

Die Figuren 1—15 sind nach Holzmodellen des zoologischen Instituts in Erlangen photographiert, welche teils direkt nach der Natur, teils nach meinen Wachrekonstruktionen in größerem Maßstabe modelliert und später geschnitten wurden, um als Anschauungsmittel für Vorlesungen zu dienen.

Tafel IX.

- Fig. 18. Rechte Profilsansicht eines männlichen Schafembryos von 5,5 cm.
Etwa 1/1.
- Fig. 19. Rechte Profilsansicht eines männlichen Schafembryos von 10,0 cm.
Etwa 1/1.
- Fig. 20. Linke Profilsansicht eines weiblichen Rindsembryos von 7,0 cm.
Etwa 1/1.
- Fig. 21. Linke Profilsansicht eines weiblichen Rindsembryos von 11,5 cm.
Etwa 1/1.
- Fig. 22. Linke Profilsansicht eines weiblichen Rindsembryos von 17,0 cm.
Etwa 1/1.
- Fig. 23. Flächenansicht des Wurfhügels eines weiblichen Rindsembryos von 30,0 cm. Etwas verkleinert.
- Fig. 24. Flächenansicht des Wurfhügels eines weiblichen Rindsembryos von 74,0 cm. Etwas verkleinert.
- Fig. 25. Flächenansicht des Wurfhügels einer 6jährigen Kuh. 1/3.
- Fig. 26. Linke Profilsansicht des Wurfhügels eines weiblichen 14 Tage alten Ziegenlammes. 1/1.
- Fig. 27. Flächenansicht des Wurfhügels eines weibl. 2 $\frac{1}{2}$ jährigen Schafes. 1/2.

Morphologisches Jahrbuch,
34 (1905)

Die Tympanalgegend des Säugetierschädels¹.

Von

Dr. P. N. van Kampen
in Amsterdam.

Mit 96 Figuren im Text.

Einleitung.

Zu den eingreifendsten Umwandlungen, welche die Vorfahren der Säugetiere erfuhren, gehört die Verlagerung des Unterkiefergelenkes, eine Umwandlung, von welcher die ganze Umgebung desselben beeinflusst worden ist. Die Kenntnis dieser Gegend des Säugetierschädels ist deshalb von großer Wichtigkeit; ihr entspricht die umfangreiche Literatur über die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen, welche im engsten Zusammenhange steht mit der Umwandlung des Kiefergelenkes.

Dem gegenüber ist die Untersuchung eines andern, nicht viel weniger wichtigen Teiles dieser Gegend, und zwar der Wand der Gehörknöchelhöhle, wenigstens von vergleichend anatomischem und ontogenetischem Gesichtspunkte aus verhältnismäßig stark vernachlässigt worden. Einen Beweis hierfür findet man in der »Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere« GEGENBAURS, in der man in dem kurzen, das Tympanicum betreffenden Abschnitte manche Ungenauigkeiten und Unvollständigkeiten antrifft.

Zwar fehlt es natürlich auch auf diesem Gebiete nicht an Untersuchungen; dieselben sind aber meistens rein deskriptiv und zum größten Teile in anatomischen oder systematischen Monographien verstreut. An erster Stelle müssen von denselben mehrere Arbeiten

¹ Vorliegende Arbeit ist die größtenteils wörtliche Übersetzung einer 1904 in Amsterdam in holländischer Sprache erschienenen Inaugural-Dissertation.

untersucht, aber unterscheidet sich wahrscheinlich nicht von der, welche bei andern Säugetieren (im besondern den *Ungulaten*) Regel ist.

Auch im Arterienverlauf weichen die *Rodentia* von den *Insectivoren* ab, indem die Carotis nicht mehr durch die Paukenhöhle geht (außer vielleicht bei den *Sciuridae*). Dagegen besteht noch ein ursprünglicher Zustand darin, daß die Art. stapedia oft beim erwachsenen Tiere erhalten bleibt. Jedoch findet man hierin alle möglichen Entwicklungsstufen und oft sind Carotis int. und Art. stapedia vollkommen obliteriert.

Die besprochenen Eigenschaften stören sich im allgemeinen nicht an der gebräuchlichen systematischen Einteilung und eine regelmäßige Entwicklung ist nicht festzustellen. So ist die Aufblähung des Mastoid, welche man leicht geneigt ist für eine besondere Spezialisierung anzusehen, schon in starkem Maße vorhanden bei den ältesten (eocänen und miocänen) Formen, und unter den recenten kommt sie in verschiedenen Familien vor. So besitzen auch die *Duplicidentaten* durchaus keine tiefer stehenden Merkmale als die übrigen *Rodentia* und durch den Verlust einer Art. stapedia steht *Lepus* sogar höher als viele der letzteren.

Was die Verbindung des Zungenbeins mit dem Schädel betrifft, steht *Castor* für sich da durch den Besitz eines langen und deutlichen Tympanohyale, welches zusammen mit dem protrematischen Zustande des Hyoid die Übereinstimmung dieses Genus mit den *Ungulaten* vergrößern hilft: Bei den übrigen *Rodentia* scheint das Tympanohyale zwar vorhanden zu sein, aber klein und verwachsen mit der Umgebung; der übrige Zustand des Hyoid ist jedoch nur von *Lepus* besser bekannt, wo es stark von dem von *Castor* abweicht: es ist hier opisthotrematisch (Howes). Vielleicht kommen bei andern *Rodentia* Übergangszustände vor. Jedenfalls ist es interessant, daß beide Arten der Anheftung des Hyoid, welche bei *Ungulaten* angetroffen werden, bei den Nagetieren durch analoge Zustände vertreten werden: *Lepus* ist dabei zu vergleichen mit *Procyon*, *Castor* mit den übrigen *Ungulaten*.

XI. Ungulata.

1. Perissodactyla.

Rhinocerotidae.

Wand der Paukenhöhle.

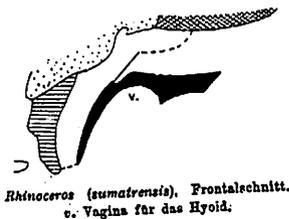
Bei einem erwachsenen, aber nicht alten Schädel von *Rhinoceros sumatrensis* Cuv. finde ich die Wand der Paukenhöhle in folgender Weise zusammengesetzt (Fig. 61 u. 62).

Das kleine Tympanicum, welches nur mit dem langen Proc. Folii verwachsen ist, hat eine sehr ungleichmäßige Gestalt. Es bildet die Seitenwand der Paukenhöhle mittels eines nach unten und vorn gerichteten, unregelmäßig dreieckigen, lamellenförmigen Fortsatzes, welcher vom ventralen Rande des Annulus ausgeht und in der Verlängerung der Trommelfell-ebene liegt.

Die übrige Paukenhöhlenwand wird gebildet durch eine hohe, vertikale Lamelle, welche mit ihrem oberen Rande der Pars petrosa anliegt. Ein Teil dieser Lamelle läuft in sagittaler Richtung, parallel mit der Ebene des oben beschriebenen Fortsatzes des Tympanicum und bildet demnach die innere Wand der Paukenhöhle. Hinten biegt sich dieser Teil ein wenig lateralwärts um und bildet hier einen freien Fortsatz, indem er durch einen Zwischenraum vom Petrosum getrennt ist. Auch vorn findet eine laterale Umbiegung statt und nimmt die Lamelle zugleich eine mehr geneigte Lage an, so daß sie hier in der vorderen oberen Wand der Paukenhöhle zu liegen kommt und mit ihrem lateralen Ende in das Tegmen tympani übergeht. Zwischen dieser Lamelle und dem Tegmen tympani ist keine Grenze zu sehen, ferner ist sie jedoch überall durch eine Naht vom Petrosum getrennt. Sie ist demnach als ein mit dem Petrosum verwachsenes Entotympanicum zu betrachten.

Der hintere Rand des Fortsatzes des Tympanicum, welches die äußere Wand der Paukenhöhle bildet, legt sich gegen das Entotympanicum, so daß nach hinten die Paukenhöhle fast geschlossen ist; die Begrenzung ist (beim macerierten Schädel) nur unvollständig infolge des Zwischenraumes, welcher hier zwischen Entotympanicum und

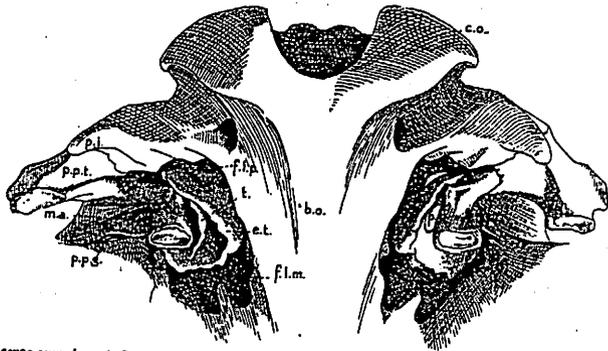
Fig. 61.



Petrosium offen bleibt. Die unteren Ränder beider Bestandteile der Wand berühren sich nur in ihrem caudalen Teile; mehr nach vorn bleibt zwischen beiden ein Spalt offen, welcher im Schädel nicht geschlossen ist. Durch diesen Spalt, welcher ausschließlich durch Tympanicum und Entotympanicum begrenzt wird, und zwar wahrscheinlich nur durch seinen oralen Teil, muß die Tuba auditiva die Paukenhöhle verlassen.

In der Literatur finde ich die genaunte Lamelle nirgendwo erwähnt. Nur HUXLEY (1864) beschreibt sie, aber betrachtet sie als einen Teil des Tympanicum; dieses bestehe aus zwei Abteilungen, einer

Fig. 62.



Rhinoceros sumatrensis Cuv., Ventralansicht, vergr. $\pm \frac{2}{3}$. An der rechten Seite fehlt das Tympanicum.
b.o. Basioccipitale; c.o. Condylus occipit.; e.t. Entotympanicum; f.l.m., f.l.p. For. lac. ant. und post.;
m.a. Meatus acust. ext.; p. Petrosium; p.p. Proc. paroccipitalis; p.p.g., p.p.t. Proc. postglenoidens
und posttympan.; t. Tympanicum; t.h. Tympanohyale.

vorderen und inneren (d. h. das Entotympanicum) und einer hinteren und äußeren (das Tympanicum selbst): »The tympanic element is very singularly formed. It has the shape of a very irregular hoop, open above and behind, and much thicker at its anterior superior than at its posterior superior end. The former, irregular and prismatic, is ankylosed with the periotic, just behind and above the auditory labyrinth; it then splits into two divisions, an anterior and inner and a posterior and outer. The anterior, acquiring a thick and spongy texture, curves round to form the front part of the wall of the tympanum, and then ends in a free, backwardly-directed apex, without becoming in any way connected with the periotic, or with the posterior division. The latter, much thinner and denser, curves downwards and backwards in the same way, and also

remains perfectly free, but its hinder end is prolonged into a flat process, which bends for a short way round the base of the styloid process. The outer wall of the tympanum is therefore very incomplete in the dry skull, opening forwards and downwards, first, by the fissure between the anterior branch of the tympanic and the periotic; and, secondly, by the cleft between the two divisions of the tympanic« (l. c., S. 255).

Bei alten Schädeln (*R. sumatrensis* Cuv., *R. sondaicus* Desm.) sind Tympanicum und Entotympanicum verwachsen zu einer sehr kleinen Bulla mit unebener Wand, welche auch mit dem Petrosium verschmolzen ist. Der Spalt in der unteren Wand ist viel kleiner als bei dem jüngeren Schädel, das Orificium tubae, vorn in der Bulla, demnach deutlicher begrenzt. Lateral hiervon trägt die vordere Wand der Bulla einen zugespitzten Proc. styliformis, welcher durch Verlängerung der durch das Tympanicum gebildeten Seitenwand der Paukenhöhle entsteht.

Die Bulla erreicht bei alten Schädeln hinten meistens die Basis des Proc. paroccipitalis, bei jüngeren ist sie von diesem getrennt. Das For. lacerum ant. ist sehr groß und bei jungen Schädeln durch einen Spalt zwischen Entotympanicum und Basioccipitale mit dem For. jugulare vereinigt; später sind beide Öffnungen voneinander getrennt, indem das Entotympanicum sich gegen das Basioccipitale legt und zuweilen selbst mit ihm verwächst. Das For. ovale ist mit dem For. lacerum ant. vereinigt.

Ein Sulcus oder Can. caroticus fehlt.

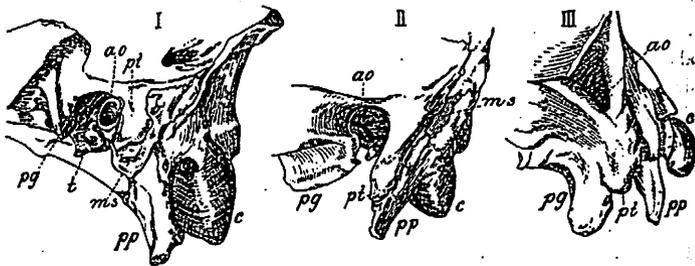
Äußerer Gehörgang.

Bei *R. sumatrensis* bildet das Tympanicum eine nach außen gerichtete, lange, unebene und dicke Lippe, welche in der Hauptsache in der unteren, teilweise auch in der hinteren Wand des äußeren Gehörganges liegt. Der proximale Teil ihrer Innenfläche bildet nur einen kleinen Recessus meatus (Fig. 61). Bei den übrigen *Rhinoceros*-Arten ist diese Lippe ebenfalls vorhanden, aber weniger entwickelt, am schwächsten ist sie bei *R. sondaicus*.

Offenbar steht dies im Zusammenhang mit der Entwicklung des »Meatus spurius«, welche gerade in der umgekehrten Reihenfolge stattfindet. Er entsteht auf folgende Weise. Das Squamosum, welches sich mit seinem caudalen Rande unmittelbar an das Exoccipitale legt und dadurch das Mastoid von der Oberfläche des Schädels abschließt, besitzt immer einen sehr starken Proc. postglenoidens und

posttympanicus, welche mit der Superficies meatus und dem Tympanicum den Gehörgang einschließen helfen. Die Beschaffenheit dieses durch das Squamosum gebildeten »falschen Gehörganges« (s. S. 33) hat systematischen Wert. *R. sumatrensis* unterscheidet sich von den übrigen recenten Arten dadurch, »that the post-glenoid and post-tympanic processes of the squamosal do not unite below the meatus auditorius, and that the latter is, as far as the squamosal bone is concerned, a groove and not a canal, and the floor of the

Fig. 63.



Entstehung des Meatus spurius und Bedeckung des Mastoid bei *Perissodactyla*, I *Equus*, II *Tapirus*, III *Rhinoceros sondaicus*. Nach OSBORN, aus WEAVER. ao. Äußere Ohröffnung; c. Condylus occipitalis; ms. Mastoid; pg. Proc. postglenoidens; pp. Proc. paroccipitalis; pt. Proc. posttympanicus; t. Tympanicum.

meatus is formed solely by the tympanic; whereas in both existing one-horned species these processes (even in the new-born animal) are in contact for a considerable space, and in old animals ankylosed together, so that the squamosal completely surrounds the meatus as in the elephant [Fig. 63, III]. The African rhinoceroses conform with the Sumatran in this respect, though the groove is not so wide; so that this conformation of the squamosal may be said to characterize all the existing two-horned species« (FLOWER, 1876).

Auch bei den ausgestorbenen Gruppen treten dieselben Unterschiede auf und zwar so, daß größere Vollkommenheit des Meatus spurius und geringere Bedeckung des Mastoid ein Beweis größerer Spezialisierung sind. Als Merkmale des Vorläufers der *Rhinocerotidae* nennt OSBORN (1898): »the external auditory meatus [spurius] was widely open below; the post-tympanic portion of the squamosal had a short styliform process; between this element and the exoccipitals was probably a considerable exposure of the mastoid portion of the petrotic bone (present in *Amynodon*, wanting in *Hy-*

chylus) as in the *Equidae*, and the paroccipital itself extended laterally into a short process«. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung bestand dann eine Tendenz 1) den äußeren Gehörgang zu schließen durch Vereinigung von Proc. postglenoidens und posttympanicus, 2) durch engere Vereinigung von Proc. posttympanicus und Proc. paroccipitalis das Mastoid zu bedecken. So wird ein Getrenntbleiben von Proc. postglenoidens und posttympanicus angegeben für die *Hyracodontidae*, *Amynodon* und *Diceratherium*, während sie miteinander in Kontakt waren bei *Metamyndon*, *Aphelops* und *Elastotherium*. Bei *Aceratherium* ist es nach OSBORN wie bei *Rhinoceros* spezifisch verschieden, bei *A. tridactylum* Osb. sollte es selbst mit dem Geschlecht variieren¹.

Paukenhöhle.

Über die Paukenhöhle selbst läßt sich nach obiger Beschreibung wenig sagen. Eine knöcherne Tuba ist nicht zu unterscheiden. Der Recessus epitympanicus wird nach außen nicht durch das Squamosum geschlossen und zeigt vermutlich einen ähnlichen Zustand wie beim Pferd (s. S. 582).

Hyoidbogen und Facialiskanal.

Das Tympanohyalé ist ziemlich lang, obwohl seine Endfläche ungefähr im selben Niveau liegt wie die untere Fläche der Bulla (Fig. 62). Es springt jedoch besonders ins Auge durch seine außergewöhnliche Dicke. Es ist an der gewöhnlichen Stelle hinten am Tegmen tympani lateral vom Sulcus facialis mit dem Petrosium verbunden und nach unten und etwas nach vorn gerichtet. Das Tympanicum schließt es ganz von der Begrenzung der Paukenhöhle aus, aber bildet selbst eine breite Grube, eine Vagina, in welche das Tympanohyale teilweise eingesunken ist. Diese Grube liegt in der hinteren, unteren Fläche des Tympanicum und dessen beide Teile (der äußere Gehörgang und der Fortsatz für die Begrenzung der Paukenhöhle bestimmt) beteiligen sich an ihr. Medialwärts wird die Grube noch durch das hintere Ende des Entotympanicum vervollständigt.

Der Can. Fallopii ist in seiner zweiten Abteilung offen. Bei der Wurzel des Tympanohyale biegt er ventralwärts um und geht

¹ Dieselbe Entwicklungsreihe ist zu unterscheiden bei *Titanotherium* (OSBORN, 1896). Über die Wand der Paukenhöhle selbst scheint für die *Titanotheriidae* nichts bekannt zu sein.

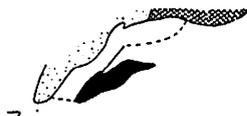
hier über in seine dritte Abteilung, welche durch Tympanohyal, Entotympanicum und Basis des Proc. paroccipitalis gebildet wird, nach innen jedoch nur dann vollständig ist, wenn, wie es bei alten Schädeln gewöhnlich der Fall ist, die Bulla die Basis des Proc. paroccipitalis erreicht. Das For. stylomastoideum ist dann ringsum geschlossen, im andern Falle ist es unvollkommen vom For. jugulare getrennt.

Tapiridae.

Wand der Paukenhöhle.

Das Tympanicum von *Tapirus* (Fig. 64) ist sehr lose mit dem Schädel vereinigt und geht beim macerieren leicht verloren. Bei *T. americanus* (Fig. 65) hat es eine ähnliche Gestalt wie bei *Rhinoceros*. Die Lippe, welche den äußeren Gehörgang bilden hilft,

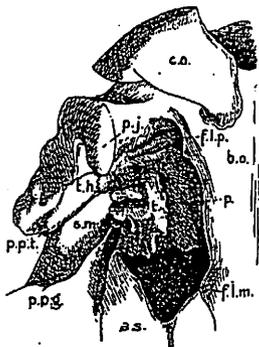
Fig. 64.



Tapirus, Frontalschnitt.

Fig. 65. *Tapirus americanus* Briss., Ventralansicht, vergr. $\frac{1}{2}$. a.s. Alisphenoid; b.o. Basioccipitale; c.o. Condylus occipit.; f.l.m., f.l.p. For. lacerum ant. und post.; p. Petrosium; p.j. Proc. paroccipitalis; p.p.g., p.p.f. Proc. postglenoideus und posttympanicus; s.m. Superficies meatus; t. Tympanicum; t.a. Tympanohyale.

Fig. 65.



jedoch sehr kurz und auch der Fortsatz in der Wand der Paukenhöhle ist wenig entwickelt und erscheint als ein unregelmäßiger Auswuchs des Annulus, namentlich seines vorderen Schenkels, in radiärer Richtung. Am vorderen Ende des Sulcus tympanicus, medial von dem mit dem Tympanicum verwachsenen Proc. Follii, findet man einen nach innen umgebogenen, hakenförmigen Knopf, welcher an denjenigen einiger *Carnivora* und *Cervidae* erinnert, und vielleicht zum Anheften der Tuba auditiva dient.

Die innere Wand der Paukenhöhle wird ausschließlich gebildet durch das Petrosium: das Promontorium endet ventralwärts in einem hohen und dicken Kamm, dessen unterer Rand nicht höher liegt als

des Tympanicum. Längs dem ganzen unteren Rande beider ist die voneinander getrennt, so daß in der unteren und vorderen Wand der Paukenhöhle ein ziemlich breiter Spalt offen bleibt, dessen vorderer Teil das Ostium tympani sein muß, aber welcher ferner wahrscheinlich nur häutig geschlossen wird.

Ein freies Entotympanicum fehlt demnach, es sei denn, was wahrscheinlich ist, daß es den beschriebenen Spalt auffüllt, und so lose liegt, daß es beim macerieren immer verloren geht. Wahrscheinlicher scheint es mir, daß der obengenannte Kamm des Petrosium ein mit diesem letzten Knochen verwachsenes Entotympanicum ist: er stimmt in Lage und Gestalt ziemlich gut überein mit dem Entotympanicum von *Rhinoceros*. Eine Grenze mit dem Petrosium ist jedoch nur durch eine sehr schwache Rinne angedeutet. Eine ontogenetische Untersuchung könnte diese Frage lösen.

Das große For. lacerum ant. ist vereinigt mit dem For. ovale durch einen Spalt zwischen Basioccipitale und Petrosium auch dem For. lacerum post. Sulcus und Can. caroticus fehlen.

Äußerer Gehörgang.

Das Tympanicum von *T. americanus* bildet durch Verbreiterung in lateraler Richtung einen Rec. meatus, welcher übergeht in eine kurze, horizontale, offene Röhre, welche den Gehörgang nur oben offen läßt.

Weiter distalwärts wird der Gehörgang nur durch das Squamosum umgeben: nach vorn durch die hintere Fläche der Fossa glenoidea und den Proc. postglenoideus, nach oben durch die Superficies meatus, nach hinten durch den Proc. posttympanicus (Fig. 63 II und 65). Proc. postglenoideus und posttympanicus sind stark entwickelt, aber berühren einander nicht, so daß kein vollständiger Meatus spurius gebildet wird. Der Proc. posttympanicus liegt sich wie bei *Rhinoceros* an den Proc. paroccipitalis, aber weiter oben ist ein Teil des Mastoid zwischen Squamosum und Exoccipitale sichtbar.

Paukenhöhle.

Eine knöcherne Tuba ist natürlich nicht zu unterscheiden.

Der Rec. epitympanicus wird lateralwärts nicht durch das Squamosum begrenzt, aber eine Grube im medialen Teil der Superficies meatus macht es wahrscheinlich, daß er sich wie bei *Equus* verhält (s. Fig. 64).