, namentlich aber vom Axolotl (vergl. Fig. 21, 24 u. 44).

An der Schädelbasis treffen wir das mächtige Parasphenoid, das bei Proteus eine ganz ebene ventrale und dorsale Fläche besitzt, während die letztere bei Menobranchus in ihrem hinteren Bezirk eine tiefe Grube zeigt (Fig. 50 Ps †), welche an eine Sella turcica erinnert; die ventrale Fläche ist an derselben Stelle nach unten ausgebaucht. In der Mitte, genau an dem Punet, wo der von Ps ausgehende Strich endet, wird man noch eine Spur von Chordagewebe gewahr.

Im vorderen Bezirk der Unterfläche des Parasphenoids liegt vom Kieferfortsatz des Praemaxillare vorn begrenzt, der ungefähr dreieckige mit einem kräftigen äusseren Zahnrand versehene Vomer. Während er bei Menobranchus nur ganz vorn mit seinem Gegenstück zusammenstösst (wodurch das Parasphenoid zwischen beiden Knochen frei bleibt, Fig. 2 Vo u. 38 Vo), findet bei Proteus (Fig. 15 Vo) eine viel ausgedehntere Berührung zwischen beiden Hälften statt.

Der Querschnitt auf Fig. 37 und 38 Vo veranschaulicht sehr gut die Bedeutung dieses Knochens für den Aufbau des Schädels; durch seine starken Alveolarleisten erinnert er an die homologen Gebilde der Maxillaria von höheren Urodelen, welche bei Protens und Menobranchus<sup>1</sup>) fehlen und ganz durch den Vomer ersetzt werden.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>/<sub>j</sub> Hyrtl, l. e. will an dem von ihm untersuchten Exemplar eine rudimentäre zahntragende Maxille gefunden haben.

Sehr interessant waren mir die mächtigen, wie bei Urodelen-Larven mit einer Spitze versehenen Zähne, welche mit der eigentlichen Vomer-Platte zu einem Continuum verschmolzen sind, ohne dass man von Zahnsockeln ete. sprechen könnte. Sie bilden so sehr eine Masse mit dem Knochen, dass die Zahnhöhlen nur wie Spongiosa-Räume des letzteren erscheinen (Fig. 37 ZZ). Vergl. das weiter unten zu erwähnende Verhalten der sogen. Sphenoidalzähne von Spelerpes.

Ueber den Hinterrand des Vomer schiebt sich das an seinem abgerundeten Vorderrande zahntragende Pterygo-palatinum herüber und durch diesen Knochen, der bei Menobranchus ein sehr derbes Aussehen darbietet (Fig. 2 PP), wird bis zum Quadratum (Qu) jene Brücke fortgesetzt, welche den Selachiern zeitlebens, den übrigen Urodelen aber nur während ihres Larvenstadiums zukommt; man hat sie passend mit dem Namen »Gaumenbogen« im Gegensatz zu »Kieferbogen« bezeichnet (Oscar Hertwig). Sie schlägt eine von hinten und aussen nach vorn und einwärts gehende Richtung ein, läuft also gerade entgegengesetzt dem bei höheren Urodelen auftretenden Ptervgoidbogen. Bei Proteus stellt das Pterygo-palatinum eine gracile, mässig geschweifte Knochenlamelle dar, welche wie bei M. durch Bindegewebe mit Vomer und Quadratum verbunden wird. Nach aussen von ihr findet sich ein straffes Ligament (Fig. 2 Lgt), durch welches der letztgenannten Verbindung noch mehr Halt gegeben wird; ein ähnliches, nur viel stärkeres Band erstreckt sich zwischen dem Antorbitalfortsatz (AF) und der hintersten Spitze des Alveolarfortsatzes vom Zwischenkiefer. In seinem hinteren Bezirk, kurz vor dem Antorbitalfortsatz ist es von der Choane durchbrochen (Fig. 3, 14 Lgt1 bei Ch).

Ueber die topographischen Beziehungen des Pterygo-palatinum zu den übrigen Schädelknochen möge man Fig. 40, 42 und 47 PP vergleichen; es geht daraus hervor, dass vor allem der Antorbitalfortsatz (AF), das Parasphenoid (Ps) und der knorpelige Theil des Quadratum  $(Qu^{\dagger})$  in Betracht kommen. Auch das Pterygo-palatinum ist nicht frei von zelligen Spongiosa-Räumen.

Was endlich die kleine, am äussersten Ende des Quadratknorpels auftretende Verknöcherung (Fig. 1, 2, 3 Qu) anbelangt, so ist dieselbe eine rein perichondrostotische, welche Art der Ossification überhaupt bei Menobranchus wenigstens einzig und allein in Frage kommt. Es lässt sich dies namentlich in der Labyrinthgegend aufs

Allerschönste studiren und nie habe ich bei den fünf von mir genau durchgemusterten Exemplaren eine primär auftretende, centrale Kalksalzablagerung bemerkt.

Das lamellöse Squamosum (Fig. 1, 2 Tp) ist von Huxley seiner Form wegen sehr passend mit einem Boomerang verglichen worden; an der Stelle, wo der an der seitlichen Labyrinthwand anliegende Fortsatz unter leichter Knickung in den an der Aussenseite des Quadratum absteigenden übergeht, entspringt von der hinteren (concaven) Circumferenz des Knochens ein dornartiger Fortsatz und schlägt die Richtung gegen das Operculum ein. Davon später bei Besprechung des Bandapparates dieser Gegend.

Dass sich das Squamosum von Proteus weiter auf die Schädeloberfläche (Fig. 14  $Tp^1$ ) herauf erstreckt, dass es aber an Länge von demjenigen des Menobranchus übertroffen werde, habe ich schon oben erwähnt.

## b) Pars cartilaginea cranii.

Der Knorpelschädel des Menobranchus hat unter allen Urodelen die grösste Ausdehnung und ist, wie dies auch Huxley betont, der einzige unter sämmtlichen Amphibien, welcher vor der prootischen Region keine Ossificationszone im ganzen Lauf der Trabekel aufweist.

Dass die Labyrinthblasen entweder vollständig oder doch zum allergrössten Theil aus Hyalinknorpel bestehen, habe ich bereits bei Besprechung des knöchernen Schädels hervorgehoben und ich verweise deshalb bezüglich dieses Punetes nur noch auf die Figur 2 Pra. Wenn Huxley behauptet, dass bei M. weder von einer supraoceipitalen noch von einer basioceipitalen Knorpelspange etwas zu entdecken, so muss ich demselben, gestützt auf die Befunde an Querschnitten, entschieden widersprechen.

Letztere zeigen mir beide Gebilde, wenn auch in keiner starken Entwicklung.

Was zunächst die supraoccipitale Knorpelmasse betrifft, so erscheint sie im Bereich des hinteren Endes der Parietalia, ohne dass sie anfangs mit den beiden hyalinen Labyrinthblasen eine Verbindung eingeht. Dies ist erst weiter nach hinten der Fall, wo ihr von der oberen Kante der medialen Labyrinthwand jederseits immer mehr sich verlängernde Fortsätze entgegenwachsen, wodurch sie

schliesslich die Rolle einer Commissur zwischen beiden Gehörblasen übernimmt (Fig. 50). Zugleich schiebt sich aus der Basis der medialen Labyrinthwand eine Knorpelplatte (\* \*) hervor, welche oberhalb des Parasphenoids (Ps) ihrem Gegenstück entgegenwächst; beide Hälften bleiben durch die Sella tureica (†) von einander getrennt, hinter ihr vereinigen sie sich (Körper des Keilbeines).

Weiter nach hinten tritt an der Stelle der supraoccipitalen Spange starkes Bindegewebe auf, welches sich zwischen beiden Labyrinthen strangartig herüberspannt. Seine Lage entspricht dem auf Fig. 1 mit Os bezeichneten Puncte und die Zeichnung lässt hier insofern zu wünschen übrig, als sie den Eindruck erweckt als wären beide Seitenhälften durch eine nicht abgegliederte knöcherne Spange continuirlich miteinander verbunden. Es sei dies hiermit richtig gestellt.

Noch weiter rückwärts, unmittelbar am Hinterrand des Parasphenoids stossen die Occipitalia lateralia in der Mittellinie zusammen und schliessen dort einen ovalen hyalinen Körper ein, dessen Mitte von den Resten des Chorda-Rohres eingenommen wird. In der oberen Hälfte dieses Körpers schlagen sich Kalksalze nieder; die unter der Chorda gelegene Abtheilung bleibt hyalin. Es kann dies Gebilde wohl nichts Anderes sein als ein Theil des Basi-occipital-Knorpels.

Bei einem andern Exemplar, das seiner Grösse nach zu urtheilen, etwas jünger war, als das vorige, lief oberhalb der Occipital-condylen ein einfaches knorpeliges Querband von einer Seite zur andern herüber (Fig. 2 *Ob*).

Zur weiteren Verfolgung des Primordial-Schädels ist es nöthig, das Praemaxillare, den Vomer, das Pterygo-palatinum und das Parasphenoid zu entfernen, worauf man gewahr wird, wie die auf Fig. 2 mit Pea bezeichnete basale Labyrinthwand continuirlich in den nach vorn und etwas nach auswärts laufenden Trabekel übergeht. Gegen die prootische Region hin, also in der Umgebung von Tg Fig. 1 und 2, zeigt sich der Schädelbalken von einer grossen Oeffnung durchbrochen, und man kann demgemäss an ihm ein oberes Stück (Fig. 46  $^+$ ) und ein unteres (Tr) unterscheiden. Letzteres ist viel weiter lateralwärts ausgezogen und geht unmittelbar in das spongiöse Knochengewebe der prootischen Region über Pet. An diese schliesst sich nach aussen eng das Quadratum  $\{Qu^i\}$  und in weiterer Folge das Tympanicum oder Squamosum an  $\{Tp\}$ . Gegen die Mundhöhle

zu wird dieses ganze Gerüste von dem lateralwärts weit ausgewachsenen Parasphenoid (Ps u  $Ps^1$ ) getragen; zwischen dem Absehnitt  $Ps^1$  und der Unterfläche der prootischen Gegend findet sich zur Ausfüllung des durch die Incongruenz der Knochen erzeugten Spaltraumes eine dicke Lage von Bindegewebe (Bg). Ein weiterer Bindegewebszug erstreckt sich dachförmig vom äusseren, knopfartig aufgetriebenen Ende des Parietale (P) oberhalb von \* zur prootischen Region (Pet) herüber (Bg). Dadurch wird der zwischen der Orbitallamelle des Scheitelbeines ( $P^1$ ), der unteren Trabekelpartie (Tr) und der prootischen Gegend (Pet) gelegene Hohlraum von oben her abgeschlossen und dient zur Einlagerung des 1. Trigeminus der auf der Figur irrthümlich mit Fac statt mit Tg bezeichnet ist.

Weiter nach vorn (Fig. 47) sieht man die in der vorigen Abbildung mit \* und Tr bezeichneten Abschnitte des Trabekels wieder vereinigt (Fig. 47 Tr bei \*) und zugleich wächst die dünne, bogenförmig gesehwungene obere Partie desselben zu einem langen und starken Fortsatz aus, der unmittelbar in's Quadratum übergeht ( $Qu^{\dagger}$  und Qu). Ueber die grösste Circumferenz des Knorpelbogens legt sich schirmdachähnlich der mit  $Pr^2$  bezeichnete Fortsatz des Parietale herüber (vergl. auch Fig. 1  $Pr^2$ ); dieser ist daher, wenn man sich einfach auf die Präparation mit Loupe und Pincette beschränken wollte, auszubrechen, um eine klare Anschauung zu gewinnen. Unterlässt man das, so gewinnt man nur den Anblick von Fig. 1 und 2 CC.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass wir in dieser Verbindungsbrücke zwischen Trabekel und Quadratum keine neue Bildung, sondern nur eine excessive Entwickelung des bei Siren (Fig. 18 mit †) unterhalb von As bezeichneten Fortsätzes erblicken; eben dahin gehört auch der auf Fig. 17 mit + (hinter As) bezeichnete Knorpelpfeiler von Amphiuma. Hier wie dort schiebt sich diese hyaline Spange zwischen den I. Trigeminus einer und den II. und III. andrerseits und ist in Erwägung dieser Thatsache mit vollem Recht mit einem Theil der Ala magna der höheren und höchsten Wirbelthiere zu parallelisiren. Ich will nicht unterlassen zu bemerken, dass ich bei Proteus nichts von dieser Verbindungsbrücke aufzufinden vermag. Die kegelförmig verbreiterte Basis des Trabekels (Fig. 47 Tr) ruht nach abwärts auf einem Fortsatz des Parasphenoids  $(Ps^1)$  und ist lateralwärts mit dem den Abschnitt  $(Qu^1)$  von unten her bedeckenden Pterygo-palatinum (PP) durch Bindegewebe (Bq) verbunden. Aus derselben Abbildung, welche auch das Gehirn

(Ge) sehr sehön in situ zeigt, geht hervor, dass die ganze Schädelkapsel in dieser Gegend nur von Seiten des Parasphenoids (Ps) und der Parietalia (P. Pr³) gebildet wird und dass die hier sonst (mit Ausnahme von Amphiuma) allein in Betracht kommenden Schädelbalken Rathke's gänzlich davon ausgeschlossen sind!

Von einem bei den meisten übrigen Urodelen von der Uebergangsstelle des Quadratum in den Trabekel (Alisphenoid) ausgehenden knorpeligen Pterygoid ist bei Menobranchus und Proteus nichts zu entdecken; ob man die am Vorderrand des fraglichen Knorpels (Fig. 1 CC) sitzende schwache Protuberanz als letzte Andeutung desselben betrachten kann, wage ich nicht zu entscheiden. Vergl. hierüber Huxley l. c.

Folgen wir nun den Trabekeln immer weiter in ihrem Lauf nach vorwärts, so sehen wir sie stets ihre Lage auswärts von dem Orbitalfortsatz des Scheitelbeins (Fig. 2 Tr und Fig. 40, 42 Tr) beibehalten. Kurz nach dem in Fig. 47 besprochenen Verhalten tritt eine zweite Oeffnung in ihnen auf, wodurch sie in der auf Fig. 42 durch die punctirten Linien \* \* angegebenen Art und Weise wie durchgeschnürt erscheinen. Ich habe versäumt, auf den durchtretenden Nerven ein genaueres Augenmerk zu richten, es kann sich aber wohl um keinen andern als den Opticus gehandelt haben.

In dieser Region wird die Knorpelmasse nicht mehr so weit von dem Parietale  $(Pr^1)$  überlagert, wie wir dies weiter hinten gesehen haben, wohl aber tritt ein ähnliches Verhalten weiter nach vorn und zwar an der Stelle wieder auf, wo der auf Fig. 1, 2, 3 mit AF bezeichnete »Antorbital-Fortsatz« (Huxley, Parker) nach aussen sich erstreckt (Fig. 40 AF). So innig auch die Verbindung desselben mit der Trabecular-Masse bei der Präparation mit Messer und Pincette erscheint, so wird man doch durch Querschnitte belehrt, dass zwischen beiden kein organischer Zusammenhang sondern nur eine durch fibröses Gewebe erzeugte Verbindung statt hat; dasselbe gilt auch für Proteus. Dazu kommt, dass sich dieser Fortsatz durch spärlicher angeordnete Intercellular-Substanz auch histologisch von der Trabekularmasse unterscheidet.

Trotzdem ist a priori ein früher bestandener continuirlicher Zusammenfluss beider Theile anzunehmen; dafür sprechen die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen und ebenso die Befunde an dem für sämmtliche Urodelen typischen Verhalten des zum Antorbital-

fortsatz auswachsenden Trabekels. Zur weiteren Stütze sind die hierin sich genau ebenso verhaltenden Plagiostomen herbeizuziehen.

Auf der Abbildung 40 sieht man nun auch das Frontale zur Umschliessung der Schädelwand beitragen (F); zum grossen Theil kommt aber immer noch das Parietale in Frage und zwar ist es der äussere Theil der Schädeldecke und die sich immer schiefer richtende Seitenwand  $(P^1)$ , welche von ihm gebildet werden.

Basalwärts liegen das breite Parasphenoid (Ps) und aussen abwärts davon der Vomer (ist auf der Figur nicht näher bezeichnet) sammt dem Schädelbalken, sowie dem dem Antorbitalfortsatz zur Unterlage dienenden Pterygo-palatinum. Zugleich bemerkt man, dass der auf Fig. 42 noch senkrecht stehende Trabekel mehr und mehr abgeflacht ist und allmälig ein vollständig platt gedrücktes Aussehen erhält (Fig. 40 u. 41 Tr).

Von einer durch beide Antorbitalfortsätze gezogenen Linie an verlassen die Schädelbalken ihre bisherige Richtung und gehen unter plattenartiger Verbreiterung einwärts und vorwärts. Sie falzen sich dabei in eine tiefe Nische zwischen dem obgenannten Processus uneinatus des Stirnbeines (Fig. 2 Pru) und der Spitze (F) dieses Knochens fest ein (Fig. 5  $Tr^1$ ) und werden im weiteren Verlauf vom Vomer und Parasphenoid von unten her gedeckt (Fig. 38 zwischen F, Vo und Ps Fig. 41). Dabei fliessen sie im Bereich eines durch die Hinterenden der aufsteigenden Zwischenkieferfortsätze gelegten Querdurchmessers des Schädels von beiden Seiten zu einer unpaaren Platte (Fig. 2  $Tr^1$ , Fig. 38 Trba. Pl) zusammen, und erinnern dadurch an jenen, entwicklungsgeschichtlich so wichtigen Vorgang der Bildung einer basalen Ethmoidplatte.

Dieser Zusammenfluss der Trabekel ist auch Huxley nicht entgangen und ebenso wenig die nur durch fibröses Gewebe erzeugte Verbindung des Antorbitalfortsatzes.

Von dieser basalen Ethmoidplatte tritt eine stielartige Fortsetzung des Trabekels in den Raum zwischen dem Alveolarfortsatz des Vomer, der Praemaxille und dem vordersten spitzen Ausläufer des Frontale (Fig. 2,  $37 \cdot Tr^2$ ). Er schlägt an der Schnauzenspitze eine mediale Richtung ein, ohne dass ich jedoch mit Sicherheit angeben kann ) ob er mit seinem Gegenstück ringartig zusammenfliesst, oder ob beide durch eine Bindegewebslage von einander getrennt werden.

<sup>1)</sup> Die ersten Querschnitte von der Schnauzenspitze her sind mir missglückt.

Endlich noch ein Wort über die Anatomie des Cavum nasale, welches bei Menobranchus und Proteus durch einen, beim Abnehmen der Kopfhaut sehr leicht verletzbaren, wurstförmigen Sack zu Stande kommt (Fig. 1 NK). Die obere und die seitliche Wand des letzteren ist hyaliner Natur und von zahlreichen Oeffnungen durchbrochen, was bei der Betrachtung unter der Loupe einen zierlichen, netzartigen Eindruck hervorbringt. Für Proteus ist dies keine Neuigkeit, denn Leydig Anat. histol. Untersuch. über Fische und Reptilien) lässt sich darüber folgendermassen vernehmen:

»Geht man an die mikroskopische Untersuchung, so stösst man auf eine äusserst zierliche Bildung, von der ich in den mir zugänglichen Büchern nirgends eine Erwähnung finde. Der Geruchssack steckt nämlich in einem sehr schön gegitterten Knorpelgerüst, das in seiner Configuration an den knorpeligen Brustkorb der Cyklostomen erinnert (Fig. 18b). Es besteht gewissermassen aus zwei Längsleisten, einer oberen und einer unteren, die aber keineswegs denselben Durchmesser behalten, im Gegentheile sich bald plattenartig verbreitern, bald auch wieder von grossen Oeffnungen durchbrochen sind: von ihnen zweigen sich zahlreiche quere Aeste ab, die um den Geruchssack herum laufend, von beiden Seiten zusammenbiegen. Auf solche Art kommt ein gar elegantes knorpeliges Gitterwerk zu Stande, das den Geruchssack in sich trägt und von dem ich nicht weiss, ob es mit dem Skelet zusammenhängt oder was mir fast wahrscheinlicher ist, ganz von demselben isolirt ist.«

Diese Beschreibung passt ziemlich genau auch für Menobranchus, nur sind hier die Oeffnungen viel kleiner als bei Proteus, so dass die hyaline Substanz mehr zur Geltung kommt. Ferner ist der Knorpelsack an seinem Hinterende blasig aufgetrieben und ist hier durch starkes Bindegewebe, aber nicht durch Knorpel sowohl mit dem Antorbitalfortsatz, als der seitlichen Region des Stirnbeines innig verbunden.

Das schlitzartige äussere Nasenloch ist weit nach abwärts in die häutige Oberlippe verlegt, aus welch letzterer der Nasensack überhaupt bei der Präparation förmlich herausgeschält werden muss. Ist das geschehen, so kann man ihn mit der Nadelspitze von der seitlichen Frontalgegend etwas abdrängen und wird dadurch gewahr, wie der fächerartig ausstrahlende Olfactorius (Fig. 1 *Olf* und Fig. 41 *Olf*) an 6—8 verschiedenen Stellen seine mediale Wand durchbohrt. Sein vorderes verjüngtes Ende überragt die Praemaxillargegend um ein gutes Stück und hat neben sich das Ende des

Ram. nasalis Trigemini (Rn). Es ist erstaunlich, wie gross die Nervenmasse ist, welche in der Circumferenz des Nasensackes unter der Haut getroffen wird. Sowohl an der medialen als lateralen Seite verlaufen zwei reichlich sich ramificirende Aeste des I. und II. Trigeminus. Auf der Fischersehen Abbildung (l. c.) ist dies nur in sehr unvollkommener Weise und mit Verletzung einer Menge von Zweigen wiedergegeben.

Ich sagte früher, dass der Nasensack oben und seitlich von hyalinen Elementen gebildet sei; es ist dies, allerdings mit gewisser Beschränkung, auch auf die Unterseite auszudehnen. Letztere wird nämlich in ihrer weitaus grössten Ausdehnung nur von jenem starken fibrösen Gewebe gebildet, welches die ganze innere Auskleidung des Riechsackes darstellt. Es ist auf Fig. 1 bei Rs sichtbar und der auf Fig. 41 mitgetheilte Querschnitt belehrt eines weiteren, dass von dem fibrösen Sack radienartige Verlängerungen in das Lumen hinein sich erstrecken (Bg), wodurch die dadurch emporgehobene Riechschleinhaut bedeutend an Flächenausdehnung gewinnt.

Ein Blick in die von oben geöffnete Riechblase zeigt die Schleimhaut zu einem baumartig verästigten Relief erhoben (Fig. 1, rechte Seite) und erinnert dadurch, wie das auch Rusconi und Leydig für Proteus mit Recht betonen, an das Geruchsorgan mancher Knorpelfische, mit welchem überhaupt der ganze Apparat durch seine stark seitliche Anordnung am Schädel übereinstimmt. Eine solche findet sich sonst nirgends in der ganzen Urodelenwelt und was seine Lagerung direct unter dem Integument anbelangt, so ist einzig und allein Siren lacertina zum Vergleich herbeizuziehen.

Ueber die Genese dieses allen Knochenschutzes baaren Riechorganes, sowie über seine früher existirende oder nicht existirende Abhängigkeit von der Masse der Trabekeln resp. vom Antorbitalfortsatz, kann ich leider keine Auskunft geben, da es mir trotz aller Bemühungen nicht gelungen ist, Larven von Menobranchus oder Proteus zu erhalten.

Dass beim erwachsenen Thier die Verbindung mit dem übrigen Schädel nur durch Bindegewebe erfolgt, dass also bei ihm von keinem organischen Zusammenhang mit den Trabekeln die Rede sein kann, habe ich oben sehon betont.

Was das Knorpelgerüst des Proteus-Schädels betrifft, so habe ich noch nachzutragen, dass bei ihm die Trabekelmasse nach rückwärts mit dem Labyrinthknorpel in keiner Verbindung steht sondern einfach, wie bei den Spelerpes-Arten z. B. an das wohl verknöeherte Petrosum (proot. Region) stösst. Nach vorn von den Antorbitalfortsätzen tritt eine kalkige Inerustation derselben auf, welche nur sehr locker den Knorpel umschliesst und mit der Nadel in zusammenhängenden Platten entfernt werden kann, wodurch jener frei zu Tage tritt. Diese perichondrostotische Verknöcherung fehlt Menobranchus.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass die gegen die Praemaxillargegend sich erstreckenden, vordersten Ausläufer der basalen Ethmoidalplatte, einfach zugespitzt (wie zwei Schneckenhörner) auslaufen ohne eine Neigung zur Convergenz zu zeigen (Fig. 15  $Tr^2$ ).

#### Der Unterkiefer

besteht aus den vier Stücken, wie sie bei den Larven aller Urodelen wiederkehren, nämlich aus einem knorpeligen, der Cartilago Meckelii (Fig. 16 MK) und drei knöchernen: 1) dem Dentale (De) 2) dem Angulare (Ang) und 3) dem Operculare (\*). Nur das Dentale und Operculare tragen einspitzige Zähne und ihre Lage, sowie die der übrigen nur lose verbundenen Theile geht aus der Abbildung hervor.

# B. Cryptobranchiata.

## 3) Amphiuma tridactylum.

Der Schädel (Fig. 7, 9, 17) ist lang und schmal und erinnert insofern an Proteus, obgleich er in seinem vorderen Bezirk lange nicht das spitze Aussehen zeigt wie letzterer. Was ihn aber sofort über die Phanerobranchiaten stellt, ist die mehr der transversellen genäherte Richtung des Suspensorium, welches bei jenen sowohl wie bei sämmtlichen Larven der Urodelen direct nach vorn und nur wenig nach aussen gerichtet war. Dahin gehört auch noch eine Richtung des Pterygoidbogens und der zahntragenden Vomeropalatina, welche an die höheren Urodelenformen erinnert.

Die Knochen sind derb, eompact und zeigen nur sehr vereinzelt jene bei Menobranchus so reich entwickelten Markhöhlen (vergl. Fig. 52—63). Was den Schädel aber von demjenigen sämmtlicher andern Urodelen unterscheidet, das ist die enerme Länge und

zugleich die Schmalheit der Nasenhöhlen. Im übrigen besitzt er schon dieselbe Zahl der Knochen, wie der Schädel der andern Cryptobranchiaten und sogar mehr als der gewisser Salamandriden.

Während ich es bei Betrachtung des Kopfskeletes der Phanerobranchiaten für angezeigt erachtet habe, die Pars ossea und cartilaginea gesondert abzuhandeln, schlage ich hier, gezwungen durch die engen Beziehungen beider zu einander, einen andern Weg ein und beschreibe beide auf einmal. Es erweist sich dies auch schon aus dem Grunde als praktischer, weil der Knorpelschädel hier weit mehr reducirt und nicht als ein solch zusammenhängendes, für sich darstellbares Gebilde erseheint, wie dort.

Die Petroso-occipitalia sind in ihrem hinteren und vorderen Bezirk gut verknöchert; am letztgenannten Puncte bleiben nur die beiden Articulationsstellen für den Quadratknorpel hyalin. Im Bereich des Operculum setzen sich alle Labyrinthwände aus Knorpel zusammen, so dass man ganz den Anblick des Menobranchusschädels (Fig. 50) bekommt. Nach rückwärts davon liegen die durch eine stattliche basi-occipitale Knorpelplatte getrennten (Fig. 9 Ob), weit nach hinten ausspringenden Occipitalcondylen (Cocc); auswärts von ihnen, in der lateralen Occipitalgegend liegt das Vagusloch (Vg). Nach oben vom Hinterhauptsloch stossen die Petroso-occipitalia mit breitem Rand zusammen und überragen so um ein Beträchtliches den Hinterrand der Parietalia. Unmittellbar unter der Stelle ihres Zusammenstosses liegt eine sehr ansehnliche hyaline Supraoccipitalspange, welche auf der Figur 7 von den beiden Knochen (Os) bedeckt wird, somit nicht sichtbar ist.

Die Scheitelbeine (Fig. 7 P) stossen in der Medianebene unter Bildung einer scharf vorspringenden Kante zusammen; eine solche, nur in viel grösserem Massstab erhebt sich am Aussenrand dieser Knochen und erstreckt sich nicht nur über die vordere Hälfte der Labyrinthkapsel hin, sondern geht in gewaltigem Bogen in die Augenhöhle herab, wo sie wie ein stark gekrümmter Vogelschnabel den Orbitalfortsatz des Parietale nach hinten, gegen die prootische Gegend zum Abschluss bringt (Fig. 17 Prpa \*). Medianwärts von dieser Crista findet sich auf der Dorsalseite des Scheitelbeines eine tiefe Furche, welche einem von der Nackengegend kommenden Muskel resp. dessen ausserordentlich starker Sehne zur Aufnahme dient. Diese erhält von Seite der vogelschnabelähnlichen Protuberanz ihre Führung in die Augenhöhle herab und erreicht die Spitze des Angulare, doeumentirt sich somit als Kaumuskel (Temporalis?).

Abgesehen davon, dass sich die Parietalia durch einen starken Orbitalfortsatz (Fig. 17 *Prpa*) an der Herstellung der seitlichen Schädelwand betheiligen, schicken sie auch, ähnlich wie die Phanerobranchiaten, einen das Stirnbein seitlich flankirenden Fortsatz am oberen Orbitalrand bis zum Präfrontale nach vorn (Fig. 7).

Die Frontalia erstrecken sich sehr weit nach vorn und tragen auf ihrem hinteren Bezirk eine schräg von aussen und vorn nach hinten und einwärts ziehende Muskelleiste (Fig. 7) zwischen den beiden F. — Ueber eine an ihrer Unterseite als Lamina cribrosa fungirende knöcherne Ringbildung will ich mich erst aussprechen, wenn ich die Topographie des Schädelcavums an der Hand von Querschnitten behandle.

In einen zwischen den Vorderenden der Stirnbeine befindlichen Schlitz ist die lange Pars ascendens des unpaaren Zwischenkiefers eingelassen (Fig. 7 Pmx). Nach auswärts von diesem liegen die Deckknochen der Nasenhöhle: das Präfrontale (Pf), das Nasale (N) und nach aussen von diesen endlich das einen kräftigen Fortsatz nach rückwärts sendende Maxillare (M Fig. 7 und 17), welches überdies noch mit einem sehr grossen Nervenloch für den Trigeminus versehen ist (Fig. 7, 17 n'). Alle diese Deckknochen der Nasenhöhle begegnen uns beim Salamandridenschädel wieder und zwar stimmen sie damit in formeller wie in topographischer Beziehung fast vollkommen überein.

Bei der Betrachtung von unten imponiren vor Allem die auf den Alveolarfortsätzen des Zwischen- und Oberkiefers sitzenden einspitzigen Zähne. Ihre Anordnung wird von den auf zwei langen, dünnen Lamellen sitzenden Vomero-palatin-Zähnen repräsentirt und so erweckt der Kiefer- und Gaumenbogen den Eindruck zweier, ineinander steckender bezahnter Pfeilspitzen, die mit dem spitzen Ende nach vorwärts gerichtet sind (Fig. 9 M, Pmx und Vop). Da wo die Vorderenden der Vomeropalatina (Vop) in der Mittellinie zusammenstossen, ragt ein conisch gestalteter Knorpelzapfen vom Boden der Nasenhöhle in die Schleimhaut des Mundes herab, von welcher er einen Ueberzug erhält.

Der Gaumenfortsatz des Oberkiefers liegt nicht in seiner ganzen Länge dem lateralen Rand des Vomero-palatinum dicht an, sondern ist nach hinten zu eine ziemliche Strecke von ihm abgebogen, wodurch ein nach vorn spitz auslaufender Spaltraum entsteht, welcher auch schon Hyrt (Cryptobr. jap. Schediasma anat.) aufgefallen ist. Er lässt sich folgendermassen darüber vernehmen: »Praeterea mi-

rum hoc animal id sibi privum habet, quod aperturae narium palatinae, nullis palati ossibus circumscribuntur, sed in ipsa illa membrana fibrosa collocatae sint, quae osssa pterygoidea cum ossibus maxillaribus superioribus conjungit«.

Es hat also der Wiener Anatom ganz richtig gesehen, wenn er sagt, dass jener Spaltraum von fibrösem Gewebe erfüllt sei, nur hat er versäumt, hinznzusetzen, dass nur die ventrale Circumferenz der Choanen von fibrösem Gewebe gebildet werde, während sich an der dorsalen eine, wie ich weiter unten zeigen werde, von den Trabekeln abstammende Knorpelmasse befindet (Fig. 7, 9, 17 AF). Diese ist mit dem Antorbitalfortsatz der übrigen Urodelen homolog und ist von dem Nervus nasalis Trigemini durchsetzt.

Der spitze Winkel, den die Vomeropalatina miteinander erzeugen, wird durch eine dolchförmige, spitze Knochenlamelle halbirt (Fig. 9  $Pmx^{+}$ ), welche dem Zwischenkiefer angehört. Es kommt also dieser Knochen bei Amphiuma noch eine grosse Strecke auf die Ventralseite des Parasphenoids zu liegen, ein Verhalten, das ich unter sämmtlichen Urodelen als einzig dastehend bezeichnen muss. Ich habe die Praemaxille deshalb noch extra von der Seite dargestellt und man wird erkennen, dass man an ihr einen zahntragenden, vom Nasenast des Trigeminus durchsetzten Alveolarfortsatz und eine als Nasenseptum fungirende sagittale Lamelle unterscheiden kann (Fig. 20 Spo). Letztere zeigt sich von hinten her tief ausgeschnitten, wodurch sie in zwei nach rückwärts gehende Fortsätze zerfällt, wovon sich der eine auf die Schädeloberfläche zwischen beide Stirnbeine hinein fortsetzt, während wir den anderen an der Schädelbasis ventralwärts vom Parasphenoid getroffen haben (Fig. 9 Pmx<sup>1</sup>). Der Ausschnitt in der Septalplatte wird am frischen Schädel von Hyalinknorpel ausgefüllt und nach unten davon (Fig. 20 \*) schiebt sich das Parasphenoid ein.

Letzteres (Fig. 9 Ps) ist ein grosser, ventralwärts schwach convexer, lamellöser Knochen, der sich nach vorn stark verjüngt, wobei er sich in zwei feine Spitzen gabelt, welche seitlich und oben von dem Gaumenfortsatz des Zwischenkiefers gelagert sind.

An der Bildung des Foramen occipitale betheiligt er sich so wenig als die Scheitelbeine und hört vielmehr vor dem basi-occipitalen Knorpel quer abgestutzt auf, nachdem er zuvor in einer den Suspensorial-Apparat durchsetzenden Querlinie seine grösste Breite erreicht hatte.

Diejenige Partie des Trabekels, welche die Autoren mit Orbito-

sphenoid (Fig. 17 Os) bezeichnen, wird nur durch eine ganz kurze Ossificationszone repräsentirt, welche zwischen dem Orbitalfortsatz des Parietale und dem Parasphenoid gelagert ist. Sie ist hinten höher, betheiligt sich also hier stärker an der Herstellung der seitlichen Schädelwand, als vorn, wo sie sich keilartig zuspitzt, so dass ihr hier andere benachbarte Knochen bei der Herstellung des Schädelrohres zu Hülfe kommen müssen. Es sind dies — mirabile dietu! - die Vomero-palatina, welche einen unter rechtem Winkel vom übrigen (Pars palatina) Knochen abgehenden Fortsatz am vordersten Bezirk der inneren Orbitalwand emporsenden. Dieser Processus orbitalis verbindet sich unter Bildung einer Schuppennaht nicht nur mit dem vordersten zugespitzten Ende des Orbitosphenoid's, sondern, wie später noch klar werden wird, auch mit dem Stirnbeine. Auf der Figur 17 ist dies Alles nicht sichtbar, weil dort das Vorderende des Orbitosphenoids vom Antorbitalfortsatz (AF) überlagert wird; dagegen werden die später zu betrachtenden Querschnitte alles klar legen.

Was endlich den Suspensorium-Apparat anbelangt, so ist er ganz nach demselben Typus construirt, wie er uns bei den übrigen Cryptobranchiaten und Salamandriden entgegentritt.

Die starke Quadratverknöcherung (Fig. 7, 9, 17 Qu) stützt sich durch einen langen Knorpelpfeiler (Fig. 17 hinter Tp) auf die prootische Gegend. Dabei gabelt sich das proximale Ende in ganz ähnlicher Weise, wie bei den Phanerobranchiaten, so dass der eine Knorpelschenkel mit dem basalen, der andere mit dem lateralen Theil der prootischen Region in Verbindung tritt. Die Gelenkfläche des Quadratum für die Mandibel ist ein von wulstigen Lippen umgebenes, ausgehöhltes Dreieck (Fig. 9 Qu). An den inneren Winkel schliesst sich das säbelförmig geschwungene Pterygoideum osseum (Fig. 7, 9, 17 Pt) an; es ist dies ein sehr dünner Knochen, welcher den viel mächtigeren nach rückwärts mit der Pars hyalina des Quadratum zusammenhängenden cartilaginösen Theil des Flügelbogens an Länge und Breite lange nicht erreicht (Fig. 7, 9, 17 Ptc).

Während nämlich letzterer mit seiner nach vorwärts auswärts schauenden Spitze sogar die hintersten Enden der Maxillarspangen noch überragt, erstreckt sich der knöcherne Theil des Pterygoids nur bis zur Mitte einer den Orbitalboden durchziehenden Längsaxe. Dass der knorpelige Flügelbogen in der Nähe seines breiten Ursprunges vom Quadratum mit demjenigen Theil des knorpeligen Schädel-

balkens, welchen man bisher mit dem Namen Alisphenoid oder Ala magna (Fig. 9. 17 As) zu bezeichnen gewohnt war, durch einen auch bei den Phanerobranchiaten vorkommenden Knorpelpfeiler (Fig. 17 † hinter As) zusammenhängt, habe ich schon oben mitgetheilt; eben daselbst machte ich auch auf die Beziehungen desselben zum Trigeminusloch aufmerksam.

In dem Squamosum (Fig. 7, 9, 17 Tp) sehen wir einen die Quadratregion zum grössten Theil von aussen deckenden Knochen vor uns. An der seitlichen Labyrinthwand emporsteigend breitet er sieh an der oben erwähnten lateralen Parietalerista schuppenartig aus und liegt ihr mit gezähntem Rand (Fig. 17 zwischen Tp u. P) dicht an. Dabei zieht sieh die Lamelle nach hinten in einen langen Fortsatz aus  $(Tp^1)$ , welcher bis zur hintersten Kante der Regio opisthotica reicht und nur noch von den Occipitaleondylen nach rückwärts überragt wird.

Zur Erläuterung des bis jetzt über die Schädelverhältnisse von Amphiuma Vorgebrachten erachte ich es für passend, die dargestellten Querschnitte Fig. 52 bis 63 einer kurzen Besprechung zu unterwerfen. Erst an der Hand der letzteren wird es möglich sein, von den in den Aufbau des Schädelrohres eingehenden Constituentien eine klare topographische Vorstellung zu gewinnen.

Was zunächst die Figur 52 anbelangt, so sehen wir hier die durch den homogenen, unpaaren Zwischenkiefer (Pmx) dargestellte internasale Septalwand, welche die ganze Schädelhöhe in sagittaler Richtung durchsetzt und ein schwächeres oberes und ein stärkeres unteres aufgetriebenes Ende besitzt. Die Mittelpartie ist sanduhrförmig eingeschnürt und lässt keine Spur einer Intermaxillar-Höhle und -Drüse erkennen, wie wir dies bei allen Salamandriden ohne Ausnahme zu beobachten Gelegenheit haben werden. Am unteren Ende des Knochens treffen wir einen langen Knorpelzapfen (KZ), der durch Bindegewebe mit jenem verbunden ist (Bg). Ueber seine Bedeutung später. Das Auftreten dieses Gebildes beweist uns, dass der Vorderkopf wenige Millimeter hinter seinem Schnauzenende in einer Querlinie getroffen ist, welche kurz hinter die Stelle des Zusammenstosses der Alveolarfortsätze vom Ober- und Zwischenkiefer fällt (vergl. Fig. 9). In Folge dessen erscheint seitlich im Querschnitt die Maxille (M) mit ihrem Zahn- und Gaumenfortsatz, während das Cavum olfactorium von oben her durch das Nasale (N) gedeckt wird. Die innere Auskleidung wird oben, aussen und unten

von Hyalinknorpel hergestellt; medianwärts fehlt dieser und an seiner Stelle findet sich eine Drüsenlage (Dr).

Zwei Querschnitte weiter nach hinten treffen wir die Verhältnisse bis auf einen einzigen Punet unverändert. Dieser betrifft den basalen Knorpelzapfen, der sich nach oben napfartig ausgehöhlt und seitlich in zwei Fortsätze getheilt hat, mit welchen zwei, annähernd cubisch gestaltete Knochenstücke in sehr enge Verbindung getreten sind (Fig. 53 Vp). Es sind dies die knopfartig angeschwollenen Vorderenden der Vomeropalatina, vielleicht auch der Vomera allein. Zugleich hat sich der Knorpelzapfen (KZ) stark verbreitert und nimmt sich aus, wie ein für die Praemaxille bestimmtes Piedestal.

Im nächsten Schnitt ist er verschwunden und die zwei Hälften der Vomeropalatina (Fig. 54 Vp) sind an beide Seiten des in seinem Mittelstück bedeutend verjüngten Zwischenkiefers (Pmx) gerückt. Nach aussen von ihnen treffen wir auf das oben erwähnte, schwarz gemalte Bindegewebe (Bg, welches die Vomeropalatin-Bögen von den Gaumenfortsätzen der Maxillaria (M) trennt. (Vergl. auch Fig. 9 Lgt.)

Je weiter man mit den Schnitten nach hinten vordringt, desto mehr zeigt sich das Mittelstück des Praemaxillare verjüngt, bis es endlich ganz durchgeschnürt wird (Fig. 55 Pmx \*) und in ein dorsales (Pmx) und ein ventrales Stück (Pmx) zerfällt.

Einstweilen hat sich auch aussen davon der Nasenraum mit Knorpelplatten umkleidet, welche von der Ventral- und Dorsalseite auswachsend anfangs an der Durchschnürungsstelle getrennt sind (Fig. 55), bald aber (Fig. 56) in der Mittellinie einander entgegenwachsen und so eine Kförmige Figur mit kürzeren oberen und längeren unteren Schenkeln darstellen. Die Verbindungsstelle beider Hälften des X dient zugleich auch als hyaline Commissur zwischen dem dorsalen und ventralen Stück des Praemaxillare (\*). Wir befinden uns also bereits in einer Region des Vorderkopfes, in der das Internasal-Septum theils aus knöchernen theils aus knorpeligen Elementen sich aufbaut. Zugleich haben sich die Vomero-palatina (Vp) verbreitert und die Vorderenden der Frontalia schicken einen sehräg zwischen dem Nasenbein und dem dorsalen Stück des Zwischen kiefers sich einkeilenden Fortsatz ab (Fig. 56 F).

Man vergleiche damit auch Fig. 20, wo allerdings vom Kuorpel des Cavum nasale Nichts erhalten ist, als die Septalplatte (Sca). Auch stehen die Knochen in keinen ganz richtigen appositionellen Verhältnissen, insofern der mit (Spo) bezeichnete Fortsatz des Stirn-

beines (F) hinter die Knorpelwand (Sca) geschoben sein sollte. In Folge davon würde dann auch der dorsale Abschnitt des Zwischenkiefers auf diejenige Seite des Stirnbeines zu liegen kommen, welche ich mit F bezeichnet habe. Dass zwei Knochen bei Sprengung des Schädels nur durch einen glücklichen Zufall in ihrer natürlichen Lage bleiben, ist selbstverständlich und gerade bei meinem Präparat war dies nicht der Fall und so musste ich die topographischen Verhältnisse nachträglich zu reconstruiren versuchen, was gerade keine leichte Aufgabe ist, wenn man nur einen einzigen Schädel zur Verfügung hat. So hat sich dem der Irrthum auf Figur 20 eingeschlichen und die Abbildung war bereits lithographirt, als es mir ein halbes Jahr später gelang, noch ein zweites Exemplar von Amphiuma zur Verfügung zu erhalten. Durch die davon erhaltenen Querschnitte bin ich nun in den Stand gesetzt, meinen Fehler im obgenannten Sinne wieder gut zu machen.

Erwägt man nun, dass im vordern Nasenraum nur an der oberen und unteren Seite eine Knorpelauskleidung existirt, und dass sie weiter nach hinten erst da auftritt wo die Knochensubstanz des Zwischenkiefers mehr und mehr zu schwinden und sich endlich ganz abzuschnüren beginnt, so liegt der Gedanke nicht fern, dass man in letzterem Knochen eine Composition morphologisch ungleichwerthiger Elemente zu erblicken hat. Es ist eine von allen Seiten constatirte Thatsache, dass der Zwischenkiefer mit seinem aufsteigenden und seinem Alveolarfortsatz ein sehr früh auftretender Deckknochen ist: ferner habe ich das Auftreten einer basalen Ethmoidplatte als Product der Trabekel-Congrescenz, sowie die secundäre Erhebung derselben zu einem Internasal-Septum als für viele Urodelen characteristisch hingestellt. Hält man diese Thatsachen mit der Configuration des Zwischenkiefers von Amphiuma zusammen, so wird man mir wohl beipflichten, wenn ich denselben als aus Hautknochen die aufsteigende, zwischen die Vorderenden der Stirnbeine sich einlagernde Portion Fig. 7) und perichondrostotischen Knochen (nasale Verdickung sammt Septum internasale) entstanden ansehe. Mit andern Worten: der anfangs nur aus einer aufsteigenden und einer Alveolar-Portion bestehende Zwischenkiefer hat sich erst secundär (durch perichondrost. Umwachsung) mit dem früher durchweg hyalinen Nasenseptum verbunden. Dieser Vorgang steht, wie die Vrollk'schen Untersuchungen am Teleostierschädel gezeigt haben, in der Anatomie des Schädels nicht vereinzelt und ich werde auf ein ganz ähnliches Vorkommniss bei Betrachtung der Stirnbeine von Amphiuma und anderen Urodelen hinzuweisen haben.

Sehen wir nun wie sich die Verhältnisse an den Querschnitten weiter nach hinten am Vorderkopfe gestalten:

Das ventrale und dorsale Stück des Praemaxillare schwindet immer mehr und der knorpelige Abschnitt der Nasenscheidewand gewinnt dadurch an Höhe (Fig. 56, 57, 58 \*) während auf der andern Seite ein Schwund der knorpeligen Nasenkapsel zu constatiren ist. Am längsten erhält sich letztere noch auf dem Boden, bis sie schliesslich auch hier so weit gegen die Medianebene hin reducirt wird, dass der ganze Knorpelreichthum des Vorderkopfes in dieser Gegend nur durch ein mit gleich langen Schenkeln ausgestattetes X repräsentirt ist (Fig. 58 \*). Gleich darauf tauchen unter erneuter Verbreiterung der unteren Schenkel des X rechts und links von dem immer mehr schwindenden Basalstück des Zwischenkiefers /Fig. 57 Pmx<sup>1</sup>) die beiden vordersten Spitzen des Parasphenoidschnabels auf (Ps' Ps). Sie liegen in dem starken fibrösen Gewebe (letzteres ist auf sämmtlichen Figuren nur schematisch dargestellt), das das Vomero-palatinum und die Praemaxille mit dem unteren Schenkel des X verbindet. Die Figur 57 zeigt fernerhin, dass die absteigenden Fortsätze des Stirnbeines (F) immer weiter an der Aussenfläche des oberen jetzt schon stark reducirten Zwischenkieferstückes nach abwärts wandern.

Viel weiter gediehen sind sie schon in dem einige Millimeter weiter rückwärts liegenden Querschnitt (Fig. 59 SF), wo sie an Stelle des bis auf die ethmoidale Basalplatte (\*) geschwundenen Septum treten, und gewissermassen eine neue Nasenscheidewand erzeugen. Mit letzterem, wie auch mit dem oberen Praemaxillarstück  $|Pmx\rangle$  sind sie durch Bindegewebe verlöthet.

Die Nasenhöhlenknorpel sind auf die auswärts von ihnen liegenden kleinen Streifen reducirt. Zwischen der ethmoidalen Basalplatte und dem unteren Zwischenkieferstück  $(Pmx^{\dagger})$  sind die mit letzterem fibrös verbundenen Parasphenoidspitzen zu einer unpaaren, dünnen, von unten her stark eingebauchten Platte (Ps) zusammengewachsen.

Ich verhehle mir nicht, dass diese Lagebeziehungen zwischen der basalen Ethmoidalplatte einer- und dem durch das Parasphenoid von ihr getrennten unteren Praemaxillarstück andrerseits sehr lebhafte Bedenken gegen die von mir oben versuchte Identificirung des letzteren mit einer ursprünglich weiter nach vorn gehenden basalen Ethmoidplatte erwecken können. Es mag deshalb vielleicht gerechtfertigter erscheinen, das fragliche Praemaxillarstück als Deckknochen des Mundhöhlendaches anzusehen und es mit den "Gaumenplatten« des Zwischenkiefers anderer Urodelen, der Tritonen z. B. in eine Parallele zu setzen. Damit ist dann aber der auf den ersten Querschnitten geschilderte Knorpelzapfen (Fig. 52, 53 KZ) um so unerklärlicher geworden, während er bei Aufrechterhaltung der zuerst geäusserten Ansicht einfach als ein von seinem Mutterboden d. h. dem Vorderende der basalen Ethmoidplatte, abgeschnürtes Gebilde aufgefasst werden könnte.

Ueber alle diese Zweifel kann nichts hinweghelfen als die längst ersehnte Entwicklungsgeschichte dieses Cryptobranchiaten. Glücklich wem das Material dazu zu Gebote steht!

Weiter nach hinten verlängern sieh die in Fig. 59 mit SF bezeichneten Stirnfortsätze immer mehr gegen das Parasphenoid hinunter und bleiben schliesslich nur noch durch die sehr dünn gewordene ethmoidale Basalplatte von ihm getrennt. Beide Hälften werden durch straffes Bindegewebe so fest aneinander geheftet, dass nirgends ein Spaltraum zwischen ihnen existirt. Auf der Figur 59 ist dies Bindegewebe der Deutlichkeit wegen entfernt, was ich ausdrücklich bemerken will.

Während sich das Parasphenoid nach hinten immer mehr verbreitert, erscheint das untere Praemaxillarstück ( $Pmx^{\dagger}$  Fig. 60) endlich nur noch als kleiner Punct; auch der obere Abschnitt des Knochens (Pmx) ist sehr reducirt; zugleich ist der Naseuhöhlenknorpel auf das in der Figur 60 am Dach des Cavum nasale liegende Restchen reducirt.

Zwischen den Querschnitten 59 u. 60 liegt nur ein einziger auf der Tafel nicht abgebildeter dazwischen, so dass man sehr erstaunt sein wird in der Figur 60 plötzlich ein weites, einzig und allein von den Stirnbeinen hergestelltes, vom Olfactorius durchsetztes (OI) Schädelrohr vor sich zu sehen.

Hätte ich nicht Gelegenheit gehabt, vorher einen Schädel unter der Loupe zu präpariren resp. zu sprengen, so hätte ich mir, einzig und allein auf die Querschnitte angewiesen, dieses Phänomen nicht erklären können. Beide Untersuchungsmethoden completiren sich nun hierin in so vorzüglieher Weise, dass ich vollständig darüber in's Klare gekommen bin.

Es handelt sich nämlich, wie am besten aus der Figur 20 F ersichtlich ist, um eine an der Unterfläche der vorderen Stirnbeingegend

auftretende Knochenzwinge, deren mediale Circumferenz (Spo<sup>1</sup>) vorn und einwärts, und deren laterale mehr nach hinten auswärts gelagert ist (letztere ist auf der Figur hinter Folf dunkel schattirt). Beide stehen parallel zur Medianebene und sind unten gegen die Schädelbasis zu durch eine schmale knöcherne Commissur in Verbindung.

Aus dieser eigenartigen Construction der Knochenzwinge wird sofort klar, dass auf keinem Querschnitt beide Wände derselben auf einmal getroffen sein können, sondern dass immer nur eine in Betracht kommen kann; demgemäss wird dies, wenn man von der Schnauzengegend herkommt, zuerst die innere sein müssen (Fig. 59 SF).

Kommt man, immer weiter rückwärts gehend, in den Bereich der vorderen (inneren) Circumferenz des auf Fig. 60 mit Folf bezeichneten Loches, so hört plötzlich die mediale Wand der Zwinge (hinterster Theil des Nasenseptums) auf, und man steht vor einem weit geöffneten, vom lateralen Zwingenrand begrenzten Cavum. Es ist dies der vorderste Absehnitt der Schädelhöhle, welche hier einzig und allein vom Stirnbein begrenzt und wie schon erwähnt von den beiden Olfactorii (Fig. 60 Ol) eingenommen wird.

Ganz abgesehen von diesen morphologischen Eigenthümlichkeiten des Schädelrohres ist es vor allem seine weite Ausdehnung zwischen beide Nasenhöhlen hinein, die mir bemerkenswerth erscheint und für die ich keine ähnliche Bildung in der Anatomie des Amphibien- und Reptilienschädels aufzufinden vermag. Am meisten erinnert noch daran das im Larvenstadium sehr weit nach vorn gehende Schädeleavum aller Urodelen. (Vergl. auch Born 1. c.)

Der vorderste Abschnitt der Hirnkapsel fungirt hier geradezu als ein mit einer geräumigen Höhle versehenes Septum nasale.

Die in dieses gemeinsame Cavum eingelagerten Olfactorii werden erst weiter nach vorn, bei Beginn der medialen Zwingenwand (Fig. 59 SF) von einander gesehieden und strahlen in die zugehörigen Nasenkapseln \*aus.

Basalwärts schliessen sich die Stirnfortsätze (äussere Wände der Zwinge, Fig. 60  $F^+$  a u. a') in der Mittellinie beinahe vollkommen zusammen und werden durch Bindegewebe (Bg) mit der schon etwas eingeschnürten ethmoidalen Basalplatte (b) verlöthet, unter dieser findet sich das Parasphenoid und aussen davon die Vomero-palatina.

Bei der Bildung des Nasendaches kommt ausser der Maxille und dem Frontale auch noch das Praefrontale (Pf) in Frage.

Die ethmoidale Basalplatte verbreitert sich nach hinten zu immer mehr, schmürt sich aber schliesslich in der Mitte durch und die lateralwärts rückenden Endplatten (Trabekel) derselben werden durch Bindegewebe verbunden. Zugleich dienen letztere den einstweilen ebenfalls lateralwärts gerückten senkrecht absteigenden Stirnfortsätzen, wie hyaline Postamente, zur Unterlage. Bald aber rücken die Processus frontales noch mehr nach aussen und verkürzen sich zugleich so stark, dass sie für sich allein nicht mehr zur Herstellung der seitlichen Schädelwand ausreichen und von einer andern Seite her ergänzt werden müssen. Dies geschieht durch die emporwachsenden Vomero-palatina (Fig. 61 Vp). Die lateralen Theile der ethmoidalen Basalplatte (a und a') sind nun ganz ausser Bereich des Frontale gerückt und werden von dem Orbitalfortsatz der Vomeropalatina von aussen her umgriffen. Erst mit dem Auftreten dieser Verhältnisse sind wir hinter den Nasenhöhlen im Bereich des vordersten Bezirkes der Augenhöhlen angekommen.

Wir stehen hier also, ähnlich wie bei Menobranchus, vor der merkwürdigen Thatsache, dass das ganze Schädelrohr einzig und allein von Deckknochen aufgebaut wird, und zwar ist dies in einer Gegend der Fall wo sonst das sogenannte Orbitosphenoid am allermeisten dabei in Betracht kommt. Von diesem ist nun hier gerade gar nichts zu erblicken und erst viel weiter nach hinten sehen wir es auf folgende sehr merkwürdige Art zu Stande kommen.

Als rückwärts in die Orbita sich fortsetzender Ausläufer des letzten kleinen Restes der hyalinen Nasenkapsel (Fig. 60 unterhalb F und Pf) erscheint auswärts von dem senkrecht absteigenden Orbitalfortsatz des Stirnbeines (Fig. 61 F) ein auf dem Querschnitt oval erscheinender Knorpelbalken ( $AF^1$ ), der einen zweiten, ähnlich gestalteten auswärts vom Orbitalfortsatz des Vomero-palatinum liegenden neben sich hat (AF).

Letzterer stammt nicht aus der Nasenkapsel sondern kommt erst von der vorderen Orbitalgrenze an unter das Messer; ich kann denselben seiner Läge zur Choane (Ch) nach für nichts anderes erklären, als für einen Antorbital-Fortsatz im Sinne desjenigen aller übrigen Urodelen.

In den 3-4 nächsten Quersehnitten sieht man nun, wie der Knorpelkörper  $(AF^1)$  immer näher gegen den absteigenden Fortsatz

des Stirnbeines heranrückt, letzteren endlich von aussen her sogar dellenförmig eindrückt und schliesslich vollkommen durchschnürt, um nun selbst mit einer zarten Knochenrinde umgeben an seine Stelle zu rücken und sich mit dem Rest der ethmoidalen Basalplatte in Verbindung zu setzen. Um diesen hat sich einstweilen ebenfalls eine Ossificationszone gebildet und wir haben damit nun wieder die schönste Illustration eines perichondrostotischen Verknöcherungsprocesses, welcher zur Herstellung jenes oben schon erwähnten keilförmigen Orbitosphenoids führt. Dieses tritt nun an die Stelle des orbitalen Stirn- und Pflugschar-Gaumenbein-Fortsatzes und bildet auf eine ziemlich weite Strecke das einzige Knochenelement in der seitlichen Schädelwand. Dabei erhalten sich die auf Fig. 62 mit \* \* bezeichneten Knorpelmassen fast bis zuletzt und erst mit dem Eintritt des Parietale in die Begrenzung der seitlichen Schädelhöhle tritt eine am oberen Abschnitt beginneude Resorption derselben auf. Zugleich ist der Antorbitalfortsatz (Fig. 61 AF und 62 + +) immer näher gegen den nun knorpelfreien, basalen Abschnitt des Orbitosphenoids herangerückt (Fig. 63 †), hat schliesslich sogar die äussere Wand desselben eingedrückt und kommt schliesslich vollkommen in's Innere zu liegen. Somit gewinnt dieser Abschnitt des Schädelbalkens bald Knorpelelemente, bald verliert er sie wieder.

Kommt man mit den Querschnitten in den Bereich derjenigen Partie der Schädelbalken, welche man mit Ala magna zu bezeichnen gewohnt ist, so tritt wieder die hyaline Substanz mehr und mehr in den Vordergrund.

Ueber die bis zum Foramen occipitale fallenden Querschnitte habe ich zu dem früher Gesagten Nichts beizufügen.

Recapituliren wir kurz die durch die Querschnitte uns klar gewordenen Schicksale der Trabekular-Masse und fassen sie zu einem übersichtlichen Bilde zusammen!

Nachdem die seitlichen Schädelbalken in der vorderen Orbitalregion angelangt sind, beginnt der äussere Rand des Stirnbeins einen
senkrechten Fortsatz nach abwärts zu senden, welcher die am meisten nach vorn gelegene, nur in der Mitte ossificirte Partie des Trabekels unter sehr spitzem Winkel trifft und in ein unteres und oberes
Stück auseinander wirft. Zugleich verschwindet jegliche Knochensubstanz des Trabekels; der untere Knorpel desselben legt sich
jederseits durch Bindegewebe mit seinem Gegenstück verbunden auf
die Dorsalseite des Parasphenoids und zieht auf ihm nach vorn bis
sich endlich beide Hälften zu einer unpaaren Platte unterhalb des

Zusammenflusses der senkrechten Stirnbeinfortsätze mit einander vereinigen (Fig. 60 b).

Von dieser Platte nun wächst weiter nach vorn ein sagittaler Knorpelbalken (Fig. 57 \*) in die Höhe und gabelt sich in gleicher Weise, wie die ursprüngliche Knorpelplatte in zwei divergirende Schenkel. Während diese zwei Schenkelpaare das Cavum nasale in dorsaler und ventraler Richtung immer weiter umgreifen wird ihre sagittale Commissur von dem oberen und unteren Stück der Praemaxille (Fig. 56 Pmx und  $Pmx^1$ ) immer mehr durchwachsen und endlich ganz durchgesehnürt (Fig. 52).

Dass auch der durch den senkrechten Stirnfortsatz abgeschnürte dorsale Knorpelabschnitt des Trabekels mit der knorpeligen Nasenkapsel zusammenhängt, habe ich oben schon angeführt.

Es bleibt mir nur noch zu bemerken, dass auch der Antorbitalfortsatz ein weit hinten schon abgehendes Auswachsproduct des Schädelbalkens ist.

### Der Unterkiefer

besteht, wie bei den Salamandriden aus den drei bekannten Knochen: dem Dentale, Angulare und Articulare (Kopf des Meckel'schen Knorpels). Letzterer ist stark verknöchert und ist, wie dies auch anderwärts vorkommt, mit dem Angulare synostotisch verbunden. Die im Dentale vorkommenden Zähne zeigen eine conische Form und sind einspitzig.

## 4) Menopoma Alleghaniense und Cryptobranchus japonicus.

Diese beiden Molche sind weit besser studirt als die andern, von mir bisher beschriebenen Formen. So finden sich Abhandlungen über Menopoma in der Isis, 1821 und 1832 von Harlan, Barton, Leuckart, Cuvier<sup>1</sup>) und Mitschill; weitaus die genaueste aber entstammt der Feder von A. F. J. C. Mayer (Analecten f. vergl. Anat.). Dennoch lassen die beigegebenen Abbildungen sowohl in technischer Beziehung als auch in Betreff ihrer Deutung Vieles zu wünschen übrig.

Ungleich genauer studirt und beschrieben ist der Schädel von Cryptobranchus und hier sind in erster Linie die Arbeiten van

 $<sup>^{1)}</sup>$  Cuvier hat auch in den Oss. foss. Pl. 26  $\,$  Fig. 3, 4, 5 eine gute Abbildung des Schädels gegeben.

DER HOEVEN'S und HYRTL'S zu nennen. Letzterer macht mit vollem Recht auf die beinahe vollständige Uebereinstimmung beider Formen aufmerksam und deshalb habe auch ich sie zusammen als Ueberschrift über dieses Capitel gesetzt. Ich habe übrigens zu bemerken, dass ich mich nur für die Uebereinstimmung der Pars ossea eranii Beider verbürgen und über den Primordialschädel von Cryptobranchus nur so viel berichten kann, als ohne Sprengung der knöchernen Hüllmassen davon sichtbar ist.

Dagegen habe ich die Pars cartilaginea von Menopoma auf's Genaueste durchforscht.

Was bei beiden Schädeln sofort in die Augen springt, ist die depresse Form und die breite Entwicklung der Regio naso-oralis und suspensoria. Erstere hat ihren Grund in der grossen Excursion, welche die Alveolarfortsätze des Zwischen- und Oberkiefers machen, letztere beruht auf der, besonders bei Cryptobranchus stark ausgeprägten Richtung des Suspensorium nach aussen und hinten, wobei es nur sehr wenig abwärts geneigt ist. Hierin stehen diese Thiere in scharfem Gegensatz zu den Phanerobranchiaten und den meisten Salamandriden, während sie sich den Anuren nähern. Im Uebrigen liegt in ihrem Schädelbau der Grundplan des Salamandriden-Cranium bereits vorgezeichnet, wie ein Blick auf Fig. 21—25 erkennen lassen wird.

## a) Pars ossea cranii.

Die Gegend des Hinterhauptes und Labyrinthes zeigt nur drei sehr beschränkte Ossifications-Herde. Der grösste nimmt die Gegend der Occipitalcondylen also das Os occipitale laterale ein (Fig. 25 Cocc und Olat) und bleibt an der Basis eranii durch eine breite Knorpelplatte (Ob) von seiner gegenüberliegenden Hälfte weit getrennt. An der oberen Circumferenz des Foram. magnum wachsen sich beide Hälften bis auf einen kleinen, ebenfalls durch Knorpel erfüllten Spaltraum entgegen (Fig. 24 Os). Es ist möglich, dass bei älteren Thieren an der Basis eranii eine grössere Annäherung der betreffenden Theile zu Stande kommt; das von mir untersuchte 22 Centim. lange Exemplar war offenbar noch nicht ganz ausgewachsen. Ich erschliesse diese Möglichkeit aus dem Verhalten von Cryptobranchus, von dem mir ein 75 Centim. grosses Exemplar durch die bekannte Liberalität Köllikers zur Verfügung stand. Hier waren die Occipitalia lateralia durch eine ausnehmend starke

Knochenzone (Fig. 22 Ob) verbunden, eine Thatsache, die mit den Hyrtl'schen Befunden in grossem Widerspruch steht.

HYRTL sagt nämlich: »partem basilarem osse am occipitis abesse, vel festinata ossis inspectio docet. Lacuna foraminis occipitalis magni, ob partis basilaris absentiam oborta, a posteriori ossis sphenoidei margine omnino expletur«. — Ich kann mir diese Angabe nur dadurch erklären, dass die Ausdehnung das Hinterrandes vom Parasphenoid bei Cryptobranchus möglicherweise grossen Schwankungen unterliegt. Dass es bei dem von mir untersuchten Exemplare eine weite Strecke vom Hinterhauptsloche getrennt bleibt, lehrt ein Blick auf die Figur 22 Ps.

Bei Cryptobranchus wie bei Menopoma findet sich auswärts vom Condylus occipitalis das stattliche Vagusloch (Vg).

Der zweite Ossifications-Herd betrifft das Operculum (Fig. 22 bis 25 Op), worüber später Näheres. Der dritte findet sich an der basalen und dorsalen Seite der prootischen Region (Fig. 24 und 25 Pet); beide Hälften sind durch das Foramen Trigemini (Tg) getrennt.

Somit beschränken sich die Verknöcherungszonen auf den Bereich der Nervenaustritte, eine Thatsache, welche durch die mit dem Opticus-Austritt verbundene Ossification des Trabekels (Os Fig. 24, 25) eine weitere Bestätigung des alt bekannten Satzes liefert, dass der Verknöcherungsprocess des Primordialschädels überhaupt stets an die Nervenlöcher geknüpft ist d. h. von ihnen aus seine erste Entstehung nimmt.

Die Scheitelbeine (Fig. 24 P) sind mächtig entwickelt und ragen fast bis zum oberen Umfang des Foramen magnum nach rückwärts ( $Pr^2$ ). Sie bedecken die Labyrinthgegend bis auf einen kleinen Abschnitt einwärts vom oberen Rand des Squamosum. Auf der Figur 24 ist versäumt worden, demselben die Farbe des Knorpels zu geben, was ich hiermit berichtigen will Ferner bleibt von ihnen frei die Regio opisthotica. Nach vorwärts schicken sie denselben, am oberen Rand der Orbita hinziehenden schwertförmigen Fortsatz ( $Pr^1$ ) ab, wie er sämmtlichen Formen der Phanero- und Cryptobranchiaten zukommt. Er ragt bei Menopoma weiter nach vorn, als bei Cryptobranchus (Fig. 21  $Pr^1$ ) und wird von den Praefrontalia von vorn her gedeckt (Pf).

An der Aussenseite der unteren Parietalfläche geht ein, von vorn nach hinten zu immer tiefer hinabgreifender Fortsatz gegen die Augenhöhle ab, welcher sich in ganz ähnlicher Weise wie uns dies von Amphiuma bekannt geworden ist, an der lateralen Begrenzung des Schädelrohres betheiligt. Von dem von HYRTL bei Cryptobranchus beschriebenen Schaltknochen zwischen den Vorderenden der Scheitel- und den Hinterenden der Stirnbeine vermochte ich bei meinem Exemplar nichts zu bemerken.

Die Frontalia kann man in zwei Abschnitte zerfällen, wovon der hintere (F) seinem Gegenstück in der Medianlinie eng anliegt, während der vordere lateralwärts abgelenkt erscheint. Dieser ragt bei Menopoma viel weiter nach vorn und begrenzt das am macerirten Schädel sehr gross ausfallende Nasenloch; bei Cryptobranchus wird er durch den Zusammenstoss des hier viel mächtiger entwickelten Nasale u. Maxillare davon ausgeschlossen (Fig. 21 MN).

Wie sich das Vorderende der Stirnbeine bei dem japanesischen Molche verhält, kann ich nicht angeben, dagegen lässt sieh bei seinem amerikanischen Verwandten folgendes interessante Verhältniss constatiren. Das Frontale schiebt sich nämlich hier an der ganzen Unterfläche des Nasale (N) nach vorn, neigt sich dabei etwas nach unten, medianwärts und kommt dabei in den vorderen Einschnitt zwischen den beiden hyalinen Nasensäcken, also in den Raum zu liegen, der von mir bei den Salamandriden als der von einer Drüse ausgefüllte »Intermaxillar - Raum « beschrieben worden ist. Nun ist aber hier weder von einem Cavum intermaxillare noch von einer Drüse die Rede, sondern die beiden in der Medianebene eng vereinigten und bei alten Exemplaren sogar synostotisch verschmolzenen Vomeropalatina (Fig. 25 Vop) wachsen zwischen beide Nasensäcke herein und erstrecken sich dabei so weit nach oben auf die dorsale Schädelfläche, dass sie mit den oben geschilderten Stirnfortsätzen eine äusserst innige Verbindung eingehen.

Es handelt sich somit um einen völlig knöchernen Ausguss der vorderen Internasalgegend.

Dieser Zusammenstoss zwischen Vomer und Frontale erinnert an das Verhalten von Amphiuma, noch viel mehr aber an dasjenige von Triton viridescens, der später zur Sprache kommen soll. Für jetzt will ich darüber nur so viel sagen, dass bei letzterem Thier der knöcherne Abschluss des Schädelrohres nach vorn ein directer ist, während er bei Menopoma insofern nur ein indirecter genannt werden kann, als hier nach rückwärts davon eine die beiden Nasenkapseln verbindende vor dem Cavum eranii gelagerte ethmoidale Knorpelplatte existirt (Fig. 25 Eth).

Das was von der Internasal-Lücke von Menopoma von Seiten des emporwachsenden Vomers nicht ausgefüllt wird, geschieht von

dem paarigen Praemaxillare (Pmx), das an dem medialen Rand seiner Pars ascendens einen seinem Gegenstück aufs Engste anliegenden senkrechten Fortsatz in die Tiefe schickt. Die Spitze der aufsteigenden Portion schiebt sich über das Nasale herüber und erzeugt bei beiden Molchen einen nach hinten offenen Winkel, in welchem das knorpelige Nasengerüst bei einem älteren, von mir ebenfalls untersuchten Exemplar von Menopoma frei zu Tage lag. Bei dem jüngeren Thier (Fig. 24) schlossen sich beide Nasalia mit ihren Innenrändern so eng aneinander, dass hiervon nichts sichtbar war. Von den auf der HYRTL'schen Figur mit m bezeichneten, im Intermaxillar-Winkel liegenden Schaltknochen kann ich nichts entdecken. handelte es sich in dem dortigen Fall um ein Zutagetreten der Vomero-palatinfortsätze? Noch unklarer ist mir, was Hyrtl über einen von Siebold beschriebenen, zwischen den Stirn- und Nasenbeinen von Menopoma und Cryptobranchus gelegenen Knochen berichtet, welchem von S. der Werth eines »Os ethmoideum« zuertheilt wird. Ich habe hiervon so wenig als HYRTL bei Cryptobranchus und den drei von mir untersuchten Exemplaren von Menopoma eine Spur auffinden können.

Die zahntragenden Alveolarfortsätze des Zwischenkiefers (Fig. 22, 25) schliessen sich an den Kieferfortsatz der Maxille M. Aus den beiden Abbildungen ersieht man, dass der Oberkieferbogen bei Menopoma einen kleineren Radius besitzt, als derjenige von Cryptobranchus, welcher eine mehr transverselle, die Orbita weit aussen umspannende Richtung einschlägt. Dem entsprechend macht der Vorderkopf des letztgenannten Molches einen viel breiteren, plumperen Eindruck und steht dadurch in bemerkenswerthem Gegensatz zu Proteus, Menobranchus und Amphiuma, welche so vortrefflich zum Schwimmen eingerichtet sind.

Diese Configuration des Vorderkopfes erinnert auffallend an die japanesischen Salamandriden (Fig. 64, 69) und die Amblystomen (Fig. 77); auch Salamandrina persp. und den californischen Triton torosus kann man zum Vergleiche herbeiziehen.

Der Oberkiefer schickt eine bei Cryptobranchus breiter als bei Menopoma entwickelte Knochenschuppe (Fig. 21, 22 M) auf die Schädeloberfläche herauf. Man kann sie mit Corpus maxillae bezeichnen; sie ist von einem oder mehreren Aesten des Trigeminus (Fig. 21  $n^{1}$ ) durchbohrt und stösst nach rückwärts auswärts an das Praefrontale (Pf), während sie medianwärts den äussersten

Ausläufer des Frontale resp. den lateralen Rand des Nasale (Cryptobranchus) berührt, beziehungsweise deckt.

Das Praefrontale schickt bei keinem der beiden Molche einen Fortsatz hinab in die Augenhöhle, sondern stellt eine einfache, glatte Knochenlamelle dar, die bei Menopoma eine säbelförmige Krümmung besitzt und bei beiden Formen von der knorpeligen Nasenkapsel gegen die Orbita herein weit überragt wird.

Wie bei den meisten Urodelen verbindet sich die hinterste Spitze des Maxillar-Bogens mittelst eines derben knorpellosen Ligaments mit der Quadratverknöcherung. Die im Zwischenkiefer stehenden Zähne sind zweispitzig, diejenigen in den übrigen Knochen habe ich auf ihre Form nicht näher untersucht, zweifle aber nicht daran, dass sie von jenen keine Ausnahme machen. Sowohl hinter den Zähnen des Gaumenbogens als denjenigen des Kieferbogens finden sich mehrere Reihen kleinerer in die Schleimhaut eingebetteter Reservezähne (vergl. O. Hertwig 1. e.).

Die beiden Vomeropalatina (Fig. 22, 25 Vop) werden durch zwei in der Mittellinie ziemlich enge (bei Cryptobranchus findet sich dagegen ein Spaltraum zwischen ihnen) aneinander liegende Knochenlamellen repräsentirt, woran man bequem ein hinteres, der Medianlinie paralleles und ein vorderes bezahntes, dem Kieferbogen paralleles Stück unterscheiden kann. Ersteres kann man mit dem Stiel, letzteres mit dem nach aussen gewandten Kopf eines Hammers vergleichen.

Diese bei Menopoma kräftiger als bei Cryptobranchus entwickelten Knochentafeln decken mehr als die Hälfte der an ihrer Unterfläche weit offenen hyalinen Nasenkapseln zu und schieben sich nach rückwärts eine ziemlich weite Strecke über den Schnabel des Parasphenoids (Ps) herüber. Letzteres ist ein bei Menopoma beinahe die untere Circumferenz des Foramen occipitale erreichender platter Knochen, der an der Basis der prootischen Region seine grösste Breite erreicht. Bei Cryptobranchus, der wie oben bemerkt, ein viel kürzeres Parasphenoid besitzt, findet sich an der eben bezeichneten Stelle eine tiefe Incisur, durch die ein Gefäss (Carotis interna Fig. 22 G) in die Schädelhöhle tritt.

Was endlich den Aufhänge-Apparat des Unterkiefers betrifft, so existirt eine Verknöcherung nur an dem vorderen Knorren der Cartilago quadrata (Fig. 21-25 Qu). Das Pterygoid stellt eine ausnehmend breite, an ihrem Vorderrand bei Cryptobranchus tief eingeschnittene Knochenlamelle dar, welche sich an ihrem me-

dialen Rand in zwei Lippen spaltet. Die untere davon ist länger und legt sich dem äusseren Rand des Parasphenoid's dicht an (Fig. 22, 25 Pt); die obere, kürzere klemmt sich am Ali- und Orbitosphenoid fest und steigt eine kleine Strecke an diesen beiden Bezirken empor, um hinter der Mitte des Orbitosphenoid (Fig. 23, 24 Os) zu endigen. Dadurch entsteht hier eine Oeffnung (Fig. 24 Fopt), welche in einen zwischen beiden Lippen und der bezüglichen Trabekelportion liegenden Canal führt und in diesem ruht der Opticus. So das Verhalten bei Menopoma. Derselbe Canal besteht nun auch bei Cryptobranchus, jedoch mit dem Unterschied, dass seine Mündung ganz am Vorderrand des Pterygoids (Fig. 21 Opt) getroffen wird. Ebenso erscheint die Cartilago pterygoidea bei diesem Thier ebenfalls erst am Vorderrand des Knochens (Ptc), während sich bei Menopoma der für diesen Knorpel bestimmte Canal schon auf der Oberfläche schlitzartig öffnet (Fig. 24 vor Pt).

Nach hinten und aussen zieht sich das knöcherne Pterygoid in einen langen, nach aussen umgerollten Fortsatz aus, der das Quadratum von unten her umwächst und ihm so zu einem sehr resistenten Widerlager dient (Fig. 22, 25). Die obere Seite wird durch das balkenartige, an seinem oberen Ende in einen rückwärtsschauenden Fortsatz ausgezogene Squamosum gedeckt; frei von ihm bleibt das knöcherne Quadratum und auch ein Theil der Knorpelmasse (Fig. 21—25 Tp).

# b) Pars cartilaginea cranii.

Das Chondrocranium steht an Ausdehnung demjenigen der Phanerobranchiaten kaum nach und übertrifft sogar dasjenige von Amphiuma.

Auf der Unterfläche der Petroso-oeeipital-Gegend treffen wir eine fast das ganze hintere Drittel des Parasphenoids von oben her bedeekende Knorpelplatte (Fig. 25 Pca). Sie begrenzt nach rückwärts (Ob) das Hinterhauptsloch und geht lateralwärts in einen breiten Fortsatz aus, welcher unter Aufnahme des Operculum (Op) an der äusseren Labyrinthgegend (Fig. 23 Pca) emporzieht und schliesslich unter erneuter Verbreiterung ihrer Masse auf der Dorsalseite desselben (Fig. 24 Pca) endigt. Beide Hälften stehen am oberen Umfang des Hinterhauptsloches (Os) in Verbindung, was von Hyrtl für Menopoma bestritten wird. An derselben Stelle soll nach ihm bei Siredon und Siren eine Fontanelle statt eines Knorpels be-

stehen und bei Menobranchus soll eine fibröse Lamelle dafür eintreten. Ich brauche diese, auf ungenauer Untersuchung beruhenden Irrthümer nach dem oben über diesen Punct Mitgetheilten nicht extra zu widerlegen.

Das von demselben Forscher am Basilartheil des Hinterhauptes nachgewiesene »Ossiculum occipitale accessorium novum» ist mir ganz unverständlich geblieben und ich vermochte an dem von mir untersuchten Exemplar von Cryptobranchus Nichts derartiges aufzufinden.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zum Primordialschädel zurück und constatiren zuvörderst, dass die basale und dorsale Knorpelmasse der Labyrinthgegend, nachdem sie zur Bildung einer medialen Gehörkapselwand zusammengeflossen ist, nach vorn zum Schädelbalken auswächst (Fig. 21, 24 As).

Da wo dieser in Gestalt des sog. Alisphenoids von der prootischen Region sich abhebt, geht von ihm ein zarter Knorpelfaden nach aussen und abwärts und verschmilzt mit dem Quadratknorpel (Fig. 24, 25 Qu<sup>4</sup>). Er liegt dabei in das, überall seine Composition aus zwei Platten documentirende Pterygoid eng eingefalzt und umgreift von unten her die Oeffnung für den Trigeminus (Fig. 24 Tg); derselbe Vorgang ist noch viel deutlicher auf Fig. 21 (As, Tg, Qu<sup>4</sup>) zu beobachten.

Während ich bei den bisher behandelten Urodelen-Formen immer eine gabelige Theilung des proximalen Endes vom knorpeligen Suspensorium resp. eine basalwärts und dorsalwärts erfolgende Articulation desselben in der prootischen Gegend constatiren konnte, finde ich hier auffallenderweise nur eine einzige dorsale Verbindungsstelle dieses Knorpels. Da ich mit aller Vorsicht präparirte kann ich den basalen Theil nicht verletzt haben und die Sache bleibt somit ein Unicum. Nach auswärts rückwärts schwillt die Cartilago quadrata zu einer mächtigen, in zwei starke Fortsätze ausgezogenen Masse an. Den nach aussen gelegenen Fortsatz habe ich auf Fig. 24, 25 mit HF bezeichnet. Dieselbe Bezeichnung trägt der nach innen gelegene Fortsatz von Cryptobranchus (Fig. 21, 22).

Mit diesen Protuberanzen setzt sich, wie ich später zeigen werde, das Hyoidband in Verbindung.

Der Facialis verlässt den Schädelraum durch eine an der Basis der proofischen Region gelegene Oeffnung und zieht dann zwischen Suspensorium-Knorpel und der zum Squamosum ziehenden Opercularspange weiter (Fig. 24 Fac). Die sogenannte Orbitosphenoid-

gegend des Trabekels ist verknöchert und ganz hinten in der Nähe des Alisphenoids von dem Foramen nervi Optici durchbohrt; gegen die Schädelhöhle zu ist die stark gegen die Horizontalebene geneigte und deshalb von oben (Fig. 24) sichtbare Knochenlamelle tief ausgehöhlt und sieht aus wie umgerollt.

In der schon früher erwähnten schlitzartigen Oeffnung auf der Oberfläche des Flügelbeines liegt die dasselbe nach vorn und aussen weit überragende Cartilago pterygoidea (Fig. 24 Ptc).

Ihre Spitze ist durch fibröses Gewebe mit den Oberkieferspangen verbunden. Meine Vermuthung, sie möchte sich ähnlich wie bei den Salamandriden in einen Canal des Flügelbeines bis zu ihrem Mutterboden i. e. Suspensoriumknorpel nach rückwärts erstrecken, fand ich nicht bestätigt. Der Knochen zeigt sich vielmehr dicht dahinter vollkommen compact. Das ziemlich kurze Orbitosphenoid wächst nach vorn zu zu jenem stattlichen Nasal-Gerüst aus, wie wir es bei der Gattung Salamandra, Amblystoma, Spelerpes, Ranodon, Isodaetylium, Ellipsoglossa im Wesentlichen wiederfinden und wie ich es schon vor zwei Jahren von Salamandra mac. beschrieben und abgebildet habe. Es handelt sich dabei um zwei monströse Knorpelblasen (Fig. 24 NK), welche in der Mittellinie durch eine breite, compact hyaline Commissur (Fig. 24, 25 Eth) verbunden sind. Letztere bildet den vorderen Abschluss des Cavum cranii und trägt rechts und links ein von einer fibrösen Membran verschlossenes Loch für den Olfactorius. Dieser zerfällt schon, was ich sonst nirgends unter den Amphibien beobachtet habe, innerhalb der Schädelhöhle in eine Menge von Fäden, welche zusammen einen Kegelmantel beschreibend ringsum in der Nähe der Peripherie der obgenannten Membran in die Riechkapsel durchbrechen. Wir haben also hier eine aus fibrösem Gewebe bestehende Lamina cribrosa im eigentlichen Sinne des Wortes und man hat somit einen intracraniellen Zerfall des Olfactorius nicht erst in der Sängethierwelt zu erwarten.

Während nun die knorpeligen Nasenkapseln auf ihrer Dorsalseite mit Ausnahme der Apertura nasalis externa (Fig. 24 Apn) vollkommen geschlossen sind, findet sich an ihrer Unterfläche ein rundlich ovaler grosser Ausschnitt im Knorpel (Fig. 25 NK), welcher theils vom Vomero-palatinum, theils von einer derben Bindegewebsmembran (Fig. 22 HNK) verschlossen wird. Am meisten

Knorpelsubstanz findet sich in der medialen Circumferenz des obgenannten Ausschnittes und zur Aufnahme derselben trägt die obere Spitze des Vomer eine buchtige Vertiefung.

Erwähnenswerth ist vielleicht noch ein unter den Stirnbeinen gelegener zungenartiger Fortsatz, der aus dem dorsalen Rand der hinteren Ethmoidgegend nach rückwärts sich erstreckt (Fig. 24 einwärts von Eth). Der ventrale Rand (Fig. 25 Eth) ist gleichmässig concav.

Die in die Augenhöhle schauende Partie der Nasenkapsel zeigt eine schlitzartige Oeffnung für den Eintritt des Ram. nasalis Trigemini (Fig. 21, 24, 25 n). Ihre untere Circumferenz wird durch einen Knorpelfaden gebildet, welcher seiner Lage nach mit dem Antorbital-Fortsatz der früher betrachteten Urodelen in vollkommener Uebereinstimmung steht; in einem Puncte aber weicht er davon ab, insofern er nämlich lateralwärts nicht frei endigt, sondern mit dem äusseren Umfang der Nasenkapsel zusammenfliesst (Fig. 24, 25 AF). Ob sich Cryptobranchus (Fig. 21, 22 AF) hierin gerade so verhält, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben.

## Der Unterkiefer

besitzt ein Knochenstück mehr als derjenige der Salamandriden und zwar liegt dieses in einer Furche an der medialen Seite des Dentale externum (Fig. 23) unterhalb MK. Es ist spiessartig ausgezogen und umscheidet den die ganze Länge der Mandibel durchsetzenden Meckel'schen Knorpel von aussen her, während letzterer von innen her durch das mit einem starken Processus coronoideus versehene Angulare gedeckt wird.

An der Aussenseite des zahntragenden Dentale externum läuft eine tiefe Furche (Fig. 23 De), in deren Grund zahlreiche Löcher sichtbar werden. Aus ihnen treten feine Nervenfasern, welche dem III. Trigeminus und dem Facialis angehören. Die die beiden Vorderenden des Unterkiefers verbindende Symphyse besteht aus dicht verfilzten Bindegewebsbündeln, in denen knorpelige Inseln eingesprengt liegen.

## C. Salamandrida.

#### I. Lechriodonta.

## 5) Ellipsoglossa naevia und nebulosa.

Diese japanesischen Formen stelle ich aus dem Grund an die Spitze der Salamandriden, weil sich bei ihnen das Chondrocranium in einer Ausdehnung erhält, wie sie sonst in dieser Tribus der Urodelen nirgends mehr zur Beobachtung kommt. Es betrifft dies namentlich die Labyrinthregion und hierin schliessen sie sich unmittelbar an die Phanero- und Cryptobranehiaten an.

Wie sich in Beziehung auf diesen Punct der von RATHKE (Zool. Atlas v. Eschscholtz v. H.) beschriebene Triton ensatus aus Californien verhält, kann ich nicht entscheiden, da R. über diese Schädelregion nur flüchtig hinweggeht und mir dieses Thier nicht selbst zur Verfügung stand. Ich werde übrigens noch öfter auf den Rathke'schen Aufsatz zurückzukommen haben. Ich lasse nun zunächst die Beschreibung des knöchernen Schädels folgen und handle das Chondroeranium erst später in Gemeinschaft mit demjenigen aller übrigen Salamandriden ab. Sie alle bieten nämlich, wenn man von der Pars petroso-occipitalis von Ellipsoglossa absieht, hierin so viel gemeinsames, dass eine jedesmalige specielle Schilderung nur ermüden würde.

## Pars ossea cranii.

Die Petroso-oecipitalia werden jederseits von zwei, oben und aussen durch eine breite Knorpelzone (Fig. 67 \*) getrennte, an der Basis des Labyrinthes aber synostotisch verbundene Knochenbezirke dargestellt. Der hintere umfasst die Regio oecip, lateralis, und die Regio opisthotica, der vordere die Regio prootica. Das System der als deutliches starkgewölbtes Relief sich abhebenden halbeirkelförmigen Canäle erscheint am rein macerirten Schädel quer durchgeschnürt und erinnert dadurch auf's Lebhafteste an das Verhalten von Menobranchus, Proteus, Menopoma und anderen Formen der beiden niederen Typen.

Die Condyli occipitales springen ziemlich stark vor und sind weit lateralwärts vom Hinterhauptsloch gelegen (Fig. 61, 65, 67 Cocc).

Was die Scheitelbeine (P) anbelangt, so sind dies zwei breite, glatte Knochenlamellen, welche nach hinten und aussen noch

an Ausdehnung gewinnen und mit dem oberen Rand des Squamosum jederseits zusammenstossen. Dadurch wird die ganze Labyrinthgegend mit Ausnahme der opisthotischen Portion vollständig zugedeckt. Nach vorn schicken die Parietalia einen, wie bei Phaneround Cryptobranchiaten am oberen Rand der Orbita hinlaufenden Fortsatz, der sich in den Winkel zwischen Orbitosphenoid (Os) und Stirnbein (F) einfalzt. Er ist jedoch bedeutend kürzer, als bei jenen niederen Typen der Urodelen.

Die Frontalia tragen an dem vorderen Bezirk ihrer Unterfläche eine, schon bei Menopoma auftretende, mit ihrer convexen Seite nach vorn schauende Leiste, welche genau der Stelle entspricht, wo durch Zusammenfluss der beiden Trabekel eine knorpelige Lamina cribrosa zu Stande kommt.

Da jene bei den meisten übrigen Salamandriden immer und immer wiederkehrt, so will ich sie ein für allemal mit dem Namen Crista ethmoidalis bezeichnen.

In directer Vorwärtsverlängerung der Frontalia liegen die wahrhaft monströsen Platten der Nasenbeine (Fig. 64 N). Sie stossen in der Mittellinie mit breitem Rande zusammen, ein Verhalten, welches Ellipsoglossa naevia und nebulosa nur noch gemein hat mit Ranodon sibiricus, Salamandrella Keyserlingii und Wosnessenskyi. In der Gegend, wo bei den übrigen Salamandriden und sämmtlichen Cryptobranchiaten ein einziges Praefrontale sich findet, liegen hier zwei kleine Knochenschuppen (Fig. 64 Pf u.  $Pf^1$ ); die vordere ( $Pf^1$ ) trägt eine in die Nasenhöhle führende Oeffnung, und zeigt sich bei ganz jungen Exemplaren noch einmal in zwei Abschnitte getheilt, wobei dann die Trennungslinie gerade durch die eben genannte Oeffnung des Knochens geht. Letztere wird dadurch im Larvenstadium und auch wohl später noch von Seite der zwei, je einen Ausschnitt besitzenden Knochenschüppchen hergestellt. Ich glaubte einmal einen Drüsenschlauch hindurch passiren gesehen zu haben, doch habe ich versäumt, die Sache einer wiederholten Prüfung zu unterwerfen.

Auch Ranodon, Salamandrella Keys. und Wosn. sowie Dicamptodon (Triton ensatus) besitzen zwei bis drei Praefrontal-Stücke sowie auch die eben beschriebene Oeffnung, von der ich übrigens nicht weiss, ob sie auch dem letztgenannten Molche zukommt. Rathke bildet sie nicht ab und erwähnt sie auch nicht in seiner Beschreibung, doch ist es wohl denkbar, dass sie von ihm ihrer Kleinheit wegen übersehen worden ist.

Keines dieser Stücke schickt einen Fortsatz herein in die Augenhöhle, alle liegen nur lose der oberen Wand der Nasenkapsel auf.

Der Zwischenkiefer (Fig. 64 Pmx) ist paarig; er besteht aus einem breiten Alveolarfortsatz (Fig. 65 Pmx) und einem aufsteigenden Theil (Fig. 64 Pra), welcher unter enger Berührung mit seinem Gegenstück in einen schlitzförmigen Ausschnitt der Nasalia zu liegen kommt. Zwischen den letzteren und ihm selbst bleibt nur eine minimale Oeffnung als Eingang in das Cavum intermaxillare übrig (vergl. die Abbildung). Ich würde übrigens hier besser von einem Cavum internasale statt intermaxillare reden, da es sich um keine Spur von absteigenden Praemaxillar-Fortsätzen handelt. Bei Beschreibung des Knorpel-Schädels komme ich noch einmal darauf zurück.

An den Alveolarfortsatz des Zwischenkiefers schliesst sich derjenige des Maxillare an (Fig. 65 M). Beide zusammen dehnen sich weit nach aussen und lassen dadurch den Vorderkopf breiter erscheinen, als dies bei irgend einem andern Urodelen beobachtet wird.

In Anbetracht der nur kurzen, die Orbita von vorn und aussen umgreifenden Maxillarspangen erscheint er wie ein grosser Halbmond, welcher nach rückwärts auf dem Schädelrohr wie auf einem Stiele aufsitzt (Fig. 65). Der seitlich am Schädel emporsteigende Fortsatz, das eigentliche Corpus maxillae stösst an das vordere Praefrontale und das Nasenbein (Fig. 64 M). Es umschliesst das am macerirten Schädel sehr gross aussehende Nasenloch (Apn) von aussen und theilweise von unten her. Die andere Hälfte des Unterrandes dieser Oeffnung, sowie die mediale Circumferenz wird vom Praemaxillare, die obere vom Nasale gebildet.

Von einem die Orbita nach vorn zu abschliessenden Fortsatz des Maxillare ist nichts zu bemerken, der knorpelige Antorbitalfortsatz (Fig. 64, 65 AF) liegt dort frei zu Tage. Ebenso wenig kann man von Gaumenfortsätzen des Kiefers und Zwischenkiefers sprechen.

Die Vomero-palatina (Fig. 65 Vop) bilden einen sehönen Uebergang von der reinen Querstellung (Ranodon, Amblystoma, Spelerpes) zur sagittalen, wie sie den Tritonen zukommt; d. h. sie schicken einen bis zur Mitte des Parasphenoids reichenden, spitz ausgezogenen Fortsatz nach hinten, welcher den Zähnen eine solide Grundlage bietet (Fig. 65 Vop¹). Ich sage ausdrücklich solid, da jener Fortsatz meiner Ansicht nach nicht mit jener porösen, dem

Parasphenoid der Spelerpes-Arten und Anderer aufliegenden, zahntragenden Lamelle (Fig. 74 Sph. Z) in eine Parallele gestellt werden darf. Die Zähne beginnen unmittelbar einwärts von der Choane, gehen anfangs eine kurze Strecke nach einwärts vorwärts und biegen dann plötzlich nach hinten ab, um an der Spitze der in der Medianlinie dicht zusammenliegenden Vomero-palatina von beiden Seiten her zu convergiren. Sie bilden dadurch ungefähr die Figur eines nach vorn offenen V und ich will noch hinzufügen, dass sie auf ihrem Lauf nach rückwärts anfangs in der Mitte der Vomero-palatin-Platte und erst später an ihrem äusseren Rande getroffen werden (vergl. Fig. 65  $Vop^1$ ).

Das Parasphenoid (Ps) wird durch eine, auf der Ventralseite schwach convexe Lamelle dargestellt, welche bis zu dem Divergenzpunet der beiden Vomero-palatina (Fig. 67 Ps u. Vop) nach vorn läuft. Nach hinten zu schickt es zwei, an die Basis der Flügelbeine anstossende, von einem Gefäss (G) durchbohrte Querfortsätze ab, und die dadurch erzeugte Verbreiterung des Knochens erinnert an das kreuzförmige Parasphenoid der Anuren. Ich habe diese Form in der jetzt lebenden Urodelen-Welt<sup>1</sup>) sonst nirgends getroffen; wie froschähnlich der bezügliche Knochen bei dem fossilen Protriton petrolei Gaudry's gebildet gewesen sein muss, erhellt aus der Abbildung 80 sph. Nach hinten zu ist der Knochen schnabelartig abgeknickt und bildet quer abgestutzt (wenn auch des basi-occipitalen Knorpels wegen nur indirect) die untere Circumferenz des Foramen occipitale.

Das Squamosum besteht aus einer nach auswärts vorwärts gerichteten starken Knochenlamelle, welche das Quadratum von aussen vollkommen deckt und proximalwärts mit einem starken Fortsatz die epiotische Region umgreift (Fig. 64 Tp).

Die Quadratverknöcherung (Fig. 65 Qu) ist ebenfalls kräftig entwickelt und lehnt sich nach aufwärts an einen Knorpelpfeiler (Fig. 65 Prop), welcher mit dem knöchernen Operculum (Op) in Verbindung tritt.

Von unten her wird die knöcherne und knorpelige Partie des Quadratum von einem breiten Fortsatz des Flügelbeines (\*) gedeckt; ein anderer Fortsatz dieses Knochens (Fig. 65 \* hinter As) stemmt sich gegen die Basalfläche der Regio prootica, mit welcher er durch eine schlaffe häutige Gelenkkapsel verbunden ist. Er überlagert

<sup>1)</sup> Selbst Dicamptodon steht, nach der Abbildung RATHKE's zu urtheilen, hierin hinter Ellipsoglossa zurück.

den vom Pterygoidknorpel zur hyalinen Ala magna ziehenden Knorpelfortsatz.

Der dritte und zugleich ansehnlichste Fortsatz des Flügelbeines (Fig. 64, 65 Pt) zieht nach aussen und vorn und liegt am Boden der Augenhöhle. Seine Oberfläche ist zur Aufnahme des cartilaginösen Pterygoid's (Fig. 64 Ptc) eingefurcht und der Lauf des Knorpels ist auch auf Fig. 65 durch die punctirten Linien angegeben. Zwischen dem hinteren, das Suspensorium deckenden und dem eigentlichen Orbitalfortsatz findet sich ein tiefer Ausschnitt, welcher von einer starken, fibrösen Membran ausgefüllt ist; sie figurirt nicht in der Abbildung.

Alle diese Verhältnisse des Flügelbeines zeigt das RATHKE'sche Bild von Dicamptodon noch stärker ausgeprägt.

In Folge der grossen Ausdehnung der sogenannten Alisphenoid-knorpel fällt das knöcherne Orbitosphenoid sehr kurz aus (Fig. 65 Os); an der Grenze von beiden liegt das schlitzförmige Foramen opticum. Das Orbitosphenoid ist von sehr derber Structur und namentlich nach vorn zu stark verdickt, allwo es sich in gleicher Weise, wie an seiner hinteren Circumferenz in zwei Schenkel spaltet. Es ist nicht wie bei den meisten Urodelen eine einfache, flache Lamelle sondern ist mit seinem parietalen und seinem sphenoidalen Rand gegen das Cavum cranii herein umgerollt; letzteres ist namentlich in seinem vorderen Bezirk stark ausgeprägt, indem es hier fast schnabelähnlich nach einwärts gebogen ist und in der Medianlinie mit seinem Gegenstück beinahe zusammenstösst. Ich habe diese seine Lage auf dem Parasphenoid durch die punctirte Linie Os Fig. 67 angedeutet.

# Der Unterkiefer

setzt sich aus den für die Salamandriden überhaupt characteristischen drei Stücken: dem Dentale, Angulare und dem Articulare zusammen. Mit letzterem Namen belege ich den zur Articulation mit dem Quadratum bestimmten Kopf des Meckel'schen Knorpels, welcher bei Ellipsoglossa die ganze Länge der Mandibel durchläuft und nirgends eine Verknöcherung zeigt. — Die Zähne tragen überall ein dunkles, fast schwärzliches Colorit, ähnlich wie wir es auch bei den Dipnoërn z. B. Protopterus finden.

# 6) Ranodon sibiricus, Salamandrella Keys. u. Wosn.

Diese 3 Arten, welche in den zoologischen Sammlungen zu den grössten Raritäten gehören, verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Akademikers Herrn Dr. A. Strauch in St. Petersburg. Die erste davon, nämlich Ranodon stammt aus West-Asien, aus der Nähe von Semipalatinsk und Kopal in der Kirgisen-Steppe und kommt auch bei Chuldsha im nordöstlichen China vor. Die beiden Salamandrella-Arten bewohnen Ost-Sibirien und Kamtschatka.

Alle drei besitzen in ihrem knöchernen Schädelbau so viel Uebereinstimmendes, dass ich sie füglich zusammen schildern kann.

#### Pars ossea eranii.

Ein Blick auf die Figuren 64, 65, 69, 70 belehrt uns, dass wir das knöcherne Cranium in manchen Puncten demjenigen von Ellipsoglossa an die Seite stellen können, während andererseits wieder bedeutende Abweichungen zu eonstatiren sind.

Bei der Betrachtung von oben sieht man, dass der Schädel in seiner hinteren Partie durch die gerade nach aussen abwärts und ein wenig nach hinten gehenden Suspensoria sehr in die Breite entwickelt ist. Ich habe hierauf anlässlich der Beschreibung von Menopoma und Cryptobranchus sehon früher aufmerksam gemacht. Das eigentliche Schädelrohr zwischen der prootischen und der Praefrontalgegend ist sehr lang und erinnert dadurch an die SpelerpesArten, namentlich Spelerpes fuscus (Geotriton). Der Vorderkopf ist vorn, genau wie bei letztgenanntem Thier, quer abgestutzt und besitzt deshalb sowohl als auch wegen der länglich ovalen, weit nach vorn sich erstreckenden Orbitalhöhlen, ähnlich wie Ellipsoglossa, und Batrachoseps (Fig. 94 und 95) von vorn nach hinten einen nur geringen Durchmesser. Er steht dadurch namentlich im Gegensatz zu den Phanero- und Cryptobranchiaten und unter den Salamandriden zu den Amblystomen (Fig. 76) und Tritonen (Fig. 131 u. 140).

Wie Ellipsoglossa so besitzen auch die drei in Frage stehenden Arten enorm breite Nasalia (Fig. 69 N), welche jedoch nicht wie dort mit ihren ganzen medialen Rändern sondern nur mit den vorderen zwei Dritteln derselben in der Mittellinie zusammenstossen. Sie erstrecken sich weiter nach vorn, als bei irgend einem andern mir bekannten Molche und nehmen sogar Antheil an der Schnauzenbildung.

Ganz nach vorn divergiren sie etwas und umschliessen die in ihrer vorderen Circumferenz von den Alveolarfortsätzen der Praemaxille gebildeten Intermaxillar-Oeffnung von rückwärts. Letztere ist soweit nach vorn und abwärts an die Schnauzenspitze gerückt, dass man von oben her kaum noch den Anfang derselben erblickt. Die aufsteigenden Aeste des Zwischenkiefers betheiligen sich nicht an der Begrenzung dieser Oeffnung, denn sie liegen so weit auseinander (Fig. 69 Pmx), dass sich die Nasalia an ihrer medialen Seite weit gegen die Mittellinie vorschieben (N).

Die Apertura nasalis externa wird von denselben Knochen begrenzt wie ich sie bei Ellipsoglossa aufgezählt habe, jedoch kommt bei der oberen Circumferenz der Oeffnung hier noch ein weiterer Knochen in Betracht: das zweite Praefrontale  $(Pf^1)$ . Dieses schickt einen langen Fortsatz zwischen Maxillare und Nasale hindurch und besitzt denselben, die Schädeloberfläche mit dem Cavum nasale verbindenden Canal (Fig. 69 x), durch den hier ein Gefäss hindurchpassirt. Ich will jetzt schon im Voraus bemerken, dass dieser Canal auch in dem einfachen Praefrontale des Axolotl und demjenigen vieler, ja vielleicht aller Spelerpes-Arten, sowie der Amblystomen (Fig. 76 rechts von Pf) vorkommt.

Weder der Oberkiefer noch die beiden Praefrontalia schicken Orbitalfortsätze ab und dem entsprechend liegt die knorpelige Nasenkapsel eine grosse Strecke gegen die Augenhöhle herein blos. Die von der Maxille abgehenden die Orbita von aussen umspannenden Jugalfortsätze besitzen an ihrer inneren Seite eine zur Aufnahme von Knorpel bestimmte tiefe Furche und erstrecken sich ziemlich weit nach hinten, ohne jedoch das knöcherne Flügelbein ganz zu erreichen.

Die Stirnbeine zeigen eine asymmetrische Entwicklung; ihr medialer Raum ist ausgezackt (Fig. 69 F) und greift mit seiner vorderen Hälfte zahnradartig in den der andern Seite ein. Nach hinten zu aber erreichen sich die medialen Ränder der Frontalia in der Mittellinie nicht mehr, gleichwie auch beide Scheitelbeine in ihrer ganzen Länge durch eine weite Fontanelle getrennt bleiben (Fig. 69 P) Letztere wird von einer fibrösen Haut verschlossen. In ganz excessiver Ausbildung treffen wir diesen fibrösen Verschluss des Schädeldaches bei dem californischen Batrachoseps (Fig. 94).

Sprengt man die Parietalia, welche hier im Gegensatz zu Ellipsoglossa nur einen kleinen Abschnitt der Labyrinthoberfläche bedecken, ab, so sieht man an der Stelle, wo bei letztgenanntem Thier das

breite Knorpelband die Gehörkapsel in zwei Abschnitte trennt, eine feine Naht verlaufen. Wenn also hier auch der trennende Knorpel geschwunden ist, so bleibt doch die Zweitheilung des Petrosum erhalten, was mir für die niedrige Organisationsstufe resp. für die nahe Verwandtschaft des Thieres mit Ellipsoglossa sehr bemerkenswerth däucht.

Die Maxillaria und Praemaxillaria betheiligen sich nicht am Aufbau des knöchernen Gaumendaches; dieses wird allein von den nach vorn und aussen mächtig verbreiterten Vomero-palatin-Platten gebildet (Fig. 70 Vop). Der bei Ellipsoglossa zwischen ihnen liegende Ausschnitt zeigt sich hier um mehr als das Doppelte ausgedehnt und in seiner Tiefe erscheinen die knorpeligen Partien des Primordialsehädels (KZ u. Eth).

Hinter den auf einer mit ihrer Convexität nach vorn gerichteten Querleiste (Vop¹) liegenden Vomero-palatin-Zähnen schiebt sich die Knochenplatte noch eine Strecke vor und endigt als zugespitzter Dreikant in der Nath zwischen Parasphenoid und Orbitosphenoid. Dieser Zahnstellung, welche an die von Dicamptodon und einiger Spelerpes-Arten erinnert, verdankt der eine von den drei asiatischen Molchen seinen Namen Ranodon; die beiden Salamandrella-Arten weichen hierin etwas ab, indem ihre Zahnreihen eine winklige Knickung zeigen (vergl. Strauch 1. c.).

Das Parasphenoid verbreitert sich in seinem hinteren Bezirk und schiebt seine zierlich eingekerbten Ränder (Fig. 70 Ps) eine ziemliche Strecke über den Boden des Labyrinthes hinüber. Im Vergleich zu demselben Theile bei Ellipsoglossa zeichnet sich das Parasphenoid von Ranodon durch einen gracilen, schlanken Habitus aus und nähert sich dadurch demjenigen von Dicamptodon. Seine schiffartig gehöhlte Dorsalfläche zeigt keine Bildung, welche man mit dem Namen Sella tureica bezeichnen könnte.

Die Orbitosphenoide sind noch kürzer als bei Ellipsoglossa und zeigen hinten und vorn denselben Ausschnitt wie dort; jedoch kommt hier das Foramen opticum ganz in Knorpelmasse zu liegen (Fig. 70 Fopt, Os).

Der Facialis verlässt den Schädel wie überall bei den Urodelen durch eine aussen und seitlich am Prooticum liegende Oeffnung, gelangt dann in die vom Suspensorium und dem Flügelbein gebildete Bucht und tritt über die zum Quadratknorpel sich erstreckende Opercularspange (Fig. 70 *Prop*) hinweg nach aussen und hinten.

Das Flügelbein zeigt von dem Verhalten bei Ellipsoglossa keine

wesentliche Abweichung; doch ist die Gelenkbildung am inneren, zur Basis der Regio prootica tretenden Fortsatz noch deutlicher ausgeprägt als dort. Diese Einrichtung scheint mir darauf berechnet, dem ganzen Suspensorial-Apparat beim Oeffnen des Unterkiefers, bei den Schlingbewegungen etc. einerseits eine federnde Unterlage, andererseits eine gewisse Verschiebungsfähigkeit zu gewähren.

An den vorderen Fortsatz des knöchernen Pterygoids schliesst sich ein, wie eine kleine Hohlrinne sich ausnehmendes Knochenplättchen (Fig. 69, 70 OO); es überbrückt die zwischen Suspensorial- und Trabekel- (Alisphenoid-) Knorpel sich herüberspannende hyaline Brücke. Seine Bedeutung ist mir unbekannt geblieben.

Die ähnlich wie bei Ellipsoglossa gestaltete stattliche Quadratverknöcherung (Fig. 69, 70 Qu) wird von oben und aussen her durch das Tförmige Squamosum oder Tympanicum (Tp) theilweise gedeckt. Man kann an ihm seiner Form entsprechend einen absteigenden mit scharfer Kante versehenen sowie einen vorderen und hinteren Fortsatz unterscheiden.

#### Der Unterkiefer

besteht aus den drei, sämmtlichen Salamandriden zukommenden Stücken, welche bei diesen drei Arten noch in viel lockererem Verbande stehen, als bei Ellipsoglossa naevia u. nebulosa.

7) Ich lasse nun die Beschreibung des knöchernen Kopfes einer ganzen Reihe von Salamandriden folgen, die hierin alle dieselben Grundzüge zeigen und somit auf eine gemeinsame Stammform zurückweisen. Ihre Namen sind:

 $\left. \begin{array}{l} {\rm Plethodon~glutinosus} \\ {\rm Spelerpes~longicauda} \end{array} \right\} \ {\rm Nord\mbox{-}Amerika}.$ 

- orculus variegatus var (?) war (?)
- fuscus Italien, Sardinien (Spanien?).

Gyrinophilus porphyriticus, Carlisle.

Alle diese aufgezählten Arten zeichnen sich durch einen zarten Schädelbau aus; die einzelnen Knochen besitzen theilweise eine geradezu glasähnliche Structur und zeigen in Folge ihres Mangels an Leisten und Höckern durchweg weiche Formen, wodurch sie zu den später zu besprechenden Tritonen in scharfem Gegensatz stehen.

Die eine Form, nämlich den italienischen Spelerpes fuseus (Geotriton), habe ich in meiner oben genannten Abhandlung über Salamandrina perspicillata einer genauen Beschreibung unterworfen, so dass ich mich in der Schilderung der Uebrigen kurz fassen kann (Fig. 74).

Was zunächst den Plethodon glutinosus anbelangt, so übertrifft er in seinem Schädelbau die italienische Art noch an Zartheit. besitzt auch, was bei letzterer nicht der Fall war, ein eigenes, wohl abgegliedertes Praefrontale. Letzteres besitzen auch noch einige amerikanische Spelerpes-Arten, aber nie geht von ihm und vom Oberkiefer ein Orbitalfortsatz ab, so dass die knorplige Nasenkapsel wie bei den oben geschilderten asiatischen Formen frei gegen die Augenhöhle hereinschaut - eine Eigenthümlichkeit, die auch allen Spelerpes-Arten ohne Ausnahme zukommt. Ebenso gehen bei allen aufgezählten Arten die Stirnbeine sehr weit nach vorn und die Parietalia haben nur eine geringe Ausdehnung. Der Zwischenkiefer ist paarig und schickt keine senkrechten Fortsätze ab zur Bildung eines knöchernen Intermaxillar-Raumes. Das Squamosum wird durch eine einfache spiessförmige Lamelle dargestellt, welche das Suspensorium nur theilweise bedeckt; die Quadrat-Verknöcherung gelangt nie zu starker Entwicklung und ist an ihrem proximalen Ende meist in zwei Fortsätze gegabelt.

Das Parasphenoid ist durchweg tief gehöhlt, jedoch ohne eireumscripte Sella turcica; es bedeckt nur einen kleinen Theil der Basalfläche des Labyrinthes, welches im übrigen eine homoge Knochenblase darstellt, ohne Andeutung eines Zerfalles in eine vordere und hintere Partie. Fast überall springen die halbeirkelförmigen Canäle deutlich hervor.

Das Foramen opticum ist bald ganz, bald nur an seiner vorderen Circumferenz von der Ossifications - Zone des Trabekels (Orbitosphenoid) umschlossen.

Die Vomero-palatina sind durch zwei breite, in der Medianlinie durch einen gestreckt ovalen Ausschnitt (Fig. 74 und 99 Ci) getrennte Platten repräsentirt (Vop). Sie bilden allein den Boden der Nasenhöhlen, da der Ober- und Zwischenkiefer entweder gar keine (Fig. 74 M, Pmx) oder doch nur sehr unbedeutende Processus palatini bildet.

Einige interessante Abweichungen von dem eben geschilderten

Verhalten des Schädels der übrigen Spelerpes-Arten bildet ein kleiner mir aus Veracruz eingesandter minimaler Spelerpes, den ich nicht näher zu bestimmen vermochte. Die Länge des grössten Exemplars misst von der Schnauze bis zur Schwanzspitze kaum 4 Centim. und der Schädel nur 4-5 Millim. Es gehört deshalb viel Mühe und Aufmerksamkeit dazu, letzteren genau zu studiren und ich kann nicht dafür bürgen, ob ich dabei Nichts übersehen habe. Bei aller Kleinheit jedoch zeigt nicht nur das Kopfskelet sondern auch die Extremitäten und die Wirbelsäule eine gewisse Derbheit und Knorpelarmuth, die diesem Thier eine Ausnahmestellung zuweisen. ist der Carpus und Tarsus gut verknöchert, während er bei sämmtlichen übrigen Spelerpes-Arten knorpelig bleibt; dazu kommt, dass zwischen dem Os intermedium und dem Ulnare eine so feste Verlöthung besteht, dass wenig zu einer eigentlichen Synostose fehlt. Dadurch würde sich die Zahl der Carpalia, wie bei Salamandrina persp. auf sieben stellen. Ebenso sind an der Wirbelsäule, genau wie bei letzterem Molch, die wohl verknöcherten differenzirten Gelenkköpfe an der Vorderseite jedes Wirbelkörpers bemerkenswerth.

Die Petroso-occipitalia sind ebenfalls gut ossificirt und die Bogengänge springen stärker hervor, als bei den übrigen Spelerpes-Arten; auffallend ist die an Batrachoseps (Fig. 94) erinnernde starke Verjüngung des Schädelrohres gegen die Ethmoidalgegend zu. Das Parasphenoid stellt eine hinten quer abgestutzte und nach vorn dolchförmig zugespitzte Knochenlamelle dar.

Von einem Nasale und Praefrontale vermochte ich nichts zu entdecken, die knorpelige Nasenkapsel liegt in ihrer grössten Ausdehnung blos und wird nur seitlich von einer sehr schmalen Spange der Maxille (Corpus maxillae) und medianwärts von den aufsteigenden, merkwürdig geschwungenen Fortsätzen des Zwischenkiefers bedeckt. Der Alveolartheil des letzteren ist unpaar und erinnert dadurch wieder an Batrachoseps; senkrechte Fortsätze zur Umschliessung der Intermaxillardrüse schickt er keine ab.

Die Vomero-palatina verschliessen die Nasensäcke von unten her und stimmen mit denjenigen der übrigen Spelerpes-Arten vollkommen überein.

Was endlich den Gyrinophilus anbelangt, so unterscheidet er sich im Schädelbau durch folgende Merkmale von den übrigen Arten:

Der Schädel ist in der Ethmoidalgegend viel stärker eingeschnürt und länger gestreckt, was namentlich auf Rechnung der langen Frontalia und des Parasphenoids zu setzen ist. Der Zwischenkiefer schickt senkrechte Fortsätze nach abwärts, wodurch also ein knöchernes Cavum intermaxillare geschaffen wird.

Die aufsteigenden Aeste kommen in zwei tiefe Furchen der Frontalia zu liegen, an deren Unterfläche die Crista ethmoidalis stärker ausgeprägt ist, als bei den übrigen hierher gehörigen Arten.

Die Vomero-palatina schieben sich genau wie bei Ranodon unter den ihnen zugehörigen Zahnreihen nach rückwärts (vergl. Fig. 99 u. 70) und besitzen auf ihrer Dorsalfläche einen die Choane zwingenartig umgreifenden Knochenwall.

In naher Beziehung zu den eben beschriebenen Formen steht eine andere Gruppe von Salamandriden, die, so viel Abweichendes sie auch in ihrem Schädelgerüste von jenen zeigen, doch in Betreff ihrer Bezahnung auf denselben Typus zurückzuführen sind. Ich werde daher diesen Theil des Kopfskeletes erst später in zusammenfassender Weise beschreiben.

Die einzelnen Arten dieser neuen Gruppe weichen unter sich in ziemlich beträchtlicher Weise ab und so erachte ich es für nöthig jeder derselben eine besondere Schilderung zu widmen.

# 8) Batrachoseps attenuatus (Californien).

Die grösste Länge des Schädels beträgt 6—7 Mill., die grösste Breite 5 Mill. Was vor Allem an ihm auffällt, ist die starke Einschnürung hinter den Choanen und andererseits die mächtig verbreiterte Labyrinthgegend mit den ganz excessiv entwickelten Bogen gängen (Fig. 94 Bgg).

Alle Schädelknochen sind von äusserst zarter Structur und sehr transparent.

Auf der Oberfläche befindet sich die sehon von RATHKE 1. e. gewürdigte, über die ganze Länge der Parietalia und die hintere Hälfte der Stirnbeine sich erstreckende Fontanelle (Fig. 94 Font), durch welche hindurch man am rein macerirten Schädel das Parasphenoid erblickt (Ps). Nach hinten zu ist sie am breitesten und wird von den in der Mittellinie durch eine knorpelige Commissur (ist auf der Abbildung nicht wieder gegeben) verbundenen Supraoccipitalspangen abgeschlossen; nach vorn läuft sie in die Sutura frontalis aus.

Die Stirn- und Scheitelbeine sind dünne langgestreckte Knochenplatten, was namentlich für die ersteren gilt, da sie sich noch ein gutes Stück unter dem Nasale und der aufsteigenden Partie des Zwischenkiefers nach vorn schieben. Von den letztgenannten Knoehen erhalten sie an ihrem Vorderrand starke Eindrücke, wie sie ihrerseits in eine tiefe Delle des Parietale eingefalzt sind.

Das Praemaxillare ist unpaar und im Verhältniss zu den sonst so zierlichen Dimensionen des Schädels geradezu monströs entwickelt (Fig. 94 Pmx). Die aufsteigende Partie des Knochens gabelt sich erst sehr weit oben auf der Oberfläche des Kopfes und zwar geschieht dies an derselben Stelle, wo die Stirnnaht nach vorn zu klaffen beginnt. Dadurch entsteht ein in das Cavum intermaxillare führender Spaltraum (Ci). Wenn ich von einem Cavum intermaxillare rede, so ist das nicht ganz genau, da die Masse des Zwischenkiefers durchweg eine compacte ist und keine Höhle einschliesst, sondern nur von einer von der Dorsalseite des Knochens in die Mundhöhle führenden Oeffnung (Fig. 94 Lo) durchsetzt ist. Was ich also mit obigem Namen belege, ist der Raum im hyalinen Nasal-Septum, welcher hier zur Aufnahme der von mir sog. Glandula intermaxillaris dient, einer Schleimdrüse, die in dem Schlitz zwischen beiden Vomero-palatin-Platten ausmündet. Sie wird später bei einer zusammenfassenden Beschreibung der Regio naso-oralis noch einmal zur Sprache kommen.

Die a priori anzunehmende Doppelnatur des Zwischenkiefers ist also hier bedeutend verwischt, ja sogar noch mehr als bei den Tritonen, wo sie sich stets noch durch die paarigen Processus descendentes manifestirt.

Rechnet man noch dazu die enorme, fast den ganzen Vorder-kopf umfassende Ausdehnung der Alveolarspangen dieses Knochens, so hat man einen Zwischenkiefer vor sich, wie kein zweiter in der Urodelen-Welt existirt, stark und fest, mit gewaltigen Zähnen bewaffnet und deshalb ganz dazu gemacht, das kleine Thierchen in den ihm angehörigen Jagdgründen zu einem sehr gefährlichen Räuber zu machen.

Die Alveolarfortsätze greifen mit ihren hinteren Enden schuppenartig über die unbedentenden Oberkieferspangen herüber, so dass diese nur in sehr lockerem Verbande damit sind.

Viel fester ist die Verbindung des Zwischenkiefers mit den Vomero-palatin-Platten, über deren laterales, flügelartiges Ende (Fig. 95 Vop) er sich mit seinen Alveolarfortsätzen kapuzenförmig

herüberspannt, während er mit seinem Processus palatinus in dem Zwischenraum beider Vomero-palatina eingekeilt liegt. Ueber die letzteren Knochen ist den Spelerpes-Arten gegenüber nur das zu bemerken, dass ihr der Orbita zuschauender Hinterrand nicht so tief zur Choanenbildung ausgeschnitten ist, wie dort.

Das Parasphenoid besitzt die Form einer florentinischen »Fiaseaa, hat leicht eingekerbte Ränder und eine kahnförmig gehöhlte Oberfläche ohne Andeutung eines Türkensattels. Der Hinterrand ist von der Hauptmasse des Knochens schnabelartig abgeknickt (Fig. 95 Ps vor Ob).

Das Squamosum ist eine medianwärts leicht concave, dünne Knochenlamelle und die Quadrat-Verknöcherung ist absolut und relativ die kleinste unter allen mir bekannten Salamandriden.

Sowohl die Hinterhauptscondylen wie auch der die Fenestra ovalis tragende kegelförmige Fortsatz springen, wie auch bei allen Spelerpes-Arten deutlich hervor (Fig. 95 Fov und Cocc).

Vom Unterkiefer ist nur zu erwähnen, dass die Meckel'sche Rinne von Seiten der Knochen nicht geschlossen ist, so dass der inliegende Knorpel in seinem ganzen Verlauf frei zu Tage liegt.

# 9) Anaides lugubris.

Der Kopf des unpräparirten Thieres ist mandelförmig mit deutlich vorspringenden Parotiden; in seiner hinteren Partie zeichnet sich das Muskel-Relief deutlich durch die Haut hindurch ab und die Schnauze springt wie geschwollen über den Unterkiefer vor. Das Thier besitzt relativ die grössten Kaumuskeln, die mir in der ganzen Amphibienwelt bekannt geworden sind, und dem entsprechend bestehen an gewissen Puncten des Schädels »Zugleisten« von ganz enormer Ausdehnung; so vor Allem am Dache des Labyrinthes, wo sich an der Stelle des Zusammenstosses vom vorderen (inneren) und äusseren Halbeirkelgang eine säbelförmig geschwungene Kante erhebt, welche nach hinten immer mehr an Höhe gewinnt und dabei der ganzen Oberfläche des äusseren Bogenganges aufsitzt. Letzterer wird von ihr noch um ein Beträchtliches überragt, so dass wir in diesem Gebilde mit seiner hinteren, hoch aufragenden Spitze den am weitesten zurückliegenden Theil des ganzen Schädels überhaupt zu erkennen haben (Fig. 104, 106 \*\*).

Die Nische, welche diese merkwürdige Knochenlamelle mit dem äusseren Bogengang auf der Oberfläche der Gehörkapsel erzeugt, dient den grossen Kaumuskeln zur Einlagerung ganz ähnlich, wie ich dies von Amphiuma geschildert habe. Da wo sich der untere Rand des Hinterendes der Knochenleiste frei vom Schädel absetzt, schliesst sich das obere Ende des spiessförmigen Tympanicum oder Squamosum an (Fig. 104 Tp), wodurch letzteres ein festes Widerlager gewinnt.

Aehnlichen Leisten werden wir wieder in der Reihe der Tritonen begegnen.

Die Parietalia (P) sind ein paar kurze platte Knochen, welche sich mit ihren medialen Rändern nach vorn zu tief zwischen die Frontalia (F) einkeilen.

Am Zusammenstoss dieser beiden Knochenpaare zeigt sich das Schädelrohr etwas aufgetrieben. In Folge der übermässig gestreckten Stirnbeine besitzt letzteres eine Längen-Ausdehnung wie sie von allen anderen von mir untersuchten Urodelen nicht entfernt erreicht wird. Dabei ist es von einer Schmalheit, wie sie nicht einmal die schon sehr schlanke Schädelkapsel von Ranodon (Fig. 70) aufzuweisen vermag. Nur ein geschwänzter Batrachier scheint zu existiren, der in Beziehung auf die Schmalheit des Schädelrohres Anaides noch übertrifft, ich meine Dicamptodon ensatus; hier jedoch liegt die am meisten eingeschnürte Stelle ungefähr in der Mitte des Schädels, während wir sie bei Anaides im vorderen Bezirk der Augenhöhlen treffen. In Beziehung auf die Länge des Knochencylinders kann Dicamptodon mit Anaides lange nicht concurriren; bei jenem erscheint die Labyrinth-Gegend des Schädels mit der Regio naso-ethmoidalis viel mehr zusammengestossen als hier, wo diese beiden Bezirke durch die langgestreckt ovalen Orbiten sehr weit von einander getrennt sind (Fig. 104, 106).

Die paarigen Zwischenkiefer erstrecken sich bis zu einer die Vordergrenze der Augenhöhlen schneidenden Querlinie auf die Schädeloberfläche herauf und zeigen gerade wie auch das Nasale, Praefrontale und Maxillare eine auf der Einlagerung von Drüsenschläuchen
beruhende rauhe Oberfläche.

Praemaxillare und Maxillare betheiligen sich durch starke Processus palatini am Aufbau des Gaumendaches (Fig. 106 M und Pmx). Die medianwärts gehöhlten Oberkieferspangen ragen sehr weit nach rückwärts und zeigen dabei eine Eigenthümlichkeit, welche in der Amphibienwelt als Unieum dasteht und erst in der Klasse der Reptilien (Chelonier und Crocodilier) eine Wiederholung finden. Sie verlaufen nämlich nicht, wie bei den übrigen Urodelen in einer

Horizontalebene, sondern springen unter halsartiger Einschnürung am Ende der Zahnreihe winklig nach unten vor (Fig. 105 \*) und wenden sich von da an bogig geschwungen nach hinten und oben.

Diese Configuration scheint mir eine sehr gute physiologische Bedeutung zu besitzen, die sofort klar werden dürfte, wenn man erwägt, dass die Oberkieferspange mit einem grossen Theil ihres unteren Randes (Fig. 105 \*) genau so weit nach abwärts ragt, dass letzterer in das Niveau der Maxillar-Zähne zu liegen kommt. Wir werden in ihm also gewissermassen ein Hülfsorgan der nicht sehr weit nach rückwärts sich fortsetzenden Zähne (vergl. damit den Kieferbogen anderer Salamandriden, Fig. 99, 102, 111, 136, 141) erblicken dürfen, was uns um so weniger überraschen wird, da schon die oben erwähnte enorme Kaumuskulatur und wie ich erst jetzt erwähnen will, die ausserordentliche Grösse der einspitzigen Zähne darauf hinweist, dass die Natur Nichts versäumt hat, um diesen Molch zu einem gefürchteten Raubthier in seiner Art zu gestalten.

Die Abbildungen 105—107 geben einen guten Begriff von der Monstrosität der Zahnbildungen im Ober- und Unterkiefer und zeigen auch, dass Anaides hierin sämmtliche übrigen Amphibien, vielleicht mit Ausnahme der Coecilien, weit hinter sieh lässt.

Im Unterkiefer zähle ich 11, im Oberkiefer 9 einspitzige Zähne jederseits, doch lege ich hierauf kein Gewicht, da Andere (z. B. Strauch) hierin zu abweichenden Resultaten gelangt sind; es können ja hier Verletzungen, Altersunterschiede etc. mit unterlaufen. In einem andern Punct aber muss ich Strauch vollkommen beipflichten, wenn er nämlich angiebt, dass die Zähne von vorn nach hinten abgeplattet seien; ja man kann sie füglich mit einem Apparat von kleinen zweischneidigen Messern vergleichen, welche einem wohl abgegliederten Sockel aufsitzen.

Ich will noch hinzufügen, dass die Vomero-palatin- und Sphenoidalzähne ungleich kleiner gestaltet sind und mit den homologen Bildungen der Spelerpes-Arten und Anderer ziemlich übereinstimmen.

Der Oberkiefer sowohl als das vordere Stirnbein schicken senkrechte Fortsätze herab in die Augenhöhle, eine, wie wir sehen werden, für den Aufbau einer höheren Schädelform (Tritonen) sehr bemerkenswerthe Thatsache. Sie bilden bei Anaides jedoch noch keinen vollkommen knöchernen Abschluss der Orbita gegen die Na-

senhöhle herein, sondern werden durch den knorpeligen Antorbitalfortsatz (Fig. 104, 106 AF) ergänzt.

Die Vomero-palatin-Platten sind ganz ähnlich gestaltet, wie bei Batrachoseps und umschliessen gemeinsam mit den Processus palatini des Zwischenkiefers die ovale Mündungsstelle der Intermaxillar-Drüse.

Das Orbitosphenoid ist sehr ausgedehnt und umschliesst das Foramen opticum, welches von seinem Hinterrande ziemlich weit entfernt liegt (Fig. 106 Fopt).

Das langgestreckte, nach vorn nur ganz allmälig sich verschmälernde Parasphenoid (Ps) besitzt an seinem Hinterrande eine starke Muskelleiste.

Die Quadratverknöcherung verhält sich in ihrer Stärke und Configuration wie bei Spelerpes.

## 10) Desmognathus fuscus.

Der Schädel dieses Molches hat mein Interesse im allerhöchsten Grade in Anspruch genommen, weil er einen merkwürdigen Collectiv-Typus repräsentirt, worin sich Elemente finden, welche theils zu den Eigenthümlichkeiten des Kopfskeletes der Tritonen theils zu denjenigen der Spelerpes- und der beiden zuletzt beschriebenen Arten von Molchen gehören.

Im Ganzen bekommt man den Eindruck eines festen derbknochigen Gefüges, worin der Schädel vielmehr an Anaides als an die Spelerpes-Arten erinnert.

Fünf Puncte sind es, die bei der Dorsal-Ansicht desselben vor Allem in die Augen springen: 1) die ausserordentlich weit nach hinten sich erstreckenden Stirnbeine (Fig. 101 F), 2) die grosse Verbreiterung des aufsteigenden Theiles vom Zwischenkiefer (Pra), 3) der anscheinende Mangel eines vorderen Stirnbeines, 4) das ungewöhnlich weit auf die Schädeloberfläche sich heraufziehende Corpus maxillae, welches sich bis in die Gegend erstreckt, wo man sonst das Praefrontale zu suchen gewöhnt ist (M), 5) die breite, nur mit den Verhältnissen von Amphiuma vergleichbare, die Scheitelbeine weit überragende Supra-occipital-Spange (Os).

Die kurzen Parietalia (P) sind hinten wie nach dem Lineal abgeschnitten und dieser Hinterrand geht fast unter einem rechten Winkel in den Aussenrand des Knochens über, welcher in der Regio prootica seine grösste Breite gewinnt und hier einen senkrecht

absteigen den, dornartigen Fortsatz in die Augenhöhle abschickt. (Vergl. die Tritonen.) Die Fronto-parietal-Naht, sowie die Stirnund Scheitelnaht verläuft in mäandrischen Windungen, so dass die betreffenden Knochen, ähnlich wie beim Menschen, zahnradartig in einander greifen und dadurch eine sehr bedeutende Festigung erhalten. Von Orbitalfortsätzen der Stirnbeine kann man kaum reden, auch ist die von mir so genannte Crista ethmoidalis an der Unterfläche derselben sehr schwach ausgeprägt. Da wo das Parietale und Frontale am oberen Orbitalrand zusammenstossen, bemerke ich an letzterem einen minimalen dornartigen Fortsatz nach aussen abgehen. So klein und unscheinbar er sich auch ausnimmt, so wichtig wird er in Beziehung auf die Ableitung der einzelnen Schädelformen von einander, ein Punct, den ich später noch einmal besprechen will. Für jetzt genüge es, darauf aufmerksam gemacht zu haben (Fig. 101 PF).

Die Nasalia (N) sind kleine, unregelmässig dreieckige Knochenschüppehen und schieben sich mit einem abgerundeten Fortsatz weit medianwärts über die Pars ascendens des Zwischenkiefers (Pra) herüber. Letztere stellt, wie oben bemerkt, eine breite und zugleich langgestreckte unpaare Knochenlamelle dar, welche sich an ihrem Hinterende gabelig theilt. Bei jungen Exemplaren geht die Spaltung weiter nach vorn und schneidet in das auf der Abbildung 101 deutlich sichtbare, länglich ovale Foramen intermaxillare ein. Die Achnlichkeit in diesem Stadium mit dem Zwischenkiefer der Tritonen liegt auf der Hand, während mir andrerseits die beim erwachsenen Desmognathus vorliegende synostotische Vereinigung der aufsteigenden Fortsätze hinter der Oeffnung ganz isolirt dazustehen scheint.

Auffallend gross treffe ich die vor der Intermaxillar-Oeffnung liegenden Löcher für den Schnauzenast des Trigeminus; sie führen nicht, wie bei vielen Urodelen, zuerst in das Cavum intermaxillare und erst von da aus in die Nasenhöhle, sondern stehen mit letzterer in directer Communication (Fig. 101  $n^2$ ).

Auch von der Ventralseite her bietet der Vorderkopf und speciell der Zwischenkiefer, sowie die Vomero-palatin-Platten ein sehr bemerkenswerthes Verhalten. Vor Allem ist zu constatiren, dass sich sowohl die Maxille wie das Praemaxillare durch so starke Processus palatini am Aufbau des Mundhöhlendaches betheiligt, wie wir ihnen nur bei den Tritonen wieder begegnen. Während nun aber bei diesen nur ein einziges grosses, stets in der Mitte zwischen beiden Vomero-palatin-Platten liegendes Loch für die Ausmündung der Zwi-

schenkieferdrüse existirt (Fig. 136 Ci), bemerken wir bei Desmognathus zwei hinter einander liegende grosse Löcher, wovon das hintere (Fig. 103 Ci) mit dem der Tritonen topographisch vollkommen übereinstimmt. Das vordere (Fig. 103 Ci) liegt in der trichterartig ausgehöhlten Gaumenplatte des Zwischenkiefers, und wird nach hinten durch die zusammenstossenden Vomero-palatina (Vop) abgeschlossen. Diesen Zusammenstoss der Pflugschar-Gaumenbeine konnten wir bei allen den bisher betrachteten Salamandriden nirgends constatiren; überall handelte es sich vielmehr um eine bis zu den Alveolarspangen des Zwischenkiefers durchgehende Spaltung dieser Knochen (vergl. Fig. 65, 70, 74, 95, 99, 106), eine Eigenthümlichkeit, welche, wie ich gleich im Voraus bemerken will, auch die Gattung Salamandra, Chioglossa und Amblystoma characterisirt.

Um so mehr musste die Ausnahmestellung von Desmognathus meine Aufmerksamkeit erregen und mich auch zu einer Durchforschung der höhern und höchsten Schädelformen in der Urodelenwelt veranlassen. Diese bieten uns, wie ich in meiner Abhandlung über die italienischen Molche ausdrücklich hervorgehoben habe, die Tritonen und die Salamandrina perspicillata dar. Hier findet sich nun das durch den nordamerikanischen Desmognathus eingeleitete Verhalten fast zur ausnahmslosen Regel erhoben¹) und hat durch den noch breiteren Zusammenschluss der Vomero-palatina vor der Intermaxillar-Oeffnung (Fig. 136, 141) sogar eine Weiterentwicklung erfahren.

Nachdem ich dies einmal festgestellt hatte, war es selbstverständlich, dass ich auch für die vordere, im Gaumendach von Desmognathus (Fig. 103 Ci¹) liegende Oeffnung bei anderen Urodelen homologe Bildungen aufzufinden mich bestrebte und ich glaube, diese in dem von mir bei den Tritonen beschriebenen Canalis in eisivus entdeckt zu haben (vergl. Taf. XII Fig. 83, 87 Fi meiner Arbeit über Salamandrina und Fig. 111 u. 141 Fi dieses Aufsatzes).

Dass dieser Canal im Zwischenkiefer bei den Tritonen viel kleiner ist als bei Desmognathus, ja dass er sogar bei einigen, z. B.

 $<sup>^{\</sup>mbox{\tiny 1}})$  Nur der Triton helveticus (vergl. Taf XII Fig. 87Zmeiner Arbeit über die Salamandrina persp. etc.) weicht davon ab.

bei Tr. virideseens, ganz verschwinden kann, beruht einfach auf einer viel grösseren Ausdehnung resp. innigeren Concrescenz der Processus palatini des Zwischenkiefers zu einer unpaaren Platte (Fig. 136, 141 Pmx). Dadurch wird die bei Desmognathus hinten noch etwas offene und dadurch auf einen früheren totalen Zerfall des Knochens in zwei Hälften hinweisende grosse Oeffnung auch noch an letzterem Puncte von Knochensubstanz umwachsen und immer mehr redueirt.

Somit wäre für mich der bekanntlich nur bei Urodelen mit unpaarem Zwischenkiefer vorkommende Canalis incisivus der Ausdruck eines früher stattgehabten Zerfalles des Praemaxillare in zwei gleiche Hälften. Diese Annahme wird bekanntlich durch die Entwicklungsgeschichte wesentlich gestützt, und wenn ich hinzufüge, dass bei ganz jungen Exemplaren von Desmognathus eine bis zum Zwischenkiefer durchgehende Spaltung der Vomero-palatina, genau wie bei allen, einen paarigen Zwischenkiefer besitzenden Urodelen zu constatiren ist, so haben wir eine sehr hübsche Parallele zwischen Phylo- und Ontogenese!

Weitere Beziehungen des Desmognathus zu den Tritonen werde ich später bei der Besprechung der Zahnstellung zu entwickeln haben; für jetzt hebe ich nur hervor, dass sieh die Hinterenden der Vomero-palatina auf dem Parasphenoid-Schnabel weiter nach rückwärts schieben, als diejenigen aller übrigen Salamandriden mit Ausnahme von Ellipsoglossa und den Tritonen.

Die Dorsalfläche der Vomero-palatina erinnert durch die an dem medialen Rand jedes Knochens emporspringende Crista sehr an das Verhalten von Salamandrina persp. Hier wie dort läuft dieselbe den senkrechten, die Intermaxillarhöhle begrenzenden Fortsätzen des Zwischenkiefers entgegen, betheiligt sich also bei beiden Thieren in gleicher Weise am Aufbau der knöchernen Nasenscheidewand. Ja noch ein Umstand kommt hinzu, der die Aehnlichkeit zwischen beiden noch frappanter macht: ich meine die zwischen den zusammenstossenden Knochen übrig bleibende Lücke, wodurch die Nasal- und Intermaxillar-Höhle miteinander in Communication stehen. Erwähnenswerth ist auch vielleicht noch ein den Choanen-Ausschnitt dorsalwärts umziehender Knochenwall (vergl. Gyrinophilus).

Das an seinem hinteren Rand zackig ausgeschnittene Parasphenoid (Fig. 103 *Ps*) zeigt in der prootischen Gegend eine starke, flügelartige Verbreiterung und ist auf seiner cerebralen Fläche rinnenartig vertieft, ohne dass man jedoch von einer eigentlichen Sella turcica reden könnte. Bei ausgewachsenen Thieren trifft man hier und da eine synostotische Verlöthung des Parasphenoids mit der hinter dem knorpeligen Alisphenoid liegenden Partie der Regio prootica.

Man vergleiche damit meine Notiz über ein ähnliches Verhalten bei Salamandrina persp. l. e. pag. 55 und den oben eitirten Aufsatz Rathke's über Ranodon (Dicamptodon) ensatus, wo es folgendermassen heisst: »Hintere Keilbeinflügel, die bei andern geschwänzten Batrachiern fehlen, sind hier deutlich vorhanden. Sie sind aber viel kleiner, als die vordern, sind mit dem Körper des Keilbeins innig verschmolzen und stellen zwei unregelmässig oblonge Platten dar, die nach oben, hinten und aussen aufsteigen, den Paukentheilen der Schläfenbeine anliegen und beinahe bis an das äussere Ende dieser Theile hinreichen.«

Ich bin in Anbetracht der genetisch so verschiedenen Skelettheile, wie sie das der Mundschleimhaut entstammende Parasphenoid einer- und der mit der Labyrinthkapsel sich verlöthende Trabekel (»Regio prootica«) andererseits doch sind, überzeugt, dass es sich bei Dicamptodon so wenig als bei Desmognathus und Salamandrina um eine primäre Zusammengehörigkeit dieser Theile, sondern einfach um eine secundäre Synostose derselben handeln kann.

Betrachtet man diese, von allen Autoren bis jetzt als Unicum angestaunten Verhältnisse von Dicamptodon unter dem eben erwähnten Gesichtspunct, so verliert das Thier, wenn auch nicht Alles, so doch Vieles von seiner Ausnahmestellung.

Die Petroso-occipitalia lassen auf ihrer Oberfläche nur undeutlich das Relief der halbeirkelförmigen Canäle erkennen, erzeugen dagegen, ganz ähnlich wie bei Amphiuma, an ihrem dem Squamosum zugekehrten Aussenrand eine hohe, der Kaumuskulatur zur Einlagerung dienende Leiste. Auf ihrer Unterseite findet sich die weit lateralwärts gerückte Fenestra ovalis (Fig. 103 Fov); nach vorn von ihr das Facialis-Loch (Fuc) und nach hinten die Oeffnung für den Vagus (Vg). Die Occipital-Condylen sind zu zwei ungewöhnlich langen Knochenzapfen ausgewachsen (Fig. 101, 103 Cocc).

Während die Petroso-occipitalia an der oberen Circumferenz des Hinterhauptsloches, wie oben erwähnt, mit breitem Rande zusammenschliessen, bleiben sie am Basal-Umfang desselben durch eine enge Spalte (Fig. 103 einwärts Ob) von einander getrennt. Der dieselbe am frischen Schädel erfüllende Hyalinknorpel ist auf der Abbildung nicht dargestellt.

Das Squamosum (Fig. 101 Tp) weicht von demjenigen der Spelerpes-Arten in keiner Weise ab; um so mehr ist dies der Fall bei der Quadrat - Verknöcherung (Fig. 103 Qu), welche hier eine Ausdehnung erreicht hat, wie sie nicht einmal bei den Tritonen (Fig. 111 Qu) vorkommt. Hier sowohl, wie bei allen übrigen Urodelen kann man es als Regel betrachten, dass dieser Knochen an seinem proximalen, in zwei Fortsätze zerfallenden Ende aus einer mehr oder minder ansehnlichen Knorpelmasse besteht (Fig 95, 99, 106 etc.  $Qu^1$ ), welche die prootische Gegend von unten und aussen her gabelartig umgreift.

Diese Knorpelmasse ist nun beim erwachsenen Desmognathus sehr reducirt, und die obgenannte Knorpelgabel ist zu einer vollkommen knöchernen geworden. Mit der einen Zinke (Fig. 103 s¹) schiebt sie sich unter dem Squamosum an der Aussenseite der prootischen Gegend hinauf, während sie mit der andern (Fig. 103 s) die Stelle erreicht, wo das Parasphenoid mit seiner grössten Verbreiterung der Basalfläche der Regio prootica anliegt. Der letztgenannte Fortsatz wirkt wie ein Strebepfeiler für die Gelenkpfanne des Quadratum. Die Quadrat-Verknöcherung erzeugt somit aus sich selbst heraus eine Einrichtung, welche bei anderen Urodelen (Ellipsoglossa [Fig. 65 \* hinter As], Ranodon, Salamandra, Chioglossa, Amblystomen, Tritonen, Salamandrina) von Seiten des knöchernen Flügelbeins zu seinen Gunsten geleistet wird.

Der Ausschnitt zwischen beiden Zinken der Knochengabel wird von einem kleinen Rest Hyalinknorpel erfüllt; er ist nur auf der Figur 101  $Qu^+$  dargestellt.

Die Orbitosphenoid-Verknöcherung zieht sieh auffallend weit nach hinten und trägt das Foramen opticum (Fig. 103 Fopt).

Es bleibt mir noch übrig, auf ein merkwürdiges Verhalten des Praefrontale aufmerksam zu machen. Dasselbe liegt nämlich nicht an dem für die übrigen Urodelen gewöhnlichen Punct der Schädel-Oberfläche, sondern nimmt genau jene Stelle ein, wo der von mir so genannte Processus orbitalis des vorderen Stirnbeins von Salamandrina und den Tritonen die Augenhöhle gegen das Cavum nasale zu zum Abschluss bringt. Wir hätten somit in dem Praefrontale von Desmognathus nur ein Theilstück des homologen Knochens der höheren Formen, ein eigentliches Laerimale zu erblicken.

Jedoch, was das Merkwürdigste ist: die Knochenlamelle liegt nicht isolirt in der Augenhöhle, sondern hängt durch eine zarte Knochenbrücke mit dem vorderen, äusseren Winkel des Hauptstirnbeins zusammen (Fig. 103 Pf \*), documentirt somit ihre Zusammengehörigkeit mit letzterem Knochen. Nach abwärts sitzt sie der zahntragenden, die Choane (Ch) von rückwärts begrenzenden Querspange des Vomero-palatin's (Vop1) satt auf, während sie von oben her durch den Hinterrand des Corpus maxillae (Fig. 101 M) gedeckt wird; sie wird demgemäss von den beiden Knochen förmlich in die Klemme genommen. In keinem Anschluss steht sie — und das unterscheidet sie von dem homologen Gebilde der Tritonen und von Salamandrina — mit der medianwärts gehöhlten und von Knorpel ausgegossenen Oberkieferspange sowie mit dem Vorderrande des Orbitosphenoids. Durch die mit letzterem erzeugte weite Lücke tritt ein grosses Gefäss und der Hauptstamm des Ramus nasalis Trigemini, während ein zarter Seitenast desselben in einer im Praefrontale selbst liegenden, feinen Oeffnung verschwindet. Letzteres ist der sonst erst im Cavum nasale vom Hauptstamm sich abgliedernde und später den Oberkiefer durchbohrende Ramus infraorbitalis.

Am Unterkiefer ist nur der spitz ausgezogene obere Winkel des Angulare zu erwähnen. Er dient der starken Sehne eines Muskels zum Ansatz, welcher am Processus spinosus atlantis entspringt und über die Labyrinth- und Scheitelbein-Gegend herüber sich erstreckt. Er wird schon auf der Schädeloberfläche sehnig und nach ihm hat wohl das Thier seinen Namen erhalten.

Nachdem ich nun von den Schädeln einer ganzen Reihe von Urodelen die einzelnen Details geschildert habe, erübrigt mir noch, zwei Merkmale hervorzuheben, welche sämmtlichen Arten gemeinsam sind und deshalb auch gleichzeitig zur Sprache kommen sollen.

Der eine Punct ist negativer, der andere positiver Natur; ersterer betrifft den absoluten Mangel eines knöchernen Flügelbeins, letzterer die Bezahnung, die ich etwas eingehender betrachten werde. Zuvor jedoch fasse ich die Namen der hierbei in Betracht kommenden Urodelen noch einmal in übersichtlicher Weise zusammen.

Die Gattung: Spelerpes in allen Arten,

- - Plethodon,

- - Gyrinophilus,

- Batrachoseps,

- - Anaides,

- Desmognathus,

- - Hemidactylium,

- - Heredia.

Die beiden letztgenannten Arten standen mir leider nicht selbst zur Verfügung und was ich darüber mittheile, habe ich dem Strauchschen Werke entnommen.

Alle diese Molche nun zeigen auf der Unterfläche des Parasphenoids eine grössere oder kleinere Menge von bürsten- oder hechelförmig angeordneten Zähnen, welche auf zwei Platten von poröser, rauher Knochensubstanz stehen und einen gewissen Grad von Beweglichkeit besitzen, d. h. nach hinten etwas umlegbar sind. Diese Eigenschaft theilen sie mit den Zahnbildungen gewisser Fische und Urodelen-Larven, worauf erst in neuester Zeit von O. Hertwig: Ueber das Hautskelet der Fische, Dieses Jahrb. Bd. 2 wieder aufmerksam gemacht worden ist.

Die beiden zahntragenden Knochenlamellen stossen bei einigen Arten in der Mittellinie des Parasphenoids so eng aneinander, dass sie als eine einzige untrennbare Masse imponiren könnten; das wahre Verhalten nimmt man erst deutlich wahr, wenn man den Schädel eine Zeit lang in eine siedende schwache Aetzkalilösung setzt. Dies gilt für Plethodon (Fig. 74), Spelerpes, Batrachoseps (Fig 95 Sph Z) und Anaides (Fig. 106 Sph Z). Bei den übrigen Arten der aufgestellten Liste handelt es sich stets um zwei wohl geschiedene Gruppen, die bei Desmognathus (Fig. 103 Sph Z) und Heredia nur mit ihren Vorderenden nahe beisammen liegen oder sich sogar berühren.

Was die Ausdehnung der zahntragenden Platten anbelangt, so trifft man sogar in einer und derselben Gattung die grössten Schwankungen; so z. B. bei Plethodon (Fig. 74), wo sie unter vier von mir untersuchten Exemplaren bei dreien mit den Vomero-palatin-Zähnen unmittelbar zusammenstiessen und nur einmal durch einen kleinen Zwischenraum von ihnen getrennt blieben. Sie stellten stets zwei keulenförmige, hinten stark aufgetriebene und vorn sich verjüngende Platten dar, auf welchen die Zähne in Querreihen angeordnet waren.

Ganz dasselbe gilt für vier von mir untersuchte Spelerpes-Arten. so dass ich gar nichts hinzuzufügen brauche. Es waren dies sämmtlich ausgewachsene Thiere, so dass ich nicht beurtheilen kann, wie sie sich bezüglich dieses Punctes im Jugendzustand verhalten. Von Spelerpes fuscus (Geotriton) ist mir dieses zu ermitteln möglich gewesen und ich habe seiner Zeit (l. c.) darüber Mittheilung gemacht. Die Ergebnisse waren folgende: Das Parasphenoid wird von einer einzigen, zahntragenden Platte bedeckt, welche nach vorn bis an die Vomero-palatin-Zähne stösst. Beim Heranwachsen des Individuums erfolgt nun an eben dieser vordersten Stelle der Zahnplatte eine Resorption, welche allmälig nach hinten fortschreitet und schliesslich auch in der Median-Linie Platz greift. Daraus resultirt nun Zweierlei für den erwachsenen Schädel: erstens finden wir die Sphenoidalzähne stets durch einen ansehnlichen Zwischenraum von den Vomero-palatin-Platten getrennt und zweitens zeigt sich die zahntragende Knochenplatte in zwei symmetrische Seitenhälften gespalten.

Bei Gyrinophilus ragen die zahntragenden Lamellen zeitlebens bis an die Vomero-palatin-Zähne, welch letztere sich continuirlich in die Sphenoidalzähne fortzusetzen scheinen. Sieht man aber genauer zu, so wird man gewahr, dass beide Zahnarten eine sehr verschiedene Unterlage besitzen; so handelt es sich in der Vomero-palatin-Gegend um die zwei bekannten festen Lamellén, während die gleich dahinter beginnenden Sphenoidalzähne in der oben geschilderten, brüchigen und porösen Knochensubstanz stecken. Letztere ist hier auf zwei schmale, nach hinten zu etwas verbreiterte und zugleich etwas von einander divergirende Streifen reducirt, worauf die Zähne derartig angeordnet sind, dass man an jene mittelalterliche Waffe erinnert wird, die den Namen »Morgenstern « trug. Sieht man davon ab und fasst nur die langen, sehmalen Lamellen in's Auge, so könnte man bei oberflächlicher Betrachtung des Schädels an die Salamandrida mecodonta erinnert werden. Ich komme darauf später noch einmal zurück.

Die Zahnplatten von Anaides (Fig. 106 Sph Z) verhalten sich in ihrer Ausdehnung ungefähr wie beim erwachsenen Spelerpes fuseus, d. h. sie erreichen lange nicht die Vomero-palatina, haben also wie dort eine Reduction erfahren. Sie stehen jederseits in 12 schrägen Reihen und lange nicht so dicht, wie bei den übrigen Arten, sind jedoch wie überall mit ihrer Spitze nach rückwärts gebogen.

Noch einer grösseren Reduction sind die Sphenoidal-Zähne von Desmognathus (Fig. 103~Sph~Z) unterworfen, was mir, wie

schon früher angedeutet, für die phylogenetische Stellung des Thieres von grossem Belang zu sein scheint.

Wir haben es hier offenbar mit dem allmäligen Erlöschen einer auf einen sehr grossen Thierkreis (Selachier, Teleostier, Urodelen) sich erstreckenden Erscheinung zu thun.

Was von Geschlecht zu Geschlecht fortgepflanzt war, verschwindet nun und zwar nicht auf einmal, sondern ganz allmälig, um anderen Factoren Platz zu machen, welche den Weg zu einem ganz neuen Typus anbahnen.

Als solche sind vor allem die schon oben besprochenen, auf dem Parasphenoid weiter als irgendwo anders unter den lechriodonten Salamandriden nach rückwärts rückenden Vomero-palatina hervorzuheben. Mit ihnen oder vielmehr auf ihnen werden die bei den Plethodonten, bei Gyrinophilus und den verschiedenen Spelerpes-Arten entweder ganz quer oder nur mässig schräg stehenden Vomeropalatin-Zähne unter einem nach vorn offenen Winkel nach rückwärts verschoben. Noch weiter ist dies Verhalten gediehen bei Ellipsoglossa und wenigstens angebahnt sehen wir es bei Batrachopses<sup>1</sup>) und Anaides (Fig. 95 u. 106).

Ob sich Heredia und Hemidactylium hierin an Desmognathus anschliessen, kann ich nicht entscheiden; jedenfalls wäre eine genaue Untersuchung dieser Arten von grossem Interesse und würde vielleicht zu sehr werthvollen Uebergangsformen verhelfen.

Mag es sich nun um grosse oder kleine Zahnplatten an der Parasphenoid-Basis handeln, immer ist der Zusammenhang mit letzterer ein sehr lockerer und manche Zahnlamellen lassen sich mit der Nadel ohne weitere Anstrengung von der Mundschleimhaut abheben, die ihr einziges Befestigungsmittel bildet. Derselbe lockere Verband besteht, wie ich schon an einem andern Orte berichtete, auch bei ganz jungen Spelerpes-Arten. Etwas fester finde ich ihn bei Batrachoseps, allwo die zwei ovalen, mit Zähnen förmlich gepflasterten Lamellen den grössten Theil des Parasphenoids bedecken (Fig. 95  $Sph\ Z$ ).

Schabt man die Zähne sorgfältig von ihrer Unterlage ab, so erhält man ein zierliches, aus Knochenbälkehen bestehendes Netzwerk mit runden und ovalen Maschenräumen. Ich habe dies in meiner

 $<sup>^{1)}</sup>$ Bei diesem Molch stehen die Vomero-palatin-Zähne in 3—4 Reiben hintereinander, wie bei Salamandridenlarven.

Arbeit über Salamandrina persp. etc. auf Taf. XVII, Fig. 140 dargestellt.

Was endlich die feinere Histologie der Sphenoidal-Zahnplatten anbelangt, so haben mich meine Untersuchungen Folgendes gelehrt: Es handelt sich dabei nicht, wie ich früher glaubte, um alveolenartige Räume, in die die Zähne eingelassen sind, auch nicht um eine ligamentöse Befestigung der Zähne auf sockelartigen Bildungen nach Art der von O. Hertwig von den Panzerwelsen beschriebenen, sondern Zahn und Zahnplatte bildet ein vollständiges Continuum. Man hat es also nicht sowohl mit wohl differenzirten Zähnen, als vielmehr mit einer von Hohlräumen durchzogenen kuchenartigen Masse zu thun, welche gegen die Mundhöhle herein eine grössere oder geringere Anzahl von spitzen, zackigen Fortsätzen entwickelt. Je einer der obgenannten Hohlräume zieht sich in eine solche Zacke herab und ist von seinen Nachbarn durch Scheidewände von sehr schwankender Stärke getrennt (Fig. 116 Sph Z). Im Innern finden sich Odontoblasten in grosser Masse angehäuft und letztere bilden auch ein starkes Lager zwischen der Unterfläche des Parasphenoids und dem in Frage stehenden Gebilde. Sie sind auf der Figur nicht abgebildet. Diese zackigen Bildungen verhalten sich histiologisch ganz wie die von Hertwig beschriebenen Zähne der Salamander und Tritonen, d. h. sie besitzen eine Doppelspitze, Zahnröhrehen etc. Bei entkalkten Schädeln ist hiervon Nichts zu erblicken. Während sich das Parasphenoid wie alle übrigen Schädelknochen in Carmin intensiv roth färbt, zeigen jene subsphenoidalen Zahnplatten kaum einen Anflug von rother Farbe und stechen von den eingelagerten Odontoblasten scharf ab.

Wenn nun die zahnartigen Bildungen, trotzdem sie mit einer gemeinsamen Basalplatte continuirlich zusammenhängen, wie oben erwähnt, einen gewissen Grad von Beweglichkeit besitzen, so beruht dies auf der ihnen innewohnenden Elasticität; drückt man sie aber kräftig nieder, so brechen sie ab, und man erhält jene früher sehon besprochene netzartige Lamelle.

#### II. Mecodonta.

### 11) Siredon pisciformis.

Ich stelle diese Amblystomen-Larve an die Spitze der Gruppe, weil sämmtliche Mitglieder derselben nach meinen Erfahrungen einmal in ihrem Leben eine Entwicklungsstufe erreichen, welche mit jener des amerikanischen Molches fast bis ins Einzelne übereinstimmt. Zu diesem Ergebniss gelangte ich durch das Studium der Larve von drei verschiedenen Amblystomen-Arten, von Salamandra maculata und atra, Pleurodeles Waltli, Euproctus Rusconii und unseren vier einheimischen Tritonen. Ob die lechriodonten Salamandriden denselben Entwicklungsgang verfolgen, weiss ich nicht, neige aber in Anbetracht des wenig abweichenden Grundplanes ihres Kopfskelets stark zu dieser Annahme hin.

Auf Fig. 6 habe ich den Schädel einer sehr jugendlichen 6 Centim. langen Larve des Axolotl dargestellt. Der Suspensorial-Apparat ist noch mehr nach vorn gerichtet, als im späteren Alter (Fig. 31), wo er sich mehr in die Quere streckt. Dem entsprechend ist der Unterkiefer und das mit dem Hinterende desselben durch ein Band verlöthete Hyoid noch sehr kurz. Die übrigen Differenzen zwischen den verschiedenen Altersstufen betreffen nur die viel grössere Verbreitung des Hyalin-Knorpels, während die knöchernen Schädeltheile noch sehr in den Hintergrund treten.

An der Basis cranii ist bereits das Parasphenoid in Form einer dünnen, glashellen Platte erschienen (Fig. 6 Ps), welche die Schädelhöhle mit ihrem rechenartig eingeschlitzten Vorderrande nur um Weniges überragt; ferner erblickt man das vom Quadratknorpel ausgehende, ein Continuum darstellende Pterygo-palatinum und nach vorn davon den Vomer; beide tragen hechelartig angeordnete Zahngruppen (PP und Vo). Den Aussenrand der hyalinen Riechkapsel flankiren die Alveolar-Fortsätze des Kiefers und Zwischenkiefers (Mx und Pmx). Man sieht, dass Kiefer- und Gaumenbogen eine, sonst nur den Phanero- und Cryptobranchiaten zukommende parallele Richtung zeigen, welche auch von den älteren Axolotln (Fig. 31) beibehalten wird.

Ferner ist von knöchernen Bestandtheilen aufgetreten: das Squamosum (Tp), die Parietalia, Frontalia und Praefrontalia, also sämmtliche Hautknochen mit Ausnahme des Nasale. Knorpel-Ossificationen finden sich nur in den Occipital-Condylen (Cocc); die Labyrinthblasen,

die Trabekel, die Regio quadrata und der Opercular-Apparat sind noch vollständig hyalin. Die Chorda ist an ihrem Vorderende keulig aufgetrieben und liegt in einer Rinne des Parasphenoids. Sie wird beim Abziehen der breiten, beide Labyrinthe basalwärts verbindenden Knorpelplatte (Ob) abgerissen, oder doch aus der Parasphenoid-Rinne herausgezerrt.

Auf der Figur 31 und 44 haben die oben geschilderten Deckknochen in jeder Richtung an Umfang gewonnen und der Primordialschädel ist etwas in den Hintergrund getreten. Trotzdem zeigt er
sich noch immer stärker entwickelt, als bei den fertigen, ausgewachsenen Formen der mecodonten Salamandriden. Die Abschnürung
des Pterygo-palatinum in einen hinteren und vorderen Bezirk (Os
pterygoideum und palatinum) hat sich noch nicht vollzogen; diese
tritt erst bei noch älteren Thieren auf. Dagegen zeigt der Trabekel
schon eine ansehnliche Ossifications-Zone (Os) und die Petroso-occipitalia (Pet, Olat) sind die stärksten Knochenbezirke des ganzen Schädels geworden. Ebenso ist das Operculum gut verknöchert.

Es ist rücksichtlich der Parallele zwischen Phylo- und Ontogenese interessant, auf den das Frontale von aussen her begrenzenden Fortsatz des Parietale (Fig. 44 P) und auf das unter doppelter Krümmung verlaufende Praefrontale (Pf) aufmerksam zu machen; die Aehnlichkeit mit den Cryptobranchiaten, speciell mit Cryptobranchus und Menopoma liegt auf der Hand.

Die Praemaxillaria bestehen nur aus einem Alveolarfortsatz und einem aufsteigenden Theil (Pmx u. Pra); dasselbe gilt für die sehr rudimentär erscheinenden Maxillaria (M), die so gut wie gar keine Spange zur Umschliessung der Orbita nach rückwärts schicken.

Das Parasphenoid hat sich bis zur Spitze des Vomers, der jetzt nur noch eine Zahnreihe trägt, nach vorn ausgedehnt (Ps) und ebenso hat die Basis des Pterygo-palatinum bedeutend an Ausdehnung gewonnen. Zwischen dem Aussenrand dieses Knochens und dem an der Herstellung der Gelenkfläche für den Unterkiefer sich betheiligenden Kopf des Squamosum (Fig. 44 Qu) spannt sich ein straffes Ligament (Lgt) aus, welches auch anderweitig unter den Urodelen getroffen wird. Im Quadratknorpel  $(Qu^1)$  ist ein Ossificationspunct (Fig. 31 oss) aufgetreten. Die Squamosa (Fig. 44 Tp) erstrecken sich sehr weit auf die Labyrinthgegend herauf und stossen mit den Parietalia unmittelbar zusammen.

Im Uebrigen verweise ich, was die Configuration der Knochen anbelangt, auf die mit der grössten Sorgfalt ausgeführten Abbildun-

gen, sowie auf die von Gegenbaur und Friedreich sehon anno 1849 ausgeführte, gediegene Beschreibung des Axolotl-Schädels: Bericht der K. zootom. Anstalt zu Würzburg 1849.

Ueberdies wird uns das Kopfskelet von Siredon anlässlich einer zusammenfassenden Schilderung des Chondrocranium der Salamandriden noch einmal beschäftigen.

Was den Unterkiefer betrifft, so passt auf ihn vollkommen die für dasselbe Gebilde von Proteus gelieferte Schilderung.

# 12) Amblystoma punctatum 1).

Der Schädel zeichnet sich durch eine ganz excessive Breitenentwicklung in der Regio quadrata aus (Fig. 76), und besitzt, da auch die Naso-oral-Gegend in jeder Richtung bedeutend entfaltet ist, im Allgemeinen einen vierschrötigen Habitus. Dieser wird noch gesteigert durch das kurze, gedrungene, zwischen beiden Augenhöhlen liegende Schädelrohr. Es resultirt aus diesen Verhältnissen eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Schädel von Salamandrina persp. und dem Triton torosus aus Californien.

Der Grundplan des Schädels kommt mit demjenigen unseres gefleckten Landsalamanders vollkommen überein, was auch für die mässig starke Knochenstructur im Allgemeinen aufrecht zu erhalten ist. Dies ist auch der Grund, dass ich dieses Thier, trotz der lechriodonten Zahnstellung zu den mecodonten Salamandriden ziehe. Ein Unterschied zwischen seinem Schädel und demjenigen von Sal. maculata beruht namentlich in dem an Dicamptodon erinnernden ausserordentlich breiten Processus ascendentes des paarigen Zwischenkiefers (Pra) und dem zwischen ihnen liegenden verschwindend kleinen Eingang in die Intermaxillarhöhle (Ci); ferner in dem mächtigen Praefrontale (Prf), in welchem man die schon bei Ellipsoglossa und anderen erwähnte Oeffnung findet; es betheiligt sich wie bei Ranodon (Fig. 69) an der Begrenzung des Nasenloches. Die Alveolarspangen des Zwischenkiefers erstrecken sich sehr weit nach aussen und hinten, erreichen aber doch nicht die Ausdehnung, wie bei Batrachoseps (Fig. 95 Pmx); senkrecht absteigende Fortsätze fehlen durchaus.

<sup>1)</sup> Die Abbildungen 76 u. 77 sind nach zwei, durch bedeutende Altersunterschiede von einander getrennten Thieren gefertigt.

Orbitalfortsätze fehlen sämmtlichen, die Orbita von oben her begrenzenden Schädelknochen, was auch für Salamandra gilt.

Die Stirnbeine senken sich mit ihren Vorderenden eine kleine Strecke in die Intermaxillar-Höhle hinab und schicken den beiden aufsteigenden Schenkeln des Zwischenkiefers starke Fortsätze entgegen. Nach hinten bilden sie mit den Scheitelbeinen eine gezackte Naht.

Die Bogengänge des Labyrinthes treten mässig hervor, dagegen sieht man einen mächtigen Knorren an der Dorsalfläche der prootischen Region (Tegmen tympani, Fig. 76 vor *Pet*). Auswärts legt sich daran das Squamosum, einwärts das Parietale. Das distale Ende des breit-spiessförmigen Squamosum ist mit der cylindrischen Quadrat-Verknöcherung synostotisch verlöthet.

Die trabeculare Knochenzone (Orbitosphenoid Os) ist sehr kurz, ähnlich wie beim Axolotl und besitzt am hinteren Rand einen Ausschnitt, welcher die vordere Circumferenz des Foramen opticum bildet (Fig. 77 Fopt).

Das Flügelbein (Pt) ist so massiv verknöchert, wie dies nur bei wenigen Tritonen getroffen wird; in seiner Configuration verhält es sich ganz wie bei Ellipsoglossa, Ranodon und Salamandra, so dass ich darüber hinweggehen kann. Das Parasphenoid bleibt in seinen vorderen zwei Dritttheilen ganz gleichmässig breit, dehnt sich in der Pterygoidgegend stark aus und verjüngt sieh dann rasch gegen die Occipitalgegend zu (Ps). Es ist auf seiner Oberfläche mässig concav und besitzt keinen Türkensattel.

Die Vomero-palatina (Vop) sind zwei breite, nach vorn, wie bei den meisten lechriodonten Salamandriden leierförmig ausgeschnittene (Ci) Platten, welche auf ihrem Hinterrand jederseits eine kleinere laterale, die Choane (Ch) von hinten begrenzende und eine grössere, mediale, mit der der anderen Seite in der Mittellinie zusammenstossende Zahnleiste tragen. Eine deutliche Trennung an der Stelle \*zwischen beiden wird man erst gewahr, wenn man das Präparat mit Kalilauge aufhellt. Ihre Befestigung auf den Vomero-palatin-Platten ist eine so lockere, dass sie bei etwas rascher Abnahme der Mundschleimhaut stets mit abgehen.

# 13) Salamandra atra.

Abgesehen von dem mecodonten Character in der Zahnstellung schliesst sich dieser Molch, welcher von dem gefleckten Landsala-

mander nur wenig abweicht, in seinem knöchernen, wie knorpeligen Schädelbau sehr nahe an Amblystoma an. Schon in der äusseren Configuration zeigen diese beiden Gattungen die allergrösste Uebereinstimmung, was auch für den Carpus und Tarsus gilt.

Ich habe diesem Schädel (Fig. 71, 72) in meiner Arbeit über Salamandrina persp. eine ausführliche Beschreibung gewidmet, so dass ich mich auf wenige Angaben beschränken kann.

Gegenüber von Amblystoma ist der sehlankere Character des Schädels zu betonen; er beruht auf einem grösseren Abstand der Regio petroso-occipitalis vom naso-oralen Bezirk und auf einer stärkeren Einschnürung des dazwischen liegenden Schädelrohres im engeren Sinn. Demgemäss sind die Stirn- und Scheitelbeine mehr in die Länge gestreckt, der ganze Orbital-Raum ist weiter und wird vorn und aussen von der langen Oberkieferspange (M) umzogen.

Die schönste, mir bekannte Abbildung des Salamander-Schädels findet sich in dem bekannten classischen Werke von Rusconi, worauf auch Leydig (Die Molche der württemb. Fauna 1867) aufmerksam macht.

### 14) Chioglossa lusitanica.

Der Schädel zeichnet sich durch einen sehr gracilen Habitus aus und die Scheitelbeine sind so dünn, dass sie die fingerförmig gelappten Kalksäcke des endolymphatischen Apparates hindurchschimmern lassen.

Ebenso sieht man unter dem Praefrontale eine Drüse vom vorderen Winkel der Orbita in die Nasenhöhle eindringen; sie durchbohrt unterhalb des im genannten Knochen liegenden Gefässloches die in die Augenhöhle vorschauende, knorpelige Hinterwand der Nasenkapsel.

Dieser Befund hat mich um so mehr interessirt, als ich in einer neulich veröffentlichten Arbeit über die Kopfdrüsen der Urodelen (Z. f. w. Z. Bd. XXVII) die Frage offen lassen musste, ob die die Orbita erfüllenden Drüsenmassen bei diesem Thier sowohl als bei Plethodon, Batrachoseps und Anderen wirklich in die Nasenhöhle gelangen, ob also andererseits eine Parallele mit der sog. »hinteren Nasendrüse« der Reptilien zu ziehen sei.

Der den Salamandern zu Grund liegende Organisations-Plan des Cranium ist auch hier festgehalten, nur findet sich durchweg eine grössere Schlankheit der Form. Abweichend verhalten sich nur

die Nasenbeine und der Zwischenkiefer. Erstere sind noch gewaltiger entwickelt, als bei Ellipsoglossa, stossen aber wie hier in der Medianlinie mit breitem Rande zusammen, und ragen sehr weit nach vorn, wobei sie sich unter die kurzen, kaum die Schädeloberfläche erreichenden Processus ascendentes des Zwischenkiefers hinunterschieben. Letzterer ist paarig und sehr leicht in seine beiden Hälften zu zerfällen.

Ein weiterer Unterschied von Salamandra beruht auf den sehr weit nach hinten gehenden, die Pterygoid-Spitzen noch um ein gutes Stück überragenden Oberkieferspangen; in noch grösserer Entwicklung sehen wir sie bei Salamandrina und Triton torosus.

Die Zahnreihen der Vomero-palatina sind nicht so stark wellig gebogen, wie bei Salamandra und die Orbito-sphenoide schicken horizontale Fortsätze unter die Scheitel- und Stirnbeine hinunter, welche sich beim letztgenannten Molche nicht vorfinden.

### 15) Die Tritonen.

Sie bieten in ihrem Schädelbau so viel Uebereinstimmendes, dass sie alle zusammen betrachtet werden können. Die von mir untersuchten Arten sind:

Triton viridescens (Nord-Amerika),

- subcristatus (Japan),
- platycephalus (Euproctus Rusc. Corsica),
- torosus (Californien),
- helveticus )
- alpestris (Süd-West-Deutschland),
- taeniatus
- cristatus
- spe? (Nord-Amerika),

Pleurodeles Waltli (Spanien).

Allgemeine Charactere sind 1) die derbe Verknöcherung aller Schädelknochen und die bei vielen Arten stark ausgeprägten Leisten- und Höckerbildungen. (Vergl. Fig. 131, 136, 140.)

- 2) Der kräftige, unpaare, stets mit senkrechten Fortsätzen ausgestattete Zwischenkiefer und die daraus resultirende, von knöchernen Wänden begrenzte Intermaxillar-Höhle.
- 3) Die stets in der Längsaxe des Parasphenoids verlaufenden, schmalen zahntragenden Vomero-palatina, mögen sie nun eine voll-

kommen parallele Richtung einhalten oder mit ihren Hinterenden etwas divergiren.

- 4) Die senkrecht absteigenden Orbital-Fortsätze der Maxillaria, Praefrontalia, Frontalia und Parietalia. Durch die zwei ersteren wird die Nasenhöhle gegen die Orbita herein entweder vollkommen oder nur theilweise (Triton torosus) abgeschlossen.
- 5) Die kräftige Entwickelung resp. Verknöcherung des Suspensorial-Apparates incl. des Squamosum. Letzteres nimmt bei Pleurodeles, Triton subcristatus, viridescens, helveticus, torosus und platycephalus eine T form an und verbindet sich mittelst des nach vorn schauenden Querbalkens mit einem nach hinten, ihm entgegenwachsenden Fortsatz des Stirnbeines.

Dieser dadurch gebildete Pseudo-Jochbogen ist bei Triton platycephalus und helveticus noch sehr graeil (Fig. 135 PF u. tp) und gedeiht zu wahrhaft colossaler Entwickelung bei Triton viridescens, wo eigentlich das ganze Stirnbein nach hinten auswächst (Fig. 131, PF, tp).

Eine Mittelstellung nehmen hierin die übrigen Arten ein, während wieder andere nur Andeutungen davon zeigen. (Vergl. meine Abhandlung über Salamandrina.)

- 6) Die meist sehr deutlich vorspringenden halbeirkelförmigen Canäle (Fig. 135, 140, 144 Bgg).
  - 7) Die immer sehr kurz abgesetzten Occipital-Condylen.
- S) Die Anwesenheit einer gewöhnlich sehr tiefen Sella turcica im Parasphenoid.
- 9) Ober- und Zwischenkiefer betheiligen sich durch mächtige Processus palatini sehr wesentlich am Aufbau des Mundhöhlendaches.

# Triton viridescens und subcristatus.

Der Schädel dieser beiden Tritonen stimmt durch die äusserst derbe Ossification aller Theile überein, ja letztere erreicht einen so hohen Grad, dass wir nirgends in der übrigen Urodelen-Welt ein solch festes Gefüge im Kopfskelet antreffen; dabei tritt das Chondrocranium in ganz ähnlicher Weise, wie ich es von Salamandrina persp. beschrieben habe, in den Hintergrund, und ist kaum noch spurweise vorhanden.

In ihren äusseren Formverhältnissen zeigen sie sich ziemlich different; während nämlich der Vorderkopf von Triton viridescens eine

schnabelartige Verjüngung zeigt und dadurch an Triton taeniatus erinnert, ist derjenige des andern Thieres nach Salamander-Art verbreitert und besitzt demgemäss weiter ausspringende Oberkieferbögen. (Fig. 131 u. 140). Bei beiden werden die aufsteigenden Fortsätze des Zwischenkiefers von den Nasalia (N) vollständig zugedeckt. Der Schädel des Triton subcristatus zeigt in der Scheitelbeingegend eine starke Einschnürung und die Parietalia und Frontalia selbst sind von einer Menge kleiner, dicht gedrängt liegender Vertiefungen (von eingelagerten Hautdrüsen herrührend) überzogen. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei Tr. viridescens auf der Oberfläche dieser Knochen um ein stark ausgeprägtes Leistensystem, das namentlich auf dem hinteren Bezirk der Stirnbeine und auf der ganzen Fläche der Scheitelbeine zu förmlichen Knochenwällen sich erhebt. Es sind eigentliche Zugleisten, zu Stande gekommen unter dem Einflusse der starken Kaumuskulatur (Fig. 131 P). Bei jungen Thieren ist hiervon wenig zu sehen. Bei beiden Molchen erstrecken sich die Parietalia über einen grossen Bezirk der Labyrinthkapseln, welche bei der japanesischen Art mehr in die Breite entwickelt sind. Auch sind letztere hier, ganz ähnlich wie bei den Phanerobranchiaten, nach hinten und aussen in einen spitzen Fortsatz ausgezogen, welcher von dem hinteren Schenkel des Squamosum (Fig. 140 tp1) in seiner ganzen Länge von aussen her flankirt wird. Bei dem amerikanischen Triton ragt letzterer (Fig. 131  $tp^{+}$ ) nicht ganz bis zum hintersten Ende des Petrosum, welches überdies hier mehr abgerundet ist als dort (Fig. 131\*).

Bei beiden Arten fehlt ein Canalis ineisivus, da die Processus descendentes des Praemaxillare auf eine grosse Strecke synostotisch verlöthet sind, somit alle Spuren einer früheren paarigen Anlage verloren haben. Vergl. damit das über Desmognathus Gesagte! Die vor der in die Mundhöhle mündenden Intermaxillar-Höhle (Fig. 136 Ci) von beiden Seiten zusammenstossenden Vomero-palatin-Platten sind bei diesen Thieren geringer als bei allen übrigen Urodelen entwickelt und besitzen lateralwärts einen tiefen Ausschnitt zur theilweisen Begrenzung der mächtig ausgeprägten Choanen (Fig. 136 Vop u. Ch). Sie stehen dadurch zu den übrigen Urodelen, z. B. zu Tr. platycephalus (Fig. 141 Vop u. Ch), Tr. eristatus (Fig. 111 Vop u. Ch), und noch mehr zu den lechriodonten Formen in scharfem Gegensatz.

Die nach rückwärts laufenden Spangen der Vomero-palatina sind mächtig entwickelt und weisen auf eine starke Kraftentfaltung beim Festhalten der Beute hin. Dafür spricht auch die stattliche Entfaltung des Kieferbogens und des ganzen Suspensorial-Apparates. Letzterer erhält nicht nur von aussen her durch das mit dem Postfrontal-Fortsatz gestützte und mit der Labyrinthwand innig verlöthete Squamosum (Fig. 131, 140 Tp), sondern auch von unten her durch das mächtige Pterygoid einen kräftigen Strebepfeiler (Fig. 136 Pt). Alles wirkt zusammen um der derben Mandibularspange beim Schluss des Mundes ein genügend festes Widerlager entgegenzusetzen. Es ist mir unzweifelhaft, dass zu dieser ansehnlichen Entfaltung der Kiefertheile die fast ausschliesslich aus Käfern, Heuschrecken und Asseln bestehende Nahrung in directer Beziehung steht 1). Ich habe auf Aehnliches auch in meiner schon öfters citirten Abhandlung aufmerksam gemacht.

Die Apertura lacrimalis an der Vorderwand wird genau wie bei andern Tritonen und auch bei Salamandrina durch eine Incisur an den Orbitalfortsätzen des Praefrontale und des Oberkiefers erzeugt.

Erwähnenswerth ist noch die durchaus asymmetrische Entwicklung der auf der Dorsalseite des Schädels von Triton subcristatus liegenden Knochen; sie sind durch schlangenförmig gekrümmte Suturen von einander getrennt (Fig. 140).

Bei beiden Thieren stellt die Fenestra ovalis nur eine im Verhältniss zu den lechriodonten Urodelen kleine Oeffnung dar. Das dolchförmige Parasphenoid besitzt die napfförmige Sella turcica in einer Tiefe, wie sie mir sonst nirgends unter den geschwänzten Amphibien begegnet ist.

Ich habe schon oben erwähnt, dass bei Beiden in der vorderen Region des Praemaxillare eine synostotische Vereinigung der absteigenden Fortsätze dieses Knochens zu bemerken ist, wodurch die Zwischenkieferhöhle bedeutend reducirt wird. Nach hinten zu ist nun diese compacte Knochenmasse als Andeutung ihrer paarigen Anlage eingefurcht und rechts und links in zwei kurze Fortsätze ausgezogen, welche sich mit den am medialen Rand der Dorsalseite der Vomero – palatina stark emporspringenden Leisten durch eine Schuppennaht vereinigen. Was also hier am Aufbau des Cavum intermaxillare von Seiten des Zwischenkiefers nicht geleistet wird,

<sup>1)</sup> Bei dieser Gelegenheit will ich nicht unerwähnt lassen, dass ich, wie RATHKE im Magen von Dicamptodon, so in demjenigen von Amblystoma tigrinum die Reste einer Spitzmaus vorfand, deren Haare den ganzen Darmcanal erfüllten.

übernehmen die Vomero-palatina. Vergl. das Verhalten von Salamandrina.

Am Aufbau dieses knöchernen Septum nasi betheiligen sich auch noch die Nasenbeine, welche klammerartig über die mediale Seite der senkrechten Fortsätze des Zwischenkiefers herabgreifen und sich ausserordentlich fest mit letzterem verlöthen.

Dazu kommt ein sehr merkwürdiges, nur bei Tr. viridescens zu beobachtendes Verhalten. Es betrifft die Vorderenden der Stirnbeine, welche rechts und links von der Median-Linie einen schmalen, hakenförmig gekrümmten Fortsatz nach vorn und abwärts schicken und dadurch sich mit der obgenannten senkrechten Crista der Vomero-palatin-Platte verbinden (Fig. 97 F, Pr, Ver u. Fig. 109 F, Pr, Ver). Zwischen beiden Fortsätzen bleibt in der Mittellinie eine Spalte übrig (Fig. 97 Ci), wodurch das Cavum cranii und intermaxillare mit einander communiciren. Es handelt sich also bei diesem Thier nicht wie beim Brillensalamander um einen vollkommen knöchernen Abschluss der Schädelhöhle gegen das Nasen-Cavum und ich glaube auch nicht, dass die von mir bei letzterem Thier nachgewiesenen »Processus uncinati« ossis frontis mit den hakenförmigen Bildungen von Triton viridescens ohne weiteres zu parallelisiren sind. Gleichwohl bieten Beide viel Aehnliches, so vor Allem in Beziehung auf die Topographie des Foramen olfactorium, das hier wie dort innen und oben von den Stirnbeinfortsätzen, aussen von dem Vorderrand des Orbitosphenoids (Fig. 97, 109 Os) und unten von dem Vomero-palatinum (Vop, Pr1) begrenzt wird. Ebenso stimmen beide Schädel in der durch die obigen Verhältnisse herbeigeführten wesentlichen Beschränkung des primordialen Ethmoid-Gerüstes, insoweit es aus Hyalin-Knorpel besteht, überein. Wenn ich trotz alledem die Stirnfortsätze beider Molche nicht für homolog erkläre, so hält mich davon ihr ganz verschiedener Ursprung an den Stirnbeinen ab. Während sie nämlich bei dem amerikanischen Thier die einfache Vorwärtsverlängerung der Hauptmasse des Frontale bilden und weit nach vorn von der auch hier, wie bei allen Tritonen stark ausgeprägten Crista ethmoidalis ossis frontis liegen, bilden sie gerade bei Salamandrina eine Weiterentwicklung der letzteren und krümmen sich, statt zum Vomer zum Schnabel des Parasphenoids hinab. Dabei stellen sie keineswegs die letzten Ausläufer der Stirnbeine dar, welche wir vielmehr in den lateralwärts die Intermaxillar-Höhle mit begrenzenden und mit den Fortsätzen des Vomero-palatins in

Verbindung tretenden vorderen Fortsätzen derselben zu erblicken haben. (Salamandrina persp. Fig. 39 i, g.)

Will man also parallelisiren, so könnten nur die letzteren und nicht die eigentlichen »Processus uncinati« in Frage kommen.

Es wäre mir sehr interessant, zu wissen, wie sich in Beziehung auf diesen Punct der ausgewachsene, spanische Pleurodeles verhält. Was ich an einer grossen, mit langen Kiemenbüscheln versehenen Larve ermitteln konnte ist Folgendes: Die Vorderenden der Stirnbeine sind ausserordentlich verbreitert und erstrecken sich in der Mittellinie dicht beisammen liegend fast bis zur Schnauzenspitze nach vorn. Dabei werden sie von den aufsteigenden Schenkeln des Zwischenkiefers theilweise bedeckt und liegen dem äusserst niedrigen und breit entwickelten Knorpelseptum der Nasenhöhlen innig auf. Somit sind sie nur durch diese dünne Knorpelschicht von dem Parasphenoid-Schnabel getrennt, welcher ebenfalls bis zur Schnauzengegend nach vorn sich erstreckt. Es ist nicht unmöglich, dass beide Knochen bei einer a priori zu erwartenden, später eintretenden Reduction des Chondrocranium in directe Berührung mit einander gelangen. Sicher konnte ich dieses wegen Materialmangels nicht feststellen.

Mit der von Leisten und Höckern förmlich strotzenden äusseren Configuration des Schädels der beiden eben geschilderten Tritonen stimmt eine andere amerikanische Tritonen-Species, die ich nicht näher zu bestimmen vermochte, vollkommen überein. Der Türkensattel ist auch hier ausnehmend tief und das Squamosum, sowie die Labyrinthkapseln geben an derbem, massigem Character denjenigen der obigen Thiere Nichts nach.

## Triton torosus.

Der Schädel ähnelt, wie ich schon früher l. c. betont habe, durch seine breite gedrungene Form, vor allem aber durch die das Quadratum fast berührenden langen Oberkieferspangen unter allen Tritonen am meisten dem des italienischen Brillensalamanders (Fig. 144). Sieht man aber genauer zu, so erkennt man, dass er viel zartere, transparentere Knochen, ohne alle Höcker und Leisten besitzt und dass das Chondrocranium lange nicht in dem Maasse reducirt ist, wie bei jener Form. Ja bezüglich des letzteren Punctes muss er vielmehr als eine sehr niedrige Form betrachtet werden, denn er besitzt noch, was mir von keinem andern Triton bekannt ist, kleine hyaline

Alisphenoide. Ferner unterscheidet er sich von Salamandrina durch den unpaaren, mit einem Canalis incisivus versehenen Zwischenkiefer, dessen aufsteigende papierdünne und nach hinten spitz auslaufende Fortsätze (Fig. 144 *Pmx*) in tiefe Rinnen des Frontale (*F*) eingefalzt liegen und eine weite Intermaxillar-Oeffnung (*Ci*) umschliessen. Die Crista ethmoidalis ossis frontis ist gut ausgeprägt; von »Processus uncinati« ist aber keine Rede.

In der Bildung der cerebralen Fläche des Parasphenoids haben die beiden Thiere sehr viel Aehnlichkeit; hier wie dort handelt es sich um zwei hinter einander liegende, von lippigen Rändern umsäumte Gruben, wovon die hintere, kleinere als Türkensattel aufzufassen ist und auch aus dem Grund unser Interesse erweckt, weil sie an ihrem Aussenrand flügelartige Fortsätze zur Verbindung mit der Regio prootica absehickt.

Der Suspensorial-Apparat ist durchweg zarter, als bei den übrigen, einen Pseudo-Jochbogen besitzenden Tritonen, während die halbcirkelförmigen Canäle sehr kräftig ausgeprägt sind.

# Salamandrina perspicillata.

Dass diese Form nicht zu den Salamandern, sondern zu den Tritonen gestellt werden muss, glaube ich früher schon l. c. zur Genüge bewiesen zu haben. An derselben Stelle habe ich gezeigt, wie der Schädel dieses Thieres erstlich wegen der grossen Reduction des Chondrocranium und dann vor Allem wegen der oben kurz erwähnten Configuration der Ethmoidal-Gegend als die höchst entwickelte Urodelenform zu betrachten sei. Ich will die damals gegebene ausführliche Schilderung nicht recapituliren, sondern einfach auf meine schon oft citirte Arbeit verweisen, wo man die genauesten Detail-Augaben und Abbildungen treffen wird. Bei der Besprechung der durch Quer- und Längsschnitte gewonnenen Resultate komme ich übrigens noch einmal darauf zurück.

# Das Chondroeranium der Salamandriden.

Wir gehen dabei am besten von dem jungen Siredon pisciformis (Fig. 6) aus und finden hier den schon bei der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung hervorgehobenen Grundplan im Allgemeinen wiedergegeben.

Rechts und links von der Mittellinie liegen hinten die beiden

mit der basalen Trabekular-Platte (Ob) schon vollkommen verwachsenen Gehörkapseln (GK) sammt dem hutförmigen Operculum (Op). Auch an der oberen Circumferenz des Foramen occipitale ist ein Zusammenfluss von beiden Seiten erfolgt.

Nach vorn hängen die beiden Labyrinthblasen mit den Trabekeln continuirlich zusammen und nach aussen und vorn sitzt der mit ihnen nicht verschmolzene, sondern ihnen nur angelagerte Suspensorial-Apparat, an dem man einen Quadrat- und Pterygoid-Theil (Qu u Ptc) unterscheiden kann; an seiner hinteren Peripherie ragt ein kleines Knorpelspitzchen hervor, das auf der Abbildung mit keiner eigenen Bezeichnung versehen ist. Die Trabekel fliessen nach vorn zu der knorpeligen ethmoidalen Basal-Lamelle zusammen Is Fig. 6), welche in ihrer Vorwärtsverlängerung sich zum Nasen-Septum verdickt und auch bei den ältesten Axolotln die ganze Höhe des Vorderkopfes durchsetzt. Sie besteht übrigens nicht durchweg aus hyaliner Knorpelsubstanz, sondern schliesst einen centralen Hohlraum ein, der zugleich etwas basalwärts gerückt ist. Demgemäss erhält man bei von der Dorsal-Seite vordringenden Horizontal-Schnitten zuerst ein noch ganz homogenes, nur aus Knorpel bestehendes Nasen-Septum. Beim zweiten Schnitt aber schon stösst man genau in der Mitte desselben auf eine Stelle, wo der Knorpel resorbirt ist und wie ausgenagt erscheint (Fig. 28 Sept + u. Fig. 34 \*). Auf der erstgenannten Abbildung sieht man die vordere und hintere Excavation des Septum von Bindegewebe (Bg) erfüllt und nach hinten und aussen davon bricht der vom Vorderhirn (Ge. Ge) entspringende Olfactorius [Olf] unter pinselförmiger Ausstrahlung in die Nasenhöhle durch. Letztere ist in ihrer ganzen seitlichen Circumferenz von Hyalinknorpel (NK) gebildet und besitzt hinten in der Richtung des Pfeiles bei n eine feine Oeffnung für den Ramus nasalis Trigemini. Sehr merkwürdig und für mich rein unerklärlich ist eine auch schon von J. G. Fischer l. c. bemerkte und abgebildete deutliche Anastomose zwischen dem Riechnerven und dem genannten Zweige des Quintus. Es steht eine solche Verbindung zwischen einem specifischen und ausser der Reihe spinaler Elemente liegenden Sinnesnerven und einem dem letzteren entschieden zugehörigen Theile in der vergleichenden Anatomie bis jetzt einzig da und ist wohl einer eingehenderen Untersuchung werth, als sie mir bei der vorliegenden Aufgabe möglich war.

Dringt man mit den Schnitten mehr in die Tiefe, so sieht man die centrale Höhle immer weiter sich ausdehnen und bemerkt, dass sie von dicht verfilztem Bindegewebe und einer Unmasse von Capillaren erfüllt ist (Fig. 29 Bg, Ci). Diese Ausfüllmasse ist noch viel stärker entwickelt bei ganz jungen Thieren, wo sie dorsalwärts von dem Septalknorpel gar nicht überwachsen ist, sondern frei unter den Frontalia zu Tage liegt (Fig. 30, 33 Bg [Ci]). Die in der Bindegewebsmasse eingestreuten Spindelzellen lassen auf's Schönste ihre Abkunft von Knorpelzellen, die zuerst strahlig werden, erkennen. Dies gilt namentlich für die dem Septal-Knorpel zunächst liegenden Partien.

Ist man endlich mit den Horizontal-Schnitten an der Ventralseite der Nasenscheidewand angekommen, so bemerkt man ganz vorn in der bindegewebigen Ausfüllmasse, unmittelbar am Abgang der aufsteigenden Praemaxillar-Fortsätze (Pmx, Pra) einen kleinen von spärlichen Drüsenschläuchen eingenommenen Hohlraum (Fig. 29, 33 D). Ich werde auf ihre Bedeutung später noch einmal zurückkommen, für jetzt sei nur so viel bemerkt, dass wir in der im Septum nasale gelegenen Höhle das Analogon des Cavum intermaxillare aller Salamandriden zu erkennen haben.

Ein sehr intructives Bild über das Zustandekommen der Nasen-kapsel liefert ein Schnitt, welcher dicht neben dem Nasen-Septum in sagittaler Richtung durch den Schädel geführt worden ist (Fig. 32). Es handelt sich um ein 6 Centim. langes Thier und demgemäss liegt die knorpelige Nasenkapsel (NK) an ihrer Oberfläche zwischen Stirnbein (F) und der Praemaxille (Pmx) eine grosse Strecke weit blos und ist nur von der äusseren Haut bedeckt, die auf der Abbildung nicht dargestellt ist. Ebenso wird das Knorpelgerüst nach unten zu zwischen Praemaxillare und dem Vomer (Vop) nur von der Mundschleimhaut (MS) bedeckt, weiter nach hinten aber lehnt sich das Parasphenoid an dasselbe an (Ps). Die hyaline Nasenkapsel selbst wird an ihrer hinteren Circumferenz vom Olfactorius durchschossen, welcher sich hier wie bei allen übrigen Salamandriden sofort nach seinem Eintritt in einen ventralen und dorsalen Ast spaltet (Olf \*).

Zur allgemeinen Configuration der Naso-ethmoidgegend ist noch Folgendes nachzutragen. Die beim ganz jungen Axolotl im Verhältniss viel grösseren Choanen (Fig. 6 Ch) werden nach rückwärts von dem Antorbital-Fortsatz (AF) umsäumt. Letzterer liegt noch sehr eng der Nasenblase an und differenzirt sieh erst später in der auf Fig. 44 AF angedeuteten Weise, und ist durch Bindegewebe (Bg) mit dem Geruchsack verlöthet. Letzterer gewinnt mehr und mehr an Ausdelmung, baucht sieh in der Umgebung der äusseren Nasenöffnung (Fig. 44 Apn) mächtig empor (NK) und treibt nach vorn einen

dem Zwischenkiefer zum Widerlager dienenden Fortsatz (Pa). Dadurch erscheint die sehon beim jungen Exemplar zu bemerkende Höhlung an der vorderen Circumferenz des Nasen-Septum noch mehr vertieft (Ci).

Die ganze Nasenkapsel des Axolotl besteht somit aus Hyalinknorpel und nur eine kleine, in der Umgebung der Choane (Fig. 31 Ch) gelegene Stelle macht eine Ausnahme, insofern sie von einer Bindegewebsmembran ausgefüllt wird (Bg).

Auf der durch die Abbildungen 31 und 44 dargestellten Altersstufe ist schon eine vollkommene Verschmelzung des Suspensorial-Apparates mit der übrigen Schädelmasse, vor allem mit derjenigen Stelle des Trabekels zu Stande gekommen, welche man mit Alisphenoid zu bezeichnen gewohnt ist (As). Zugleich hat das vorher scharf zugespitzte Ende des Flügelknorpels (Pte) eine keulige Auftreibung erfahren und hat sich bis in die Nähe des Antorbital-Fortsatzes nach vorn gestreckt. Man kann somit zwischen der Quadratknorpelmasse und dem Flügelknorpel einer- sowie zwischen diesem und dem Trabekel (Alisphenoid) eine continuirliche Verbindung constatiren, ein Verhalten, das auch sämmtlichen lechriodonten sowie auch einem Theil der mecodonten Salamandriden eigenthümlich ist. Ich hebe dies, um es nicht später wiederholen zu müssen, hiermit ausdrücklich hervor und mache auf die Figuren 65, 69, 71, 72, 74, 76, 95, 99, 106 aufmerksam.

Wie schon aus dem osteologischen Abschnitt zu ersehen war, handelt es sich beim alten, ausgewachsenen Axolotl dem jungen gegentiber im Wesentlichen nur um eine Reduction des Knorpelschädels in der Labyrinth- und vorderen Trabekelgegend. Wenn man nun die Ausdehnung der die erstere betreffenden Ossificationszone in Erwägung zieht, so ist man genöthigt, den Schädel von Ellipsoglossa (Fig. 64, 65, 67) in gewissem Sinn als auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe stehen geblieben zu betrachten, als sie der geschlechtsreife Axolotl erreicht. Ich habe ja schon erwähnt, dass die Labyrinthgegend von Ellipsoglossa nach Art der Phancro- und Cryptobranchiaten durch einen queren, den Opercular-Apparat einschliessenden Knorpelgürtel in eine vordere und hintere Partie zerfällt werde.

An dem Puncte, wo die Pars ossea und hyalina vom Quadratum des letztgenannten Molehes zusammenstossen, geht nach rückwärts ein ziemlich langer Knorpelstiel ab, welcher sich in ein Ligament verlängert, das sich mit dem Hyoid-Bogen verbindet (Fig. 65 HF). Ganz dasselbe

Verhalten beobachten wir bei Ranodon und den beiden Salamandrella-Arten, nur dass hier der Knorpelstiel etwas kürzer ist (Fig. 69 HF). Im sonstigen Suspensorial-Apparat zeigt sich nur bei Ranodon eine Abweichung, die aber unser höchstes Interesse verdient. Nachdem nämlich der dünne spindelförmig aufgetriebene Pterygoidknorpel (Ptc) seinen Weg eine Strecke weit nach aussen und vorn verfolgt hat, hört er nicht, wie bei sämmtlichen übrigen Salamandriden und Cryptobranchiaten frei auf, sondern fliesst continuirlich mit der in der Rinne der Oberkieferspange liegenden, vom Nasal-Gerüst entspringenden Knorpelspange (Fig. 69 + +) zusammen. Ich habe dieses sonst nur bei Anuren vorkommende Verhalten bei keinem andern geschwänzten Batrachier wahrgenommen und weiss nicht, wie es gerade bei diesem Molch zu Stande gekommen ist? Nur so viel ist klar, dass es sich um einen secundären Process handelt, der erst nach Ablauf der Larvenperiode aufgetreten sein kann. Dies ist schon daraus zu entnehmen, dass der Pterygo-palatin-Bogen bei sämmtlichen Urodelen-Larven, wie schon oben erwähnt, nach vorn und einwärts geht und die nach aussen und vorn schauende Richtung erst nach und nach gewinnt; somit kann es sich auch erst nach Erreichung dieses Verhaltens um einen Contact des Oberkiefer- und Pterygoidknorpels gehandelt haben.

Letzterer wird bei Ellipsoglossa durch einen äusserst zarten, wellig geschwungenen Knorpelfaden dargestellt (Fig. 64 Ptc), welcher mit den Spitzen der Oberkieferspangen beinahe zusammenstösst.

Weder bei Ranodon noch bei Ellipsoglossa handelt es sich um einen von der Nasenkapsel frei abstehenden Antorbitalfortsatz, er ist vielmehr eng mit jener verschmolzen und stellt die hintere Lippe der Choane dar (Fig. 65, 70 AF. Ch). Die in die Orbita hereinschauende knorpelige Nasenkapsel besitzt zwei Oeffnungen, eine grosse laterale von einem Gefäss durchbohrte und eine jener an Grösse nicht viel nachstehende mediale, durch welche wie bei allen Urodelen der Ram. nasalis Trigemini tritt.

Das nach vorn zu mehr oder weniger weit ausgedehnte knorpelige Alisphenoid streicht in seiner Rückwärtsverlängerung genau wie bei den Cryptobranchiaten an der Innenwand des Labyrinths vorbei und geht allmälig von der sagittalen in die horizontale Richtung über, wobei es sich, auf dem Parasphenoid aufliegend, mit dem der andern Seite verbindet und sich zugleich zwischen beide Occipital-Condylen nach hinten einschiebt. Es sind dies die Parachordal-Elemente Parker's, welche nicht nur bei diesem Thier, sondern überhaupt

bei allen Salamandriden in grösserer oder geringerer Ausdehnung zeitlebens persistiren. In ganz gleicher Weise wie bei Ranodon und Ellipsoglossa verhalten sie sich bei Plethodon und allen Spelerpes-Arten, ebenso bei der Gattung Salamandra (Fig. 71, 72 Ob), Amblystoma, Anaides, Chioglossa, und wahrscheinlich auch bei Batrachoseps. Nirgends aber erreicht die knorpelige Trabekular-Platte die den Cryptobranchiaten und Salamandriden-Larven (Axolotl) zukommende Ausdehnung.

Wie also an der Basis des Schädels in der unteren Circumferenz des Foramen occipitale eine Knorpelmasse getroffen wird, so besitzen auch alle Salamandriden, oder wie ich richtiger sagen würde, alle Urodelen insgesammt, ein hyalines Knorpelstück am oberen Umfang der genannten Oeffnung (Fig. 69, 71). Dies ist stets von viel geringerem Umfang als das untere und liegt entweder frei zu Tage als Commissur zwischen den in der Mittellinie nicht vereinigten Occipital-Spangen, oder rückt bei Vereinigung der letzteren an ihre untere Seite, wo es wie angekittet festhängt und sich auch noch in die Scheitelbeinregion erstrecken kann. Im letzteren Fall wird es gewöhnlich erst bei Anfertigung von Querschnitten entdeckt Es gehört seiner Genese nach wohl zu den Labyrinthblasen (vergl. Fig. 24) und stellt eine dorsale Verwachsung derselben dar.

Die Verhältnisse des knorpeligen Nasengerüstes lassen sich nur an Querschnitten richtig erkennen und ich gehe deshalb zuerst zur Besprechung derjenigen über, die ich an Salamandrella Keyserling i gewonnen habe.

Auf dem noch vor die äusseren Nasenöffnungen fallenden Schnitt (Fig. 39) erblickt man die mit Zähnen bewaffneten Alveolar-Fortsätze des Zwischenkiefers (Pmx); dorsalwärts von ihnen und zugleich der Mittellinie etwas genähert liegen zwei hyaline Knorpelbalken (Tr), die, wie aus Fig. 88 prm zu ersehen, nach vorn und einwärts geschwungene Ausläufer der medialen Nasenkapselwände darstellen. Nach auswärts aufwärts von ihnen trifft man auf den rings durch Knorpel begrenzten vordersten Blindsack der Nasenhöhle (NK).

Von oben her lagern sich die Processus ascendentes des Zwischenkiefers, an deren Unterfläche man (genau in ihrem Vereinigungspunct in der Mittellinie) einen kleinen Knorpelkörper entdeckt, der sich weit rückwärts zu einem Balken auszieht und einen Ausläufer des hyalinen Daches vom Nasenseptum darstellt. Er entspricht dem auch bei Salamandra vorkommenden und von mir schon früher 1. e. berücksichtigten zungenförmigen Fortsatz (Fig. 71, 72, ZF); bei

Ranodon (Fig. 70 KZ) ist er doppelt und man sieht hier sehr deutlich seine Zusammengehörigkeit mit der dorsalen Knorpelplatte des Internasal-Raumes (Eth.). Der ganze zwischen den Alveolar- und aufsteigenden Fortsätzen des Praemaxillare einer- sowie den Nasenkapseln andererseits liegende Raum wird von Drüsenschläuchen (D) erfüllt, welche sich auch noch auf dem zweiten Schnitt (Fig. 88 D) bemerklich machen. Sie umwachsen hier jedoch nicht mehr die untere Circumferenz der Nasenkapsel, sondern werden durch den sehon oben erwähnten Fortsatz (prm) davon abgelenkt. An der medialen Seite der Nasenhöhle erscheint der Schnauzenast des Trigeminus (Fig. 88 n).

Die beiden basalwärts liegenden Praemaxillar-Hälften (Pmx) sind auseinander gerückt und die Drüsenmassen werden in dem dadurch gebildeten Zwischenraum nur von der Mundschleimhaut (MS) umspannt. Auswärts von den Processus ascendentes (Pra) ist die vorderste Spitze des Nasale (N) aufgetreten. Drei Querschnitte (Fig. 98) nach hinten bekommt man einen von Drüsenmassen (D) erfüllten, mit Ausnahme der unteren Wand, welche von Seiten der Mundschleimhaut (MS) gebildet wird, ganz von Knorpelplatten begrenzten Internasal-Raum. Die beiden Seitenwände desselben sind vom Ramus nasalis Trigemini (n) durchbrochen, welcher an dieser Stelle aus dem Riechsack in die Internasal-Höhle tritt. Gleich im nächsten Schnitt sind die Seitenwände wieder intact. Unterhalb der dicht zusammenschliessenden Processus ascendentes des Zwischenkiefers (Pra) sind beide Nasenkapseln durch eine sanft gewölbte Knorpelspange commissurartig verbunden. Das Cavum nasale ist hier noch rings von Knorpel umschlossen, weiter nach hinten treten unterhalb des Nasale und oberhalb der medialen Hälfte der Vomero-palatin Platten Lücken in demselben auf.

Je mehr man mit den Schnitten nach rückwärts geht, desto höher werden die Nasenräume und das Spatium internasale. Letzteres wird zugleich immer enger bis es schliesslich, ganz ähnlich wie bei Amphiuma (Fig. 57 \*), eine sagittal gestellte Knorpellamelle repräsentirt (Fig. 51 Sept), welche sich in zwei obere, fast rein transversell gestellte und in zwei untere, schräg nach abwärts auswärts gehende Fortsätze (aa,  $a^{\dagger}a^{\dagger}$ ) gabelt. Die unteren schliessen zusammt der Mundschleimhaut (MS) einen pyramidalen Raum ein, in welchem die letzten, hintersten Ausläufer der oben geschilderten Drüsenmassen (D) liegen. Weiter nach hinten verschwindet dieser Raum und man hat ein dünnes, oben und unten in zwei Querschenkel auslaufendes Nasen-Septum vor sich. Unterhalb des unteren Querschenkels, in

dem Raum zwischen beiden Vomero-palatina, liegt ein dicker Ausführungsgang der obgenannten Drüsen (Fig. 85 DA).

Rechts und links von der so gebildeten Nasenscheidewand ist von neuem ein Drüsenlager aufgetreten (DD). Am dicksten geschichtet liegen die Schläuche gegen die Median-Ebene zu, während sie am Boden und der Decke der Nasenkapsel höchstens in zwei bis drei Lagen angeordnet sind (D''D'). Durch fünf weitere Querschnitte hindurch bleibt das Drüsenlager eben so mächtig, ja gewinnt nach rückwärts zu sogar noch an Umfang; zugleich kommen auch die eine Streeke weit nur auf die Septal- und Oberkiefergegend beschränkt gewesenen Knorpellamellen der Nasenkapsel wieder mehr zur Geltung. So sehen wir nur auswärts von den oberen Schenkeln der Nasenseheidewand (Fig. 85 aa) eine kleine Lücke im Knorpel und eine grössere in der Vomero-palatin-Gegend (D''). Somit wird die ganze Innen- und Aussenwand, sowie die Decke und ein kleiner Theil des Bodens der Nasenhöhle von Knorpel gebildet. Ueberdies geht an der Aussenwand ein in die Oberkieferspange sich hinein erstreckender langer Fortsatz ab (Fig. 85 Me).

Am Dache des Vorderkopfes sind die aufsteigenden Praemaxillarschenkel geschwunden und an ihre Stelle sind die vordersten Ausläufer der Stirnbeine (F) und über diesen die Nasalia (N) getreten. Auswärts von letzteren liegt das H. Praefrontale. Der Oberkiefer ist entfernt.

Noch weiter nach hinten findet man die Septallamelle bis auf ihren untersten Abschnitt geschwunden, dagegen hat sich die Basallamelle (basales Ethmoidstück der Trabekel) mächtig verbreitert und bildet den knorpeligen Boden des vordersten Schädelraumes, an dem wir jetzt angelangt sind. Zwischen der knorpeligen Basallamelle (Fig. 78 Sept) und der Unterfläche der Stirnbeine (F) treffen wir einen von zwei grossen, gestreckt ovalen Oeffnungen (Olf) durchbohrten Vorhang aus Bindegewebe (BgM), welcher das Cavum eranii nach vorn zum Abschluss bringt.

Unterhalb der Basallamelle (Sept), zwischen ihr und den Vomeropalatina (Vop) liegt der Schnabel des Parasphenoids (Ps). Die auf der vorigen Figur hauptsächlich längs der Medianlinie gelagerten Drüsenschläuche erscheinen hier (D) lateralwärts von der Olfactorius-Oeffnung gedrängt, liegen nach oben von den Choanen im hintersten Theil der Oberkieferhöhle und werden dabei von allen Seiten von Knorpel umspannt (Mc). Diese Drüsenmassen sieht man auf der Figur 78 sehr deutlich an der Stelle \* den Oberkieferknorpel durch-

wachsen und ein Schnitt noch weiter nach rückwärts belehrt uns (Fig. 79 AD), dass sie aus dem vordersten Winkel der Augenhöhle stammen. Vergl. damit Chioglossa und Salamandrina.

Auf der Abbildung 79 sieht man die ethmoidale Trabekular-Platte sehr ausgedehnt und an ihren äusseren Enden verdickt (r). Nach oben zu unter der lateralen Partie liegt ein Knorpelbalken (r'), der an seiner Unterfläche Spuren perichondrostotischer Verknöcherung zeigt (Oss). r und r' sind die Enden des an seinem Vorderrand gespaltenen Orbitosphenoids. (Vergleiche Fig. 69  $\dagger$  und Fig. 96 r'r', r''r''.)

Zwei Schnitte weiter nach rückwärts sieht man sehr deutlich die Zusammengehörigkeit der ethmoidalen Trabekular- Platte mit den von vielem Fett erfüllten und auch noch Knorpelreste einschliessenden Orbitosphenoiden (Os). Beide zusammen bilden einen von Bindegewebe (Bg), vergl. auch die vorige Figur bei Bg) ausgekleideten kahnförmigen Raum, dessen Boden von Seiten des Parasphenoids und der Vomero-palatina noch verstärkt und dessen Dach von den Frontalia gebildet wird (F) Fig. 86).

Nach hinten zu wird die basale Knorpelplatte immer dünner und schliesslich verschwindet sie ganz, um einer die Dorsalfläche des Parasphenoids bedeckenden Bindegewebsschicht Platz zu machen; zugleich nehmen die Orbitosphenoide eine compactere Beschaffenheit an.

Aus dieser Darstellung wird man ersehen haben, dass das mit Ranodon sonst fast bis in's Einzelne übereinstimmende Cranium von Salamandrella in Beziehung auf die Configuration des Nasengerüstes ziemlich stark von jenem abweicht. (Man vergleiche die Fig. 69 NH.)

Ich reihe an diese Beschreibung von Salamandrella Keyserlingii diejenige des Schädels von Plethodon glutinosus.

Unmittelbar hinter der Symphyse des Zwischenkiefers erhält man auf dem Querschnitt Folgendes:

Zwischen den aufsteigenden Aesten der Praemaxille (Fig. 43 *Pra*) erhält man die auch bei Salamandrella Keys. beobachtete, von oben her nur von der äussern Haut bedeckte Drüsenmasse (*D*). Nach auswärts davon liegen die nur an ihrer oberen äusseren Seite offenen hyalinen Nasenkapseln (*NK*), welche an der Stelle des Zusammenstosses der Processus ascendentes und alveolares des Zwischenkiefers medianwärts einen Fortsatz (\* \*) abschicken.

Kurz dahinter (Fig. 100) sind die aufsteigenden Aeste (*Pra*) sehr reducirt und das Cavum internasale wird oben durch die äussere Haut, unten durch die Mundschleimhaut und seitlich von den knorpeligen Nasenkapseln (*NK*) abgeschlossen. Die medianwärts abgehenden Fortsätze der letzteren (\*) sind sehr zurückgebildet.

Die ganze Nasenkapsel mit Ausnahme des gegen die Mittellinie zu gelegenen Theiles vom Dache wird von Knorpel gebildet, welcher nur an der Stelle unterbrochen ist, wo der Oberkiefer an das Nasenbein anstösst.

Weiter nach rückwärts wird der Internasal-Raum immer enger und der Knorpel schwindet auch am Nasenboden zum grössten Theil, während er sich in der eigentlichen Oberkieferhöhle constant erhält. Ferner schwinden die Mittelstücke der medialen Wände der knorpeligen Nasenblasen und werden durch Bindegewebe (Fig. 129 Bg) ersetzt; oben (Sept) und unten davon liegen noch kleine Knorpelreste, wovon die ersteren zu einer unpaaren Platte zusammengeflossen sind. Aus der Abbildung ersieht man, dass der Boden des Nasenraumes fast ausschliesslich von den Vomero-palatina (Vop), und die Aussenwand vom Maxillare (M) gebildet wird. Oben liegen von aussen nach innen gezählt das Praefrontale (Pf), das Nasale (N) und die aufsteigenden Zwischenkieferfortsätze. Das im Internasal-Raum (Ci) liegende Drüsenlager ist sehr zusammengeschwunden (D).

In dem nächsten Schnitt (Fig. 81) ist die zwischen beiden Nasenhöhlen liegende Knorpelmasse auf das dorsale Stück (Sept) reducirt; die basalwärts liegenden Reste auf der letzten Figur sind verschwunden und werden durch zwei in den bindegewebigen Boden der Nasenhöhle übergehende fibröse Vorhänge (Bg) ersetzt. Sie schliessen einen nach abwärts von der Mundschleimhaut (MS) begrenzten, pyramidalen Raum ein, in welchem die Drüsenschläuche (D) gelagert sind. Am Boden der Nasenhöhle findet sich nur ganz aussen, oberhalb der Vereinigung des Maxillare (M) und des Vomero-palatinum (Vop) eine kleine Knorpelplatte (Kn) und auch der die Maxillar-Höhle auskleidende Knorpel ist auf jene Stelle reducirt, wo der Oberkiefer mit dem vorderen Stirnbein zusammenstösst (Mu). Zugleich ist er aber hornartig in das Cavum nasale hereingewachsen und wird bedeutend verlängert durch ein mit hohen Flimmerzellen (FlE) besetztes, weite, maschige Räume einschliessendes Bindegewebe (Bg), welches auch seine Ober- und Unterseite überzieht. In seinen Maschen liegen zahlreiché, kleine Drüschen und der Nervus infraorbitalis Trigemini (n'). Wir haben in dieser Bildung, welche

als lange Leiste fast an der ganzen äusseren Circumferenz des Cavum nasale bis in die Choanengegend sich hinerstreckt eine Muschelbildung von der vollkommensten Form zu erblicken. Somit tritt eine solche nicht erst, wie man bis jetzt annahm, bei den Anuren auf, sondern characterisirt schon die niedrigere Ordnung der Urodelen und man kann demgemäss im äusseren Bereich des Cavum nasale mit vollem Recht von einem Meatus inferior und superior sprechen. Ersterer verflacht sich nach hinten zu immer mehr, da die Concha mit dem Niedrigerwerden des Cavum maxillare hier mehr basalwärts rückt.

Im nächsten Schnitt (Fig. 49) hat sich der in der vorigen Figur mit Sept bezeichnete kegelförmige Knorpelzapfen sehr stark verlängert und erreicht ein die beiden dorsalwärts emporgebogenen Vomero-palatina (Vop) kuppelförmig verbindendes Ligament, während unterhalb der Kuppel die Drüsenschläuche zu Tage treten (D). Letztere liegen bereits in einer taschenartigen Aussackung des Cavum orale und werden von unten her durch die Mundschleimhaut umspannt.

Das Knorpelseptum verlängert sich, je weiter wir nach rückwärts gehen, immer mehr und stösst endlich mit den in der Mittellinie abgeflachten und eng zusammenstossenden Vomero-palatina direct ohne intervenirendes Bindegewebe zusammen. In demselben Moment ist auch die Drüsenmasse und die Concha verschwunden; das Cavum maxillare wird wieder, wie wir dies weiter nach vorn beobachten konnten, von aussen unten und oben von Knorpel ausgekleidet, welch letzterer in ganz gleicher Weise wie bei Salamandrella Keyserlingii (Fig. 78 Me) einen langen Fortsatz in die Oberkieferspange hineinsendet.

Im hintersten Theil der Nasenhöhle angelangt (Fig. 82) begegnen wir einer unpaaren, mit Ausnahme der Mitte ihrer oberen Circumferenz ganz aus Hyalinknorpel (NK) gebildeten Kapsel. Oben wird sie von den Stirnbeinen, unten von den Vomero-palatina bedeckt. Ihr Inneres ist beinahe ganz von jenen Drüsenmassen erfüllt, wie wir sie auch bei der vorigen Art (Fig. 85 · D) kennen gelernt haben. In der Mitte derselben finden sich starke Blutgefässe (G) und nach auswärts davon die schon in einen dorsalen und ventralen Ast gespaltenen Olfactorii (Olf). Noch weiter nach hinten stösst man auf denselben bindegewebigen Vorhang, wie er in Fig. 78 BgM dargestellt ist; er bildet wie dort die Scheidewand zwischen Cavum cranii und nasale.

Weder im Bereich der Trabekel noch in dem Basi- und Supraoccipital-Knorpel und ebenso wenig in den Occipital-Condylen findet sich eine primäre Kalksalzablagerung im Innern, sondern stets rückt die Ossification von der Peripherie gegen das Centrum vor. Es handelt sich somit hier ebenso gut, wie bei den Phanero- und Cryptobranchiaten um einen rein perichondrostotischen Verknöcherungsprocess. Ein sehr instructives Bild für diese Verhältnisse erhält man durch den Querschnitt auf Fig. 116, welcher gerade das Suspensorium (Qu1) durchsetzt. Oben und unten an demselben bemerkt man zarte Knochenauflagerungen (Qu Qu) und darüber liegt noch ein Stück des Squamosum (Tp). Ferner erkennt man sehr deutlich die doppelschenklige Verbindung des Suspensorium-Knorpels (\* \*) mit der Aussenwand des Labyrinths (Lab). Der untere Schenkel ist von letzterer abgegliedert (abg), der obere continuirlich mit ihr verbunden. Die Petrosa (Pet''') schieben sich unter den Scheitelbeinen (P) und oberhalb des Parasphenoids (Ps) sehr weit gegen die Mittellinie vor.

An das eben geschilderte Verhalten von Plethodon glutinosus schliesst sich dasjenige der Spelerpes-Arten ziemlich eng an, doch sind die die knorpligen Nasenkapseln durchbrechenden Lücken im Allgemeinen nicht so gross und das Septum nasale erreicht eine viel massigere Entwicklung, wie ich sie auf Fig. 45 (Sept) von Spelerpes fuscus dargestellt habe. Nach unten davon finden sich bei D die früher schon erwähnten Drüsenmassen. Der Schnitt geht durch die Vorderenden der Stirnbeine, also ungefähr durch die Mitte der Nasenhöhlen.

In welch intensiver Weise sich auch die senkrecht gegen die Mittellinie hin sich erhebenden Vomero-palatina an der Herstellung des Cavum internasale betheiligen können, zeigte mir ein mexicanischer Spelerpes, dessen Species ich nicht näher zu bestimmen vermochte (Fig. 48 Vop). Beide Fortsätze werden von oben her von zwei in der Mittellinie verbundenen Knorpelspangen (Sept) umklammert und zwischen ihnen finden sich Drüsenmassen, welche nach abwärts von der Mundschleimhaut (MS) umspannt werden. Etwas weiter nach vorn ist die Knorpelmasse ganz verschwunden und die Spitzen der Vomero-palatina erreichen direct die Unterfläche der hier merkwürdigerweise unpaaren Pars ascendens ossis praemaxillaris.

Somit existirt hier ein sonst nur für Desmognathus und die Tritonen characteristisches ganz knöchernes Cavum intermaxillare s. internasale. Die obgenannte Knorpelspange wächst in um so höherem Grade basalwärts gegen den Nasenboden, als wir mit den Schnitten weiter nach rückwärts gelangen; schliesslich beobachten wir ganz dasselbe Septum cartilagineum nasi wie bei Salamandrella Keys. und Plethodon (Fig. 49, S5 Sept). Auch diesem Thier kommt eine deutlich ausgeprägte Conchazu.

Eine weitere Illustration zu dem Verhalten des Nasengerüstes der Spelerpes-Arten gibt die Figur 108. Dieselbe ist dem Schädel des Spelerpes fuscus entnommen und man sieht von unten her durch die weiten Lücken im Boden der Kapseln in die beiden Nasenhöhlen Cav. nas. hinein. Vorn und aussen liegt die rings von Knorpel umschlossene Apertura nasalis externa (Apn) und von vorn her sind die beiden Nasenblasen durch einen tiefen Einschnitt getrennt (Ci). Die denselben erfüllenden Drüsenmassen sind auf dem Präparat entfernt. Nach rückwärts davon findet sich das Septum nasi (Sept, Eth), welches sich hinten über den Parasphenoidschnabel wegschiebt und zugleich eine starke Verbreiterung erfährt (vergl. die das Parasphenoid auf der Abbildung durchsetzende, geschwungene Querlinie). Seitlich davon hängt es durch zwei Knorpelspangen, (rr') mit den beiden Schenkeln des Orbitosphenoids (Trabekels, r"r" und Fig. 96 r''r''') zusammen. Dadurch entsteht ein Schlitz, durch welchen der Ramus nasalis Trigemini (Fig. 96, 108 n) von der Orbita in das Cavum nasale tritt.

Die diese Oeffnung ventralwärts begrenzende Spange (r) ist der mit dem Hinterrand des knorpeligen Nasenbodens verschmolzene Antorbital-Fortsatz oder der "Gaumenfortsatz« der deutschen Autoren (AF). Bei Mc setzt sich letzterer unter starker Zunahme seines Volums in Form eines schnabelartigen Hakens in die Oberkieferspange hinein fort.

Welchen Bezirk der bei den Spelerpes-Arten in hyalinem Zustand verharrende, hinterste, mit der prootischen Region zusammenstossende Abschnitt des Trabekels einnimmt, ist sehr gut aus der Fig. 96 Lo zu ersehen. Der Knorpel ist vollständig herausmacerirt und so ist eine grosse nach rückwärts mit dem Trigeminusloch communicirende Oeffnung entstanden, welche nach vorn vom Orbitosphenoid (Os), nach rückwärts von der Regio prootica (Pet), nach oben vom Parietale (P) und nach abwärts vom Parasphenoid (Ps) begrenzt wird.

Eine weitere Erläuterung für den Aufbau des Schädels der lechriodonten Salamandriden geben die Figuren 69 (Ranodon) und 71, 72 (Salamandra).

Bei beiden bemerkt man ein viel vollkommeneres, von keinen Lücken unterbrochenes Dach der Nasenkapseln (NK); auch der Boden (Fig. 72 NK) zeigt einen geringeren Ausschnitt, als bei Spelerpes fuscus. Ueberdies existirt auf der Aussenfläche der Knorpelblasen (Fig. 71 NK) eine kleine runde Oeffnung (n') zum Durchtritt des Ramus infraorbitalis Trigemini.

Bei Ranodon und Salamandra beobachten wir bezüglich des Antorbital-Fortsatzes genau das bei Spelerpes geschilderte Verhalten, was auch in Beziehung auf die die Regio prootica ventralund dorsalwärts umgreifenden Spangen des Suspensorium-Knorpels aufrecht zu erhalten ist.

Was endlich meine am Tritonen-Schädel mittelst Querschnitten angestellten Studien betrifft, so haben mir diese bei Trit. virideseens folgende Resultate ergeben:

Auf dem ersten Schnitt (Fig. 35) bemerkt man in der Mitte zwischen beiden Nasenkapseln (NK), welch letztere unten, innen und oben hyaliner Natur sind, ein unpaares knöchernes Septum (Sept). Nach abwärts trägt es an einer etwas erweiterten Stelle eine haarfeine Oeffnung (\*), schnürt sieh darauf stark ein und breitet sieh zu einer breiten das Mundhöhlendach begrenzenden Platte aus (Pmx, Pr.pal). Ich brauche wohl kaum hinzuzufügen, dass wir in diesem Knochen die synostotisch vereinigten Processus descendentes und palatini des Zwischenkiefers zu erblicken haben. Die obgenannte feine Oeffnung ist der vorderste Ausläufer der Zwischenkieferhöhle, somit die Andeutung eines früheren Zerfalls des Knochens in zwei Hälften. Sie rückt, je weiter wir nach rückwärts gehen, immer weiter nach oben und dehnt sich zugleich nicht unbeträchtlich aus (Fig. 117 \*). Schliesslich bricht sie nach oben durch und fliesst mit der wesentlich von den senkrechten Fortsätzen der Nasalia (N) gebildeten Zwischenkieferhöhle zusammen. Zu gleicher Zeit ist die knorpelige Nasenkapsel auf die mit (NK) bezeichneten Reste reducirt.

Genau in die Rückwärtsverlängerung des nun in zwei Hälften getheilten Hinterendes der Pars descendens ossis praemaxillaris fallen

die absteigenden Fortsätze der Frontalia (vergl. Fig. 109 F), und letztere stossen bekanntlich auch mit den Leisten der Vomero-palatina (Fig. 109 Pr, Vop) zusammen. Alles dies wird sehr anschaulich durch die Querschnitte 118, 119, 121, woraus zugleich hervorgeht, dass die Fortsätze der Vomero-palatina nach hinten zu immer weiter nach oben rücken und dass andrerseits die Processus frontales (F) von den an ihrem unteren Rand gespaltenen Nasalia (N) förmlich in die Klemme genommen werden.

Figur 121 zeigt uns die Stelle, wo die vorher nur zwischen Frontalia und Nasalia gelagerten Drüsenmassen (D) durch die auseinander weichenden Stirn- und Pflugscharfortsätze durchpassiren und nach abwärts bis an die Mundschleimhaut (MS) gelangen. Es ist damit ein die ganze Höhe des Schädels durchsetzendes Cavum internasale geschaffen, dessen Wände immer mehr in eine gegenseitige Parallelstellung gerathen und weiter nach hinten ganz verschwinden, um von den medialen Wänden der hyalinen Nasenkapseln ersetzt zu werden  $(Fig. 122 \ NK)$ . Auf dieser Abbildung sind die Vomeropalatina und Nasalia  $(Vop\ u.\ N)$  schon dem Verschwinden nahe, während die hyaline Nasenkapsel an Ausdehnung wieder zugenommen hat und nur am Boden durchbrochen ist (Ch). Nach aussen liegt der Oberkiefer (M).

Der von reichen Drüsenlagern erfüllte Internasal-Raum ist viel weiter geworden und wird unten von Knochen (Vop), seitlich von den knorpeligen Nasenkapseln und oben von dem Integument (AH) begrenzt.

Ich habe noch nachzutragen, dass kurz hinter der Stelle, wo die Fortsätze der Frontalia und Vomero-palatina schwinden, der die Internasalhöhle begrenzende Knorpel jederseits eine weite Oeffnung besitzt, wodurch die Drüsenschläuche massenhaft in das Cavum nasale eindringen (Fig. 120 \*), kurz dahinter sind die Knorpelwände wieder geschlossen und verhalten sich in dem obigen Sinne.

Kaum ist man jedoch um zwei Querschnitte weiter nach rückwärts gelangt so schwinden die Knorpellamellen aufs Neue und werden mit Ausnahme ihres basalen Theiles (Fig. 124 Tr) durch bauchig nach aussen getriebene Bindegewebslamellen (Bg) ersetzt. Das Verhalten des Vomero – palatinum , der Frontalia und Praefrontalia geht aus der Abbildung so deutlich hervor, dass ich nichts hinzuzufügen brauche.

Bemerkenswerth ist die grosse, das ganze Lumen des Schädelrohres erfüllende Drüsenmasse (D).

Wir befinden uns auf diesem Schnitt in dem hintersten Bezirk der hier gewaltig verengten Nasenhöhlen (NK) und im nächsten Schnitt (Fig. 126) ist von letzteren gar nichts mehr zu sehen. Wir sind nämlich bereits im vordersten Abschnitt des Cavum cranii angelangt und treffen auch hier die in grosser Menge eingewanderten, von den beiden noch ungespaltenen Olfactorii (Olf) durchsetzten Drüsenmassen (D). Seitlich liegen die hyalinen Vorderenden der Trabekel (Orbitosphenoide) und zeigen eine continuirliche Verschmelzung mit Praefrontale und Frontale (F u. Pf rechte Seite); nach unten stossen sie an die Vomero-palatina, zwischen welchen sich bei (MS) die Mundschleimhaut ausspannt.

Die Abbildung 123 betrifft einen Querschnitt, welcher durch die Mitte der Stirnbeine geht. Man beachte die absteigenden Orbitalfortsätze dieser Knochen, sowie die topographischen Beziehungen der Orbitosphenoide, der Vomero-palatina und des Parasphenoids (Os, Vop u. Ps). Bemerkenswerth sind die selbst bei diesem hoch entwickelten Thiere erhaltenen theils lufthohlen, theils von Knorpel und Fett erfüllten Lücken im Stirnbein und Orbitosphenoid (K, F, U). Erst in der Nähe des Foramen opticum hört jede Spur davon auf.

Noch mächtigere, unter rechtem Winkel von der Dorsalfläche abgeknickte Orbitalfortsätze erzeugen die Scheitelbeine (Fig. 127 Pr. orb). Sie stossen nach abwärts an den knorpeligen Theil der Rathke'schen Schädelbalken (AS, Alisphenoide), die ich bei älteren Thieren von aussen her mit einer Knochenkruste überzogen fand; dasselbe gilt auch für Triton alpestris, doch sind hier die Knorpelmassen stets kräftiger ausgeprägt. Nach unten davon liegt das napfförmig erscheinende Parasphenoid (Ps).

Der Schnitt auf Fig. 125 geht gerade durch den Anfang der prootischen Region. Der Orbitalfortsatz des Parietale (Prorb) stösst an die noch mit Knorpelspuren versehene obere Wand des Trigeminuscanales (Tg); die untere Wand (Kn) vereinigt sich mit dem Parasphenoid (Ps). Sehr klar liegen die Beziehungen des Suspensorium-Knorpels (Qu') zum Petrosum  $(Pet \ u. \ Pet')$  einersowie zum Os pterygoideum  $(Pt\ ^*)$  und dem Squamosum (Tp) andrerseits; namentlich deutlich ist das Articulations-Verhältniss zwischen dem dorsalen Schenkel des Suspensorium  $(^*)$  und dem anstossenden mächtigen Gelenkkopf der Regio prootica (GK). Unter ihm liegt ein kleines Gefäss (G).

Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 128) ist bereits die Labyrinth-

höhle (Lab) eröffnet; für die übrigen Verhältnisse gelten die Bezeichnungen der letzten Figur.

Sehr instructiv ist der Schnitt auf Fig. 130; er entstammt dem Schädel des Triton alpestris und zeigt sehr hübseh das Verhältniss der Bogengänge (Bgg) und die natürliche Stellung des Operculum (Op); die beiden anstossenden Ränder des Petrosum (Pet \* \*) sind mit Knorpel überzogen. Die Labyrinthhöhle ist bedeutend erweitert und gegen das Cavum cranii durch eine feste Knochenwand (Pet") abgeschlossen. Letztere geht nach abwärts in den dem Parasphenoid aufgelagerten Boden der Petroso-occipitalia über und stösst in der Mittellinie durch eine Knorpelcommissur (Ob) mit der andern Hälfte zusammen. Es ist dies der letzte Rest der von mir schon zu wiederholten Malen mit dem Namen »basi-occipitale Knorpelspange« belegten hyalinen Masse. (Vergl. Fig. 12 Ob, Fig. 25 Ob, Fig. 69, 72 Ob etc.) Die mit f bezeichneten Bezirke des Knochens sind mit Fett gefüllt und waren jedenfalls dem Knorpelzustand noch nicht lange entwachsen.

Weiter nach hinten (Fig. 83) sind Scheitelbeine und Parasphenoid verschwunden und das Schädelrohr wird nun einzig und allein durch die beiden Petroso-occipitalia dargestellt, welche sich ventralwärts und dorsalwärts vereinigt haben. Dies geschieht in der erstgenannten Richtung durch die auf dem vorigen Schnitt schon erwähnte, hier aber noch viel mehr in knorpeligem Zustand erhaltene Basi-occipital-Spange (Ob). Auswärts davon liegen im Knochen die oben erwähnten mit Fett. Luft und Knorpel erfüllten Hohlräume (f, l).

Die dorsale Vereinigung der Petroso-occipitalia geschieht durch die von mir früher sogenannte dicke Supra-occipital-Knorpelspange (Os). Auch seitlich von ihr finden sich in dem starken Knochen einzelne Knorpel-Inseln eingesprengt. Man vergleiche damit die Schilderungen und Abbildungen der Crypto- und Phanerobranchiaten, sowie diejenigen der lechriodonten Salamandriden (Taf. XIX bis XXIII).

Der letzte von mir angefertigte Schnitt am Schädel des Triton alpestris zeigt einen Schwund des basi- und supra-occipitalen Knorpels (Fig. 84 Fask und Bg). An die Stelle des ersteren ist Faserknorpel-, an die des letzteren reine Bindegewebsmasse getreten. Sehr hübsch sieht man den durch Seitenbänder (Fig. 83, 84 Lgt) in Suspension erhaltenen mittleren Fortsatz des ersten Halswirbels (Atl). Die Betheiligung der verschiedenen Gewebselemente

an seiner Herstellung ist durch drei verschiedene Farbentöne dargestellt.

Ferner ist auf der Abbildung 84 der Durchschnitt des Occipital-Condyls (Cocc) und die Lage des Vagus (Vg) in seinem weiten Canale deutlich zu sehen.

Zum Schlusse noch ein Wort über einige am Schädel der Salamandrina persp. gewonnene Schnitte. Es war mir namentlich
darum zu thun, die gegenseitigen Beziehungen der Stirnbeine, des
Zwischenkiefers und der Vomero-palatina ins richtige Licht zu stellen. Ich habe deshalb auch horizontale Flächenschnitte und solche,
die in sagittaler Richtung geführt wurden, zu Hülfe genommen.

Die Fig. 133 stellt einen Querschnitt dar, der zwei Millim. hinter der Schnauzenspitze gewonnen wurde. Man sieht das mit Ausnahme seines Daches ganz vom Zwischenkiefer [Pmx, Pr.pat] gebildete Cavum intermaxillare von vielen Drüsenschläuchen erfüllt (D); letztere werden von oben her durch das Integument zugedeckt (AH). Ausser der Praemaxille betheiligt sieh an der Herstellung der knöchernen Nasenkapsel das Nasale (N) und die Maxille (M). Abgesehen von der dem letztgenannten Knochen entsprechenden Circumferenz des Cavum nasale wird dieses von einer continuirlichen Knorpelmasse ausgekleidet (NK), welche eine Art Duplicatur der betreffenden Knochen repräsentirt. Auf die Knorpellage folgt nach einwärts ein 1-2 schichtiges Drüsenstratum (D) und an dieses schliesst sich das in einem mit seiner Concavität auswärts schauenden Halbmond angeordnete Riechepithel (REp); auswärts liegt gewöhnliches Schleimhaut-Epithel (SEp).

Drei Schnitte weiter nach hinten beginnt das Vomero-palatin (Fig. 132 Vop) sieh an der Herstellung der Aussenwände des Cavum intermaxillare zu betheiligen. Die kürzer gewordenen Processus descendentes des Zwischenkiefers werden von jenen und den Nasalia (N) in die Mitte genommen, bis sie endlich ganz verschwinden, um von den hoch emporgewachsenen Fortsätzen der Vomeropalatina (Fig. 134 \*) ersetzt zu werden. Diese erreichen in der Nähe der Schädeloberfläche die Nasalia (N) (vergl. Fig. 46 zz meiner Arbeit über Salamandrina) und somit existirt eine Stelle im Schädel, wo die von den Drüsen erfüllte Zwischenkieferhöhle einzig und allein von den Ossa vomero-palatina gebildet wird.

Von oben her kommt, wie auch bei den letzten Schnitten zu sehen war, die äussere Haut (AH) zu Hülfe.

Die Knorpelkapsel (NK) der Nasenhöhle ist sehr zurückgebil-

det, sie findet sich nur noch am Boden, an der Innenwand und theilweise am Dache derselben.

An die Stelle der senkrecht aufsteigenden Fortsätze der Vomeropalatina sehen wir auf der Abbildung 137 die mit ihren medialen Rändern in das Cavum intermaxillare herabwachsenden Stirnbeine (F, I) treten und finden sie durch eine Lücke von den ersteren getrennt. Dadurch communiciren beide Höhlen mit einander und der Ramus nasal. Trig. gelangt, wie ich früher schon gezeigt habe, dadurch von der Nasen- in die Zwischenkieferhöhle.

Als neuer Knochen ist das Praefrontale (Pf) in die Umgrenzung der Nasenhöhle eingetreten. Die knorpeligen Kapselstücke (NK) sind auf die äussere und innere Circumferenz des Cavum nasale besehränkt.

Zwischen der inneren Wand des Oberkiefers und der anlagernden Knorpellamelle entdeckt man den Thränennasengang (D').

Das auf der vorigen Figur schon eingeleitete Flacher- und Flacherwerden des Vomero-palatinum ist auf dem Querschnitt (Fig. 138 Vop) noch weiter gediehen. Zugleich hat es sich von den unteren Enden der Stirnbeine ( $F^*$ ) noch mehr zurückgezogen, so dass die knorpeligen Nasenkapseln in den dadurch entstehenden Spaltraum hereinwachsen können. Sie erreichen sich erst auf der Fig. 139 vollkommen und werden vorderhand noch durch eine dünne Lage fibrösen Gewebes (Bg) in der Mittellinie vereinigt.

Wir haben es hier wieder, wie man leicht erkennen wird, mit der ethmoidalen Basalplatte der Trabekel zu schaffen (vergl. Fig. 30, 36, 78 u. 79).

Diese Trabekularplatte wird im nächsten Schnitt (Fig. 143) von den beiden basalwärts mächtig ausgewachsenen und mit zangenartigen Rändern (\* \*) versehenen Stirnbeinen in die Klemme genommen und erscheint in ihrem Volum bedeutend reducirt. Zugleich haben die beiden Stirnbeinfortsätze (\*) an ihrem oberen Ende einen medianwärts und aufwärts sieh erstreckenden Auswuchs (†) getrieben, welcher die Drüsenschläuche (D) theilweise von oben her zudeckt.

Lateralwärts, gegen die Nasenhöhlen zu liegt der mächtige zwischen die knorpeligen Kapseln (NK) eingefügte Olfactorius (Olf) und nach unten zu schliessen sich an das ganze Gefüge die Vomeropalatina (Vop).

Im nächsten Schnitt schon trifft man auf die von mir so genannten Porcessus un cin atiossis frontis (Fig. 112 HF, HF), welche einen vollkommen knöchernen Abschluss des Cavum eranii nach vorn zu Stande bringen. Oben gehen sie in die Hauptmasse (F) des Stirnbeines über und seitlich von ihnen erheben sich die hier rein hyalinen Schädelbalken  $(Os\ [Tr])$ , welche nach abwärts den Vomero-palatina (Vop) wie einem Postamente aufsitzen.

Diese drei Elemente zusammen erzeugen auf eine sehr merkwürdige Weise eine Lamina cribrosa, durch die der Olfactorius (Olf) in die Nasenhöhle tritt.

Als weitere Illustration zu dem hier geschilderteu Verhalten der Regio ethmoidalis von dem italienischen Brillensalamander mag die Abbildung 114 dienen. Es handelt sich dabei um einen Sagittal-Schnitt seitlich von der Median-Ebene und man sieht den Proc. uncinatus (HF [Eth]) des Os frontale (F) in weitem Schwunge das Vomero-palatin (Vop) erreichen und die Schädelkapsel abschliessen. Nach vorn davon liegt die ethmoidale Trabekular-Platte im Querschnitt und noch weiter nach vorn, bis zum Zwischenkiefer (Pmx) sich erstreckend, finden wir die oft besprochenen Drüsenmassen (D [Ci]), welche von oben her vom Integument (AH) umspannt werden. Noch deutlicher erscheint dies Alles mit Zuhülfenahme des horizontalen Flächenschnittes auf Fig. 26, wo ich dieselben Bezeichnungen gebraucht habe, wie im vorigen Fall, so dass es überflüssig wäre, darüber noch viele Worte zu verlieren. Ich mache nur auf die Lage des Gehirns (Ge) und des Olfactorius (Olf) aufmerksam.

Ich habe absichtlich neben diese Abbildung von Salamandrina diejenige eines Flächenschnittes des Vorderkopfes von Triton taeniatus gestellt (Fig. 27).

Es springt dadurch die Differenz im Organisationsplane Beider sehr in die Augen: dort der derbknochige Abschluss des Schädelcavum und die weit nach rückwärts sich erstreckende allseitig von Knochen begrenzte Intermaxillar-Höhle — hier die zarte, bindegewebige Abgrenzung der beiden Höhlen, wovon die vordere (Ci) nur etwa in zwei Dritteln ihrer Länge von Knochen flankirt wird (Pmx, Sept) und nach rückwärts zu eine weite Communications-Oeffnung mit den beiden Cava nasalia erkennen lässt. Bei beiden sieht man den Ram. nasalis Trig. (n) die hintere Nasenwand durchbohren und bei Triton alpestris gesellt sieh auch noch ein Gefäss (G) hinzu.

Die Fig. 113 stellt einen Sagittalschnitt von Salamandrina seitlich vom Cavum intermaxillare dar. Die Nasenkapsel (NK) ist eröffnet und man sieht durch den Orbitalfortsatz  $(Pf, Pf^1)$  des Prae-

frontale einen Drüsenschlauch  $(D^*)$  in dieselbe von der Augenhöhle her eindringen. Ich habe diese Drüse schon früher (l.~e.) aufgefunden, konnte aber damals ihres Ausführungsganges nicht ansichtig werden. Dass eine solche, in die Nasenhöhle eindringende Drüse den verschiedensten (allen?) Salamandriden zukommt, habe ich weiter oben anlässlich der Beschreibung des Schädels der Salamandrella und Chioglossa erwähnt. — Fig. 115 zeigt, dass auch bei Salamandrina ein knorpeliges Alisphenoid, wenn auch in minimaler Form (Asc) und von aussen durch Knochensubstanz (As) überlagert, vorhanden ist. Nach auswärts aufwärts davon liegt das Trigeminus-Loch (Tg), was beweist, dass wir uns auf dem Querschnitt in der Regio prootica befinden. Ein von der Scheitelregion und zwar vom Processus orbitalis derselben ausgehender, nach auswärts und abwärts laufender Knorpelfaden (Kn) ist mir in seiner Bedeutung nicht klar geworden und erfordert deshalb eine neue Untersuchung.

Zum Schlusse will ich noch einmal bemerken, dass allen Tritonen ohne Ausnahme ein knöchernes Flügelbein zukommt, das in seinem Innern stets einen, wenn auch minimalen Rest einer Cartilago pterygoidea einschliesst (Fig. 111 Ptc, Fig. 131, 136, 140, 144 Ptc). Zuweilen ist letzterer auch nur in einer Rinne auf der Dorsalseite des Knochens gelagert, stets aber hängt er nach rückwärts, genau wie bei den Cryptobranchiaten und den lechriodonten Salamandriden mit dem mehr oder minder entwickelten Quadratknorpel (Fig. 111) zusammen. Dass der bei den letztgenannten Gruppen zum Alisphenoid ziehende Fortsatz der Cartilago pterygoidea unter gewissen Verhältnissen bei den Tritonen fehlen kann, ist selbstverständlich. Die Figur 111, wo an der Stelle As eine derbe Verknöcherung aufgetreten ist, liefert ein solches Beispiel.

Nachdem ich damit alle Detailverhältnisse des Craniums der Urodelen genau geschildert habe, gehe ich zur Beschreibung des Zungenbein-Kiemenbogen-Apparates über.

# Der Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat.

Dieser Theil des Kopfskelets ist viel leichter und bequemer darstellbar, als das eigentliche Cranium und darin mag wohl der Grund liegen, dass er von jeher eine eingehendere Berücksichtigung von Seiten der Anatomen erfahren hat.

Das beste hierüber existirende Werk entstammt der Feder J. G. Fischer's (l. c.), leider verbreitet es sich aber fast ausschliesslich nur über die Phanero- und Cryptobranchiaten und die Salamandriden werden kaum berücksichtigt. Ganz dasselbe gilt für das oben citirte Hyrtl'sche Werk über Cryptobranchus, worin die höhere Urodelengruppe ebenfalls sehr kurz abgespeist wird.

Trotz der vorzüglichen Leistungen FISCHER'S sehe ich mich doch genöthigt, noch einmal von unten aufzubauen und auch die beiden niedersten Tribus der geschwänzten Amphibien mit in den Kreis dieser Betrachtungen zu ziehen. Es ist dies um so mehr angezeigt, als wir hierin den ursprünglicheren Typus dieses Apparates zu erkennen und somit hier den Schlüssel zu suchen haben, der uns das Verständniss der stark modificirten Verhältnisse im Kiemenskelet der Urodelen eröffnet.

Was zunächst Siren betrifft (Fig. 10 und Fig. 18), so tritt uns hier ein Bogensystem entgegen, das jederseits aus fünf Gliedern besteht, wovon nur drei die in der Mittellinie gelegenen zwei Copulae, das Basi-branchiale I u. II (Bbr I, II) direct erreichen. Die zwei hintersten und zugleich kleinsten Bögen legen sich nach Art der »falschen« Rippen des Menschen immer nur an das proximale Ende ihrer Vorgänger an (Epbr III, IV).

Die Form des Basibranchiale I stellt einen Doppelkegel oder eine Art Sanduhr dar mit stärkerem Vorder- und schwächerem Hinterende; ersteres ist vorn kugelig abgerundet, letzteres quer abgestutzt. Mehr stabartig und wie ein umgestürztes Kreuz mit schräg gegen die Längsaxe abgebogenen Querarmen erscheint das Basibranchiale II.

Der erste Kiemenbogen, das Hyoideum, oder wie ich ihn mit den englischen Autoren nennen will, das Keratohyale (Fig. 10, 18 KeH), ist weitaus der mächtigste Theil des ganzen Bogensystems; er articulirt vorn mit tief ausgehöhlter Gelenkfläche mit dem Basibranchiale I, schnürt sich dann nach rückwärts stark ein, um sich gleich darauf wieder zu verdicken; von dieser Stelle an verjüngt er sich ganz allmälig gegen sein Hinterende. Seine Richtung geht anfangs parallel dem Unterkiefer dann aber läuft die Spange hinauf zur Labyrinthgegend, wo sie in eine Parallele mit dem Squamosum zu liegen kommt und schliesslich noch das Hinterhaupt um ein Beträchtliches überragt (Fig. 18 KeH). Die hier in Betracht kommenden

Bandmassen werde ich in zusammenfassender Weise für alle Urodelen erst bei Abhandlung des Opercular-Apparates beschreiben.

Der erste eigentliche Kiemenbogen, das Keratobranchiale I, stösst mit seinem vorderen verjüngten Ende einerseits an die Hinterfläche des Basibranchiale I, andererseits an den vordersten Ausläufer des sehr dünnen Keratobranchiale II. Beide Keratobranchialia zeigen sich in der Gegend ihres Zusammenstosses mit den zugehörigen Epibranchialia aufgetrieben.

Sämmtliche Epibranchialia bestehen aus Hyalinknorpel und übertreffen die knöchernen Keratobranchialia weitaus an Volum; auch das distale Ende des Keratohyale ist auf eine weite Streeke hyalin. Das vorderste Ende des letzteren, sowie dasjenige des Basibranchiale I besitzt ebenfalls einen knorpeligen Ueberzug, den man vielleicht mit dem Hypohyale (HpH) und dem Basihyale (BsH?) der Fische in eine Parallele stellen darf. Dass sieh am Zusammenstoss des Hinterendes vom Basibranchiale I und den Keratobranchialia I, II knorpelige Apophysen finden, lehrt ein Blick auf die Figur 10. Ohne jegliche knorpelige Elemente bleibt nur das Basibranchiale II.

Eingliederig sind somit unter allen Kiemenbogen nur der dritte und vierte, welche durch die Epibranchialia III, IV hergestellt werden.

An den Kiemen-Apparat von Siren lacertina schliesst sich nicht, wie man vielleicht erwarten könnte, derjenige der übrigen Phanerobranchiaten, sondern derjenige der Cryptobranchiaten, vor allem derjenige von Menopoma und Cryptobranchus an. Beide besitzen eine grosse Aehnlichkeit, so dass ich mich darauf beschränken will, nur denjenigen des ersteren zu schildern (Fig. 23).

Vor allem imponirt das wahrhaft monströs entwickelte Keratohyale (KeH), das nur eine kleine Knocheninsel in seinem proximalen Ende einschliesst. Die ganze übrige Masse ist hyalin und besteht aus drei Gliedern 1) dem eigentliehen Keratohyale, 2) dem Hypohyale (HpH) und 3) dem Basihyale (BsH). Letzteres schliesst sich in der Mittellinie eng an das der andern Seite an und erzeugt mit ihm einen nach hinten offenen Winkel, in dem ein kleines dreieekiges Knorpelstückehen eingelassen ist. Ich betrachte dieses als die rudimentäre Copula des Zungenbeinbogens. Fischer stellt diese Verhältnisse auf seiner Taf. I Fig. 6 wesentlich anders dar, was ich mir nicht erklären kann; möglich, dass bei sehr alten Thieren eine Reduetion der Theile eintritt.

Die beiden ersten Keratobranchialia und Epibranchialia zeigen in ihrem Verlauf grössere oder kleinere Knochenzonen, welche auf

dem vorderen Paar durch ein Versehen des Lithographen durch keinen besonderen Farbenton hervorgehoben sind. Die beiden ersten Epibranchialia sind von ihren zugehörigen Keratobranchialia wohl abgegliedert und stossen nach vorn an eine breite schippenartige hyaline Copula  $(Bbr\ I)$ .

Nun besitzt Menopoma noch ein drittes, wohl abgegliedertes Keratobranchiale (Fig. 23 *III*) in Form eines kleinen ovalen Knorpelkörpers, welcher sich an die Mitte der nach vorn folgenden Spange anlegt, also ausser Verband mit der Copula getreten ist. Daran schliesst sich das wieder mit einer deutlichen Knocheninsel versehene Epibranchiale III und nach hinten davon folgt das sehr rudimentäre ganz hyaline Epibranchiale IV.

Bezüglich der Zahl der Kiemenbogen schliesst sich an Menopoma Amphiuma tridactylum an (Fig. 8 u. Fig. 17). Hier ist das säbelförmig geschwungene, mit einer fadenartigen Knochenzone versehene Keratohyale eingliederig geworden, ein Verhalten, das bei manchen Salamandriden wiederkehrt (Fig. 8, 17 KeH). Ferner existirt bei diesem Thier nur noch ein Keratobranchiale (Kebr I), welches ganz aus Knochensubstanz besteht und mit seinem zugehörigen Epibranchiale I (Epbr I) synostotisch verlöthet ist. Nach rückwärts davon liegen drei hyaline, äusserst rudimentäre, nur durch Bindegewebe aneinander geheftete Epibranchialia. Was das Fehlen des Keratobranchiale II anbelangt, so zeigt sich hierin Amphiuma sogar mehr reducirt, als alle Salamandriden, vor allem Ellipsoglossa und Ranodon (Fig. 66, 68).

Dasselbe gilt auch für Proteus und noch mehr für Menobranchus, bei welch letzterem das bezügliche Bogenstück bis zu jenem mit Kebr II bezeichneten ovalen Knorpelkörper zurückgebildet ist (Fig. 4). Er legt sich an das vorhergehende Epibranchiale I an und hat somit allen Connex mit der Copula (Bbr I) eingebüsst, ein Verhalten, das auch bei Proteus wiederkehrt, obgleich dieses Stück hier in etwas grösserer Ausdehnung (Fig. 19 Kebr II) erhalten ist und auch noch mit dem Keratobranchiale I in Contact tritt.

Das kurze Keratohyale besitzt bei Menobranchus an seinem distalen Ende noch ein Hypohyale (HpH), welches seitlich an das Vorderende des Basibranchiale I  $(Bbr\ I)$  herantritt und sich mit ihm durch Bindegewebe verlöthet. Bei Proteus ist es eingliederig (Fig. 19 KeH) und noch kürzer geworden als dort. Beiden Molchen kommen nur drei Epibranchialia zu, wovon die zwei letzten an ihrem basalen Ende gabelartig zusammengeflossen sind (Fig. 4,

19 Epbr II, III). Proteus unterscheidet sich von Menobranchus hauptsächlich durch die fast alle Theile betreffende Verknöcherung, wobei nur noch die proximalen und distalen Enden in knorpeligem Zustand verharren; auch sind bei diesem Thier die Kiemenbögen, vor allem der erste länger gestreckt und stellen mehr oder weniger rundliche Knochenstäbehen dar, während es sich bei Menobranchus mehr um breite, flach gedrückte Knorpellamellen handelt. Sowohl Menopoma, als Cryptobranchus und Amphiuma besitzen nur die vorderste Copula, nämlich das Basibranchiale I; bei sämmtlichen Phanerobranchiaten findet sich noch ein zweites, das ich bei Siren in seiner Kreuzform sehon näher geschildert habe, während ich von den beiden andern Arten noch seine einfach stabartige Form hervorzuheben habe. Stets ist es wohl verknöchert (Fig. 4, 19. Bbr II) und trägt an seinem Hinterende eine kleine knorpelige Apophyse.

Schr merkwürdig ist ein an der Spitze des Basibranchiale von A mp hi um a vorkommender Haufen von 13 kleinen Knorpelstückchen (Fig. 8 BsH, HpH), die wohl aus einem Zerfall des Basi- und Hypohyale hervorgegangen sind.

Den Kiemenbogen-Apparat der Salamandriden habe ich schon früher in meiner Arbeit über Salamandrina mit Beziehung auf die einheimischen Tritonen, die Gattung Salamandra, Salamandrina und Spelerpes einer ziemlich genauen Berücksichtigung unterzogen, weshalb ich mich in Vielem darauf beziehen kann.

Damals waren mir die asiatischen Salamandriden noch unbekannt und diese nehmen unbedingt die niederste Stellung nicht nur im Ban des Cranium, sondern auch ganz besonders in dem des Visceralskeletes ein.

Bevor wir aber zur Schilderung desselben übergehen, wersen wir zuerst einen Blick auf die Larven von Amblystoma, Pleurodeles, Salamandrina, Salamandra und den Tritonen. Alle die genannten zeigen in der Anlage des Kiemenkorbes die auffallendste Uebereinstimmung, insosern es sich überall um die Anlage zweier Basibranchialia (Bbr I, II) eines zweigliedrigen, aus Hypo- und Keratohyale bestehenden Zungenbeinbogens (KeH, HpH), zweier Keratobranchialia (Kebr I, II) und vierer Epibranchialia (Epbr I—IV) handelt (Fig. 73). Es stimmt somit der Apparat fast bis ins Einzelne mit demjenigen überein, wie wir ihn bei ausgewachsenen Exemplaren von Siren lacertina (Fig. 10) kennen gelernt haben; die Aehnlichkeit wird noch vermehrt durch das an seinem Hinterende gabelig sich theilende Basibranchiale II.

Letzteres verknöchert sehr früh, schnürt sich bei sämmtlichen Salamandriden von dem ersten Basibranchiale ab, rückt nach hinten und kommt als die von Siebold mit Os thyreoideum bezeichnete Knochenspange an der Schlundwand nach rückwärts in die Nähe des Pericards zu liegen.

Am stärksten ausgeprägt finde ich diesen Theil bei Gyrinophilus (Fig. 102 Oth); stets ist er, mag er klein oder gross ausfallen, gut ossificirt und besitzt da und dort an seinen lateralen Enden kleine Knorpel-Apophysen (Fig. 75 Oth).

Was nun den Kiemen-Apparat von Ellipsoglossa, Ranodon und den zwei Salamandrella-Arten anbelangt Fig. 66, 68, so stimmen sie beinahe vollkommen miteinander überein. Ueberall handelt es sich um einen eingliederigen Hvoidbogen, unser Keratohvale (KeH). Es ist dies eine an ihrem zur Labyrinthgegend aufgekrümmten Ende mässig verjüngte, nach vorn zu spindelförmig verbreiterte Knorpellamelle, welche einen äusseren gewulsteten und inneren, messerscharfen Rand besitzt. An ihrem Vorderende ist sie tief ausgeschnitten und die zwei Spitzen des Halbmondes ziehen sich bei Ellipsoglossa in zwei zierlich gekrümmte Hörner aus, wovon nur das laterale bei Ranodon und Salamandrella sich ähnlich verhält wie bei jener Art; das mediale ist kaum angedeutet. Das laterale Horn nun zieht sich zu einem langen Knorpelfaden aus. der im Kinnwinkel angelangt nach hinten umbiegt und sich unter Erzeugung einer regelmässigen Ser-Tour mit dem der andern Seite zweimal kreuzt (Fig. 66 o, o), um endlich an der Ventralseite des in zwei Hörner gegabelten Basibranchiale (Bbr Ia) mit jenem zusammenzusliessen. Der dadurch gebildete Knorpelbogen ist durch straffe Ligamente mit dem Basibranchiale verbunden. Dieser Zusammenfluss von beiden Seiten ist erst im späteren Leben des Thieres erworben und existirt noch nicht bei jungen Thieren, wo jeder Knorpelfaden für sich, wohl getrennt vom andern mit dem Zungenbeinkörper zusammenfliesst.

Die S-Form, welche die Knorpelfäden erzeugen, besteht nur in der Ruhelage und macht, sowie man die Zunge etwas erhebt, einer Parallel-Stellung Platz, wie ich sie bei Ranodon (Fig. 68) und Salamandrella immer getroffen habe. Jedenfalls handelt es sich um einen interessanten Mechanismus, der übrigens nur durch genaue Berücksichtigung der betreffenden Muskulatur ganz verstanden werden wird und dazu reichte die mir zugemessene Zeit nicht aus.

Das Basibranchiale ist eine hohe, seitlich comprimirte

Knorpelplatte und zeigt bei Ellipsoglossa und Ranodon ein etwas verschiedenes Verhalten, indem es sich hier an seinem Vorderende in zwei viel stärkere, an ihrem lateralen Bezirk zierlich gegabelte Hörner (Fig. 68 Bbr I<sup>a</sup>) theilt, als dort, während andererseits der eigentliche Körper desselben ein geringeres Volum besitzt, und sich nicht in jene zwei starke Schenkel spaltet, womit das zweite Keratobranchiale von Ellipsoglossa (Fig. 66 Bbr I, Kebr II) continuirlich verwachsen ist.

Das Keratobranchiale I zeigt sich an seinem Hinterende verjüngt und verbreitert sich nach vorn zu einer starken Knorpelplatte, welche durch einen medialen Fortsatz in transverseller Richtung an der Ventralseite der Copula mit ihrem Gegenstück so eng zusammenstösst, dass sich ohne Anfertigung von mikroskopischen Schnitten, die ich leider unterlassen habe, nicht entscheiden lässt, ob ein continuirlicher Uebergang beider Seitenhälften stattfindet oder nicht.

Während alle von mir bis jetzt geschilderten Theile des Kiemenapparates eine rein hyaline Structur besitzen, tritt plötzlich im Keratobranchiale II und wie ich gleich hinzufügen will, im Epibranchiale II eine starke, bei Ranodon (Fig. 68 Kebr II, Epbr II) viel stärker als bei Ellipsoglossa ausgeprägte Ossification auf.

Dies ist um so merkwürdiger, als in allen übrigen Fällen, wo es sieh in dem Kiemenapparat der Salamandriden um einen Verknöcherungsprocess handelt, letzterer fast ausnahmslos nur den vordersten Kiemenbogen und das Zungenbeinhorn betrifft. Ebenso können wir bei den zwei niedersten Tribus der Urodelen um so sicherer auf hyaline Elemente rechnen, je weiter wir in ihrem Bogensystem nach rückwärts gehen (vergl. Siren, Amphiuma etc.).

Ausdrücklich betonen möchte ich das bei den asiatischen Formen vorkommende Epibranchiale II<sup>1</sup>), während uns von einem Epibranchiale I keine Spur erhalten ist. Diese Thatsache steht unter allen übrigen Salamandriden, von welchen keine mir bekannte Gattung ein Epibranchiale II besitzt, einzig da und weist auf eine niedrige Organisationsstufe dieser Thiere, d. h. auf eine nähere Verwandtschaft derselben mit den Phanero- und Cryptobranchiaten hin.

Der in obgenanntem Sinne geschilderte Kiemen-Apparat reiht sich, nach der Abbildung von RATHKE (l. c.) zu sehliessen, an den-

<sup>&</sup>lt;sup>1)</sup> Dasselbe ist bei jungen Exemplaren noch hyalin und scheint überhaupt sehr spät zu verknüchern.

jenigen von Dicamptodon ensatus, wo ebenfalls jene vom Vorderende des Keratohyale zum Basibranchiale laufende Knorpelspange zu existiren scheint, während von einem zweiten Epibranchiale nichts zu sehen ist.

Die Zunge der asiatischen Urodelen ist keiner grossen Beweglichkeit fähig, sie ist nur an ihren beiden Seiten frei und an der Unterfläche längs der Mittellinie festgewachsen. Ihre obere Fläche besitzt genau wie die Zunge der Amblystomen ein radiäres Faltensystem und sieht aus wie die Unterseite gewisser Pilze.

Der Kiemenapparat der übrigen lechriodonten Salamandriden ist entweder ausschliesslich oder doch weitaus zum grössten Theile hyalin und darauf berechnet, beim Fassen der Beute die Zunge entweder weit zur Mundhöhle hinauszustossen (alle Spelerpes-Arten) oder da wo sie mit ihrem vorderen Rand im Kieferwinkel befestigt ist, wie z. B. bei Plethodon, Desmognathus u. A. wenigstens rasch umzuklappen.

Ich habe den bei Spelerpes fuscus hierbei in Frage kommenden interessanten Mechanismus aufs Genaueste früher schon (l. c.) erörtert und namentlich auch die Muskulatur mit berücksichtigt. Ich verweise deshalb darauf und will jetzt nur bemerken, dass ich ganz dasselbe Verhalten bei allen Spelerpes-Arten constatiren konnte: immer handelte es sich um die characteristischen, eine enorme Länge besitzenden Epibranchialia I. welche seitlich den Nacken des Thieres umgreifen und mehr oder weniger weit auf den Rücken desselben zu liegen kommen. Dabei ruhen sie in einem mit Fett und Lymphe erfüllten Hohlraum und sind von Ringmuskeln umwickelt, kurz sie verhalten sich ganz wie bei der italienischen Art. Bei dem nicht näher bestimmbaren kleinen Spelerpes aus Mexico, von dem ich oben berichtet habe, überschreiten sie sogar die Suprascapula noch um eine beträchtliche Strecke (Fig. 87); dasselbe ist auch bei andern amerikanischen Spelerpes-Arten der Fall. Ungleich kürzer treffen wir sie bei Plethodon (Fig. 93), Desmognathus (Fig. 92), Gyrinophilus (Fig. 102) und Anaides lugubris.

Während wir nun bei vielen Spelerpes-Arten, z.B. bei Spelerpes fuscus, dem kleinen Mexicaner, Desmognathus und Gyrinophilus mit Ausnahme des stets verknöcherten Os thyreoideum keine Spuren von Kalksalzen im Hyalinknorpel aufzufinden vermögen, kommen solehe bei andern vor und zwar entweder nur spurweise wie im Keratobranchiale I von Plethodon (Fig. 93 Kebr I) oder auch in etwas stärkerer Verbreitung wie im Basibranchiale desselben Thieres sowie

in den unter der Rückenhaut liegenden langen Epibranchialia der versehiedensten amerikanischen Spelerpes-Arten.

Sehr grossen Schwankungen, sowohl nach Form, wie nach Grösse, unterliegen die sogenannten »kleinen Hörner« am Vorderende des Basibranchiale. Während sie bei Spelerpes fuscus ganz vermisst werden, treffen wir sie in minimaler Form und zugleich mit dem Basibranchiale innig verschmolzen bei der kleinen mexicanischen Art (Fig. 87 KH); frei abgegliedert und an ihrer Basis etwas verbreitrert besitzt sie Plethodon glutinosus (Fig. 93 KH). Nach rückwärts gebogen sind sie bei Desmognathus (Fig. 92 KH) und Anaides, allwo sie sich übrigens viel stärker verbreitert und an ihren Enden keulig aufgetrieben zeigen.

Von ausnehmender Breite ist stets das zur Labyrinthgegend sich aufkrümmende Hyoidhorn (Keratohyale), was namentlich für Plethodon und Gyrinophilus aufrecht zu erhalten ist.

Bei allen den genannten Gattungen lechriodonter Urodelen steckt die Zunge in einer Scheide. Vergl. den Zungenmechanismus von Spel. fuscus (l. c.) und namentlich die Doppelhüllen des Basibranchiale, welche von Seiten der glatten und quergestreiften Muskulatur geliefert werden.

Eine merkwürdige Ausnahmestellung nimmt der Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat der Amblystomen ein. Auf Fig. 75 habe ich einen solchen von Amblystoma punctatum dargestellt. Nach aussen liegt das einen Knochenstreifen tragende, an seiner breitesten Stelle wie abgeknickte Keratohyale; an seinem Hinterende ist es abgeschnitten (KeH). Das Basibranchiale (Bbr I) ist stark mit Kalksalzen incrustirt und besitzt ungefähr die Form eines Pokals mit lang ausgezogenem Fuss. Mit letzterem articulirt das ganz hyaline Kerotobranchiale II und dieses legt sich an das verknöcherte Epibranchiale I; das mit ihm verwachsene, breite Keratobranchiale ist hyalin. Beide Kiemenbögen gleichen in ihrer äusseren Configuration denjenigen der Gattung Salamandra. Sehr eigenthümlich gestalten sieh zwei Paare von kleinen Knorpelhörnern am Vorderende des Basibranchiale. Das hintere, einen Knochenkern einschliessende, articulirt mit der breitesten Stelle des letzteren. Jede Seitenhälfte geht dann nach auswärts vorwärts, gibt eine kleine Seitensprosse (KH \*) ab und läuft dorsalwärts durch das Fleisch der Zunge, um endlich wieder umzubiegen und mit der Knorpelspange der andern Seite zu einem ununterbrochenen Knorpelbogen (Sp) zusammenzufliessen.

Das vordere Paar der kleinen Hörner  $(KH^{+})$  breitet sich, vom Vorderende des Basibranchiale I ausgehend, nach beiden Seiten flügelartig aus und wird durch Bindegewebe an den vom hinteren Paar gebildeten Knorpelbogen (Sp) augeheftet.

Wenn man mit diesen complicirten Formverhältnissen den auf Fig. 73 abgebildeten Kiemen-Apparat einer Amblystomen-Larve vergleicht, so geräth man in Erstaunen über die hochgradige Metamorphose, welcher diese Gebilde unterworfen sind. Die Veranlassung dazu ist jedenfalls in den äusseren Lebensbedingungen, im Kampf ums Dasein zu suchen, denn dass die die Zunge durchwachsende Knorpelspange zu dem Herausklappen des Organs in enger Beziehung stehen muss, ist von vorn herein klar. Worin besteht aber nun diese Beziehung? Wird der Zunge dadurch einfach eine festere Stütze oder auch eine elastische Kraft verliehen? Wer will das entscheiden?

Eine solche Ringbildung von Seiten der sogenannten kleinen Hörner war übrigens auch sehon Duges (Rech. sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens) bei den Tritonen bekannt. Man vergleiche damit auch die Abbildung von Triton alpestris in meiner oft eitirten Arbeit. Es liegen hier wenn auch nicht dieselben, so doch ganz ähnliche Verhältnisse vor, über deren allmäliges Zustandekommen nur ein aufmerksames Studium der Entwicklungsgeschichte Aufschluss geben kann.

In Figur 89 und 91 gebe ich die Abbildung des Kiemen-Apparates von Triton virideseens und torosus. Ersterer besitzt ein, letzterer zwei Paare von kleinen Zungenbeinhörnern. Man sicht, dass die in schwarzem Ton gehaltenen Kalksalze bei Triton virideseens (Fig. 89) eine viele grössere Verbreitung erfahren und dass bei beiden eine Verwachsung der hinteren Enden des Keratobranchiale I und II eintritt.

Schliesslich bemerke ich noch, dass Chioglossa lusitanica fast bis in's Einzelne mit dem von mir schon früher ausführlich geschilderten Verhalten von Salamandrina übereinstimmt; hier wie dort handelt es sich nur im Basibranchiale um Deposition von Kalksalzen, im Uebrigen bleibt Alles hyalin.

## Der Opercular-Apparat.

Sämmtliche Urodelen besitzen bekanntermassen an der dem Sacculus entsprechenden äusseren oder unteren Seite des Labyrinthes eine grosse ovale, oder rundlich ovale Oeffnung, welche in das Innere der genannten Höhle hineinführt. Es ist dies die Fenestra ovalis der Autoren und längst weiss man, dass dieselbe von einem deckelartigen Gebilde aus Knorpel- oder Knochensubstanz, oder auch aus beiden Elementen verschlossen wird. Letzteres wurde daher mit dem Namen Operculum oder Columella belegt und in functioneller, wie morphologischer Beziehung mit dem Stapes der höheren Wirbelthiere in eine Parallele gestellt. Was seine Genese anbelangt, so wurde dieselbe, wie es scheint, in der Ordnung der Urodelen bis dato nicht genauer studirt und so ist es beinahe traditionell geworden, die bei der ungleich besser studirten Entwicklungsgeschichte der Anuren über den Schallzuleitungsapparat gewonnenen Resultate-ohne Weiteres auch auf die Urodelen auszudehnen. Darauf beruht die in die verschiedensten Abhandlungen und Lehrbücher übergegangene Behauptung: »das Operculum der Urodelen hat sich vom Hyoidbogen abgeschnürt.« Nach meinen Erfahrungen nun muss ich diesem Satz entschieden widersprechen. Ich habe zwar, wie ich noch einmal ausdrücklich erwähnen will, keine ausgedehnteren Studien über die Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels im Allgemeinen angestellt, aber rücksichtlich des genannten Punctes kann ich mit voller Sicherheit behaupten, dass es mir in keinem Entwicklungsstadium von Triton alpestris und Amblystoma gelungen ist, Beziehungen zwischen dem oberen Ende des Hyoidbogens und der Labyrinthwand in obgenanntem Sinne nachzuweisen. Was ich über die Entstehung des Operculum beobachtete, ist Folgendes: Kurz nach Versehmelzung der Parachordal-\* Elemente mit den Gehörblasen sieht man am änsseren Raud ihrer Unterfläche eine ringförmige Zone auftreten, welche bei genauerem Studium sich als eine eireuläre Verdünnung der Knorpelwand herausstellt. Letztere schreitet immer weiter fort und schliesslich hat sich eine rundlich-ovale Knorpelseheibe aus der Labyrinthwand (Fig. 6 For, Op) herausgeschnürt, ein deutlicher Beweis, dass das Operculum der Urodelen ontogenetisch nicht vom Kiemen-Apparat, sondern von der Gehörkapsel selbst herzuleiten ist. Seine Verbindung

mit den gleich zu besprechenden Bandmassen oder Knorpelspangen erfolgt erst secundär.

Wie ich nachträglich sehe, ist auch Parker zu ganz ähnlichen Resultaten gelangt.

Was nun zunächst den Menobranchus betrifft, so habe ich auf Fig. 2 (Op) das mit einem deutlichen Stiel und auf seiner Unterfläche mit einer Knorpelplatte versehene Operculum dargestellt, die Bandmassen aber weggelassen, da dieselben schon von Huxley (l. c.) auf's Genaueste beschrieben und abgebildet worden sind. Es handelt sich dabei um ein starkes, vom Stapes zur Mitte des Hinterrandes vom Suspensorium sich erstreckendes Ligament »L. suspensorio-stapediale«. Derselbe Punct des Suspensorium ist mit der Stelle des Keratohyale durch ein Band verbunden, wo dessen oberes Drittel mit dem mittleren zusammenstösst. Huxley nennt dieses »L. hyo-suspensoriale«.

Endlich existirt noch ein Ligament, dass sich von dem genannten Puncte des Hyoidbogens zum Winkel des Unterkiefers erstreckt: das ist Huxley's »L. mandibulo-hyoideum« (Interopercular-Element der Teleostier).

Somit können wir nach dem Vorgange Hasse's (l. c.) am Schädel des Axolotl auch bei Menobranchus drei Abtheilungen an der Columella unterscheiden, eine hyaline, knöcherne und ligamentöse pars interna, media. externa«. Ganz dasselbe gilt auch für Proteus, wo wir auf Fig. 19 die im Verhältniss zum Schädel sehr grosse Opercular-Platte (Op) mit dem Ligt. suspensorio-stapediale (Prop) deutlich wahrnehmen. Ebenso besitzt der Schädel ein starkes aber sehr kurzes und hier (im Gegensatz zu Menobranchus) zur knorpeligen Spitze des Keratohyale gehendes Ligt. hyo-suspensoriale (Bd) und endlich existirt auch noch ein Ligt. mandibulo-hyoideum (Bd).

Sehr verschieden davon zeigen sich die Verhältnisse bei Siren laeertina, wo sich keine Spur von Knochensubstanz in der Columella findet; letztere wird vielmehr nur durch einen hyalinen mützenförmigen Knorpel (Fig. 12 Op) dargestellt, welcher auf einem kuppelförmig aus der Pars cartilaginea des Labyrinths vorspringenden Postament aufsitzt. Seine Richtung geht nicht wie bei den andern Phancrobranchiaten und den meisten übrigen Urodelen nach vorn, sondern nach aussen und hinten. Von einem zwischen der an ihrer Oberfläche wie glatt polirten Columella und dem Suspensorium ausgespannten Band kann man bei Siren lacertina nicht reden, wohl aber trifft man eine starke Bindegewebsmembran, welche in dem

Rahmen zwischen dem Hinterrand des Suspensorium, dem Oberrand des knorpeligen Theiles vom Hyoid und der Aussenfläche des Labyrinths vorhangartig ausgespannt ist. Vergl. die Abbildung 18, um wenigstens die Grenzen der genannten Membran, welch letztere selbst sammt der Columella ausgeschnitten ist, nach der Beschreibung abstecken zu können.

Ein eigentliches Band, in Form eines fibrösen Stranges, sehe ich von der Stelle des Zusammenstosses der Pars ossea und cartilaginea des Keratohyale zu dem schon früher beschriebenen hinteren Fortsatz des Quadratknorpels (Fig. 11, 12, 18 HF) sich erstrecken. Es entspricht dem Ligt. hyo-suspensoriale von Menobranchus.

Auch bei Amphiuma existirt keine ligamentöse Vereinigung zwischen Suspensorium und Columella; sie ist hier dadurch unnöthig geworden, dass das cartilaginöse Operculum (Fig. 9 Op) zu einem kurzen ebenfalls knorpeligen Stiel auswächst (Prop), welcher sich an die benachbarte Innenfläche des Suspensorium (Qu) anstemmt und sich innig mit ihr verlöthet. Ein Ligamentum hyo-suspensoriale (Fig. 17  $B^1$ ) ist vorhanden.

Sehr leicht sind die betreffenden Verhältnisse bei Menopoma darstellbar. Auch hier (Fig. 23-25) handelt es sich um kein eigentliches Suspensorio-stapediales Ligament, indem sich von der spitz kegelförmigen, gut ossificirten Columella (Op) eine bogig gekrümmte Knorpelspange (Prop) in dem Winkel ausspannt, den die hintere Circumferenz des Suspensorium mit der äusseren Labyrinthwand erzeugt. Jene Knorpelspange schiebt sich auf die Dorsalseite des Quadratknorpels und verbindet sich dort mittelst kurzer, starker Bindegewebsfasern an der Unterfläche des Squamosum. Alles dies liegt erst vollkommen klar, wenn man das gerade an dieser Stelle stark ausgedehnte und deshalb den Einblick störende Ligt. hyo-suspensoriale (Fig.  $23~B^4$ ) entfernt oder so wie es auf der Abbildung dargestellt ist, mit der Scheere an seinem oberen Rand theilweise abgetragen hat. Erwähnenswerth ist noch das ausserordentlich starke Ligt. mandibulo-hyoideum (B).

Was den Axolotl anbelangt, so hat Hasse (l. e.), wie oben bemerkt, hierüber sehr sehöne Untersuchungen angestellt, auf die ich hiermit verweise. Während die ganz junge Larve (Fig. 6 Op) einen nur undeutlich vom Petrosum abgeschnürten hutförmigen Deckel auf der Fenestra ovalis sitzen hat, sehen wir denselben beim erwachsenen Thier gut ossifieirt und zugleich mit einem deutlicheren Stiel

versehen (Fig. 31, 44 Op). Daran befestigt sich das zum Suspensorium ziehende Ligament (Prop).

Bei Amblystoma punctatum sehe ich die Columella (Fig. 77 Op) unverknöchert.

Ganz ähnlich wie bei Amphiuma gestalten sich die Verhältnisse bei Ellipsoglossa, Ranodon und den beiden Salamandrella-Arten (Fig. 64, 65, 69, 70). Die Columella ist hier auffallend gross und zu einem hohen Knochenkegel (Op) ausgewachsen. Letzterer ist wie überall an seiner dem Sacculus zuschauenden basalen Fläche mit Knorpel überzogen und deckt die unterliegende Pars cartilaginea ossis petrosi entweder nahezu vollständig (Ranodon) oder lässt neben sich noch eine grosse Fläche derselben frei zu Tage treten (Ellipsoglossa). Nun ist die bei Amphiuma und überhaupt bei den Cryptobranchiaten schon angebahnte Verschiebung des Suspensorial-Apparates in die transverselle Richtung bei diesen Thieren noch weiter gediehen, so dass eine ligamentöse Verbindung zwischen jenem und der Columella ebenso unnöthig, oder noch unnöthiger erscheint als dort. Demgemäss ist auch von keinem Band mehr die Rede, sondern das äussere Ende der Columella lehnt sich in voller Breite an einen von der hinteren Circumferenz des Quadratknorpels ausspringenden Fortsatz (Prop) und verschmilzt mit demselben ohne jegliche Intervention von Bindegewebe.

Dass auch ein Ligamentum hyo-suspensoriale besteht, habe ich schon oben erwähnt, will aber hier noch hinzufügen, dass dasselbe von der Spitze des hoch heraufgekrümmten Keratohyale entspringt, um wenige Millimeter nach seiner Entstehung in den namentlich bei Ellipsoglossa sehr langen Knorpelfaden an der Hinterfläche des Quadratum überzugehen. Ob im Larvenzustand vielleicht eine continuirliche Knorpelverbindung zwischen Keratohyale und Quadratum besteht kann ich nicht entscheiden, es scheint mir aber nicht unmöglich.

Endlich noch ein Wort über die Columella von Salamandra (Fig. 72 Op). Sie ist hier zeitlebens knorpelig und ruht, durch Bindegewebe aufgehängt, in dem von zwei dicken, wulstigen Lippen eingefassten Foramen ovale. Diese Lippen nun ziehen sich nach vorn und aussen in einen dünnen Knorpelstiel (Prop) aus und dieser hängt mit der Cartilago quadrata zusammen — eine merkwürdige Variation der oben geschilderten Verhältnisse.

Es gilt ein für allemal als Regel, dass der Facialis bei allen

Urodelen ohne Ausnahme seinen Weg über die suspensorio-stapediale Verbindung nach aussen nimmt, mag nun letztere aus fibrösem Gewebe oder aus Knorpel bestehen. (Vergl. Fig. 24 Fac.)

## Allgemeiner Theil.

Uebersichtliche Zusammenfassung und weitere Betrachtungen.

An der Hand der oben mitgetheilten, fast auf alle Gattungen der geschwänzten Amphibien sich erstreckenden Untersuchungen lässt sich ein Ueberblick über den dem Kopfskelet resp. dessen drei Hauptbezirken, des petroso-occipitalen, des orbitalen und des nasoethmoidalen derselben zu Grunde liegenden Organisationsplan gewinnen. Letzterer stellt sich in seinen Hauptzügen als ein einheitlicher heraus und fordert deshalb zu dem Versuche auf, durch logische Verknüpfung der gefundenen Thatsachen die einzelnen Schädelformen in gesetzmässiger Reihenfolge auseinander zu entwickeln. Es wird diese Aufgabe ihre Lösung finden, nachdem wir zuvor einen topographischen Ueberblick über die einzelnen Regionen des Schädels gewonnen und ihre einzelnen Componenten auf ihre morphologische Bedeutung hin näher geprüft haben werden.

Ausgehend von der Regio petroso-occipitalis der Phaneround Cryptobranchiaten finden wir hier den Primordialschädel in grösster Ausdehnung erhalten. Die in Betracht kommenden Ossificationszonen sind in eine vordere proofische und eine hintere opisthotische deutlich geschieden. In letzterer haben wir zugleich das Occipitale laterale zu erblicken. Ihre Beziehungen zu der Trigeminus- und Vagus-Gruppe sollen später deutlich gemacht werden, für jetzt nur so viel, dass zwischen diesen beiden Nerven die Labyrinthkapsel eingeschoben liegt. Die Verknöcherung ist perichondrostotischer Natur, worunter und zwischen welcher sich die Gehörkapseln grösstentheils in knorpeligem Zustand erhalten zeigen. Sie liegen als solche zum grossen Theil unmittelbar unter den betreffenden Muskeln und dem äusseren Integument und besitzen an dem hyalinen Theil ihrer Aussenfläche eine die Fenestra ovalis verschliessende knorpelige oder knöcherne Columella. Beide Labyrinthblasen stehen durch eine mehr oder weniger breite Knorpelplatte sowohl basalals dorsalwärts in Verbindung. Ich will diese beiden Commissuren mit dem Namen basi- und supraoccipitale Knorpelplatte belegen und will noch bemerken, dass die obere überdies durch die beiden zusammenstossenden Labyrinthknochen gedeckt sein kann. Knöcherne Bogengänge sind nirgends vorhanden. Bezüglich des Besitzes zweier Articulationsflächen für das Quadratum an der Regio prootica macht nur Menopoma eine Ausnahme.

Bei Proteus haben die beiden Ossificationszonen an Ausdehnung gewonnen und der sie noch trennende Knorpelgürtel ist dem entsprechend bedeutend reducirt. An dieses Verhalten schliessen sich die asiatischen Formen der lechriodonten Salamandriden an, während alle übrigen Gattungen dieses Tribus ein vollkommen geschlossenes gut ossificirtes Labyrinth besitzen, an dessen Aussen- oder Unterfläche man ebenfalls eine Columella unterscheiden kann. Die basiund supraoccipitalen Knorpelplatten sind bei den lechriodonten Salamandriden noch in grösster Ausdehnung vorhanden, bei den mecodonten mit Ausnahme von Salamandra stark reducirt, aber nie ganz fehlend. Die proofische Gegend springt stets deutlich hervor und trägt wie bei den niedersten Urodelen-Formen zwei Gelenkflächen für das Suspensorium. Fast ausnahmslos finden sich stark vorspringende, knöcherne Bogengänge, die bei Batrachoseps, Salamandra und Salamandrina ihre Maximal-Entwickelung erfahren. In seltenen Fällen kann zwischen Regio prootica und dem Parasph. eine Synostose eintreten (Desmognathus und Salamandrina, Dicamptodon?).

Bei vielen kommt es auf der Oberfläche der knöchernen Labyrinthkapsel zur Entwicklung von starken Leisten und Höckern, von welchen die Kaumuskeln entspringen.

Je mehr wir von den niederen Urodelen nach oben gehen, desto mehr begegnen wir einem Bestreben der dorsalen Labyrinthfläche, sich von den benachbarten Deckknochen d. h. von den Parietalia und dem Spuamosum frei zu machen und eine Lage direct unter der Kopfhaut zu gewinnen. Zugleich rundet sich die Regio opisthotica, welche bei den Phanerobranchiaten spitz vorspringt und den am weitesten nach hinten liegenden Schädelbezirk bildet, immer mehr ab (Menopoma, lechriodonte Salamandriden) und erst bei den Tritonen finden sich wieder Anklänge an die niedersten Urodelen. Nach unten ruhen die Gehörkapseln auf dem breiten Parasphenoid, welches bei den Phanerobranchiaten nach vorn bis zur Praemaxille sich erstreckt und somit nicht allein den Boden des Cavum cranii bildet, sondern auch die Regio nasalis mit constituiren hilft. Dieser Knochen zeigt

bei den zwei niedersten Tribus sowie auch bei den lechriodonten Urodelen kaum Andeutungen einer Grube für den Hirnanhang, während eine solche allen Tritonen ohne Ausnahme zuzukommen scheint.

In der Labyrinthgegend wird das Schädelrohr von oben her durch die Scheitelbeine geschlossen, zwei breite platte Knochen, welche um so mehr an Ausdehnung verlieren je weiter wir uns, in der Urodelenreihe nach oben gehend, von den Phanerobranchiaten entfernen. Was nun diese Knochen an Umfang verlieren, wird durch die immer mehr zur Entfaltung kommenden Frontalia wieder hereingebraeht.

Zwei Fortsätze der Parietalia sind es, die unser Interesse im allerhöchsten Maasse in Anspruch nehmen, nämlich der am Aufbau der äusseren Schädelwand sich betheiligende Processus orbitalis und der den lateralen Rand des Os frontale flankirende, an der oberen Circumferenz der Augenhöhle gelegene Processus externus. Was zunächst den letzteren anbelangt, so begegnen wir ihm in grösster Ausdehnug bei Siren und Menobranchus; schon etwas schwächer wird er bei Proteus und den Cryptobranchiaten getroffen. Noch mehr zurückgebildet ist er bei den niedersten Formen der lechriodonten Salamandriden und bei allen übrigen Arten dieser Tribus scheint er nur noch im Larvenstadium (vergl. den Axolotl) zur Entwicklung zu gelangen. um dann weiterhin zu verschwinden. Spuren davon finden sich auch noch bei ausgewachsenen Exemplaren von Batrachoseps und Salamandra. Im Gegensatz dazu vererbt sich der orbitale Fortsatz des Scheitelbeins und, wie ich gleich hinzufügen kann, des Stirnbeins durch die ganze Reihe der Molche fort bis hinauf zu den Tritonen und zu Salamandrina. Dabei ist die merkwürdige Thatsache zu constatiren, dass die kräftigste Entwicklung desselben gerade bei den beiden äussersten Gliedern der Formenkette getroffen wird, also bei den Phancrobranchiaten einer- und den Tritonen und Salamandrina andererseits. Die dazwischen liegenden Gattungen der lechriodonten Salamandriden besitzen diese Bildung entweder gar nicht oder doch nur in kaum nennenswerthen Spuren. Bei weitem die kräftigste Entfaltung derselben treffen wir bei Menobranchus, wo die betreffende Knochenplatte bis herab zum Parasphenoid sich erstreckt und somit eine Duplicatur für den hier ganz hyalinen Trabekel bildet.

Daraus folgt, dass bei diesem Molch fast das ganze Schädelrohr einzig und allein von Deckknochen gebildet wird und zwar unten vom Parasphenoid, oben und seitlich vom Parietale; weiter nach vorn tritt auch noch das Frontale in die Bildung des Daches ein und in der Nähe des Foramen olfactorium wird das Schädeleavum allseitig nur noch von den ganz absonderlich gestalteten Vorderenden der Stirnbeine umschlossen. Dahin gehört auch das Verhalten von Amphiuma, wo sich am Aufbau der seitlichen Schädelwand ausser den oben bezeichneten Deckknochen auch noch das Vomero-palatinum betheiligt; jedoch auch bei diesem Thier existirt eine Stelle, wo das Cavum cranii einzig und allein von den Stirnbeinen gebildet wird.

Abgesehen davon ist das Frontale schon deshalb einer der allerinteressantesten Schädeltheile, weil von den niedersten Formen herauf an seinem Vorderende das Bestreben zu beobachten ist, für jenen
Knochen vicarirend einzutreten, den man in der höheren Wirbelthierwelt mit Os ethmoideum bezeichnet. Ich will damit nicht sagen,
dass sich für letzteren im Urodelenschädel kein Homologon finde,
aber es ist doch immer im Auge zu behalten, dass er häufig kaum
angedeutet oder rückgebildet, oder auch ganz verschwunden ist.

Bleiben wir hierbei einen Augenblick stehen und constatiren, dass bei Menobranchus und Proteus in der Nähe der Schnauzenspitze ein Zusammenfluss der beiden Trabekel zu der von mir so genannten unpaaren, ethmoidalen Trabekularplatte erfolgt. Letztere, die bei den genannten Molchen eine sehr depresse, kuchenartige Configuration zeigt, hat sich bei Siren erhoben und zugleich weiter vom Vorderende des Schädels zurückgezogen. Durch letzteren Umstand findet gegenüber von den andern Phanerobranchiaten eine bedeutende Verkürzung der Schädelhöhle statt. Zugleich ist hier eine ausgedehnte Ossification der seitlichen Schädelbalken eingetreten und letztere stossen nach vorn zu in der Mittellinie bis auf einen kleinen Zwischenknorpel zusammen, so dass bei Siren nicht viel zur Herstellung einer Lamina cribrosa ossea fehlt. An der Stelle der Convergenz beider Trabekel bricht nämlich der Olfactorius durch letztere hindurch in die Nasenhöhle, ein Verhalten, das wir bei Menopoma und Cryptobranchus, sowie bei der Gattung Ranodon, Spelerpes, Salamandra und Chioglossa wiederkehren sehen und das uns auch bei den verschiedensten Amblystomen-Larven (Axolotl) entgegentritt.

Bei andern Salamandriden stellt sich die Sache etwas anders. Wenn sich auch hier die beiden Schädelbalken in der Mittellinie vereinigen, so geschieht dies nur in Form einer niederen ethmoidalen Trabekularplatte, welche basalwärts zwischen beiden Nasenhöhlen liegend nach oben zu einem Nasen-Septum auswächst, das niemals eine Dicke erreicht, wie sie nöthig wäre, um das Cavum cranii vom Cavum nasale so abzuschliessen, wie dies bei den obgenannten Urodelen der Fall ist. Ich habe dies fälschlicherweise früher so aufgefasst, was auch von Born (l. c.) neulich mit Recht gerügt worden ist.

Jetzt kann ich es mit voller Sicherheit aussprechen, dass der vordere Schädelabschluss bei vielen Molchen (Tritonen, Salamandrella, Plethodon, manchen Spelerpes-Arten, Desmognathus, Anaides [?]) durch eine Bindegewebsmembran und nicht durch Hyalinknorpel zu Stande kommt. Auch Born hat dies für die Tritonen ausdrücklich hervorgehoben.

Obgleich nun bei Menobranchus und Proteus, wie oben bemerkt, ebenfalls nur eine sehr dünne ethmoidale Trabekularplatte existirt, so findet hier doch das Schädelcavum keinen membranösen Abschluss, sondern die Frontalia treten durch eine merkwürdige Configuration ihrer Vorderenden dafür ein und sie selbst sind es, durch welche der Riechnery in das Cavum nasale gelangt. Somit begegnen wir hier zum erstenmal dem Bestreben des Frontale, sieh am Abschluss des Cavum cranii nach vorn zu betheiligen, ein Verhalten, das uns in sehr merkwürdiger und einzig dastehender Art und Weise bei Amphiuma wieder entgegentritt. Hier erzeugt nämlich jedes Stirnbein an seinem Vorderende eine bis zur Schädelbasis reichende und mit derjenigen der andern Seite eng zusammenstossende Knochenzwinge, durch welche der Riechnerv in die Nasenhöhle gelangt. Dass sich derselbe Knochen auch am Aufbau des hintersten Absehnittes vom Septum nasale betheiligt, habe ich früher zur Genüge dargethan.

Eine auch bei den höheren und höchsten Gattungen der Urodelen wieder auftretende Beziehung der Frontalia zum Vomero-palatinum bennten wir bei Menopoma notiren. Beide stehen hier durch senkrecht auf- resp. absteigende Fortsätze in directer Berührung, was am meisten an den amerikanischen Triton viridescens und Salam. persp. erinnert, wobei aber zu bemerken ist, dass bei letzterem Thier ausserdem noch ein Paar Hakenfortsätze vorkommt, welche sieh

<sup>&</sup>lt;sup>1)</sup> O. Hertwig spricht Menopoma und Plethodon kein Vomero-palatinum, sondern nur einen Vomer zu.

bis zur Oberfläche des Parasphenoids nach abwärts krümmen und so einen vollkommen knöchernen Schädelabschluss nach vorn erzeugen. Dieses Verhalten tritt nicht plötzlich und unvorbereitet zu Tage, was uns ein Bliek auf die von mir so genannte Crista ethmoidalis an der Unterfläche der Frontalia beweist. Wir begegneten ihr zum erstenmal bei Menopoma, von wo aus sie sich durch die ganze Reihe der Salamandriden bald unter stärkerer bald unter schwächerer Ausprägung fortvererbt. bis sie endlich bei den Tritonen jene Stärke der Entwicklung zeigt, welche zu Salamandrina hinüberführt. Das Foramen olfactorium ist bei diesem Molch oben und einwärts begrenzt vom Frontale, unten vom Vomero-palatinum, und aussen vom Trabekel.

Aus alle dem geht hervor, dass das Frontale eine gewaltige Rolle im Aufbau des Schädels spielt, und dass es unter den allerverschiedensten Modificationen seines vorderen Endes einerseits das Cavum eranii zum Abschluss zu bringen, andererseits sich am Aufbau einer Art von Lamina eribrosa zu betheiligen resp. dieselbe einzig und allein durch seine eigene Masse darzustellen vermag.

Das soeben betonte, allmälige Zustandekommen des vorderen Sehädelabschlusses bei Salamandrina bringt mich noch auf einen andern Punet, woraus man ebenfalls aufs Deutlichste erkennt, wie der Entwicklungsgang der Thierformen ein sehr allmäliger, oft mit den unscheinbarsten Aenderungen beginnender ist. Ich meine das Auftreten jenes Bogens zwischen dem Os frontale und dem squamosum bei den höchsten Formen der Urodelen. Schon in meiner Arbeit über Salamandrina habe ich darauf hingewiesen, damals aber wusste ich noch nicht, dass die ersten Anfänge schon bei den lechriodonten Salamandriden vorliegen und zwar in Form jener kleinen am hintersten Ende des Aussenrandes vom Frontale vorragenden Knochenspitzen (Desmognathus).

Nicht geringes Interesse erregt der allmälige, durch immer stärkere Betheiligung von Seiten der Knochen des Vorderkopfes sich manifestirende Aufbau der Nasenhöhle.

Ausgehend von Menobranchus und Proteus fanden wir hier die Riechsäcke in knorpelig-häutigem Zustand unmittelbar unter dem äusseren Integument gelagert und nicht bedeckt von einem Os nasale, maxillare und praefrontale (lacrimale), welche Knochen bei diesen Molchen noch gar nicht zur Entwicklung kommen. Bemerkenswerth ist die Lage des Riechorgans seitlich vom vordersten Abschnitte des Schädelrohres, was an das Verhalten gewisser Selaehier erinnert; dieses tritt bei Siren laeertina schon etwas in den Hintergrund, indem sieh die Knorpelblasen, welche auch hier noch von keinen Deckknochen überlagert werden, mehr vor das Cavum cranii hingeschoben haben. Noch mehr ist dies der Fall bei den Cryptobranchiaten, bei welchen schon ganz dieselbe Zahl der Deckknochen, wie bei den höchsten Urodelen als äusseres Schutzmittel der Riechhöhlen in Frage kommt. Am vollständigsten liegen letztere bei Amphiuma von den Knochentafeln bedeckt, während ihr Knorpelgerüst bei Menopoma und Cryptobranchus noch grösstentheils frei zu Tage tritt. Es erinnert dies an die Larven (Axolotl) der Salamandriden, von welchen manche auch im erwachsenen Zustande noch ein ähnliches Verhalten zeigen (Ranodon, Salamandrella u. A.).

Das bei der Nasenkapsel in Frage kommende Knorpelgerüst geht, wie ich schon im entwicklungsgeschichtlichen Theil dieser Arbeit hervorgehoben habe, von den Trabekeln aus, ist als eine Wucherung derselben zu betrachten. Der Verband mit den letzteren wird entweder vollkommen gelöst (Menobranchus, Proteus) oder er bleibt das ganze Leben bestehen (alle übrigen Urodelen). Während wir nun im fötalen Alter (Axolotl) fast die ganze Nasenhöhle von Hyalinknorpel ausgekleidet sehen, betheiligt sich im erwachsenen Zustand an ihrem Aufbau eine grosse Menge von Bindegewebe, welches namentlich am Boden derselben eine bedeutende Ausdehnung gewinnt. Doch findet es sich auch am Dache und an andern Stellen, wie dies von Born vom Triton cristatus in sehr anschaulicher Weise beschrieben und abgebildet worden ist. Schon bei den Cryptobranchiaten (Amphiuma) begegnen wir einer sehr spärlichen Entwicklung des Knorpelgerüstes, was sehr auffällig ist, wenn man die im übrigen Organisationsplan sieh ausprägende niedere Stufe des Thieres in Erwägung zieht.

Am Nasengerüst der verschiedensten Urodelen finden sich Fortsätze, welche theils im vordersten, theils im hintersten Bezirke desselben ihren Ursprung nehmen, und einerseits zur Stütze des Zwischenkiefers dienen, andererseits in der medianwärts gehöhlten Maxilla superior eingelagert sind.

Eine von den niedersten bis zu den höchsten Typen sich fortvererbende Bildung ist der vom Trabekel entspringende Gaumenoder Antorbitalfortsatz. Derselbe steht entweder vom Schädel ab oder fliesst mit der Nasenkapsel continuirlich zusammen; stets aber umschliesst er die Choane von unten her.

Auffallend bleibt, dass er gerade bei einer so niederen Form wie Menobranchus sich von seinem Mutterboden losgerissen hat und nur durch eine Bindegewebslage damit verbunden bleibt. Bei Siren zeigt er sich zum grossen Theil stark verknöchert und ist vom Cavum eranii her ausgehöhlt.

Interessant ist das Auftreten einer gut ausgebildeten Nasenmuschel bei Plethodon und manchen Spelerpes-Arten. Dahin gehört vielleicht auch der von Born beschriebene Wulst an der Aussenwand des Cavum nasale der Tritonen (?).

Eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit tritt uns im Aufbau jenes Knochen- oder Knorpelgerüstes resp. jenes Raumes entgegen, den Born mit dem passenden Namen »Internasal-Raum« belegt hat.

Bei Menobranchus und Proteus liegen in dieser Beziehung ganz eigenthümliche Verhältnisse vor, an welche sich diejenigen der übrigen Urodelen nicht so ohne Weiteres anzureihen scheinen. Es handelt sich hier nicht um eine eigentliche Nasenscheidewand, sondern der ganze Vorderkopf ist es, welcher sich zwischen beide Nasenblasen einschiebt.

Es hat dies auf den ersten Blick etwas sehr Auffallendes, jedoch verlieren die beiden Thiere viel von ihrer Ausnahmestellung, wenn man in Erwägung zieht, welches die den Vorderkopf zusammensetzenden Schädelelemente sind. Es kommt nämlich hierbei in Betracht: die ethmoidale Trabekular-Platte, der Zwischenkiefer, die Stirnbeine und die Pflugschar, also genau dieselben Knochen, welche sich bei allen Urodelen ohne Ausnahme am Aufbau der Regio internasalis betheiligen.

Ja die Uebereinstimmung tritt noch klarer hervor, wenn man vollends an einer bestimmten Stelle, nämlich auswärts von der ethmoidalen Trabekular-Platte einen Zusammenstoss zwischen Frontale und Vomer constatiren kann. Auch auf jene zwischen den aufsteigenden Schenkeln der Praemaxille und der Dorsalfläche des Vomer liegende, dicht verfilzte Bindegewebsmasse möchte ich die Aufmerksamkeit lenken, da sie sich au jenem Puncte des Schädels befindet, wo uns bei allen Salamandriden ohne Ausnahme ein Hohlraum entgegentritt, in dem die von mir so genannte Intermaxillar-Drüse (»Kieferdrüse«: Leydig) ihre Lage hat. Hiervon konnte ich weder bei irgend einem Phanero- noch Cryptobrauchiaten etwas entdecken und will, weil ich dieses Organ aus verschiedenen Gründen für sehr wichtig erachte, später noch einmal ausführlicher darauf zurückkommen.

Was Siren lacertina anbelangt, so ist, wie ich früher schon bemerkt habe, die Regio nasalis ebenfalls sehr von Knochen entblösst, und wo solche vorkommen, sind sie sowohl auf der Dorsalals Ventralseite gegen die Mittellinie gerückt. Auf der ersteren liegen die zwei von der Schnauze kommenden schmalen Knochenlamellen, wovon ich die eine für das Praemaxillare erklärt habe. Beide liegen nach rückwärts in einer Furche des Frontale eingefalzt. An der Ventralseite erscheint der spitze Schnabel des Parasphenoids und unter diesem der Vomer.

Zwischen die letztgenannten Knochen und diejenigen der Dorsal-fläche schiebt sich nun die einen massiven Knorpelzapfen repräsentirende ethmoidale Trabekularlamelle ein und trennt beide Knochenlagen vollkommen von einander, so dass man hier nicht von einem Zusammenstoss des Stirnbeines und der Pflugschaar reden kann. Kurz, man hat hier ein vollständig hyalines, aus dem Zusammenfluss beider Schädelbalken gebildetes Septum nasale vor sich. Da sich letzteres bis nach vorn zum Alveolarfortsatz des Zwischenkiefers erstreckt, so ist der Raum für eine Intermaxillar-Drüse nicht einmal andeutungsweise vorhanden.

Eine ähnliche, aus der ethmoidalen Trabekularplatte gebildete Nasenscheidewand ist auch bei Menopoma und wahrscheinlich auch bei Cryptobranchus vorhanden. Sie reicht aber hier nur bis zur Hälfte der beiden Nasenhöhlen nach vorn und wird von da bis zum Zahnrand durch ein derbes Knochenlager fortgesetzt, welches zum grössten Theil von Seiten des Vomero-palatinum und des Stirnbeins, zum kleineren von dem Zwischenkiefer und dem Nasale gebildet wird.

Die von diesen Knochen ausgehenden Fortsätze stehen alle in gegenseitiger Berührung und liefern, wie oben bemerkt einen vollkommenen, keilförmigen Ausguss des Raumes, wo man bei den Salamandriden jene Drüse anzutreffen gewöhnt ist.

Bei letzteren handelt es sich um ein Internasal-Cavum, das oben und vorn von den aufsteigenden Theilen des Zwischenkiefers, unten theils von den Vomero-palatin-Platten theils von der zwischen den letzteren ausgespannten Mundschleimhaut, und seitlich von der medialen Circumferenz der knorpelig-häutigen Nasenkapseln begrenzt wird.

In der eben geschilderten Weise verhält es sich bei vielen lechriodonten Salamandriden. Bei andern kommen absteigende- und Gaumenfortsätze des Zwischenkiefers bei der Umschliessung der Intermaxillar - Höhle in Betracht (Gyrinophilus, Desmognathus u. A.), oder kommt es gar zu einer synostotischen Vereinigung der beiden absteigenden Fortsätze der Praemaxille, ein Verhalten, an das sich Amphiuma anschliesst. Endlich spielt auch hier der rechts und links von der Medianebene sich erhebende Kamm des Vomero-palatinum eine sehr wesentliche Rolle bei der Bildung des Internasal-Raumes, ja er kann sogar auf eine gewisse Strecke ganz allein für sich, ohne Dazwischenkunft eines andern Knochens die Seitenwand desselben zu Stande bringen. Bei Gyrinophilus und namentlich deutlich bei Desmognathus kommt es zu einem Zusammenstoss zwischen ihm und den absteigenden Fortsätzen des Zwischenkiefers, wie wir dies auch bei den Tritonen und Salamandrina wieder beobachten Ebenso ist beiden gemeinsam eine das Cavum nasale und internasale verbindende Oeffnung für den Durchtritt des Schnauzenastes vom Trigeminus.

Die Glandula intermaxillaris wird übrigens nur bei Salamandrina persp. ganz von Knochen umspannt<sup>1</sup>), während sie bei allen den von mir untersuchten Tritonen in ihrem hintersten Bezirk sowohl rückwärts als seitlich nur durch Bindegewebe oder Knorpel gegen das Cavum eranii und die Nasenhöhlen abgesperrt wird.

Eine viel ausgedehntere Verbreitung des Bindegewebes habe ieh im Internasal-Raum der Plethodonten nachgewiesen.

Aus dem Vorstehenden dürfte deutlich zu ersehen sein, dass bei allen drei Tribus der Urodelen ein knorpeliges (Siren, Axolotl, die verschiedensten lechriodonten Salamandriden) oder auch ein theils aus Knochen, theils aus Knorpel zusammengesetztes Septum nasale besteht (Amphiuma, Menopoma, Desmognathus, Batrachoseps), ohne dass man einfach von einem Internasalraum, wie Born meint, sprechen darf.

Letzterer Forscher spricht, gestützt auf die von ihm durch das Stadium der Gattung Salamandra und Triton gewonnenen Resultate die Ueberzeugung aus, der häutige Abschluss des Schädelrohres gegen die Regio naso-ethmoidalis sei wohl das ursprüngliche Verhalten und der bei Salamandra und den Anuren auftretende Internasalknorpel erweise sich, da er erst spät in der Entwicklungsgeschichte sich herausbilde, als ein erworbener Zustand der Urode-

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) Der hinterste Theil des Bodens besitzt in Form der ethmoidalen Trabekular-Platte noch eine hyaline Duplicatur.

len. Er fusst dabei, die Praefrontal-Lücke der Plagiostomen zum Vergleiche herbeiziehend, auf dem biogenetischen Grundgesetz.

Ich glaube kaum, dass Born, wenn er seine Studien auch auf die niederen und niedersten Formen der Urodelen ausgedehnt hätte, sich zu dieser Auffassung würde hingeneigt haben. Dass der hier bei Siren, Menopoma, den Amblystomen-Larven und bei Ranodon allgemein durch Concrescenz der Trabekel zu Stande gebrachte vordere Schädelabschluss, bei den Tritonen und bei Salamandrina sich ontogenetisch nicht mehr repetirt, kann nicht befremden wenn man in Erwägung zieht, dass diese Thiere die letzten und zugleich höchst entwickelten Endglieder der ganzen Urodelen-Reihe darstellen.

Was die Larven von Salamandra atra und maculata anbelangt, welche mir fast aus allen Entwicklungsstadien zur Verfügung standen, so konnte ich bereits bei 28 Mm. langen Exemplaren eine Lamina cribrosa cartilaginea constatiren. Bei 25 Mm. langen Thieren ist Born dieser Nachweis nicht gelungen und ich selbst kann hierüber Nichts aussagen, da ich meine Untersuchungen auf keine jüngeren Stadien auszudehnen Veranlassung fand. Genügte mir doch die Thatsache, dass ein knorpeliger, durch die Concrescenz der Schädelbalken erzeugter Abschluss des Cavum eranii, wenn auch nicht in der allerersten Jugendzeit, so doch immerhin früh genug zu Stande kommt, um die leicht sich ergebenden Schlüsse über die Parallele von Phylo- und Ontogenese ziehen zu können.

Auf die Vergleichung mit dem Selachier- und Dipnoërschädel komme ich später zu sprechen.

Es erübrigt noch, auf die Oeffnungen und die Drüsenorgane der Regio nasalis einen Blick zu werfen.

Was die ersteren anbelangt, so ist vor allem an dem am weitesten zurückliegenden Theil der Nasenkapsel die Choane und vorn gegen die Schnauze zu die Apertura nasalis externa zu nennen. Ferner gehört hierher die Communications-Oeffnung zwischen Nasenhöhle und dem Cavum internasale und ebenso die Oeffnungen im Oberkiefer für einige Zweige des Trigeminus. Endlich würde es sich in der in die Orbita hereinschauenden Wand der Capsula nasalis um zwei Oeffnungen handeln; durch die eine tritt der Ramus ophthalmicus des Trigeminus und ein Gefäss (constant?), durch die andere passirt ein Drüsenschlauch, den ich bei Salamandrina, Chioglossa, Salamandrella deutlich nachzuweisen vermochte. Kommt es, wie dies bei den meisten Tritonen und bei Sala-

mandrina persp. der Fall ist, zu starken Orbitalfortsätzen der Praefrontalia und Maxillaria, so tritt der Ramus ophthalmicus sowohl, wie auch der Thränennasengang durch eine in der Naht zwischen den beiden genannten Knochen liegende Oeffnung. Ich habe den Verlauf dieses Canals im knöchernen Schädel unter dem Namen Ductus nasolaerimalis bis ins Einzelnste schon in meiner Arbeit über Salamandrina von letzterem Thier sowohl als von Triton taeniatus und helveticus beschrieben, nur war ich damals über seine Ausmündungsstelle im Cavum nasale noch nicht recht im Klaren. Ich hebe dies deshalb ausdrücklich hervor, da Born (l. c.) diese Stelle meines Aufsatzes übersehen zu haben und sich als den ersten Entdecker des Thränennasenganges unserer einheimischen Urodelen zu betrachten scheint.

Ich komme endlich zur Darlegung der Drüsenorgane im Vorderkopfe der Urodelen. Das wichtigste davon ist die von mir früher schon (Z. f. w. Z. XXVII) in einer besonderen Abhandlung ausführlich gewürdigte und von mir so genannte Glandula intermaxillaris.

Ich zeigte damals, dass sie für die Art der Nahrungsaufnahme den Thieren vom allergrössten Nutzen sein müsse, indem das von ihr gelieferte Secret die Zuuge wie eine Art von Fliegenleim benetze, woran dann die zu erhaschenden Insecten sehr leicht kleben bleiben. Dass ich dieses Organ bei keinem einzigen Phanero- und Cryptobranchiaten aufzufinden vermochte, wird nicht befremden, wenn man im Auge behält, dass diese Molche ausschliesslich auf das Wasserleben angewiesen sind, wobei sie einen derartigen Apparat gar nicht verwenden könnten.

Wie gelangt nun der Axolotl, wenn er im Sinne der echten Phanerobranchiaten betrachtet wird, zu jenem Drüsenapparat? — Darauf wird Jedermann die Antwort schuldig bleiben müssen. Ganz anders, wenn man ihn als atavistische Form betrachtet. Dann wird man kecklich behaupten dürfen, dass das Organ bei der Amblystoma-Stammform seiner Zeit eben so kräftig, d. h. den ganzen Internasalraum erfüllend, entwickelt war, wie bei allen übrigen Amblystomen. — Nun wurden die Thiere in der Diluvial-Zeit zum constanten Wasserleben gezwungen und das Organ, überflüssig geworden, erfuhr eine bis auf wenige Drüsenschläuche sich erstreckende Reduction. Interessant ist, dass sich gerade bei jungen Axolotln eine geräumige, von Bindegewebe erfüllte Internasal-Höhle findet, die bei heranwachsenden Thieren mehr und mehr von Knorpel ausgefüllt wird. Somit legt sich im Jugendzustand genau derselbe

Raum an, der, wie wir oben gesehen haben, in der Anlage des Vorderkopfes aller Salamandriden eine so grosse Rolle spielt und stets von jenem Secretionsorgan erfüllt wird.

Hält man daneben das bezüglich dieses Punctes über die Phaneround Cryptobranchiaten Mitgetheilte, so liegt auf der Hand, dass dadurch die Weismann'sche Auffassung der Umwandlung des Axolotl in ein Amblystoma aufs Entschiedenste gestützt wird. Weismann, dem ich sehon im vergangenen Sommer hierüber Mittheilung machte, hat dies auch selbst (Stud. z. Descendenztheorie II) in der zweiten Bearbeitung dieses Themas klar genug ausgesprochen.

Ein zweites sehr ansehnliches, auch von Born bemerktes Drüsenlager findet sich in der Nähe der Choanen im hinteren Bezirk des Nasenraumes. Ich habe dasselbe früher sehon auch bei Salamandrina persp. aufgefunden. Am mächtigsten ausgeprägt ist es bei Salamandrella und Plethodon, wo es in grossen Massen rechts und links vom Septum nasale, im Oberkiefer und in dem Raum unmittelbar vor dem membranösen Schädelhöhlen-Verschluss angetroffen wird. Derjenige Abschnitt desselben, welcher die Maxillar-Höhle erfüllt, ist von der Orbita her eingewandert.

Born spricht überall in seiner Arbeit von einem Thränencanal, aber nirgends finde ich die Erwähnung einer Thränendrüse.

Dass man als solche das von mir bei S. persp. (Fig. 127) aufgefundene Organ betrachten kann, unterliegt wohl keinem Zweifel. Ich wüsste wenigstens sonst von keinem andern vom Orbitalraum in die Nasenhöhle mündenden Secretions-Organ. Damit stimmen aber nicht die zwei von Born am inneren (vorderen) Augenwinkel beschriebenen Thränenröhrehen überein, denn ich finde immer nur einen einzigen Drüsenschlauch. Es bedarf dies also einer wiederholten Untersuchung.

Ich verlasse nun die Gegend des Vorderkopfes und unterwerfe diejenigen Resultate einer übersichtlichen Betrachtung, welche sieh mir beim Studium des Suspensorial-Apparates ergeben haben.

Mit Ausnahme von Siren lacertina, wo es zu einem vollkommenen Schwund der Pars pterygöidea gekommen ist, componirt sich der Aufhängeapparat des Unterkiefers aus einer Knorpelmasse, woran man eine Pars quadrata, pterygoidea und trabecularis unterscheiden kann. Unter letzterer verstehe ich denjenigen Fortsatz, welcher sich zur sogenannten Ala magna herüber erstreckt.

Diese drei Theile stehen in continuirlicher Verbindung, bei Menopoma (Cryptobranchus?) aber ist es zu einer vollständigen Abschnürung der Cartilago pterygoidea gekommen. Bei Menobranchus und Proteus ist sie sogar ganz geschwunden und man kann hier nur von einem Pterygoideum osseum reden.

Entsprechend der ausgedehnten Erhaltung des Primordialschädels der Phanero - und Cryptobranchiaten dürfen wir auch hier a priori eine starke Entfaltung des hyalinen Theiles des betreffenden Schädelabschnittes erwarten. Was aber dabei den Salamandriden gegenüber vor Allem erwähnenswerth erscheint, das ist die Art und Weise, wie sich die Knorpelbrücke vom Quadratknorpel zum Trabekel herüber spannt. Sie liegt nämlich vor der prootischen Region und nicht in derselben wie bei jenen höheren Formen, zu welch letzteren übrigens Menopoma und Cryptobranchus bereits den Uebergang bilden. Am stärksten entwickelt finden wir sie bei Menobranchus<sup>1</sup>), während sie bei Amphiuma und Siren zu einer schlanken Knorpelsäule zurückgebildet ist. Dass wir dieses Gebilde schon bei den Plagiostomen angelegt finden, habe ich oben schon erwähnt und an derselben Stelle habe ich auch auf seine wichtigen Beziehungen zum Trigeminus aufmerksam gemacht.

Meine Erwartung, es möchten sich Spuren von dieser Anordnung der Knorpelcommissur im fötalen Schädel der Salamandriden erhalten haben, sah ich nicht bestätigt, was übrigens auch nicht befremden kann, wenn man erwägt, dass wir es mit einem Schädeltheil zu schaffen haben, welcher schon bei den Phanerobranchiaten eine bedeutende Rückbildung erfahren und sich nicht einmal mehr auf alle Cryptobranchiaten fortvererbt hat.

Bei den lechriodonten Salamandriden und unter den mecodonten auch noch bei der Gattung Salamandra und Chioglossa stehen die drei Theile des knorpeligen Suspensorial-Apparates durch sehr breite Commissuren in Verbindung; bei der Gattung Triton und Salamandrina sind letztere auf äusserst dünne, mitunter kaum wahrnehmbare Knorpelfäden reducirt.

Bei allen Urodelen, mit Ausnahme von Menopoma, ist, was ich noch einmal ausdrücklich betonen will, das obere Ende der Cartilago quadrata in zwei Schenkel gespalten, welche die Pars prootica ventral- und dorsalwärts umspannen und da und dort mit derselben (Salamandriden) durch ein vollständiges Gelenk verbunden sind.

<sup>&</sup>lt;sup>1)</sup> In Anbetracht der nahen Verwandtschaft dieses Thieres mit Proteus muss es sehr auffallend erscheinen, dass bei letzterem keine Spur davon zu entdecken ist.

Bemerkenswerth ist die bei Ranodon stattfindende Verschmelzung des Pterygoidknorpels mit der im Oberkiefer liegenden Rückwärtsverlängerung des Antorbitalfortsatzes.

Mit dem soeben geschilderten Knorpelgerüste des Suspensorium setzen sich Knochen in Verbindung, die ihm erst die nöthige Resistenz dem Unterkiefer gegenüber verleihen. Es sind dies das Squamosum und das knöcherne Flügelbein. Beide nehmen die Cartilago quadrata, die bei allen Urodelen mit Ausnahme von Siren an ihrem unteren Ende auf eine grössere oder kleinere Strecke ossificirt ist, zwischen sich. Ich will auf ihre specielle Configuration nicht noch einmal eingehen, sondern nur hervorheben, dass ein knöchernes Ptervgoid allen lechriodonten Salamandriden, welche Sphenoidalzähne besitzen, abgeht, während es allen übrigen ohne Ausnahme zukommt. Am mächtigsten entwickelt finden wir es bei Menopoma und Cryptobranchus, wo es sich sogar an der Bildung des Opticus Canales betheiligt Das Squamosum, welches bei den Phanerobranchiaten und auch noch bei Amphiuma eine enorme Länge besitzt und bis zum hintersten Ende der Regio opisthotica sich erstrecken kann (Menobranchus), geht interessante Beziehungen zum Quadratknorpel ein, insofern es für letzteren, im Fall er selbst nicht verknöchert, eine kegelmantelartige Umhüllung erzeugt (Siren). Auch eine Synostose zwischen Quadratknochen und Squamosum kommt nicht selten vor z. B. bei der Gattung Amblystoma.

Endlich kann das Squamosum sich auch in ausgedehnter Weise an der Bildung der Gelenkpfanne für den Unterkiefer betheiligen (Axolotl).

Sehr bemerkenswerth ist die schon von den verschiedensten Autoren betonte Verschiedenheit in der Richtung des Suspensorium zur Längsaxe des Schädels. Während es bei Menobranchus und noch mehr bei Proteus mit letzterer einen sehr spitzen Winkel erzeugt, d. h. eine beinahe ganz gerade nach vorn und nur mässig nach aussen gehende Richtung besitzt, ist es bei Siren und Amphiuma schon in stärkerem Grade von der Median-Ebene abgelenkt und diese Ablenkung erreicht ihre höchste Ausprägung bei Menopoma, Dieamptodon, Ranodon und am meisten bei Eryptobranchus, wo wir schon an das Verhalten bei den Anuren erinnert werden. Bei diesen Molchen nimmt nämlich das Suspensorium nicht nur eine quere, sondern sogar eine nach rückwärts gehende Stellung an.

Unter den Salamandriden beobachten wir eine fast vollkommene

Querstellung bei der Gattung Salamandra, Salamandrina, Amblystoma, vielen Spelerpes-Arten und manchen Tritonen.

Gewiss mit vollem Recht ist als Grund für diese Verschiedenheit die Grössenentwicklung des Bulbus und die Kaumuskulatur angesehen worden. Je mehr das Auge und die Muskelmassen an Ausdehnung gewinnen, desto mehr musste das Quadratum sich der Querstellung nähern, woraus dann als weitere Folge eine immer weiter nach hinten gehende Mundspalte resultirt. Man vergleiche z. B. den Kopf eines Proteus mit dem eines Spelerpes oder Salamanders, so wird man eine gute Illustration dieser verschiedenen Verhältnisse gewinnen.

Wie bedeutend auch die Entwicklung des Auges die ganze Configuration des Fischschädels beeinflusst, hat Vrolik l. c. auf's Klarste hervorgehoben.

Dass die Salamandriden-Larven in der Stellung des Suspensorium mit den Phanerobranchiaten übereinstimmen, ist eine alte Erfahrung und es mag genügen, darauf aufmerksam gemacht zu haben. Ganz dasselbe gilt auch für die Stellung des Gaumenbogens und speciell derjenigen des Flügelknorpels, welcher anfangs eine nach einwärts und vorn und erst später eine nach aussen und vorn gehende Richtung annimmt. Man vergleiche den Schädel des jungen Axolotl mit demjenigen von Proteus und Menobranchus.

Was endlich den zur Fenestra ovalis in Beziehung stehenden Knochen - resp. Knorpel - und Bandapparat anbelangt, so konnten wir hierin durchaus einheitliche Verhältnisse constatiren, insofern es sich überall um eine theils durch Ligamente, theils durch Hyalinknorpel erzeugte Verbindung zwischen Columella und Suspensorium handelte. Das Verhalten von Ranodon und Salamandrella gibt viel zu denken, wenn man erwägt, dass die knöcherne Columella sich mit breiter Fläche mit dem unteren Ende des Quadratum ohne intervenirendes Bindegewebe fest verlöthet. Es muss somit bei jedem Oeffnen und Schliessen des Unterkiefers, namentlich aber beim energischen Festhalten der Beute eine Erschütterung der Columella und dadurch auch des Labyrinthwassers erfolgen Ganz dasselbe wird bei allen Cryptobranchiaten der Fall sein müssen. Man sieht den physiologischen Zweck davon um so weniger ein, als man vielmehr eine wesentliche Beeinträchtigung des Gehörapparates aus diesen Verhältnissen ableiten zu dürfen glauben könnte.

C. Hasse (l. c.) hat mit Recht den Raum, in welchen die Columella bei allen Urodelen zu liegen kommt, in morphologischer Beziehung als Vorläufer eines Cavum tympani betrachtet, welch letzteres bekanntlich erst bei den Anuren zur eigentlichen Entwickelung kommt. Wir sehen den Raum nach aussen abgegrenzt durch das Suspensorium resp. die von der Labyrinthaussenfläche zu letzterem ausgespannte Bindegewebsmembran (vergl. Siren) und die äussere Haut; nach innen käme in Betracht die äussere Labyrinthwand, nach vorn die vor dem Suspensorium liegenden Kaumuskeln, nach hinten der Kiemenapparat und nach abwärts die Mundschleimhaut. Dabei sei noch an den in diesem Cavum liegenden Facialis erinnert. Näheres lese man bei Hasse nach.

Es mag hier am Platze sein, die Kopfnerven unter einem einheitlichen Gesichtspunct noch einmal zusammenzufassen und da möchte ich in erster Linie die grosse Constanz der Lage der Nervenöffnungen bei allen Urodelen betonen. Ueberall handelt es sich auswärts vom Condylus occipitalis um den Vagus-, resp. Glossopharyngeus-, nach einwärts vom Suspensorium um den Facialisund am Uebergang der Regio prootica zur Alisphenoid-Gegend um den Trigeminus-Austritt. Dass der II. und III. Ast desselben durch jene Knorpelspange von dem I. getrennt werden, habe ich oben erwähnt.

In dem zwischen Gehör und Nasenkapsel gelegenen Bereich des Trabekels (Orbito- und Alisphenoid) brechen durch: der Oculomotorius, Opticus und da wo sie vom Trigeminus differenzirt sind, auch noch der Abducens und Trochlearis. Eine merkwürdige Modification des Opticus-Canales ergibt sich bei Menopoma und Cryptobranchus, wo er merkwürdigerweise theilweise in dem doppelblätterigen Os pterygoideum verläuft. Für den Olfactorius lassen sich keine allgemeinen Regeln aufstellen. Bald liegt, wie wir gesehen haben, sein Canal einzig und allein im Frontale (Menobranchus Proteus, Amphiuma), bald zwischen Stirnbein einer- und dem Trabekel und Vomero-palatinum andrerseits (Salamandrina, Triton viridescens). Wieder in andern Fällen ist es durch Zusammenfluss der beiden Trabekel zu einer das Cavum cranii abschliessenden, theils knöchernen (Siren lacertina), theils hyalinen Lamina eribrosa gekommen (Axolotl, Ranodon, Salamandra, Menopoma, Cryptobranchus). Endlich kann es sich von Seite des Riechnerven um Durchbrechung einer nur membranösen, Schädel- und Nasen-Cavum von einander trennenden Scheidewand handeln (die verschiedensten lechriodonten Salamandriden und Tritonen). Der Hypoglossus wird entweder vom I. und II. oder vom II. und III. Spinalnerven gebildet. Letzteres ist z. B. bei Menobranchus der Fall.

Die von Gegenbaur bei Untersuchung der Kopfnerven der Selachier gewonnenen und im Sinne eines ursprünglichen Zerfalles des Schädels in Metameren so fruchtbar verwertheten Resultate liessen es mir als Pflicht erscheinen, auch auf die Ausbreitung der betreffenden Nerven in der Urodelen-Welt ein genaueres Augenmerk zu richten. Die vortrefflichen Fischer'schen Untersuchungen kamen mir dabei sehr gut zu Statten und ich kann dieselben im Wesentlichen bestätigen.

Was zunächst den Trigeminus betrifft, so entspringt er bei allen von mir untersuchten Salamandriden mit Ausnahme von Ellipsoglossa nebulosa, wo sieh zwei Wurzeln zeigen, mit einem Stamm und schwillt noch innerhalb des Canales zum Ganglion an.

Bei Menobranchus entspringt er mit 4 Wurzeln, wovon eine aus dem Facialis-Gebiet stammt; ob zwei von den andern im Sinne eines Abducens und Trochlearis zu deuten sind, dies zu entscheiden, ist mir ebenso wenig gelungen, wie FISCHER.

Aus dem Ganglion Gass. entspringen gewöhnlich drei Hauptnerven, zu welchen sich in manchen Fällen (z. B. beim Axolotl) noch ein vierter, selbständiger Stamm gesellen kann. Er sowohl wie der Ramus ophthalmicus geben Zweige zur Stirnhaut ab und werden darin bei Menobranchus noch durch einen feinen Ausläufer des Ramus maxillaris unterstützt. Der Augenhöhlenast dringt in die Nasenhöhle, gelangt zum Oberkiefer und der Schnauze, hat also z. Th. denselben Verbreitungsbezirk wie der Ramus maxillaris. Ich habe dies oben schon näher auseinandergesetzt. Der stärkste Ast des Trigeminus, der R. mandibularis tritt, nachdem er den M. temporalis und masseter versorgt, in den Canalis alveolaris und endigt schliesslich in der Haut des Mundhöhlenbodens und dem M. mylohyoideus.

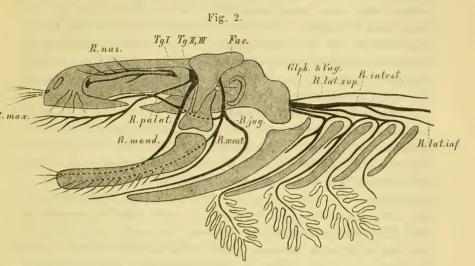
Der Facialis schickt, nachdem er einen Verbindungsfaden an das Ganglion Gasseri abgegeben hat, durch eine eigene Oeffnung seinen R. palatinus ab. Dieser läuft am lateralen Rand des Daches der Mundhöhle hin und endigt in der Mucosa oris der Praemaxillargegend. Der Hauptstamm zerfällt in einen vorderen und hinteren Zweig, wovon der erstere in den Alveolarcanal tritt, während der letztere an der vorderen Circumferenz des Hyoidbogens verläuft. Nach rückwärts steht dieser von Fischer so genannte R. jugularis mit dem Glossopharyngeus in Verbindung. Letzterer Nerv findet

sich nur bei Siren in discreter Form, bei allen übrigen Urodelen stellt er die vorderste Partie des Vagus dar und benützt gemeinsehaftlich mit ihm die im Occipitale laterale gelegene Oeffnung zum Austritt aus dem Cavum eranii. Der Vagus entspringt dann in diesem Falle mit drei Wurzeln, wovon die vorderste als Glossopharyngeus, die hinterste als Accessorius zu deuten ist. Die mittlere, oder eigentliche Vaguswurzel zerfällt nach Fischer wieder in »mehrere Bündel«. Von der Vagusgruppe treten drei, unter sich in schlingenförmiger Verbindung stehende Zweige herab zu den drei Kiemenbüscheln resp. an die Stellen der seitlichen Halsgegend, wo jene bei Cryptobranchiaten und Salamandriden, im Fall ihres Vorkommens, liegen müssten.

Mit dem Ramus palatinus des Trigeminus ist der von FISCHER aufgefundene Ramus trachealis des Facialis von Amphiuma in eine Parallele zu stellen. Ebenso gehört dahin der constante R. pharyngeus vom Glossopharyngeus, sowie verschiedene Schlundäste, die dem eigentlichen Vagus entstammen. Der stärkste, die eigentliche Fortsetzung des Vagus bildende Ast ist der R. intestinalis und kurz erwähnen will ich noch den R. lateralis superior und inferior.

Das wenige hier Mitgetheilte dürfte genügen um die fast völlige Uebereinstimmung mit den Kopfnerven der Selachier darzuthun. Ja man kann, wenn man absieht von den den Urodelen mangelnden sogenannten »vorderen Wurzeln des Vagus« (Gegenbaur), geradezu erklären, dass die oben gegebene Darstellung ebensowohl für irgend einen Notidaniden ihre Anwendung finden könnte. Hier wie dort der mehrwurzelige Ursprung des Vagus und auch noch des Trigeminus, ebenso der bei Haien wie bei Urodelen gleichsinnige Verlauf der Vagus- resp. Glossopharyngeus-Zweige am Kiemenskelet im engeren Sinn, derjenige des Facialis im Bereich des Hyoid- und Mandibular-Bogens resp., am Gaumendach und endlich der mit seinen zwei Ventralzweigen und seinem Dorsalast (Ramus ophthalmicus) einerseits auf die Unter- und Oberkieferspange, andererseits auf die Regio naso-frontalis angewiesene Trigeminus. Wenn man dazu noch die Ramuli pharyngei resp. ihre Homologa in Gestalt der Gaumenäste des Facialis rechnet, so liegt die Uebereinstimmung zwischen . den Konfnerven beider Thierklassen auf der Hand. Untenstehender Holzschnitt soll dies illustriren.

Dass der Unterkiefer bei Crypto- und Phanerobranchiaten theils aus vier (Menobranchus, Proteus) theils aus drei Stücken (Siren und alle drei Cryptobranchiaten) gebildet wird, ist ebenso bekannt, wie die Thatsache, dass alle Salamandriden in ihrer Larvenperiode ebenfalls vier und im erwachsenen Zustand ausnahmslos drei Stücke im Unterkiefer besitzen. Hier wie dort ist das vierte Stück das Operculare, worauf ich später noch einmal zurückkomme.



Ehe ich nun auf das Zahnskelet der Urodelen im Allgemeinen zu sprechen komme, werfe ich noch einen Blick auf den Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat. Es tritt uns hier das merkwürdige Phaenomen entgegen, dass Menopoma, trotzdem es sich bei diesem Thier um keine Kiemenathmung mehr handelt, einen ursprünglicheren Typus in seinem Visceralskelet bewahrt hat, als Siren lacertina und vollends als die beiden andern Phanerobranchiaten. Wenn sich auch bei Menopoma und Siren dieselbe Bogenzahl (5) findet, so besitzt doch nur jener Molch ein drittes Keratobranchiale, während dieses nach meinen Erfahrungen weder bei Siren noch bei irgend einem andern geschwänzten Batrachier auftritt 1). Dazu kommt bei Meno-

<sup>1)</sup> Zu andern Resultaten ist Fischer (l. c.) gekommen, der auf pag. 20 seines Werkes, über Amphiuma Folgendes bemerkt: "Auch der dritte Kiemenbogen besitzt zuweilen ein besonderes, von ihm abgegliedertes Ventralsegment«. Es ist ein "kleines Knorpelstückehen von länglich eiförmiger, vorn zugespitzter Gestalt« und stösst an den hakenförmigen Fortsatz am Zusammenstoss des I. Kerato- und Epibranchiale, welchen Fischer im Sinn eines "rudimentären Ventralsegmentes des II. Kiemenbogens« d. h. als Keratobranchiale II auffasst.

Demuach würde Amphiuma, wenn auch nur vielleicht im Jugendzustand, bezüglich des conservativen Characters seines Kiemenskelets auf einer Stufe mit Menopoma stehen.

poma eine eigene Copula für den Hyoidbogen, ein Gebilde, das ausserdem nur noch bei dem nahe verwandten Cryptobranchus und bei Amphiuma auftritt. Letzteres Thier besitzt zwar ebenfalls noch fünf Bogen, wir treffen sie aber stark rückgebildet und die drei letzten sind beim erwachsenen Thier nur in Form der drei Epibranchialia vorhanden. Somit steht Amphiuma in gewisser Beziehung niederer als die Salamandriden, bei welchen durchweg ein II. Keratobranchiale und bei manchen (Ranodon, Salamandrella, Ellipsoglossa) auch noch ein II. Epibranchiale zur Entwicklung kommt. Bezüglich der Grössenentfaltung des II. Keratobranchiale stehen sogar Proteus und Menobranchus weit hinter den Salamandriden zurück; überhaupt macht ihr nur mit drei Epibranchialia ausgestattetes Kiemenskelet einen sehr verkümmerten Eindruck, was vor Allem für den fast zwerghaften Hyoidbogen aufrecht zu erhalten ist. allen Kiemenskeleten der Phanero- und Cryptobranchiaten zeigt sich dasjenige von Cryptobranchus bekanntlich am meisten reducirt. Es besitzt nämlich genau wie Ranodon und seine Verwandten nur zwei Kiemenbögen, wovon der erste ein- der letzte zweigliederig ist, was um so mehr in Erstaunen setzt, wenn man die doppelt so hohe Kiemenbogenzahl des sonst so nahe verwandten Menopoma in Betracht zieht. Was aber beide miteinander gemein haben, das ist die deutlich entwickelte Copula der Hyoidhörner.

Schliesslich erwähne ich noch, dass im Larvenstadium aller von mir darauf untersuchten Salamandriden nie mehr als fünf Bogen angelegt werden. (Vergl. Siren und die Cryptobranchiaten.)

Indem ich nun zu einer übersichtlichen Betrachtung des Zahnskelets der Urodelen übergehe, verbinde ich damit zugleich die Beantwortung der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Schädelknochen im Allgemeinen.

Ich habe schon verschiedenemale im Laufe dieser Arbeit Gelegenheit gehabt, auf die schönen Untersuchungen von O. Hertwig über das Zahnsystem der Amphibien aufmerksam zu machen.

Ausgehend von der Thatsache, dass nach Anlegung der primitiven Schädelbalken die Zähne die ersten Hartgebilde siud, welchen wir in der Mundhöhle der Urodelen begegnen, gelang es diesem Forscher nachzuweisen, dass aus einer Concrescenz des Zahneements das Gaumenbein, der Vomer und das Operculare entstehen. Indem er die an den drei genannten Knochen der Mundhöhle gewonnenen

Ergebnisse weiter ausdehnte, versuchte er auch für die zahntragenden Theile der Maxillaria und Praemaxillaria, sowie für das Pterygoid und das Parasphenoid, d. h. für sämmtliche Knochen der Mundhöhle eine Entwicklung aus Zähnen als wahrscheinlich zu bezeichnen.

Dieser Satz erfuhr durch die Vergleichung des Mundhöhlenskelets der Fische mit dem der Urodelen eine wesentliche Stütze, indem die hier auftretende reichere Bezahnung als das ursprüngliche Verhalten hingestellt werden und zu der wohlbegründeten Annahme führen konnte, dass wir uns eine Urform der Urodelen zu denken haben, wo das ganze Kopfskelet nur aus dem Primordialschädel, homolog dem der Selachier bestand. Darauf folgte ein Zustand, wo höchstwahrscheinlich alle Deckknochen der Mundhöhle inclusive dem theilweise aus dem äusseren Integument sich bildenden Maxillare und Intermaxillare über und über mit Zähnen bedeckt waren.

Somit wäre die geringere Bezahnung, wie wir ihr namentlich bei den höchst entwickelten Formen der Urodelen begegnen, als ein secundärer Zustand — als eine Rückbildung anzusehen, wie man sie in der Ontogenese aller Molche aufs Deutlichste beobachten kann. Immer geht ein Resorptionsprocess mit einer Apposition von neuer Knochensubstanz Hand in Hand.

Gegen die Annahme Hertwig's, es möchte uns in dem Vomer und Palatinum von Siren und dem Parasphenoid von Plethodon glut. 1) jener oben angedeutete, ursprüngliche Zustand erhalten sein, habe ich schon vor zwei Jahren Einsprache erhoben, indem ich von jungen Spelerpes-Arten nachwies, dass die Entstehung des wichtigsten Deckknochens der Mundhöhle, des Parasphenoids, mit jenen das ganze Leben persistirenden Zähnen nichts zu schaffen hat und es möge deshalb genügen, auf jene Stelle meiner Abhandlung über Salamandrina zu verweisen. Nichts destoweniger lässt sich hier sowohl wie an den Vomero-palatinzähnen von Menobranchus (vergl. die Querschnitte) der Zusammenfluss der Zahnsockel zu einer grossen zusammenhängenden Platte aufs allerschönste demonstriren, nur ist diese eben nicht das Parasphenoid selbst, sondern eine seeundäre Bildung, die ich, wie ich gleich zeigen werde, in correlativem Sinn zu deuten geneigt bin.

Für das Parasphenoid selbst nehme ich in Uebereinstimmung

<sup>1)</sup> Dass nicht nur, wie Hertwig anzunehmen scheint, diesem Molche, sondern einer ganzen Reihe von lechriodonten Salamandriden Sphenoidalzähne zukommen, ist bekannt.

mit H. eine, wenn auch ontogenetisch nicht mehr zum Ausdruck kommende Entwicklung aus Zahnsockeln an, während ich die das ganze Leben persistirenden, subsphenoidalen Zahnplatten im Sinne einer zu der Entwicklung der übrigen Deckknochen der Mundhöhle in engster Beziehung stehenden Bildung auffasse.

Ich bin mir dabei wohl bewusst, dass ich von meiner früher (l. c.) geäusserten Ansicht über die Genese des Parasphenoids wesentlich abweiche, denn damals hatte ich keinen einzigen Vertreter der lechriodonten Salamandriden, ausser Spelerpes fuseus zur Verfügung, so dass ich auch die Bedeutung der subsphenoidalen Zahnplatten vollständig dahin gestellt sein lassen musste.

Nun aber kann ich die Behauptung aussprechen, dass allen mit Sphenoidalzähnen begabten lechriodonten Salamandriden constantein Os pterygoideum fehlt, während ihnen eine dünne spiessförmige Cartilago pterygoidea zukommt.

Dies musste mir natürlich auffallen und ich glaube nicht zu irren, wenn ich einerseits den Mangel, andrerseits das Vorkommen der betreffenden Knochen in ein gegenseitiges Abhängigkeits-Verhältniss bringe.

Es liegt auf der Hand, dass die die Horizontalebene des Parasphenoids nach abwärts stets überragenden knöchernen Flügelbeine. der nicht mit Sphenoidalzähnen ausgerüsteten Urodelen mit der in die Mundhöhle gebrachten Beute sofort in Berührung kommen, nachdem letztere die Vomero-palatin-Zähne passirt hat. Diese, sowie der ganze bezahnte Alveolarrand sind nur dazu da, um das mit der Zunge eingefangene Insekt im ersten Moment, wo es in die Mundhöhle gelangt, zu fixiren. Darauf rückt es nach binten und wird durch Hebung des Hyoidbogens resp. des ganzen Diaphragma oris nach oben gegen das Dach der Mundhöhle gedrückt und damit ist die erste Schlingbewegung vorbereitet. Es ist klar, dass es dabei mit dem Parasphenoid in directe Berührung kommen müsste, falls es nicht von den beiden am Boden der Augenhöhlen gelegenen, knöchernen Lamellen der Flügelbeine davon abgehalten würde. Wie nachtheilig dies für das Wohlbefinden des betreffenden Molches in doppelter Beziehung wäre, wird sofort klar, wenn man erwägt, dass das über dem hier und da kaum papierdicken Parasphenoid liegende Gehirn sowie der Bulbus oculi von Seiten des oft sehr resistenten Bissens (Asseln, Myriapoden, Heusehrecken) einen grossen Druck auszuhalten hätte.

Fehlen nun jene knöchernen Flügelbeine, so müsste der letztere Fall unfehlbar eintreten und dies wäre gerade bei den dabei in Betracht kommenden Molchen um so gefährlicher, als sich ihre Schädelknochen im Allgemeinen, wie das Parasphenoid insbesondere, bekanntlich durch eine ganz excessive Zartheit und glasartige Transparenz auszeichnen.

Nun reagirt die Gaumenschleimhaut sehr kräftig gegen den mit ihr in Berührung kommenden Bissen und entfaltet zum zweitenmal jene Productionskraft, welche in vielleicht nicht so gar lange hingeschwundenen Geschlechtern zum Aufbau des eigentlichen Parasphenoids geführt hat. Mit andern Worten: es bilden sich zum zweitenmal in der Mundschleimhaut eine Unmasse von zweispitzigen Zähnen. die mit ihren Sockeln zusammenfliessend eine dicke Duplicatur für das Parasphenoid erzeugen. Dadurch wird ganz derselbe Effect erzielt, wie er von Seiten der übrigen Urodelen durch das knöcherne Flügelbein ausgeübt wird, d. h. das Gehirn erhält eine weitere und zwar ziemlich ansehnliche Schutzlage aus Knochensubstanz und gerade durch diese Verdickung des Parasphenoids springt letzteres so weit in das Cavum oris herein, dass es der einzige Knochen ist, welcher mit dem eingebrachten Bissen in Berührung kommt und ihn festzuhalten vermag. Dadurch wird er von dem in höherem Niveau liegenden Boden der Augenhöhlen ganz abgelenkt und die feinen, federuden Knorpelspiesse der Pterygoide weichen nach oben aus. ohne einen störenden Druck nach irgend welcher Seite auszuiihen.

So denke ich mir die Entstehung der Subsphenoidal-Platten und ich bin dadurch auf den Gedanken gekommen, ob es nicht möglich wäre. durch Ausbrechen der knöchernen Pterygoide (z. B. der Amblystomen) und der lang nach hinten sich erstreckenden Vomero-palatinspangen der mecodonten Salamandriden den von Seiten der Nahrung auf die Mundschleimhaut ausgeübten Reiz in bestimmter Weise auf einen gewissen Punct d. h. die Unterfläche des Parasphenoids zu localisiren und dadurch die Bildung jener zahntragenden Subsphenoidal-Platten hervorzurufen.

Man müsste es bei einem derartigen Versuch mit allen Altersstadien der Urodelen versuchen und ich glaube nicht, dass er in Anbetracht der allbekannten, besonders die Zähne betreffenden Reproductionskraft dieser Thiere von vorn herein als unmöglich von der

Hand zu weisen sein wird. Würde er aber sogar vollkommen gelingen, so hätte man dadurch einen weiteren, schlagenden Beweis für die unmittelbare, plötzlich erfolgende Reaction des thierischen Organismus auf einen äusseren Reiz und zugleich einen werthvollen Beitrag zur mechanischen Auffassung der Natur überhaupt gewonnen.

Eine ausführliche Beschreibung der verschiedenen Zahnstellungen der Urodelen zu geben, halte ich für höchst überflüssig, da sich von jeher Systematiker und Anatomen bei Bearbeitung dieses Capitels der serupulösesten Genauigkeit befleissigt haben. Dennoch glaube ich, dass es nichts schaden kann, wenn in das aufgestapelte Material durch den Versuch, die Art der Bezahnung im Sinne der Ableitung einer Gattung von der andern zu verwerthen, Leben hineingebracht wird.

Ich sehe dabei ganz ab von den Phanero- und Cryptobranchiaten, wo es sich bekanntlich mit Ausnahme von Siren um jenen, auch den Salamandriden-Larven zukommenden Doppelbogen handelt, der einerseits durch den bezahnten Kiefer und Zwischenkiefer, andrerseits durch das Gaumen- und Pflugscharbein erzeugt wird.

Es herrschen hierin unter den verschiedenen Gattungen so grosse Differenzen, dass man mit alleiniger Ausnahme von Proteus und Menobranchus¹) an keine directe Ableitung derselben von einander denken kann. Anders verhält es sich mit den Salamandriden und zwar lassen sich die beiden Arten der Zahnstellungen, nämlich die lechriodonte und die mecodonte, von einander ableiten. Erstere stellt das primitive, letztere das secundär erworbene Verhalten dar und zwar handelt es sich hier, wie ich es auch von vielen andern Puncten hervorzuheben Gelegenheit hatte, um keine sprungweise sondern um eine oft ganz unscheinbar beginnende, später aber zu grosser Bedeutung gelangende Aenderung.

Wir haben dabei von dem Verhalten der Amblystomen auszugehen, da es sieh hier um eine vollkommen transverselle Zahnstellung handelt. Von den vier Querleisten sitzen die zwei lateralen<sup>2</sup>) auf der Unterfläche des theilweise ossificirten Antorbitalfortsatzes, die medialen auf dem Hinterrand der Vomero-palatina. Letztere zeigen nicht die geringste Neigung, aus ihrer Querstellung

<sup>&</sup>lt;sup>1)</sup> Cryptobranchus und Menopoma kann man bezüglich des Zahnskelets für identisch erklären.

<sup>2)</sup> Ich fasse diese als Palatinzähne auf.

gegen die Längsaxe des Schädels abzuweichen, wie wir dies bei den Spelerpes-Arten und bei Batrachoseps, wo sie mehrreihig stehen, zum erstenmal beobachten. Hier erzeugen sie in der Mittellinie einen nach vorn offenen stumpfen Winkel, sitzen aber immer noch unmittelbar dem Hinterrand der Vomero-palatina auf.

Eine Abweichung von dieser Regel macht Gyrinophilus und daran schliesst sich Ranodon, sowie die Salamandrella-Arten. Bei allen diesen beginnen die Vomero-palatin-Platten unter der ihnen aufsitzenden Zahnleiste sich nach rückwärts auf die Unterfläche des Parasphenoids zu schieben, ein Verhalten, das bei Anaides und Desmognathus (Heredia und Hemidactylium?) eine Weiterentwicklung erfährt.

Bei Ellipsoglossa hat dieses Auswachsen der Vomero-palatina in der Längsaxe des Schädels seinen höchsten Grad erreicht, indem sich die Fortsätze bis zur Mitte des Parasphenoids nach rückwärts erstrecken. Dabei ist die wie ein Hirtenstab gekrümmte Zahnleiste ebenfalls nach hinten gewandert und zum grössten Theil in die Sagittalaxe gerückt. Sie liegt jedoch dem inneren Rand der Basalplatte nicht unmittelbar an sondern wird von letzterer nach aussen und innen hin bedeutend überragt. Dieser Punct allein ist es, welcher noch keine vollkommene Gleichstellung des Zahnskeletes von Ellipsoglossa mit demjenigen der mecodonten Salamandriden als zulässig erscheinen lässt. Jedenfalls aber ist es kein grosser Sprung mehr dazu, wie ein Vergleich der betreffenden Abbildungen am besten beweist.

Ich glaube, durch diese Schilderung des Zustandekommens der langen Fortsätze der Vomero-palatina bei den mecodonten Salamandriden gezeigt zu haben, dass es sich nicht etwa, wie Hunley (l. c.) anzunehmen scheint, beim Aufbau derselben um Verwendung des bei Spelerpes-Arten und Andern in Form der subsphenoidalen Zahnplatten aufgehäuften Knochenmateriales handelt, so sehr man auch durch das Verhalten von Gyrinophilus im ersten Augenblick dafür eingenommen sein könnte.

Wir können vielmehr constatiren — und dadurch gewinnen wir eine weitere Stütze für die oben geäusserte Deutung der subsphenoidalen Zahnplatten —, dass mit, der immer deutlicher sich herausbildenden, sagittalen Zahnstellung und dem damit verbundenen Nachrückwärtsrücken der Vomero-palatina ein Schwund der Sphenoidalzähne resp. ihrer Basallamellen stets Hand

in Hand geht. Die beste Illustration hierzu liefert Anaides, Desmognathus und wahrscheinlich auch Hemidaet ylium und Heredia.

Endlich noch ein Wort über die morphologische Bedeutung des Suspensorial-Apparates, als jenes Schädeltheiles, der von jeher bis auf den heutigen Tag die allerverschiedensten Auslegungen erfahren hat.

GÖTTE (l. c.) sieht im Quadratum der Batrachier das Hyomandibulare und Symplecticum der Knochenfische. Diese zwei Knochen leitet er vom Unterkiefer ab und betrachtet die beiden Wurzeläste des Pterygo-palatin-Bogens der Amphibien als das Quadratum, Ecto-, Meta- und Entopterygoid der Teleostier. Der Quadratknorpel soll nach Götte ursprünglich mit der prootischen Region continuirlich verbunden sein und sich erst später davon ablösend nach hinten rücken, um dann bleibend mit dem Schädel zu verschmelzen; er geht also nicht, wie Reichert will, aus dem oberen Abschnitt des Hyoidbogens hervor.

Diese Auffassung steht im Gegensatz zu derjenigen von Gegen-BAUR und Hasse, welche in völliger Uebereinstimmung mit einander behaupten, dass das Hyomandibulare und Symplecticum der Knochenfische auf den Suspensorial-Apparat der Urodelen gar nicht mehr fortvererbt werde und dass das Quadratum der letzteren einzig und allein demjenigen der Fische entspreche, also keinen andern Theil des Teleostierschädels in sich schliesse. Bezüglich des am Urodelenschädel sich documentirenden, ursprünglichen Zusammenhanges zwischen dem Quadratknorpel und der prootischen Gegend stimmen also Gegenbaur und Götte mit einander überein und ich selbst kann mich ihnen hierin anschliessen. Ich betrachte also die Loslösung des Kieferstiels bei den geschwänzten Amphibien als einen secundären Vorgang, wenn ich auch mit Gegenbaur eine getrennte, auf den Mandibularbogen zurückzuführende Entstehung desselben aus phylogenetischen Gründen als das primäre Verhalten betrachten muss.

Ob letzteres im Jugendzustand der Phanerobranchiaten noch zur Ausprägung gelangt, kann ich nicht entscheiden, doch berechtigen die Chimären und Dipnoër nicht sehr zu dieser Annahme, da wir bei ihnen bekanntlich schon einer Verwachsung zwischen den betreffenden Theilen begegnen. Demnach müsste man mit Gegenbaur diese Verhältnisse im Urodelenschädel als »aus früheren Zuständen ererbte« ansehen.

Wie sich Parker (l. c.) in der Beurtheilung dieser Frage verhält, geht aus seinem Aufsatz über den Axolotl-Schädel nicht recht klar hervor, doch scheint er die Abschnürung des Quadratknorpels aus dem Mandibularbogen als ontogenetisch noch zum Ausdruck kommend anzusehen.

Das Squamosum betrachtet jener Forscher als homolog dem Praeoperculum der Teleostier, ohne jedoch irgend welche Stütze für diese Ansicht beizubringen. Nach Gegenbaur entspricht es »vielleicht« dem gleichnamigen Knochen der Fische, während es Hasse mit letzterem nicht in eine Parallele gestellt, sondern als »Homologon des Os squamosum, der Squama ossis temporum der höheren Thiere« aufgefasst wissen will. Hasse begründet dies dadurch, dass er sagt: »Das Squamosum tritt hier zum ersten Male als Belegknochen des Palatoquadratknorpels auf, während das Os squamosum der Teleostier am Schädel selbst gebildet wird, ja durch das Hyomandibulare und Symplecticum, die nicht dem Palatoquadratum zugehörig, von dem eigentlichen Kiefersuspensorium getrennt ist«.

Ich bin überzeugt, dass Hasse damit das Richtige getroffen hat, wenn ich auch nicht seiner Behauptung beitreten will, dass sich das Os squamosum von den Perennibranchiaten bis zu den Anuren hin Hand in Hand mit der Grössenzunahme des Quadratum und zwar ganz allmälig redueire. Ich brauche dabei nur auf die lechriodonten Salamandriden, sowie auf die mit einem Pseudo-Jochbogen ausgestatteten Tritonen zu verweisen.

Gegen die Deutung des zweiten Deckknochens am Suspensorial-Apparate, nämlich des Os pterygoideum oder besser: Processus pterygoideus im Sinne des Ecto-, Meta- und Entopterygoids der Teleostier wird nicht viel einzuwenden sein, wenn sich auch nie eine Differenzirung dieses Knochens bei den Urodelen in drei Abschnitte bemerklich macht.

Ich habe mich oben gegen die in allen Lehrbüchern verbreitete Ansicht ausgesprochen, dass sich die Columella der Urodelen durch Abschnürung des proximalen Endes vom Hyoidbogen entwickle. Genau genommen verhält es sich damit jedoch wie mit dem Quadratknorpel, der wie wir oben gesehen haben, in der Ontogenese auch nicht mehr als Theilstück eines Visceralbogens und zwar des ersten erscheint. Trotzdem erweist er sich an der Hand der Phylogenese unzweideutig als ein solcher und ganz dasselbe ist der Fall mit der

Columella, in der wir dasjenige Differenzirungsproduct des Hyoidbogens der Fische zu erkennen haben, welches man mit dem Namen Hyomandibulare zu bezeichnen pflegt. Daran schliesst sieh ein zweites kleines Knöchelchen, nämlich das Symplecticum und dieses sehen wir bei Teleostiern in sehr nahe Beziehungen (oft findet eine förmliche Einkeilung statt: Bachforelle) zum Quadratum treten. Indem dieses sowohl wie das Hyomandibulare bei den Knochenfischen stets über den letzgenannten Knochen seine Lage hat, sehen wir beide bei den Selachiern nach rückwärts von dem direct mit der Labyrintbgegend sich verbindenden Palatoquadratum rücken und somit sehon eine ganz ähnliche Lage einnehmen, wie wir sie von der Columella und deren zum Suspensorium sich erstreckenden Band oder Knorpel d. h. dem Homologon des Symplecticum kennen.

Auf diese Verhältnisse hat zum erstenmal Hasse (l. c.) und nach ihm Trautmann (Arch. f. Ohrenheilkunde 1876) aufmerksam gemacht und letzterer wies mit Recht darauf hin, wie wir die bei den Säugethieren so stark transformirte Kette des schallleitenden Apparates bei Menobranchus z. B. zwar noch in ihrem primitivsten Verhalten aber in morphologischer Beziehung doch schon vollkommen deutlich und characteristisch ausgeprägt antreffen. Hier wie dort handelt es sich um eine Knochenkette, wovon das erste Glied den Meckel'schen Knorpel (Hammer der Säugethiere), das zweite das Quadratum (Ambos), das dritte und vierte endlich das Ligt. suspensoriostapediale (Symplecticum — Os lenticulare) sowie die Columella (Hyomandibulare — Stapes) vorstellt.

Dass Amphiuma, Ellipsoglossa, Ranodon und Salamandrella durch die unmittelbare Verbindung der Columella mit einem Fortsatz des Quadratum, welch letzteren viele Urodelen, wenn auch oft in geringerer Ausprägung besitzen, eine viel tiefere fischähnlichere Stufe einnehmen, glaube ich in dem speciellen Theil dieser Arbeit zur Genüge dargethan zu haben.

Unerklärlich ist mir dabei geblieben: jener bei Siren, Menopoma, Cryptobranehus, Ellipsoglossa, Ranodon, Salamandrella, Amblystoma und einigen Tritonen vorkommende, auf den betreffenden Abbildungen mit HF bezeichnete Fortsatz an der hinteren Circumferenz des Gelenkendes vom Quadratum. Da sich mit ihm constant das proximale Ende des Hyoidbogens durch Bandmasse verlöthet, so könnte man sich zu der Annahme verleitet fühlen, in ihm eine von letzterem abgetrennte und mit dem Quadratum secundär verbundene Portion zu erblicken. Da jedoch keine anderen Differenzirungspro-

ducte des Zungenbeinbogens bekannt sind, als das Symplecticum und das Hyomandibulare, so wäre an diese beiden, oder vielleicht nur an das erstere davon zu denken. Obgleich es mir nun viel wahrscheinlicher däucht, dass wir diese Knochen in dem oben beschriebenen schallleitenden Apparat zu erblicken haben, so sind mir doch hin und wieder Zweifel darüber gekommen und ich möchte deshalb die Aufmerksamkeit der Fachgenossen ganz besonders auf den betreffenden Fortsatz des Quadratum lenken und ihn zu weiterem, namentlich entwicklungsgeschichtlichem Studium empfehlen.

Bei Beschreibung der Labyrinthkapseln habe ich es womöglich immer vermieden, von einem Os prooticum, opisthoticum etc. im Sinne Huxley's zu reden und habe dafür absichtlich immer den Namen Regio prootica etc. gebraucht. Ich wollte damit ausdrücken, dass sich diese Knochenzonen nicht als eigentliche, gut individualisirte Knochen auffassen lassen, sondern dass es sich nur um zwei Ossificationscentren in hyaliner Grundsubstanz handelt, wovon das eine vom Foramen Trigemini, das andere vom Foramen Vagi ausgeht. In ersterem haben wir das Os prooticum, im letzteren das Os opisthoticum (epioticum?) und Occipitale laterale der Teleostier zu erblicken. Ein Os occipitale basilare und supraoccipitale (Squama ossis occipitis) existirt nicht bei den Urodelen; an ihrer Stelle findet sich, wie oben erwähnt, nur eine dorsale und ventrale Knorpelcommissur, für die ich ihrer topographischen Verhältnisse halber den Namen basi- und supraoccipitale Knorpelspange vorschlagen möchte. In der ersteren ist jedenfalls das basi-sphenoidale Element des Schädels der anderen Wirbelthiere mit vereinigt.

Dass der Name Orbito- und Alisphenoid nichts besagen will, als Regio anterior und posterior der Rathke'schen Schädelbalken, ist längst bekannt und ich brauche darüber keine weiteren Worte zu verlieren. An eine directe Parallelisirung dieser Bezirke mit dem Kopfskelet der Säugethiere ist nicht zu denken, da es sich bei der Lage der hier durchbrechenden Hirnnerven um dieselbe Inconstanz handelt, wie bei dem Olfactorius, der, wie wir gesehen haben, bei seinem Durchtritt zu den allerverschiedensten Schädelelementen in Beziehung treten kann. — Dass die Deckknochen der Schädeloberfläche in letzter Instanz genetisch ebensogut auf eine Concrescenz der Sockel von Hautzähnen zurückzuführen sind, wie diejenigen der Mundhöhle auf eine solche von Schleimhautzähnen, hat O. Hertwig (l. c.) erst neulich aufs Schlagendste bewiesen.

Zwischen ihnen und den gleichnamigen Bildungen der höheren Thier-Typen lassen sich viel leichter Homologieen erkennen, als dies bei den obgenannten Schädelregionen der Fall ist.

Die histologischen Verhältnisse der Zähne, sowie des ganzen Kopfskelets der Urodelen sind von O. Hertwig in so vortrefflicher Weise berücksichtigt, dass es überflüssig wäre, auch nur ein einziges Wort hinzuzufügen. Dagegen möchte ich nicht unterlassen, eine kurze Bemerkung über diejenigen der Wirbelsäule beizufügen.

## Chorda und Columna vertebralis.

Seit man gelernt hat, den Schädel nicht als eine Bildung sui generis, sondern als eine Summe von Metameren im Sinne von Wirbeln zu betrachten, ist es Aufgabe jedes Forschers, der sich mit der Anatomie desselben beschäftigt, auch der Columna vertebralis seine Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Damit hat GEGENBAUR für die Amphibien und Reptilien den Anfang gemacht und konnte für die ersteren speciell folgende Grundzüge feststellen:

Während bei den Phanero- und Cryptobranchiaten der intervertebrale Knorpel nur eine sehr geringe Entwicklung zeigt, so dass die Chorda wie bei den Fischen von ihm nur wenig oder auch gar nicht eingeschnürt wird, kommt letzterer bei den Salamandern und Tritonen zu immer stärkerer Entfaltung. Die Folge davon ist, dass man bei den letzteren von einem intravertebralen, bei den ersteren von einem intervertebralen Wachsthum der Chorda sprechen kann.

Im Larvenstadium handelt es sich jedoch auch bei den höheren Formen der Urodelen um eine intervertebrale Ausdehnung der Chorda. Während es sich bei Phanero- und Cryptobranchiaten um keine intervertebrale Gelenkbildung handelt, beobachten wir eine solche bei den Salamandern und Tritonen, obgleich letztere noch keine vollkommene genannt zu werden verdient, »indem nur an einzelnen Stellen sich eine Trennung der Gewebe bemerklich macht, an den übrigen aber Pfanne und Gelenkkopf durch die Grundsubstanz des sie bildenden Knorpels zusammenhängen«. Weit vollständiger ist die Gelenkbildung der Anuren, wo wie bei Salamandern und Tritonen die Chorda intravertebral persistirt, falls sie nach längerem Bestande nicht endlich ganz schwindet.

Meine eigenen, allerdings nur nebenbei angestellten Studien über die

Wirbelsäule der Urodelen haben mir ergeben, dass wir auch unter den erwachsenen Salamandriden Formen begegnen, welche eine Erhaltung der Chorda zeigen, die derjenigen der Pha-

Fig. 3.

Juk

nero- und Cryptobranchiaten nicht nur gleichkommt, sondern sie an massiger Anlage noch übertrifft. Ein Blick auf den Holzschnitt A, welcher einen Längsschnitt durch die Wirbelsäule von Ranodon, oder, was wegen der absoluten Uebereinstimmung zwischen beiden Thieren gleich viel heissen will, durch diejenige von Ellipsoglossa darstellt, lehrt uns, dass die Chorda als beinahe ganz gleichförmig breites Band durch die Wirbelsäule hindurchzieht. Eine kaum bemerkenswerthe Einschnürung findet sich zwischen dem äusserst dünnen Intervertebralknorpel (Ivk), eine stärkere, aber lange nicht derjenigen der Coecilien, der Phanero- und Cryptobranchiaten gleichkommende existirt intravertebral. An derselben Stelle finden sich einige Knorpel- und Fettzellen, die aber gewöhnlich kein vollständiges, den Wirbelkörper in zwei Hälften trennendes Querband erzeugen, wie man dies bei den Coecilien und den zwei niedersten Tribus der Urodelen beobachtet (Ck).

In der Mitte zeigt die Chorda, ganz ähnlich wie dies Gegenbaur von Menobranchus be-

schrieben und abgebildet hat, ein streifiges Aussehen, was darauf beruht, dass die Zellen an dieser Stelle wie gedrückt erscheinen und in Folge dessen ein abgeplattetes, spindelförmiges Aussehen besitzen.

Die der Chorda in grosser Strecke direct aufliegenden Knochenhülsen (K) der Wirbelkörper sind, abgesehen von dem Ursprungspunct der Rippen, papierartig dünn, wie dies sonst nirgends in der Amphibienwelt beobachtet wird. In Folge der nur geringen intravertebralen Einschnürung tritt die den Phanero- und Cryptobranchiaten-Wirbeln zukommende Doppelkegelform sehr in den Hintergrund. Die so beschaffene Wirbelsäule, die ich nur an ganz ausgewachsenen, geschlechtsreifen Thieren studirt habe, muss eine eminente Weichheit und Elasticität besitzen und man begreift kaum, wie ein solches Axenskelet Thieren von der Grösse eines Ranodon eine genügende Stütze gewähren kann.

Die mit Ranodon und Ellipsoglossa im Allgemeinen so nahe verwandte Gattung Salamandrella zeigt merkwürdigerweise sehon eine viel stärkere Beschränkung des Chorda-Wachsthumes und stimmt am meisten mit dem Axolotl überein.

Zwischen diesen eben beschriebenen Formen und den eigentlichen Salamandern und Tritonen bildet das Verhalten der Chorda der übrigen lechriodonten Urotlelen ganz allmälige Uebergänge. Man kann hier, genau genommen, weder von einem inter- noch intravertebralen Wachsthum der Chorda sprechen, vielmehr handelt es sich an beiden Puncten um eine sehr bedeutende Einschnürung derselben, und die aufgetriebenen Stellen liegen dazwischen. Am schönsten ausgeprägt zeigt sich dieses Verhalten bei der Gattung Amblystoma, die mich hinsichtlich ihrer Stellung zu Siredon pisciformis in ganz besonderem Grade interessirt hat. Der Hauptunterschied zwischen beiden liegt in der viel stärkeren Entwicklung des intervertebralen Knorpels einer- und der viel bedeutenderen intravertebralen Einschnürung der Chorda von Amblystoma andrerseits. Ersteres bildet einen Uebergang zu den Salamandern, Tritonen und Anuren, während Letzteres das Verhalten der Phanero- und Cryptobranchiaten sogar in typischerer Ausprägung zeigt, als dies beim Axolotl der Fall ist.

Der Holzschnitt B stellt einen Längsschnitt durch die Columna vertebralis eines ausgewachsenen Amblystoma tigrinum dar und man sieht bei Ivk den Intervertebralknorpel und bei S die intravertebrale Einschnürung der Chorda, welch letztere an dieser Stelle ein streifiges, faseriges Ansehen gewinnt, ohne dass von einer Knorpelentwicklung etwas zu entdecken wäre. Der Intervertebralknorpel greift als continuirliche Masse immer auf je zwei Wirbel über; von einer Differenzirung desselben in zwei Abschnitte, als Ausdruck einer beginnenden Gelenkbildung ist nichts wahrzunehmen.

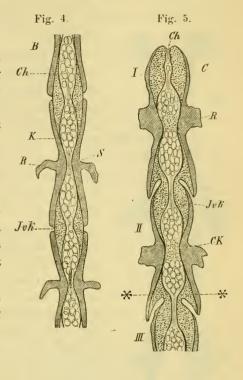
Diesem Verhalten begegnen wir erst bei Gyrinophilus, allen Plethodonten und Spelerpes-Arten sowie bei Anaïdes. Ich habe dies von Gyrinophilus auf dem Holzschnitt C dargestellt und man erbliekt den ersten, zweiten und den Anfang des dritten Wirbels I, II, III.

Der Intervertebralknorpel (*Ivk*) hat eine sehr bedeutende Ausdehnung erreicht und die Chorda ist in Folge dessen viel stärker eingeschnürt, als bei den Amblystomen; zugleich zieht sich die Knorpellage bis zur Mitte des Wirbelkörpers herein, so dass es sich nirgends mehr um eine directe Berührung zwischen der äusserst

dünnen Knochenwand (K) und der Chorda handelt. Die intravertebrale Einschnürung der letzteren ist kaum etwas stärker als

dies Gegenbaur vom Axolotl abgebildet hat und hier wie dort zeigt sich eine Umwandlung des Chorda-Gewebes in grosszelligen Hyalinknorpel (Ck). Die Durchschnürung des Intervertebralknorpels zur Differenzirung eines Gelenkkopfes und einer Pfanne ist noch keine ganz vollständige; überall bleibt ein Zusammenhang in Form eines schmalen Knorpelbandes (\* \*) bestehen.

Auch dieses schwindet endlich bei Salamandrina persp., Holzschnitt D, so dass man nicht erst, wie man bis jetzt annehmen zu müssen glaubte, in der Reihe der Anuren einer wirklichen Gelenkbildung d. h. einer vollständigen Vertheilung des intervertebralen Knorpels auf zwei Wirbel begegnet.

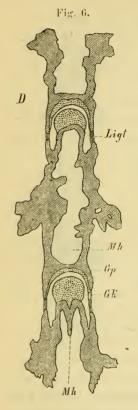


Ebensowenig bleibt bei dem italienischen Molch wie bei den ungeschwänzten Batrachiern irgend eine Spur der Chorda im intervertebralen Knorpel resp. in dem aus diesem hervorgegangenen Gelenkknorpel bestehen.

Eine weitere Aehnlichkeit mit den Anuren besteht in dem beinahe vollständigen zu Grundegehen der Chorda, welche sich nicht wie bei allen übrigen Formen der Urodelen in Knorpel umwandelt, sondern einer zerklüfteten Markraumbildung Platz macht, von welcher der ganze Wirbel durchsetzt wird (Mh).

Nur intravertebral zeigen sieh einige, ihrem vollständigen Zerfall nahestehende und nur schwer noch zu erkennende Chorda-Reste. Auch von ihnen vermochte ich an einigen Wirbeln Nichts mehr zu entdecken. Zur weiteren Vervollkommnung der freien Gelenkbildung treten deutliche Intervertebral-Ligamente (Ligt) auf.

Wie dieses Verhalten nicht nur zu den Anuren, sondern auch zu den Reptilien und Vögeln hinüberleitet, hat Gegenbaur zur Evi-



denz bewiesen und die von mir schon früher geäusserte phylogenetische Auffassung von Salamandrina erfährt dadurch eine weitere Rechtfertigung.

In Anbetracht der bei den Urodelen im Allgemeinen auf sehr primitiver Stufe verharrenden Chorda einer- und des eine niedrige Stufe doeumentirenden Schädelcharacters andererseits muss es sehr befremdlich erscheinen, dass es mir nur bei Menobranchus gelang, Spuren von jener zwischen Parasphenoid und dem basi-occipitalen resp. basi-sphenoidalen Knorpel nachzuweisen. Von dem Auftreten der Chorda im Schädel der Urodelen-Larven habe ich Gegenbaur gegenüber nichts Weiteres zu erwähnen und ich führe deshalb seine eigenen Worte an: »Hinsichtlich des Verhaltens der Chorda im Schädel finde ich, dass sie bei jüngeren Larven vom hinteren Theil des Basilarknorpels an, sich allmälig verdünnend bis in die Mitte zwischen beiden Felsenbeinen verläuft, wo sie etwa dem vorderen Rande der letzteren entsprechend zugespitzt endet 1). Scheide und Zellen sind von der nämlichen Beschaffenheit, wie am Rückgrate. Bemerkenswerth ist, dass mit dem Entstehen einer ho-

mogenen Knochenlamelle an Rückgratwirbeln auch die gesammte Schädelchorda von einer solchen umschlossen wird. Im hinteren Schädeltheile der Chorda, jenem, welcher in dem zum Occipitale basilare sich gestaltenden Knorpel eingebettet ist, entwickeln sich Knorpelzellen, wie in den Körpern anderer Wirbel; einzelne treten auch vorn auf.

Der Verlauf der Chorda erfolgt nicht in geradliniger Richtung, sondern bildet einen nach oben zu etwas convexen Bogen. Die Chorda tritt nämlich, nachdem sie im Occipitale basilare in

<sup>&</sup>lt;sup>1)</sup> Hier und da begegnete ich einer keulenförmigen Auftreibung des Vorderendes.

der Mitte liegt und eine dickere Knorpellage eher über sich als unter sich liegen hat, allmälig nach oben und liegt dann im Schädelcavum in einer erhabenen Rinne des Knorpels, die nach hinten wie
nach vorn sich vertieft und durch letzteres die Chorda wieder in den
Knorpel sich einsenken lässt. Das vordere Ende der Chorda ist so
wieder seitlich und unten von Knorpel begrenzt, verliert aber nach
und nach die untere Knorpelumwandung und wird sehliesslich oben
und unten nur von einer dünnen Bindegewebsschicht überdeckt, seitlich und vorn aber vom Knorpel umschlossen.

Es entspricht dieses Verhalten dem nach vorn verdünnten Primordialschädel, dessen Dickendurchmesser vorn nicht mehr hinreicht, die Chorda auch nur von einer Fläche her zu überdecken.

Das Ende des Schädelrestes der Chorda wird theils durch Resorption, theils Ueberführung in Knorpel, und damit allmälige Assimilirung mit dem benachbarten Gewebe des Primordialeraniums herbeigeführt. Dabei spielt auch das Wachsthum des Schädels selbst eine Rolle, indem dadurch die Chorda immer weiter nach hinten gedrängt wird. Im Schädel ausgebildeter Salamander und Tritonen war die Chorda spurlos verschwunden «

### Allgemeine Ergebnisse und Reflexionen.

Die auf den vorliegenden Blättern geschilderten anatomischen Verhältnisse des Kopfes der geschwänzten Amphibien sind wohl dazu geeignet, den Zusammenhang der einzelnen Glieder sowohl unter einander als auch ihre Stellung im Wirbelthierreich etwas näher zu präcisiren.

Versucht man die einzelnen Urodelen-Formen von einander abzuleiten, so sieht man bald ein, dass dies keine so einfache Aufgabe ist, ja dass gerade zwischen den zwei niedersten Tribus und der höchsten eine Kluft besteht, die man vergeblich mit den heute lebenden Repräsentanten dieser Ordnung auszufüllen bestrebt sein wird. Wenn sieh auch in vielen Stücken eine Aehnlichkeit zeigt, so ist man doch nicht im Stande, gerade die eharakteristischsten Glieder der Phanero- und Cryptobranchiaten auf eine einzige Stammform zurückzuführen. Man ist vielmehr gezwungen, drei vollständig von einander getrennte Wurzeln des Urodelenstammes anzunehmen und diese in einer hypothetischen Urform zu vereinigen, welche zwischen den Dipneusten und Holocephalen die Mitte hält. Eine solche ist uns aber nicht

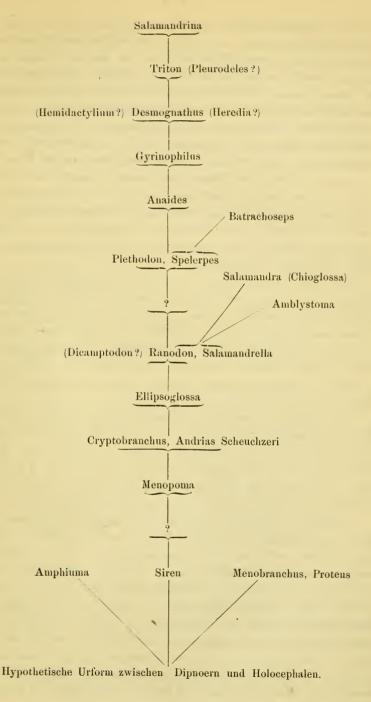
erhalten; wir können sie deshalb nur in Gedanken construiren und ihre Auffindung in den Schichten unserer Erdrinde als pium desiderium bezeichnen.

Von den drei von mir angenommenen Wurzeln führt die eine zu Menobranchus und Proteus, die zweite zu Amphiuma und beide endigen auch damit. Diese zwei Typen zeigen in ihrem Schädelbau so viel Besonderes, dass sie sich weder auf einander, noch auch auf Siren und die beiden andern Cryptobranchiaten beziehen lassen. Anders verhält es sich mit der dritten Wurzel, wobei Siren in Frage kommt.

Wenn wir auch von hier aus an keine directe Ableitung von Menopoma, Cryptobranchus und den Salamandriden denken können, sondern noch eine oder mehrere Zwischenformen postuliren müssen, so finden wir doch bei Siren viel eher die Grundzüge ausgeprägt, wie sie uns auch im Kopfskelet der obgenannten Urodelen entgegen treten.

Von Menopoma und Cryptobranchus resp. von dem mit letzterem identischen Andrias Scheuchzeri (Oeningen) an lässt sich der Hauptstamm bis zu den höchst entwickelten Salamandriden hinauf mit geringen Unterbrechungen weiter verfolgen.

Zunächst den eben genannten Cryptobranchiaten steht Ellipsoglossa und daran reiht sieh Ranodon, Salamandrella und wahrscheinlich auch Dicamptodon. Als Seitensprossen gehen davon ab: die Amblystomen, die Gattung Salamandra und Chioglossa. Nun fehlt im Hauptstamm wieder das Bindeglied zu den Spelerpes-Arten und Plethodon; sind letztere aber einmal erreicht, so ist man im Stande durch Anaïdes, Gyrinophilus und Desmognathus hindurch einen ganz allmäligen Uebergang bis zu den Tritonen und Salamandrina hin zu verfolgen.



Wie alle Salamandriden in letzter Linie auf einen Ursprung von Urodelen zurückweisen, die in ihrem Schädelbau die Eigenthümlichkeiten der Phanerobranchiaten besitzen, oder besessen haben, ersieht man am besten aus der Entwicklungsgeschichte. Man kann behaupten, dass in keiner Wirbelthierklasse das biogenetische Grundgesetz eine solch ausgedehnte und fruchtbare Anwendung findet, wie in der der Amphibien. Man denke an die Stellung des Suspensorium, die Ossifications-Weise des Labyrinths und der Schädelbalken, an das Zahnskelet in seiner Stellung am Schädelgrund, an die ein - resp. z weispitzige Form der Zähne, die paarige Anlage des Zwischenkiefers u. s. w. Dahin gehört auch noch das in der Ontogenese und Phylogenese in gleicher Weise sehr spät auftretende Maxillare, Praefrontale und Nasale, sowie endlich die ursprünglich in der Vierzahl angelegten Knochen des Unterkiefers und der Kiemenapparat mit seinem fünffachen Bogensystem.

Die nahen Beziehungen der Phanerobranchiaten zu den Plagiostomen und Dipneusten beruhen namentlich auf der ausgedehnten Erhaltung des Primordialschädels, der Stellung des Suspensorium und Gaumenbogens, der seitlichen Stellung der direct unter der Haut liegenden Nasenkapseln, der unterständigen Nasenöffnungen, und dann vor Allem auf der Vertheilung der Kopfnerven, welche gestattet, die von Gegenbaur am Selachierschädel gewonnenen Resultate direct auf die Urodelen zu übertragen.

Dazu kommt als weitere, bedeutende Stütze für das hohe Alter dieser Thiergruppe die Thatsache, dass gerade bei den niedersten Formen nicht nur ein Theil, sondern das ganze Schädelrohr von der phylogenetisch ältesten Knochenform, nämlich von Deckknochen auf eine grössere oder kleinere Strecke einzig und allein gebildet sein kann.

Demselben Verhalten begegnen wir auch bei Protopterus, wo das Fronto-parietale in gleicher Weise innerhalb der ebenfalls ganz hyalinen, mit dem Palato-quadratknorpel verschmolzenen Trabecularia senkrechte Fortsätze zum lateralen Parasphenoid-Rand hinabschickt, wie wir dies bei Menobranchus und Proteus constatiren konnten. Eine weitere Aehnlichkeit zwischen den Dipneusten und Menobranchus liegt in der Vereinigung der Vorderenden der seitlichen Schädelbalken zu einer ethmoidalen Basal-Platte, welche sich hier jedoch weiter nach vorn mit dem keilartigen hyalinen Nasenseptum vereinigt. Im letztgenannten Puncte weichen also beide Thiere von einander ab, was auch namentlich für die Configuration des Parasphe-

noids aufrecht zu erhalten ist. Während nämlich letzteres bei Menobranchus und allen übrigen Urodelen eine in gleichmässiger Horizontalebene verlaufende oft weit in den ethmoidalen Schädelbezirk sich hinein erstreckende Knochenlamelle darstellt, finden wir es bei Protopterus schon weit hinter der vorderen Vereinigungsstelle der Palato-quadrata quer abgestutzt. Der zwischen den letztgenannten Knochen und seinem Vorderrand gelegene Raum wird von der ethmoidalen Trabekular-Lamelle (Praesphenoid) ausgefüllt und zwar ist diese unter scharfem Winkel von der Ebene des Parasphenoids abgeknickt und erstreckt sich nach vorn und aufwärts.

In dieser »Basalecke« (Gegenbaur) erkennen wir einen von den Selachiern vererbten Zustand, der sich auf die Amphibien nicht fortsetzt.

Die Petroso-occipital-Gegend mit ihrer basi- und supraoccipitalen Knorpellamelle sammt dem ganz hyalinen Labyrinth 1) zeigen mannigfache Uebereinstimmungen mit den Verhältnissen der Phanerobranchiaten; es ist aber durch die discrete Anlage einer Anzahl von oberen Bogenstücken viel deutlicher der Zerfall in Metameren ausgedrückt, als wir dies selbst bei Selachiern beobachten.

Ich hoffe, dies in einer besonderen Arbeit weiter verfolgen zu können.

Ich möchte noch einmal an dieser Stelle auf die für alle Urodelen ohne Ausnahme geltende Art der Ossification, welche ich, weil vom Perichondrium ausgehend, als eine perichondrostotische bezeichnet habe, aufmerksam machen. Ich glaube zur Anwendung dieses Namens aus den in der Einleitung dargelegten Gründen berechtigt zu sein und kann darauf gestützt, einen weiteren Beleg für die Gegenbaur'sche Ansicht beibringen, dass eine Grenze zwischen primären und secundären Knochen im Sinne Kölliker's nicht zu ziehen ist.

Zum Schluss noch ein Wort über die fossilen Reste einiger Urodelen.

Im Mergel von Oeningen sind ausser dem von Tschudt und vielen Andern ausführlich beschriebenen Andrias Scheuchzeri noch drei Urodelen gefunden worden: Polysemia ogygia, Triton noachicus und die zu den Proteiden gehörige Orthophyia.

Der Schädel des ersteren ist gut, der des letzteren schlecht er-

12

<sup>1)</sup> Eine mediale Knorpelwand fehlt jedoch der Gehörkapsel. Vergl. die Teleostier.

halten. Beide sind echte Tritonen, wofür bei jenem ein wohlausgebildeter Tympano-Frontalbogen, bei diesem der deutlich ausgeprägte opisthocoele Wirbeltypus spricht. H. v. Meyer sieht Polysemia für einen »Proteiden« an, was ich nach dem oben Mitgetheilten entschieden bestreiten muss. Er scheint sich dabei auf den nicht erhaltenen Carpus und Tarsus zu stützen, der wohl aus Hyalinknorpel bestanden haben mag. Letztere Thatsache kann ich aber nicht als massgebend betrachten, da ich auch bei Triton torosus diese Theile unverknöchert finde, während andrerseits bei gewissen Spelerpes-Arten (»Spelerpes minimus: Spengel) Ossificationen im Hand- und Fusswurzelskelet vorkommen.

Unerklärlich sind mir bei Polysemia zwei weite, hinter den äusseren Nasenlöchern liegende Oeffnungen; vielleicht beruhen sie auf einem Mangel des Praefrontale. Was für beide Schädel characteristisch ist, das ist die ausserordentliche Breite des Schädels und die rein transversell gestellten Suspensoria; der Schädel erhält dadurch etwas Krötenartiges. Polysemia ist nur halb so gross wie unser gefleckter Landsalamander und kommt nach H. v. Meyer zusammen mit dem Palaeobatrachus Goldfussi vor. Der Triton noachicus mochte etwa die Hälfte der Körperlänge unseres Kammsalamanders erreichen; er besass ausnehmend lange Rippen mit jenen Hakenfortsätzen, die ich von Salamandrina beschrieben habe.

Einen noch breiteren Schädel als diese beiden Arten besass die in der Braunkohle des Nieder-Rheines sich findende Salamandra laticeps. Auch hier stehen die Suspensoria weit nach aussen und neigen sich zugleich nach hinten, und der Carpus und Tarsus sind wohl verknöchert. Eine genaue Beurtheilung des Schädels wird durch die schlechte Erhaltung desselben unmöglich gemacht.

Von dem im Basalt-Tuff Böhmen's entdeckten Triton basaltieus ist der Schädel nicht erhalten; die enormen Processus spinosi der Wirbel lassen auf einen doppelt so hohen Ruderschwanz schliessen, als ihn unser Triton cristatus besitzt.

Interessanter und besser erhalten ist der im März 1875 von A. Gaudry beschriebene und neuerdings auch, wie oben bemerkt, in Thüringen massenweise aufgefundene Protriton petrolei aus dem »Roth-Todtliegenden«. Ich habe ihn auf Fig. 80 und 90 nach der Abbildung Gaudry's copirt in vergrössertem<sup>1</sup>) Maassstab,

<sup>1)</sup> Die grössten Exemplare messen nicht über 35-45 Millimeter.

indem ich meinen Wunsch, die betreffenden Steinplatten zu eigener Untersuchung zu erhalten, bis jetzt nicht befriedigen konnte.

Was bei Betrachtung dieses merkwürdigen Thieres vor Allem in die Augen fällt, ist der breite Kopf und die verkümmerte Wirbelsäule, welche den Rumpf nur um wenige Millimeter überragt. In ersterem erkennen wir fast bis in's Einzelnste den Habitus des Anurenschädels, das kreuzförmige Parasphenoid, das Quadrato-jugale, das Pterygoid etc. und auch die enorm breite<sup>1</sup>) hinten beinahe ganz quer abgestutzte Form des Schädels im Allgemeinen weist auf's Entschiedenste darauf hin. Der Vomer erinnert, was Gaudry mit Recht hervorhebt, viel mehr an denjenigen der Urodelen. Alles dieses ist an der von Gaudry nach acht Individuen construirten theoretischen Figur SO deutlich zu erkennen. Becken- und Schultergürtel blieben ihrer schlechten Erhaltung wegen ganz unberücksichtigt.

Das Aussehen der in der Zahl 29 vorhandenen Wirbel weist auf einen sehr primitiven Zustand hin, in welchem ursprünglich das Chorda- und Knorpelgewebe eine grosse Rolle gespielt haben mag. Differenzirte Rippen sind nicht vorhanden, man bemerkt vielmehr nur äusserst feine, wie bei den Anuren mit den Wirbeln synostotisch verlöthete Seitenspangen = Processus transversi. Ich begreife deshalb nicht, warum GAUDRY von »salamanderähnlichen« Rippen spricht. Seine Abbildungen berechtigen nicht dazu.

Vorder- und Hintergliedmassen stimmen fast vollständig miteinander überein und messen 10—12 Mm. in der Länge; ihre Knochen sind sehr einfach und es existirten wohl früher bedeutende Knorpel-Apophysen, wie auch das Fehlen von versteinerten Carpal- und Tarsal-Elementen darauf hinweist, dass diese Theile knorpelig angelegt waren. Interessant ist die an Salamandrina, Batrachoseps, Salamandrella, Hemidactylium und Menobranchus erinnernde Vierzahl der Zehen.

Wir sehen uns somit in diesem Thier einen Sammeltypus erhalten, der für die Descendenztheorie einen nicht zu unterschätzenden Werth besitzt, indem er uns die bis dato vergeblich gesuchte Brücke zwischen den beiden Hauptordnungen der Amphibien und Urodelen vor Augen führt. Wo wir den Abgang dieses Seitenzweiges an dem oben aufgestellten Stammbaum der Urodelen zu suchen haben, wage ich nicht zu entscheiden. So viel aber kann ich mit Bestimmtheit

<sup>1)</sup> Der Schädel misst von rechts nach links 10, von vorn nach hinten 7 Millimeter.

erklären, dass wir dabei nicht an die Spelerpes- und Tritonen-Arten, sondern vielmehr an die Gattungen Ranodon oder Amblystoma zu denken haben. Dafür spricht die ganze Anlage des Schädels, wie auch die der Wirbelsäule. Mag es sich damit so oder so verhalten, jedenfalls lernen wir daraus die goldene Regel, in Aufstellung von Stammbäumen d. h. in Ableitung der Thierformen von einander die äusserste Vorsicht und Gewissenhaftigkeit zu beobachten und dabei nicht zu vergessen. dass ein einziger palaeontologischer Fund im Stande sein kann, das in übergrosser Eile aufgeführte, luftige Gebäude umzustürzen. Einer fernen Zukunft erst mag es vorbehalten sein, die Tausende von begrabenen Organismen an's Tageslicht zu ziehen und sie nach strenger Prüfung in die unendliche Kette der Thierformen richtig einzufügen. Erst wenn dieser Schluss erreicht ist, mag Vieles, was wir bis jetzt kaum hypothetisch erschliessen, ja oft nur ahnen können, in seinem vollen Umfang erfasst, verarbeitet und begriffen werden.

Freiburg i. B., im Januar 1877.

# Erklärung der für sämmtliche Tafeln gültigen Bezeichnungen.

A. Bezeichnungen am Primordialeranium.

NK Nasenkapsel.

Sept und IS Internasal-Septum.

Tr1 u. Tr2 Vorderste Ausläufer der Trabekel.

Tr Trabekel.

Eth Lamina cribrosa (Ethmoid).

AF Antorbital-Fortsatz.

HNK Häutige Nasenkapsel.

KZ Knorpelzapfen, eine Commissur bildend zwischen den beiden Vorderenden der Vomero-palatina von Amphiuma.

Trab. Platte Trabekular-Platte in der Regio ethmoidalis.

Os (Tr) Orbitosphenoid, vorderer Abschnitt des Trabekels.

Osc Vorderstes, hyalines Ende der Schädelbalken.

Pa. Processus anterior des Nasengerüstes (Stützpfeiler für die Praemaxille).

Mc Knorpeliger Maxillarfortsatz des Nasengerüstes.

rr' Zweiwurzeliger Ursprung der Nasenkapsel vom Vorderrand des Trabekels

CC Processus quadrato-trabecularis.

Qu1 Quadratum cartilagineum.

Ptc Pterygoideum cartilagineum

Pca Pars cartilaginea der Labyrinthkapsel.

Ob Basi-occipitale Os Supra-occipitale Knorpelplatte.

Op Operculum (Columella).

Prop Processus opercularis (Stiel der Columella).

Cocc Condyli occipitales.

As Alisphenoid = hinterer Bezirk des Trabekels.

HF Hinterer, mit dem Hyoidbogen durch ein Ligament verbundener Fortsatz des Quadratum.

MK MECKEL'scher Knorpel.

GS Proximales Ende des letzteren = Articulare.

1 und 2 zwischen Qu und As bezeichnet die beiden Verbindungsschenkel dieser Theile des Suspensorial-Apparates mit dem Pterygoid.

- AH Aeussere Haut.
- MS Mundschleimhaut.
- Bg Bindegewebe.
- DD¹ Driisenschläuche.
- GK Gelenkkopf.
- BgM Bindegewebsmembran.
  - Lgt Ligament.
  - Atl Atlas.
    - G Gefäss.
  - Kn Knorpel.
  - Mu Muschel.
- FlE Flimmerepithel.
- prm Praemaxillar-Fortsatz der hyalinen Nasenkapsel.

### B. Bezeichnungen der Knochen.

- Pmx Praemaxillare.
  - M Maxillare.
  - F Frontale.
- Pf und Pf! Praefrontale I und II.
  - P Parietale.
  - P<sup>1</sup>—P<sup>4</sup> Fortsätze des letzteren.
- Pet, Pet<sup>1 u. 2</sup> Die verschiedenen Bezirke des Petroso-occipitale.
  - Tp Tympanicum (Squamosum).
  - Pdsc Pars descendens
  - $tp^1$ - $tp^3$  Verschiedene Fortsätze  $\{$  des letzteren.
    - Qu Quadratum osseum.
    - PP Pterygo-palatinum.
    - Pt Pterygoideum osseum.
    - Ps Parasphenoid.
    - SphZ Sphenoidal-Zähne.
      - Vo Vomer.
      - Pal Palatinum.
  - Vp u. Vop Vomero-palatinum.
    - Eth Knöcherne Lamina cribrosa (Trabekel-Concrescenz).
      - Os Knöcherner Schädelbalken.
    - De Dentale.
    - Ang Angulare.
      - \* Operculare.
    - Pru Processus uncinatus.
    - SF Senkrechte Fortsätze.
      - N Nasale.
    - oss Ossificationsstelle des Trabekels bei Proteus.
    - Prpa Proc. orbitalis des Scheitelbeins bei Amphiuma.
    - Olat Occipitale laterale.
    - Spo Septum osseum.
    - Sca Septum cartilagineum.
    - Pra Processus ascendentes des Praemaxillare.
    - Bgg Bogengänge.
    - ZZ Vomero-palatin-Zähne.

- PF Processus postfrontalis.
- HF Hakenfortsätze des Stirnbeins.
- Pr. pal Processus palatinus.
- Pr. orb Processus orbitalis.
- Fas. K Faserknorpel.
- C. Bezeichnungen der Höhlen, Oeffnungen und Nerven.
  - Cav. cran Cavum cranii.
    - Lab Labyrinth.
    - Cav. nas Cavum nasale.
      - Ci Cavum intermaxillare resp. internasale.
      - Fi Foramen incisivum.
      - Font Fontanelle.
        - Ch Choane
      - Apn Apertura nasalis externa.
  - $n-n^1-n^2$  Letzte Endäste des Ramus nasalis Trigemini.
    - Olf Olfactorius.
      - Oc Oculomotorius.
    - Opt Opticus.
    - Ty Trigeminus.
    - Fac Facialis
    - Vg Vagus (mit Accessorius und Glossopharyngeus).
    - Fopt Foramen opticum.
    - Folf Foramen olfactorium.
    - For Fenestra ovalis.
      - Ge Gehirn.
    - RS Riechschleimhaut.
- D. Bezeichnungen des Zungenbein-Kiemen-Bogen-Apparates.
  - KeH Keratohyale.
  - HpH Hypohyale.
  - BsH Basihvale.
  - Bbr I. II. Erstes und zweites Basibranchiale.
  - Kebr I.—III. Erstes bis drittes Keratobranchiale.
  - Epbr I.-IV. Erstes bis viertes Epibranchiale.
    - Oth Os thyreoideum.
      - Sp Knorpelspange.

## Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel I.

- Fig. 1. Menobranchus lateralis; Schädel von oben. Das Dach der rechten Nasenkapsel ist abgetragen.
- Fig. 2. Derselbe Schädel von unten. Das Parasphenoid ist zur Hälfte entfernt.

- Fig. 3. Vorderkopf von Menobranchus lateralis nach Entfernung der knorpeligen Nasenkapsel.
- Fig. 4. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat desselben Thieres.
- Fig. 5. Vorderkopf von Menobranchus lateralis von der Seite.
- Fig. 6. Schädel eines jungen Axolott von unten. Auf der einen Seite sind die Deckknochen der Mundhöhle entfernt, wodurch der Primordialschädel in seiner ganzen Ausdehnung blossliegt.
- Fig. 7. Schädel von Amphiuma tridactylum von oben.
- Fig. 8. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat desselben.
- Fig. 9 Schädel desselben von der Unterfläche.
- Fig. 10. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Siren lacertina.
- Fig. 11. Schädel von Siren lacertina von oben
- Fig. 12. Derselbe von unten.
- Fig. 13. Unterkiefer von Siren lacertina von der Innenseite.

#### Tafel II.

- Fig. 14. Schädel von Proteus anguinus von oben.
- Fig. 15. Derselbe von unten.
- Fig. 16. Der Unterkiefer von Proteus anguinus von der Innenseite.
- Fig. 17. Seitenansicht des Schädels von Amphiuma tridactylum.
- Fig. 18. - Siren lacertina.
- Fig. 19. - Proteus anguinus.
- Fig. 20. Zwischenkiefer und Stirnbein von Amphiuma tridactylum.
- Fig. 21) Schädel von oben.
- Fig. 22. Cryptobranchus japon.
- Fig. 23.) (von der Seite.
- Fig. 24. Menopoma alleghaniense von oben. Von unten.

#### Tafel III.

- Fig. 26. Horizontaler Flächenschnitt durch den Vorderkopf von Salamandrina persp.
- Fig. 27. Ein eben solcher von Triton taeniatus.
- Fig 28. - Axolotl.
- Fig. 29. Horizontaler Flächenschnitt durch den Vorderkopf vom Axolotl, wenige Millimeter oberhalb der Mundschleimhaut.
- Fig. 30. Frontalschnitt durch das Cavum internasale desselben Thieres.
- Fig 31. Totalansicht des Axolotl-Schädels von unten.
- Fig. 32.1 Sagittalschnitte durch den Vordertheil desselben; Fig. 33 geht genau
- Fig. 33. durch die Medianebene.
- Fig. 34. Frontalschnitt durch das knorplige Nasengerüst desselben.
- Fig. 35. die Schnauzengegend von Triton viridescens.
- Fig. 36. den vordersten Abschnitt der Gehirnkapsel vom Axolotl.
- Fig. 37.1 Erster und zweiter Frontalschnitt durch die Schnauzengegend von
- Fig. 38. Menobranchus lateralis.
- Fig. 39. Frontalschnitt durch die Schnauzengegend von Salamandrella.

- Fig. 41.) Drei Frontalschnitte durch den Schädel von Menobranchus.
- Fig. 42.
- Fig. 43. Frontalschnitt durch die Schnauzengegend von Plethodon glutinosus.
- Fig. 44. Schädel des Axolotl von oben.
- Fig. 45. Frontalschnitt durch die Mitte der Regio internasalis von Spelerpes fuscus.
- Fig. 46. Frontalschnitte durch den Schädel von Menobranchus lateralis.
- Fig. 48. Frontalschnitt durch die Internasal-Gegend eines mexicanischen Spelerpes (spec?).
- Fig. 49. Derselbe Schnitt von Plethodon glutinosus.
- Fig. 50. Frontalschnitt durch die Labyrinthgegend von Menobranchus.
- Fig. 51. Schnitt durch die Nasenscheidewand von Salamandrella.

#### Tafel IV.

Fig. 52—63. Frontalschnitte durch den Vorderkopf von Amphiuma tridactylum. Fig. 52 beginnt in der Schnauzengegend und Fig. 63 endigt im vorderen Bereich der Hirnkapsel.

#### Tafel V.

- Fig. 64.) \_\_\_\_\_ (Schädel von oben.
- Fig. 65. Ellipsoglossa naevia von unten.
- Fig. 66. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat desselben Thieres.
- Fig. 67. Schädel von Ellipsoglossa mit einziger Erhaltung der Vomeropalatina, des Parasphenoids und der Petroso-occipitalia.
- Fig. 68. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Ranodon sibiricus.
- Fig. 69. Obere Schädelansicht desselben Molches.
- Fig. 70. Untere | Schadelansicht desselben Molches
- Fig. 71. Obere Fig. 72. Untere } Schädelansicht von Salamandra atra.
- Fig. 73. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat eines jungen Axolotl.
- Fig. 74. Schädel des Plethodon glutinosus von unten.
- Fig. 75. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Amblystoma punctatum.
- Fig. 76.) Obere ) Schädelansicht desselben Molches. Beide gehören verschie-
- Fig. 77.) Untere den alten Thieren an.

#### Tafel VI.

- Fig. 78. Frontalschnitt durch den Vorderkopf von Salamandrella wodurch genau die Grenze der Ethmoidal-Region getroffen ist.
- Fig. 79. Der nächste Frontalschnitt nach hinten zu.
- Fig. 80. Restaurirter Protriton petrolei. Copie nach A. GAUDRY, dessen Bezeichnungen der einzelnen Schädelknochen ich beibehalten habe. Sie erklären sich von selbst.

Links von der Lendenwirbelsäule ist ein Stück der Wirbelsäule von der Seite dargestellt, woran man leicht die biconcave Natur der einzelnen Wirbel erkennt.

- Fig. 81. Frontalschnitt durch die Regio nasalis von Plethodon glutinosus.
- Fig. 82. Frontalschnitt durch den Kopf desselben Thieres weiter nach rückwärts, unmittelbar vor dem ethmoidalen Bindegewebsvorhang.
- Fig. 83.) Frontalschnitte durch den hintersten Bezirk der Labyrinthgegend von
- Fig. 84. Triton alpestris.
- Fig. 85. Frontalschnitt durch die Regio nasalis von Salamandrella.
- Fig. 86. Frontalschnitt durch den Beginn der Hirnkapsel desselben Thieres.
- Fig. 87. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von einem mexicanischen Spelerpes (spec?).
- Fig. 88. Frontalschnitt durch die Schnauzengegend von Salamandrella.
- Fig. 89. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Triton viridescens.
- Fig. 90. Protriton petrolei von oben. Stark vergrössert. Copie nach A. GAUDRY.
- Fig. 91. Triton torosus
- Fig. 92. Desmognathus fuscus Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat.
- Fig. 93. Plethodon glutinosus

#### Tafel VII.

- Fig. 94. Obere Schädelansicht von Batrachoseps attenuatus.
- Fig. 95. Untere
- Fig. 96. Seitliche Ansicht des knöchernen Schädelrohres von Plethodon glutinosus.
- Fig. 97. Zusammenstoss der Frontalia und Vomeropalatina von Triton virides cens. Ansicht von vorn.
- Fig. 98. Frontalschnitt durch den Internasal-Raum von Salamandrella.
- Fig. 99. Untere Schädelansicht von Gyrinophilus porphyriticus.
- Fig. 100. Frontalschnitt durch die Internasal-Gegend von Plethodon.
- Fig. 101. Obere Schädelansicht von Desmognathus fuscus.
- Fig. 102. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Gyrinophilus.
- Fig. 103. Untere Schädelansicht von Desmognathus fuscus.
- Fig. 104. Obere - Anaides lugubris.
- Fig. 105. Seitliche
- Fig. 106. Untere
- Fig. 107. Unterkiefer desselben Thieres von der Innenseite.
- Fig. 108. Knorpeliges Nasengerüst von Spelerpes fuscus von unten gesehen.
- Fig. 109. Zusammenstoss des Frontale und Vomeropalatinum von Triton virides cens. Rechte Schädelhälfte von innen gesehen.
- Fig. 110. Obere Fig. 111. Untere Schädelansicht von Triton cristatus.

#### Tafel VIII.

- Fig. 112. Frontalschnitt durch die Regio ethmoidalis von Salamandrina perspicillata.
- Fig. 113. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle desselben Thieres.
- Fig. 114. Sagittalschnitt durch das Cavum intermaxillare von Salamandrina perspicillata.
- Fig. 115. Frontalschnitt durch den Schädel desselben Thieres.
- Fig. 116. Frontalschnitt durch die Regio quadrata des Schädels von Plethodon glutinosus.

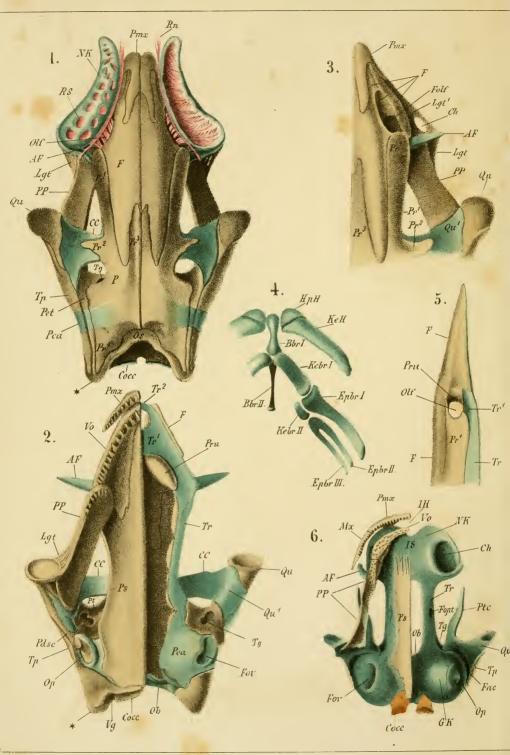
- Fig. 117—128. Frontalschnitte durch den Schädel von Triton viridescens; an der Schnauzengegend beginnend bis zur Regio quadrata. Das Nähere ergibt sich aus der Buchstabenerklärung.
- Fig. 129. Frontalschnitt durch die Regio nasalis von Plethodon glutinosus.
- Fig. 130. Ein ebensolcher Schnitt durch die Labyrinthgegend von Triton alpestris.

#### Tafel IX.

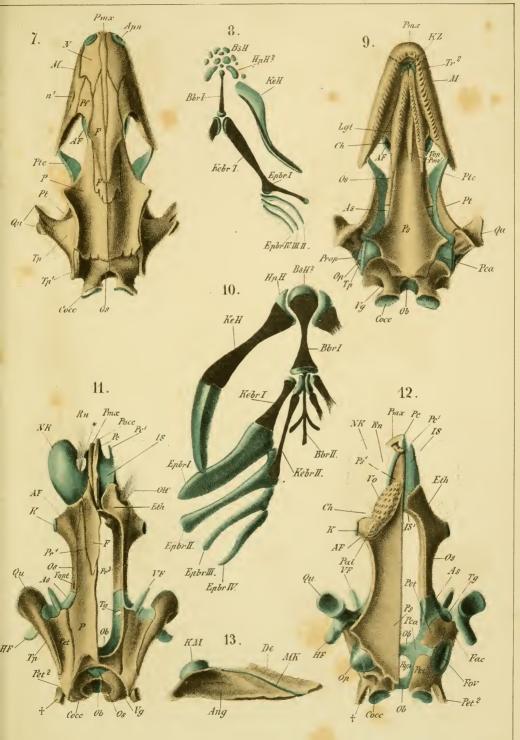
- Fig. 131. Obere Schädelansicht von Triton viridescens.
- Fig. 132. Frontalschnitt durch das Cavum intermaxillare von Salamandrina persp.
- Fig. 133.) Eben solche Schnitte, wobei auch die Nasenhöhle in Betracht kommt.
- Fig. 134 \ Eden solche Schmitte, wobei auch die Nasenhonie in Betracht kommt.
- Fig. 135. Obere Schädelansicht von Triton platycephalus (Euproctus Rusconii).
- Fig. 136. Untere Schädelansicht von Triton viridescens.
- Fig. 137.) Frontalschnitte durch das Cavum intermaxillare von Sala-
- Fig. 138. mandrina persp.
- Fig. 140. Obere Schädelansicht von Triton subcristatus.
- Fig. 141. Untere Triton platycephalus.
- Fig. 142. Seitliche Triton subcristatus.
- Fig. 143. Frontalschnitt durch den hintersten Bezirk des Cavum intermaxillare von Salamandrina.
- Fig. 144. Obere Schädelansicht von Triton torosus.





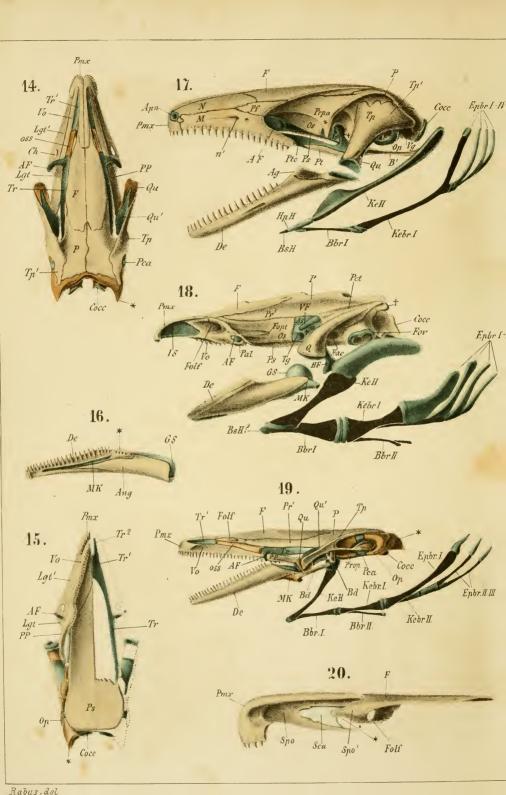


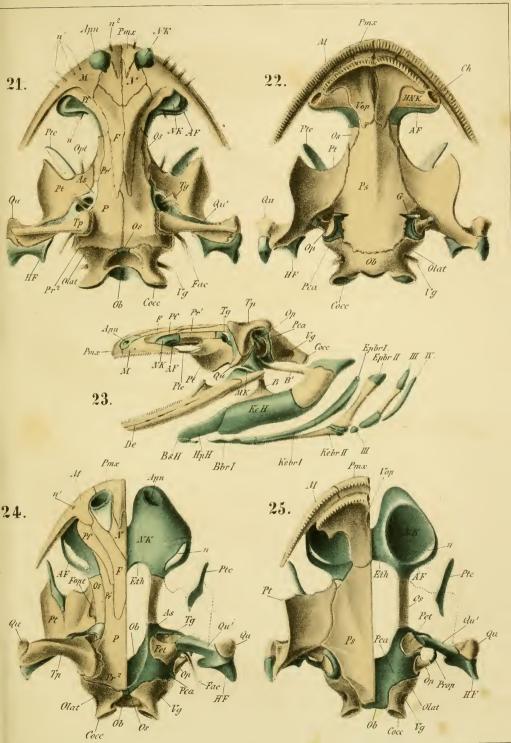
Rabus del





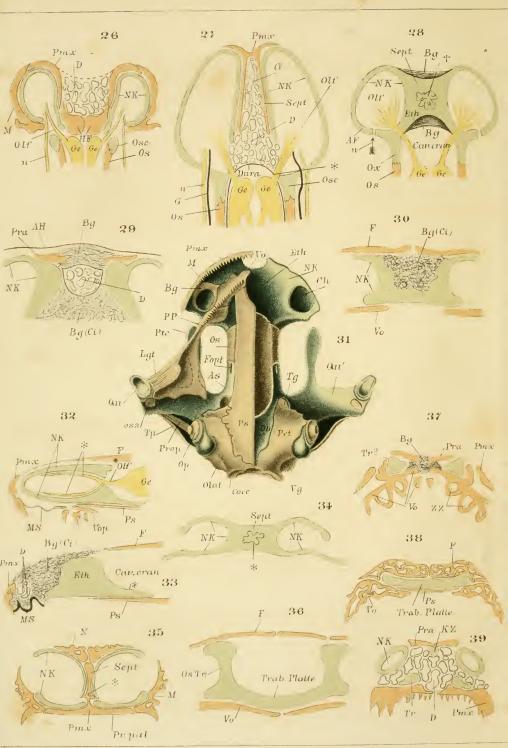




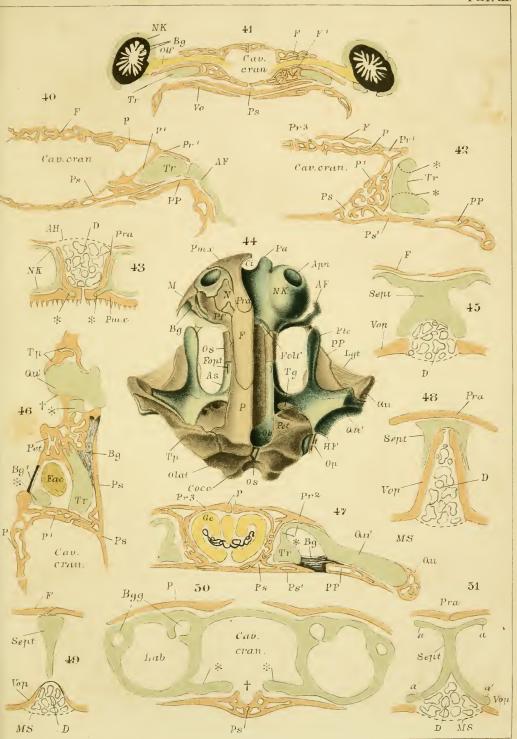






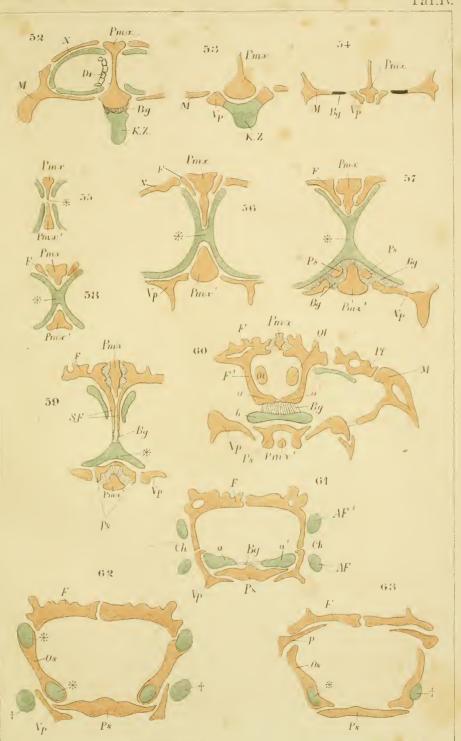


Rabus d Wiedersheim del



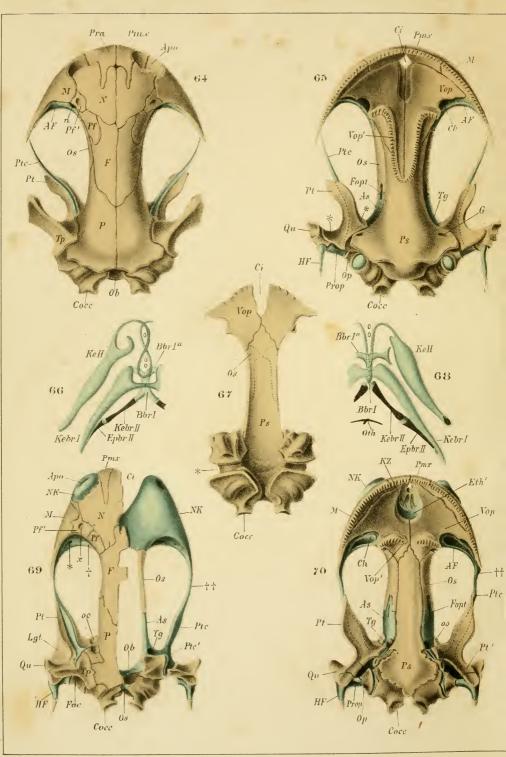
Lith J.A. Hofmann, Würzhurg.



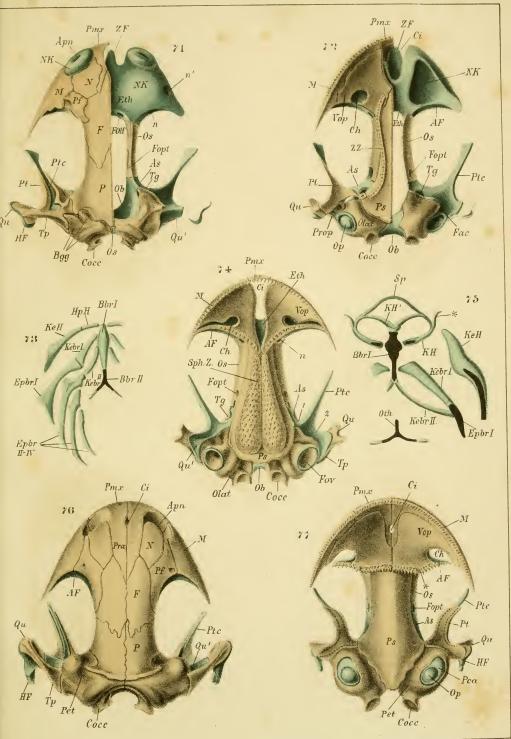








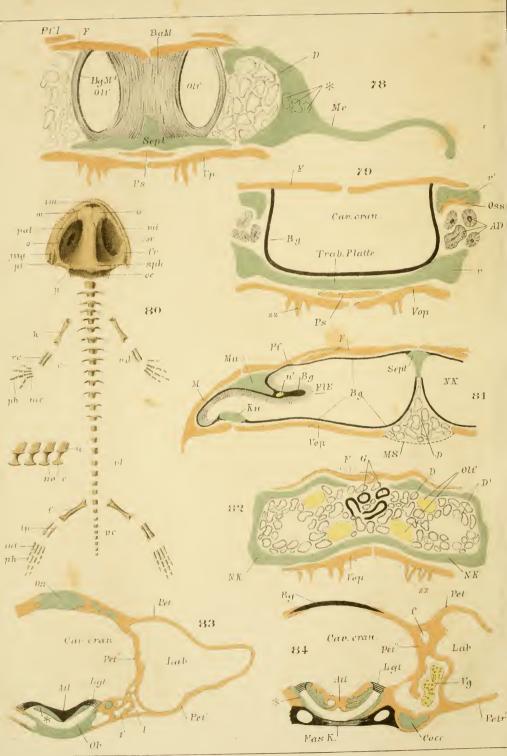
Rahus del



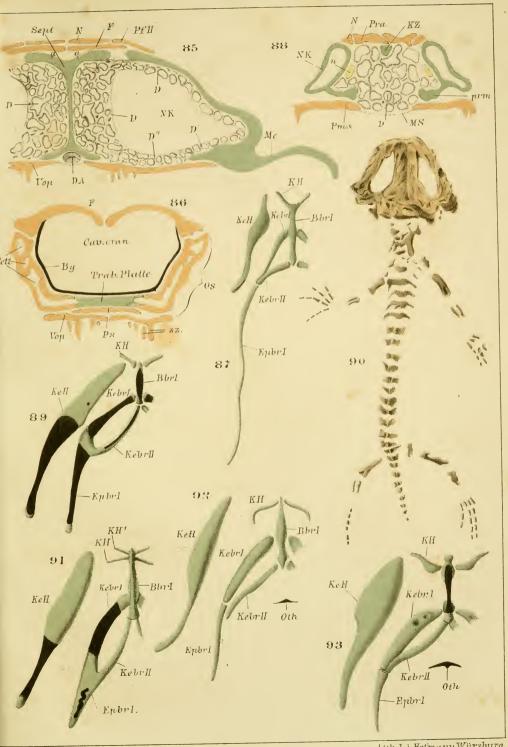
Lith. J.A. Hofmann, Würzburg







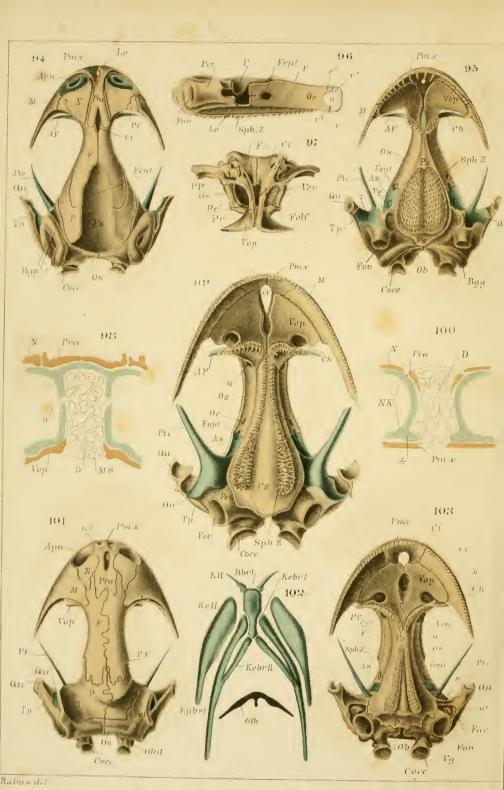
Rabus & Wiedersheim del.

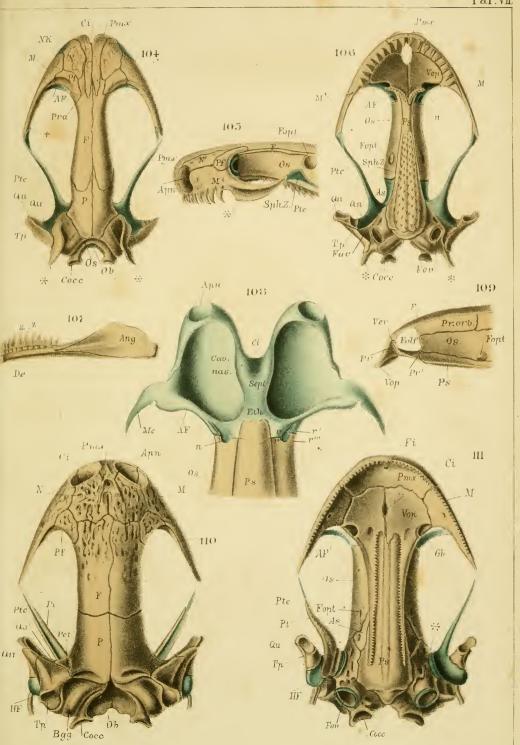


Lith.J.A. Hofmann, Wirzburg.





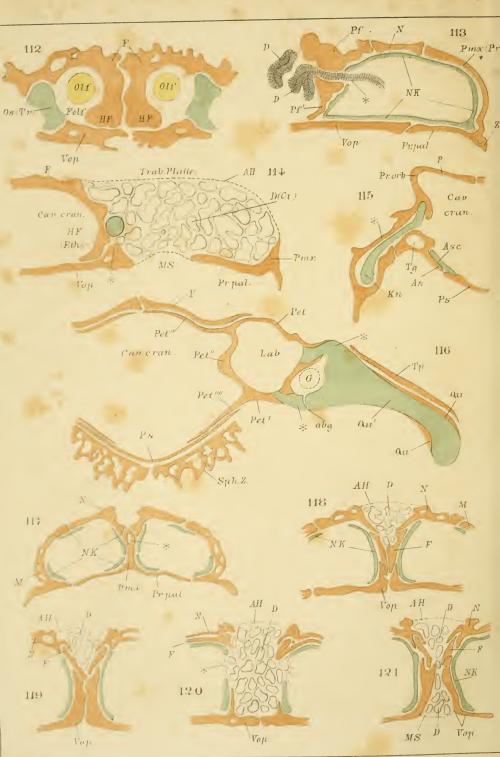




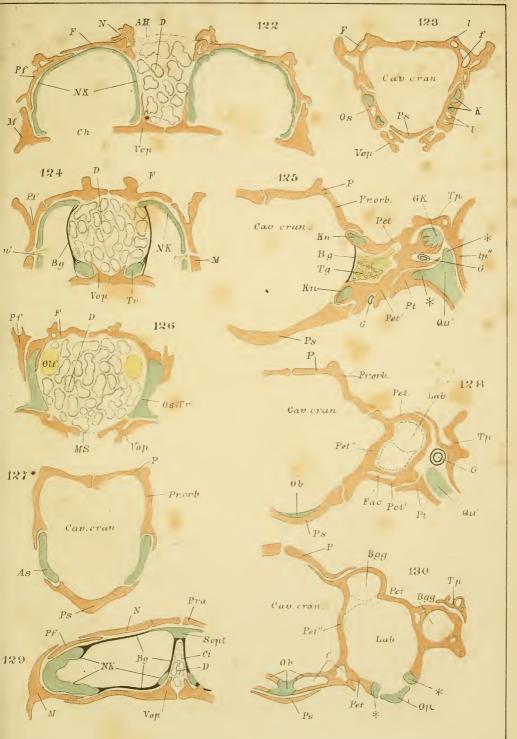
Lith J.A. Hofmann Würzburg.





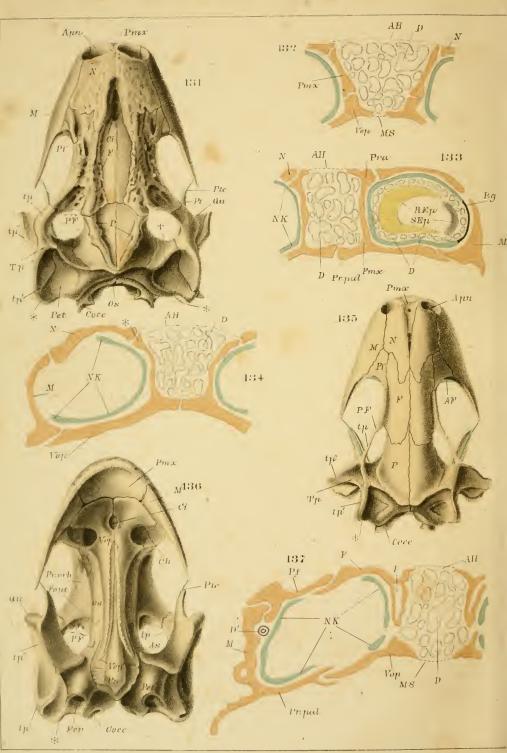


Rabus & Wiedersheim del

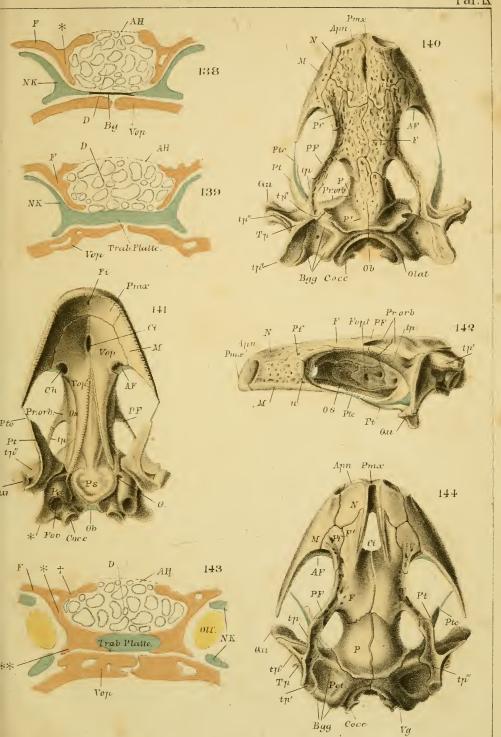








Ratins & Wiedersheim det.



Lith Hofmann, Würzburg







