Joepitz, C.

Regio orbitotemporalis von *Didelphys marsupialis*.

(1916)

HARVARD UNIVERSITY.

LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY

56.306

GIFT OF

Harvard college library.

March 1, 1921.

MAR 1 1921

56,306.

Aus dem Zoologischen Institut der Königl. Universität Breslau

Die Regio orbitotemporalis des Primordialcraniums von Didelphys marsupialis

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität in Breslau

vorgelegt

von

Charlotte Toeplitz

aus Breslau

Dienstag, den 30. Mai 1916, mittags 12 Uhr

in der Aula Leopoldina

Vortrag :

„**Moderne Schädforschung**“

und

Promotion

Breslau 1916

Buchdruckerei H. Fleischmann

C.

Harvard College Library

Jan. 10, 1921

From the University

by exchange

TRANSFERRED TO

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY

Gedruckt mit Genehmigung der hohen philosophischen Fakultät
der Universität Breslau.

Referent: Professor Dr. K ü k e n t h a l .

Tag der mündlichen Prüfung : 1. März 1916.

Einleitung.

Aus einer umfangreicheren Arbeit über den Bau und die Entwicklung des Knorpelschädels von *Didelphys marsupialis*, mit deren Abschluss ich beschäftigt bin, greife ich einige Untersuchungen über die *Regio orbitotemporalis* heraus, da ihre Ausbildung gerade für die Marsupialier recht charakteristisch ist. Zur Untersuchung des *Primordialcraniums* dieser Gruppe sind bisher erst zwei Beiträge geliefert worden: Der erste, eine wenig ausführliche Arbeit von Broom, die 1909 erschien, beschäftigt sich mit *Trichosurus* und *Dasyurus*, während in dem zweiten Cords (1915) das *Primordialcranium* von *Perameles* behandelt. Eine Betrachtung speziell der *Regio orbitotemporalis* dieser Schädel und ein Vergleich mit dem entsprechenden Abschnitt anderer Säugerschädel, der Monotremen einer- und der Monodelphier andererseits, zeigt uns deutlich, dass sich, trotz scheinbar grösster Uebereinstimmung, in der Genese und der morphologischen Bedeutung der einzelnen Teile recht erhebliche Unterschiede zeigen. Darum ist es gerade bei der Orbitotemporalregion gefährlich, auf äussere Aehnlichkeiten allzu grosses Gewicht zu legen. Die Entwicklungsgeschichte und eine eingehende Prüfung der morphologischen Befunde allein verhelfen uns hier zum Ziel, und so haben in der Tat gerade die neueren Arbeiten über den Knorpelschädel wichtige Ergebnisse über diese Region gezeitigt. In erster Linie sind da die hervorragenden Arbeiten von Gaupp zu nennen, die, auf

reiche Erfahrung und eine Fülle von Material gestützt, die Anregung zu den übrigen Untersuchungen erst gegeben haben und selbst einen Teil der auftauchenden Fragen bereits in grundlegender Weise beantworten. Von der ganzen Anzahl Arbeiten, die sich mit dem Primordialcranium einzelner Säuger beschäftigen, nimmt dann noch die von Voit über das Kaninchen eine Sonderstellung ein, da auch sie sich eingehend mit der Orbitotemporal-Region beschäftigt und wichtige neue Befunde bringt. In dem Folgenden habe ich versucht, zur Kenntnis der Schädelentwicklung der Beuteltiere einen kleinen Beitrag zu liefern und die Sonderstellung, die gerade der hier behandelte Abschnitt des Primordialcraniums den höheren Säugern gegenüber einnimmt, zu kennzeichnen.

Als technisches Hilfsmittel habe ich nach der Peter-Bornschen Platten-Modelliermethode die Rekonstruktion des Schädels eines Beuteljungen von *Didelphys*, das eine Körperlänge von 45 mm zeigte, vorgenommen. Ferner standen mir als Vergleichsmaterial zur Verfügung erstens: eine Schnittserie durch den Kopf eines Beuteljungen von 19 mm Länge, die ich als Stadium IV bezeichnet habe; zweitens: die als Stadium III bezeichnete Serie durch das Köpfchen eines Beuteljungen von 32,5 mm Länge. Zwischen dieser und dem zur Herstellung des Modells verwandten Stadium I befand sich noch Serie II, ein Beuteljugenköpfchen von 1 cm Länge.

Regio orbito-temporalis.

Beschreibender Teil.

Trotz einiger Abweichungen zeigt im allgemeinen die Orbito-temporalregion von *Didelphys* denselben Typus, wie wir ihn auch an den Primordialcranien anderer Säuger finden. Der Schädelboden in dieser Region wird gebildet durch einen medialen, unpaaren Knorpelbalken, die *Lamina trabecularis*. Dieser setzt sich oral in das Nasenseptum, kaudal in die Basalplatte der Ohrregion fort. Im hinteren Teil der Region gehört auch der mediale knorpelige Anteil der *Ala temporalis* dem Schädelboden an. Von den Seitenwänden finden wir folgende Teile vor: Im oralen Teile die *Ala orbitalis*, die nur mit einer Wurzel an der Trabekelplatte ansetzt, und die sich mit der Nasenkapsel nach vorn zu durch die *Commissura spheo-ethmoidalis* verbindet. Weiter hinten geht die *Ala orbitalis* homokontinuierlich in die *Commissura orbito-parietalis* über, die zum Ohr hinüberzieht. Ferner hat die knöcherne *Lamina ascendens* der *Ala temporalis* teil an der seitlichen Umgrenzung der *Regio orbito-temporalis*. Am wenigsten ist von der Bedachung der Region vorhanden. Die breite *Commissura orbito-parietalis* biegt mit ihrem dorsalen Rande ein wenig in medialer Richtung um und überdacht so einen ganz geringen lateralen Anteil des Gehirns. Sonst wird das Dach, soweit es vorhanden ist, bereits durch Deckknochen, und zwar im vorderen Teile durch das Frontale, im hinteren durch das Parietale gebildet.

Die Orbito-temporalregion ist die lückenreichste des ganzen Craniums. So finden wir vor allem in der Seitenwand eine ausserordentlich grosse Lücke vor, die ihre vordere Begrenzung in der Wurzel der Ala orbitalis, die kaudale durch die Schneckenkapsel, die medial ventrale durch die Lateralkante der Trabekelplatte und die lateral dorsale durch den Unterrand der Ala orbitalis findet. An anderen Primordialcranien wird diese grosse Lücke nochmals durch eine hintere Wurzel der Ala orbitalis in zwei Teile zerlegt, und wir sprechen dann von einem Foramen opticum, das zwischen den beiden Wurzeln liegt, und einer Fenestra sphenoparietalis kaudal davon. Bei Didelphys sind diese beiden infolge des Fehlens der zweiten Ala-orbitalis-Wurzel zu einer grossen Lücke zusammengefloßen. Ein teilweiser äusserer Abschluss, der allerdings nicht in der gleichen Ebene mit der grossen Fenestra liegt, ist schon jetzt vorhanden durch die Lamina ascendens der Ala temporalis. Oral und kaudal von dieser bleiben aber noch erhebliche Lücken an meinem Modell bestehen. Die vordere von diesen, zwischen Lamina ascendens und Wurzel der Ala orbitalis gelegen, ist die Fissura orbitalis superior, die sich hier mit dem Foramen opticum vereinigt hat. Durch sie verlassen folgende Nerven den Schädel: der Opticus, Oculomotorius, Trochlearis, der erste Ast des Trigemini und der Abducens. Diese Lücke bleibt auch am knöchernen Schädel bestehen, wird aber durch das Auswachsen der Lamina ascendens nach vorn zu noch mehr eingeengt. Durch den hinter der Ala temporalis gelegenen Teil der Fenestra sphenoparietalis tritt der Ramus mandibularis des Trigemini aus dem Schädelcavum aus. Aus dieser Lücke entsteht am knöchernen Schädel gleichfalls durch weitere Einengung das Foramen ovale. Die Lamina ascendens schliesslich ist noch durch das Foramen rotundum durchbohrt für den Durchtritt des zweiten Astes des Trigemini. Endlich geht durch den lateralen Teil der Trabekelplatte jederseits noch das Foramen caroticum, durch das die Carotis cerebialis in den Schädel eintritt.

Im vordersten Teil der Orbitotemporalregion sehen wir, wie das Nasenseptum, zunächst für eine kleine Strecke noch eine ziemlich erhebliche Höhe behaltend, allmählich in die flache Lamina trabecularis übergeht. Zwischen der Cupula posterior nasi und der Wurzel der Ala orbitalis besitzt sie sowohl an der dorsalen wie auch an der ventralen Seite einen medialen Kiel, hat also dort noch die Form eines richtigen Septum interorbitale. Zwischen den Ansätzen der beiderseitigen Wurzel der Ala orbitalis besitzt die Trabekelplatte auf der Dorsalfläche eine seichte Vertiefung. Als Unterlage für das Chiasma dient diese aber nicht; es liegt erheblich weiter kaudal auf der Lamina trabecularis. Auf der Ventralseite erreicht der erwähnte Kiel eine erheblich grössere Längenausdehnung. In kaudaler Richtung geht er dort etwa bis zur Hypophysengrube, noch die tropibasische Natur des Schädels anzeigend. Am Modell ist dieser Kiel nicht mehr deutlich zu sehen, an jüngeren Stadien dagegen überaus deutlich. So vollzieht sich ganz allmählich der Uebergang aus der horizontal gestellten Trabekelplatte in das sagittal stehende Septum nasi, indem sie zuerst ventral durch Ausbildung eines Kieles an Höhe gewinnt und dann oral von den Wurzeln der Ala orbitalis auch dorsal höher wird. Der zwischen diesen Wurzeln liegende Teil des Schädelbodens ist am Modell bereits verknöchert, an allen übrigen Stadien noch knorpelig. Vom hinteren Rande der Ala-orbitalis-Wurzel an ist der Querschnitt der Trabekelplatte etwa eine Ellipse mit horizontal liegender Hauptachse. Gleichzeitig verbreitert sie sich kontinuierlich bis zum Ansatz der Ala temporalis. Zwischen den beiderseitigen Alae temporales befindet sich eine breite, nicht sehr tiefe Einsenkung, in der die Hypophyse liegt, und die wir daher als Fossa hypophyseos oder Sella turcica bezeichnen können. Sie ist nach vorn zu deutlich durch einen Wulst abgeschlossen, nach hinten zu dagegen geht sie, nur durch eine minimale Crista transversa unvollständig begrenzt, in die Basalplatte über. Mit breiter Basis setzt neben der Fossa hypophyseos

jederseits die Ala temporalis an, und noch medial von diesem Ansatz wird die Balkenplatte durch das Foramen caroticum jederseits durchbohrt.

Die Ala orbitalis stellt eine wohl entwickelte, breite Knorpelplatte dar, die die seitliche Begrenzung des Gehirns bildet. Sie ist gewölbt, besonders an ihrem Ansatz an der Wurzel stark nach innen konkav. Nach der Nasenkapsel zu setzt sie sich, wie bereits erwähnt, in die Commissura spheno-ethmoidalis, nach der Ohrkapsel zu in die Commissura orbito-parietalis homokontinuierlich fort. Der Schädel ist hier in der Orbitotemporalregion nicht erheblich breiter als im kaudalen Teil der Nasengegend, und auch nach hinten zu findet eine Verbreiterung kaum statt.

Die Wurzel der Ala orbitalis setzt an einer bei Stadium I bereits verknöcherten Stelle an und ist selbst zum Teil auch schon verknöchert. Bei Stadium II aber stellt sie nur eine einfache Knorpelspange dar, die die Verbindung zwischen Trabekelplatte und Ala orbitalis herstellt. Zwischen ihr und der Cupula posterior nasi befindet sich dort eine deutliche, offene Fissura orbito-nasalis. Bei Stadium I jedoch hat die Ala orbitalis Wurzel bereits eine komplizierte weitere Ausbildung erfahren. Der Spalt zwischen ihr und der Nase ist nicht mehr weit offen, sondern der lateral hinteren Kante der Nasenkapsel nähert sich ein von der Alawurzel ausgehendes, kleines Flügelchen (Ala minima- Luschka). Dieses legt sich der hinteren Nasenwand bis zur Berührung an, ohne aber auf dem vorliegenden Stadium mit ihr verschmolzen zu sein. Die Verschmelzung tritt erst bei der Verknöcherung der hinteren Nasenkuppel ein. Vom kaudalen Rande der Wurzel der Ala orbitalis finden wir bei Stadium I auch kleine Flügelstortsätze, nach ventral vorn ziehend, die sich ebenfalls der hinteren Nasenwand stark nähern, und zwar an ihrem Ventralrande. Auf Stadium I sind aber auch diese noch nicht bis zur Verschmelzung mit der Nase gelangt. Die Fortsetzung der Ala orbitalis nach vorn, die Commissura

spheno-ethmoidalis ist gleichfalls eine breite, nach aussen gewölbte Knorpelplatte, die nahe an ihrem Uebergang in die Ala orbitalis eine vertikal stehende, längs ovale Lücke besitzt. Diese ist symmetrisch auf beiden Seiten vorhanden; jedoch hat sie bestimmt keine wichtigere Bedeutung und weist wohl nur auf die beginnende Resorption des Knorpels hin. An allen jüngeren Stadien ist sie noch nicht zu finden; sie ist durch das darüber gelagerte Frontale dicht verschlossen. Die Fissura orbito-nasalis ist völlig durch Bindegewebe ausgefüllt. In ihrem vorderen Teile gewährt sie dem aus der Orbita kommenden Ramus ophtalmicus des Trigeminus Durchtritt, der nun als Nervus ethmoidalis am Rande der Siebplatte nach vorn zieht. Der hintere Rand der Ala orbitalis verläuft etwa von der Stelle aus, wo sich der vorderste Zipfel der Ala temporalis von aussen her an sie anlegt, senkrecht zu ihrem Ventralrande nach oben. Die von dort nach der Ohrkapsel anschliessende Commissura orbito-parietalis besitzt zunächst noch eine ziemlich erhebliche Breite. Am Dorsalrande nimmt sie zunächst sogar noch an Höhe zu und biegt hier zugleich etwas in medialer Richtung um; so hat man bei der Betrachtung des Schädels von oben den Eindruck, als befänden sich im Schädeldach zwei ausserordentlich grosse Fontanellen, zwischen denen eine schmälere Verbindungszone liegt, die lateral von jenen medial umgebogenen dorsalen Rändern der jederseitigen Commissura orbito-parietalis begrenzt wird. Vor der Ohrregion nimmt die Commissura orbito-parietalis ganz erheblich an Höhe ab und geht als schmaler Knorpelstreif in die Lamina supracapsularis über.

Die Ala temporalis setzt, wie ich oben bereits erwähnte, mit breiter Basis am Lateralrande der Balkenplatte in ihrer hinteren Hälfte an. Der Hinterrand der Ala reicht fast bis zur medial vorderen Ecke der Cochlea und geht dort in die verbreiterte Basalplatte über. Eine Verbindung mit der Ohrkapsel ist jedoch nicht vorhanden. Am Modell habe ich links nur den knorpeligen, rechts auch den

knöchernen Anteil der Ala temporalis mit modelliert. Die knorpelige Ala ist mit der Trabekelplatte homokontinuierlich verbunden. Nirgends zeigt sich, weder an dieser Grenze, noch zwischen ihr und der Lamina ascendens, ein bindegewebiger Spalt, oder sonst irgend ein Zeichen grösserer Selbständigkeit. Auch bei allen jüngeren Stadien ist ein Zeichen selbständiger Verknorpelung nicht mehr zu sehen. Von ihrem Ansatz an zieht die Ala temporalis in lateraler und ein wenig ventraler Richtung. An der seitlichen Kante der knorpeligen Ala temporalis befindet sich ein Einschnitt, der durch den knöchernen Anteil zum Foramen rotundum geschlossen wird, durch welches der zweite Ast des Trigeminus tritt. Längs des Lateralrandes der knorpeligen Ala temporalis setzt auf Stadium I eine ganz dünne, knöcherne Platte an. Nur an der Stelle der erwähnten Incisur bleibt das Foramen rotundum ausgespart. Die knöcherne Lamina ascendens bildet eine flache, nach oben geöffnete Schale, die sich mit ihrem vorderen, oberen Zipfel an den Hinterrand der Ala orbitalis von aussen anlehnt. Der kaudale, obere Zipfel reicht bis an das Squamosum. Betrachten wir nun einmal die Ala temporalis jüngerer Stadien. Sie zeigt sich uns in genau derselben Form und Konfiguration, wie wir sie auch am Modell wiederfinden. Der einzige Unterschied ist der, dass von der Lamina ascendens, der am Modell so stark entwickelten, knöchernen Platte, an Stadium III und IV noch nicht das Geringste zu sehen ist. Ihre Stelle nimmt ein verdichteter Bindegewebestrang ein, der den Aussenrand der Ala temporalis mit dem Ventralrande der Ala orbitalis verbindet. So zeigt dieser Strang schon bei jungen Stadien die ventrale und laterale Begrenzung des Cavum epiptericum an. Stadium II zeigt uns nun den Beginn der Verknöcherung dieses Bindegewebszuges, der sich vom Rande der Ala temporalis aus vollzieht. Bei keinem der vorliegenden Stadien befindet sich auch nur eine Spur von Knorpel in dem Bindegewebe. Wir können also wohl diese aufsteigende Lamelle der Ala

temporalis, die nicht knorpelig präformiert wird, sondern eine Bindegewebsverknöcherung darstellt, mit der Membrana spheeno-obturatoria homologisieren, wie sie Gaupp bei *Echidna* beschreibt. Der einzige Unterschied ist der, dass sie bei *Didelphys* verhältnismässig sehr früh verknöchert. Der knorpelige Teil, also die eigentliche Ala temporalis, besitzt eine sehr einfache Form. Er ist homokontinuierlich mit der Trabekelplatte verbunden und sitzt an ihr mit breiter Basis an. Ventral befindet sich ein kleiner Höcker, den wir wegen seiner Lage zum Pterygoid wohl als Processus pterygoideus bezeichnen können. Mit zunehmender Entwicklung flacht er sich aber immer mehr ab. Die Lamina ascendens der Ala temporalis bezeichnet zusammen mit dem knorpeligen Teil die ventrale und die laterale Begrenzung des Cavum epiptericum, jenes Raumes, der bei Sauriern noch extracranial gelegen, bei den Säugern der Schädelhöhle zugeschlagen worden ist. Diese Begrenzung ist, wie gesagt, bei Stadium II, III und IV noch membranös (Membrana spheeno-obturatoria) bei Stadium I dagegen schon in grosser Ausdehnung verknöchert. Suchen wir nun nach der Begrenzung des ursprünglichen Cavum cranii, wie es der Schädel der Saurier repräsentiert, so finden wir deutlich bei Stadium II, III und IV, erheblich verwischter bei Stadium I ebenfalls einen Bindegewebszug, der vom Unterrande der Commissura orbito-parietalis über das Ganglion semilunare des Trigemini hinweg, diesem aufliegend, nach der Trabekelplatte zieht und dort an der lateralen Begrenzung des Foramen caroticum, weiter vorn am lateralen Rande der Trabekelplatte ansetzt. In diesem Bindegewebszuge haben wir ganz offenbar die Begrenzung des ursprünglichen Schädelcavum vor uns. Was zwischen dieser primären Schädelwand und der Membrana spheeno-obturatoria liegt, gehört dem Cavum epiptericum, der sekundären Schädelhöhle, an. Irgendwelche Knorpelreste waren in der primären Schädelwand nicht aufzufinden. Nach hinten zu geht das Cavum epiptericum in das Cavum supracochleare

über, nach vorn reicht es bis zum Hinterrande der Wurzel der *Ala orbitalis*.

Wenden wir uns nun den Nerven und Gefässen der Orbito-temporal Region zu. Das Chiasma des Nervus opticus liegt auf der Trabekelplatte, etwa in der Mitte zwischen der Wurzel der *Ala orbitalis* und dem Ansatz der *Ala temporalis*. Von dort aus zieht der Nervus opticus in oraler Richtung durch die *Fissura orbitalis superior* in die Orbita.

Oculomotorius und Trochlearis treten in der Ohrregion aus dem Gehirn aus, dann nähern sich beide dem Ganglion semilunare des Trigeminus. Der Nervus oculomotorius tritt medial an ihm vorbei, der Nervus trochlearis über seine Oberflächen hinweg an die Lateralseite des Ganglion. Oral verlassen beide durch die *Fissura orbitalis superior* den Schädelraum.

Der Nervus trigeminus bildet nach kurzem, einheitlichen Verlauf in der Orbitotemporalregion und im vordersten Teil der Ohrregion sein grosses Ganglion semilunare, welches zum grössten Teil auf der *Membrana spheno-obturatoria* der *Ala temporalis* liegt. Der mediale Rand bedeckt zum Teil die knorpelige *Ala*. Der dritte Ast des Trigeminus (*Ramus mandibularis*) tritt am Hinterrand der *Membrana spheno-obturatoria* durch die *Incisura ovalis* aus dem Schädel aus. Der zweite Ast (*Ramus maxillaris*) tritt vor dem Ganglion noch ein Stückchen über die *Membrana spheno-obturatoria* hinweg, um dann durch das *Foramen rotundum* das *Cavum epiptericum* zu verlassen. Der erste Ast des Trigeminus (*Ramus supra-orbitalis*) läuft noch ein Stück weiter nach vorn über die *Ala temporalis*, und zwar über den knorpeligen Teil, und tritt dann über die *Fissura orbitalis superior* aus.

Der Nervus abducens verläuft medial nahe dem Ganglion semilunare nach vorn über die knorpelige *Ala temporalis*. Er bleibt immer ein gutes Stück lateral von der *Arteria carotis cerebralis* und zieht schliesslich ventral unter den ersten Ast des Trigeminus, in dessen nächster

Nähe er durch die Fissura orbitalis superior das Cavum epiptericum verlässt.

Die Arteria carotis interna tritt über den Vorderrand des cochlearen Teils der Ohrkapsel. Darauf macht sie eine scharfe Biegung in medialer Richtung, zieht in einem flachen Sulcus caroticus an der Grenze zwischen dem Hinterrand der Ala temporalis und der Trabekelplatte nach oben und durchbohrt letztere am Rande in dem Foramen caroticum. Nach ihrem Durchtritt durch dieses zieht sie sofort durch den Bindegewebsstreif, den wir als Rest der primitiven Schädelwand auffassen. Dann begibt sie sich zum Gehirn, nachdem sie die Arteria ophtalmica abgegeben hat. Während des ganzen, soeben beschriebenen Verlaufs liegt die Carotis immer medial vom Abducens.

Ein paar Worte nur möchte ich über die venösen Gefässe der Orbitotemporalregion sagen, soweit sie für diese Abhandlung von Bedeutung sind. Durch die Fissura orbitalis superior zieht aus der Orbita die Vena capitis media in den Schädelraum hinein und bildet im Cavum epiptericum ihren Sinus cavernosus. Dicht hinter der Hypophyse zieht quer über die Trabekelplatte ein die beiderseitigen Sinus cavernosi verbindendes, venöses Gefäss, Sinus intercavernosus posterior. Von diesem hängen jederseits kleine Zipfel in das Foramen caroticum hinein. Eine Verbindung zwischen den Sinus cavernosi beider Seiten vor der Hypophyse, ein Sinus intercavernosus anterior, wie er bei manchen Säugern vorhanden ist, war bei Didelphys nicht zu finden.

Ich möchte hier noch auf eine kleine Knorpelbildung zu sprechen kommen, die mit dem eigentlichen Primordialcranium keinen Zusammenhang hat. Es handelt sich um einen wohl ausgebildeten Lidknorpel, der sich von vorn und oben her um das Auge legt. Sein Vorderrand liegt kurz vor dem Abgang des Tränenröhrchens vom Auge, ein wenig lateral von der Grenze zwischen Frontale und Maxillare. Der Lidknorpel bildet eine kleine, nach vorn zu konvexe Knorpelschale vor dem Auge. Nach hinten

zu teilt er sich in zwei Teile, die vorerst am Dorsalrande noch zusammenhängen. Der mediale Teil schiebt sich von oben her hinter die hintere, der laterale vor die vordere Augenkammer. Nach hinten löst sich auch die dorsale Verbindung beider Teile, und sie reichen als freie abgeplattete Knorpelstäbe noch ein Stück weiter in kaudaler Richtung. Zuerst verschwindet der mediale, darauf bei den ersten Querschnitten durch die Linse auch der laterale Knorpelstab. Die geschilderten Verhältnisse finden wir bei Stadium I; bei allem jüngeren Stadien ist der Lidknorpel noch garnicht angelegt, während er bei einem noch älteren, das mir zur Verfügung stand, eine etwas abgeänderte Form zeigt. Hier ist, was bei Stadium I noch nicht der Fall war, der Durchbruch des Auges nach aussen bereits erfolgt. Dies übt einen Einfluss auf den lateralen Stab des Lidknorpels aus: er schwindet von der Stelle an, wo das Auge beginnt, mit der Aussenwelt zu kommunizieren. Wir finden sein Ende vor dem des medialen Stabes. Im ganzen ist der Lidknorpel überhaupt schon etwas rückgebildet.

Vergleichender Teil.

Vorderer Teil der Orbitotemporalregion.

Ala orbitalis. Die eigentliche *Ala orbitalis* zeigt keinerlei Besonderheiten. Sie ist eine recht kräftig entwickelte, nach aussen konvexe Platte, die mit der Nasenregion durch die breite *Commissura spheno-ethmoidalis* verbunden ist; nach der Ohrregion zu setzt sie sich homokontinuierlich in die *Commissura orbito-parietalis* fort, die an Breite bedeutend gegen den Orbitalflügel zurücksteht. In der Gegend des Orbitalflügels ist das Schädelkavum nicht ganz so breit wie oral und kaudal davon, durch ihn kommt gewissermassen eine Einschnürung der Schädelhöhle zustande. Dadurch dass der Oberrand der *Ala orbitalis* in medialer Richtung ein wenig umbiegt, erhalten die am weitesten lateral gelegenen Hirn-

partien eine teilweise Ueberdachung. Durch ihren Anschluss an die basale Knorpelmasse zeigt jedoch die Ala orbitalis von Didelphys einen fundamentalen Unterschied von den übrigen bisher bekannten Säugerprimordialkranien mit Ausnahme von Perameles: sie ist nur durch eine einzige Wurzel mit ihr verbunden. Diese Besonderheit kommt den Marsupialiern ganz allgemein zu, wie man auch an den allerdings durchaus nicht einwandfreien Abbildungen von Brooms Modellen von Trichosurus und Dasyurus erkennen kann. Der Mangel einer zweiten Wurzel der Ala orbitalis, d. h. eines kaudalen Abschlusses des Foramen opticum, bedeutet für die Konfiguration des Schädels den Zusammenfluss des Foramen opticum mit der Fissura orbitalis superior. Diese Eigentümlichkeit zeigen auch ganz allgemein alle erwachsenen Beutlerschädel, sodass man sie von jeher als Besonderheit der Ordnung erwähnt findet. Ein Zusammenfliessen der beiden erwähnten Lücken findet sich ausser bei ihnen noch bei einer ganzen Anzahl erwachsener Monodelphierschädel, z. B. bei den Pinnipediern. Doch ist diese Vereinigung zum mindesten nicht in allen Fällen auf ein primäres Fehlen der hinteren Ala orbitalis-Wurzel (Pila metoptica) schon im embryonalen, knorpeligen Zustand zurückzuführen, denn Weber schreibt (p. 47): „Eine schmale Knochenbrücke deutet zuweilen noch eine Trennung der Löcher an.“ Bei Echidna und Ornithorynchus dagegen fehlt die Pila metoptica auch ganz allgemein. Zwar besitzt Echidna eine zweite Wurzel für die Ala orbitalis in der Taenia clino-orbitalis, doch ist diese der Pila metoptica nicht vergleichbar. Sie bildet nicht die kaudale Begrenzung eines eigentlichen Foramen opticum, durch dass nur der Opticus austritt, sondern eines Foramen pseudo-opticum, wie Gaupp es nennt, durch das ausser den Sehnerven der Oculomotorius den Schädelraum verlässt und in die Orbita eintritt. Bei Didelphys wie bei allen Beuteltieren zieht der Opticus gemeinsam mit dem Oculomotorius, Trochlearis, dem ersten Aste des Trigeminus und dem Abducens durch die Fissura

orbitalis superior aus dem Schädelraum in die Augenhöhle.

Recht interessant zu verfolgen ist die Ausbildung, die die Wurzel der Ala orbitalis im Laufe der ontogenetischen Entwicklung erfährt. Bei den jüngsten Stadien ist sie genau so gebildet, wie wir sie bei allen übrigen bekannten Säugern finden. Als schmaler, in seiner ganzen Ausdehnung ziemlich gleichmässig breiter und dicker Knorpelstreif ist sie homokontinuierlich mit dem Basalknorpel einerseits und der Ala orbitalis andererseits verbunden, und zwischen ihr und der Cartilago spheno-ethmoidalis einerseits und der hinteren Nasenkuppel andererseits liegt die in ihrer ganzen Länge ziemlich gleich breite Fissura orbito-nasalis. In genau derselben Konfiguration finden wir diese Knorpelteile an den Chondrocranien von *Lepus*, *Sus* und *Canis*. Mit Einsetzen der Verknöcherung aber gewinnt die Wurzel eine bedeutend kompliziertere Form, wie wir sie an unserm Modell deutlich sehen können. Ein wenig lateral vom Ansatz an den Basalknorpel entwickelt sich zunächst ein kleiner Fortsatz, der in kaudo-oraler Richtung nach vorn zieht und sich der hinteren Nasenkuppel stark nähert. Er ist hier noch nicht mit ihr verschmolzen, aber nur noch durch das Perichondrium von der noch knorpeligen Nasenkapsel getrennt. Fischer fand denselben Fortsatz an einem grösseren Entwicklungsstadium von *Talpa*, und nach der von Luschka für *Homo* eingeführten Bezeichnung benannte er ihn *Ala minima*. Durch diesen kleinen Fortsatz findet bereits eine Zweiteilung und ein teilweiser Verschluss der Fissura orbito-nasalis statt, der im Laufe der Entwicklung immer weiter fortschreitet. An unserm Modell hat die Ala orbitalis-Wurzel aber bereits noch eine andere Ausbildung erfahren, die diesem Verschluss Vorschub leistet. Betrachten wir einmal den medial von der Ala minima gelegenen Wurzelteil, zwischen ihr und der Schädelbasis. Wir sehen, einen kurzen, plattenförmigen, breiten, ebenfalls bereits verknöcherten Fortsatz, der sich der Hinterwand der Nasen-

kapsel, die sich noch in knorpligem Zustande befindet, ganz dicht bis zur Berührung anlegt. Auch dieser zeigt am Modell noch ein ihn von der Nasenkapsel trennendes Perichondrium. Auf dem nächsten Stadium aber, wo auch die Nasenkapsel bereits verknöchert ist, können wir von einer trennenden Zone nichts mehr erblicken: Wir finden bereits die vom erwachsenen Schädel her bekannte Verwachsung des Keilbeinkörpers mit der Hinterwand der Nasenkapsel. Diese Ausgestaltungen deuten darauf hin, wie die eben beschriebene Verschmelzung zustande kommt, die wir am knöchernen Säugetierschädel ganz allgemein finden. Fischer hat von *Talpa* auch die Entwicklung der vorderen *Ala orbitalis*-Wurzel später Embryonalstadien beschrieben, und wir sehen, dass sie der von mir bei *Didelphys* beobachteten recht ähnlich ist. Nur ein erheblicher Unterschied besteht zwischen beiden. Bei *Talpa* findet die Verschmelzung der *Radix anterior* der *Ala orbitalis* mit der Hinterwand der Nasenkapsel statt, wenn beide Anteile noch knorplig sind und noch keine Spur von Verknöcherung zeigen; bei *Didelphys* dagegen verwächst die Wurzel der *Ala orbitalis* erst mit der Nasenkapsel, wenn beide bereits völlig verknöchert sind. Die Ursache für diesen Unterschied ist wohl darin zu suchen, dass bei *Didelphys*, wie wir an allen Teilen des Schädels sehen können, die Verknöcherung äusserst frühzeitig eintritt.

Septum interorbitale. An das Nasenseptum setzt sich in kaudaler Richtung der mediale basale Knorpel zunächst wie ein echtes *Septum interorbitale* der Saurier und Vögel als sagittal stehender Knorpelbalken an. Im Gegensatz zu der verhältnismässig grossen Ausdehnung aber, während welcher das *Septum interorbitale*, wie es *Voit* bei *Lepus* gefunden hat, seine typische Form behält, sehen wir es bei *Didelphys* nur ein ganz kleines Stückchen als sagittal stehende Platte. Der Oberrand fällt sehr schnell ab, und zugleich nimmt es erheblich an Breite zu. Zwischen den beiderseitigen Wurzeln der *Ala*

orbitalis zeigt sich auf der Oberfläche sogar eine seichte Einsenkung. Diese dient aber nicht etwa als Unterlage für das Chiasma des Sehnerven, welches erheblich weiter kaudal dem Basalknorpel aufliegt. Trotz dieser Abweichungen von der ursprünglichen Form, wie sie die Reptilien zeigen, können wir aber das Stück des Schädelbodens von der Nasenkapsel bis kurz vor die Hypophysengrube dem Septum interorbitale von Sauriern und Vögeln direkt für homolog erachten. Betrachten wir einmal die Ventralseite des Schädels, so sehen wir fast von der Hypophysengrube an, nach vorn ziehend und oval direkt in das Nasenseptum übergehend, einen ganz deutlichen Kiel, der auf die einstige sagittale Stellung des Mittelbalkens noch hindeutet. Ganz besonders deutlich können wir diese Bildung an den jüngsten Stadien, die mir zur Verfügung standen (III und IV) sehen, wo das Septum interorbitale einen etwa sagittal gestellten, oben abgeplatteten und an den Seiten etwas verdickten Körper darstellt, der ventral mit einem ganz deutlichen, spitzen Kiel versehen ist, welcher kurz vor der Hypophysengrube verstreicht. Recht bezeichnend für die Richtigkeit der Homologisierung ist ferner der Umstand, dass die Wurzeln der Ala orbitalis gerade am oberen Rande des Knorpelbalkens ansetzen, genau so wie das Solum suprarseptale von *Lacerta* am Septum interorbitale. Recht gut vergleichbar den Verhältnissen bei *Didelphys* sind die, welche *Lepus* zeigt. Auch dort sehen wir das Septum interorbitale zunächst zwischen den hinteren Nasenkuppeln beider Seiten als sagittal stehende Platte, deren dorsaler Rand schnell in kaudaler Richtung abfällt. Die ventrale Kante dagegen behält ihre zugespitzte Form als Kiel, genau so wie bei *Didelphys*, bei, der erst kurz vor der Hypophysengrube verstreicht. Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung verlieren sich bei *Didelphys* die Aehnlichkeiten des basalen medialen Knorpelbalkens mit dem Septum interorbitale der Reptilien immer mehr. Mit zunehmendem Alter wird der vorher so deutliche ventrale Kiel immer flacher,

und schon an unserem Modell ist er kaum noch und zwar nur im vordersten Teile des Septum interorbitale zu entdecken.

Hinterer Teil des Orbitotemporalregion.

Trabekelplatte. Die Fortsetzung des Septum interorbitale in kaudaler Richtung, die Trabekelplatte, zeigt wenig Besonderheiten. Auffällig ist nur zunächst ihre frühe Verknorpelung, später ihre verhältnismässig frühzeitige Verknöcherung. Bei meinem jüngsten Stadium, einem Köpfchen von 4 mm Länge, an dem sowohl die Nasenkapsel als auch die Ohrkapsel noch fast völlig verknorpelig sind, ist doch der Balkenboden bereits vollkommen solide. Er zeigt keinerlei Andeutung einer paarigen Anlage oder einer anderen Art selbständiger Verknorpelung mehr. Von einer Fenestra hypophyseos ist nicht das Geringste mehr zu entdecken. An unserm Modell ist die Trabekelplatte zum grösseren Teile bereits verknöchert.

Ala temporalis. Die Ala temporalis des Schädels von Didelphys unterscheidet sich in ihrer grossen Einfachheit ganz wesentlich von den zum Teil höchst komplizierten Bildungen höherer Säuger. Wie ich schon früher ausführte, können wir an ihr zwei streng von einander getrennte Teile unterscheiden, einen knorpeligen und einen knöchernen Anteil. Beide sind denkbar einfach gebaut. Der knorpelige Teil entspringt lateral von der Hypophysengrube an der Balkenplatte, mit der er in breiter Fläche homokontinuierlich verbunden ist. Er ist sehr kurz und zieht in lateraler und ein wenig ventraler Richtung von der Trabekelplatte ab. Seine lateral vordere Ecke besitzt einen Ausschnitt, der gerade noch einen Teil des Foramen rotundum für den zweiten Ast des Trigemini bildet. Geschlossen wird diese durch den knöchernen Teil der Ala temporalis. Fragen wir uns nun, inwiefern diese einfache Bildung der Ala temporalis anderer Säuger vergleichbar ist, so kommen wir zu dem Schluss, dass wir hier ein Homologon des Processus alaris der Schädel höherer

Säuger vor uns haben. Das können wir aus folgenden Ueberlegungen schliessen. Der Processus alaris verknorpelt in engem Anschluss an die Balkenplatte und zeigt nicht die grosse Selbständigkeit wie die Lamina ascendens und die Lamina pterygoidea. Dies ist auch bei der knorpeligen Ala temporalis von Didelphys der Fall. Die laterale Grenze des Processus alaris finden wir (ich ziehe hier zum Vergleiche *Lepus* heran) dort, wo der Ala temporalis der zweite Ast des Trigeminus aufliegt, um bald darauf aus dem Cavum epiptericum auszutreten. Der medial davon liegende erste Ast des Trigeminus zieht bis zum Verlassen des Cavum epiptericum direkt über den Processus alaris hinweg. Dem lateralen Teile der knorpeligen Ala liegt das Ganglion semilunare auf, zum Teil allerdings auch noch dem knöchernen Anteile des Temporalflügels. Typisch ist ferner seine einfache, ungegliederte Gestalt. Bei jüngeren Stadien zeigt die Ala temporalis an ihrer Ventralfläche allerdings noch einen kleinen Knorpelhöcker, den Gaupp auf Abbildungen von *Perameles* in seiner Arbeit „Säugerpterygoid und Echidnapterygoid“ als Processus pterygoideus bezeichnet hat. Nur der Aehnlichkeit der Namen wegen möchte ich betonen, dass er mit der Lamina pterygoidea an der Ala temporalis der Schädel höherer Säuger nichts zu tun hat. Dies geht schon aus der Homologisierung der knorpeligen Ala temporalis von *Didelphys* mit dem Processus alaris der *Monodelphier* hervor. Es handelt sich um nichts anderes als einen kleinen Knorpelhöcker, der auf den jüngsten Stadien am besten entwickelt ist, im Laufe der Entwicklung aber immer mehr verschwindet. Zuerst hat die knorpelige Ala temporalis einen deutlich dreieckigen Querschnitt. Die ventrale Spitze dieses Dreieckes bildet der kleine Knorpelhöcker. Mit fortschreitender Entwicklung geht diese Querschnittsform ganz allmählich in eine ovale über, deren grösster Durchmesser eine Richtung von dorsomedial nach ventrolateral hat. Auch an unserm Modell zeigt sich die Ala temporalis nur noch als dünne, ventral abgegebene

Platte. Der *Processus pterygoideus* an der Ventralseite der *Ala temporalis* bei den Marsupialiern entspricht am Echidnakranium der Umbiegungsstelle der *Ala temporalis* aus der dorsoventralen in die laterale Richtung.

Betrachten wir nun einmal den knöchernen Anteil der *Ala temporalis*. Er besteht aus einer flachen, nach oben konkaven, dünnen Schale, deren lateraler, oberer Rand sich von aussen her über die ventrale Kante der *Ala orbitalis* legt. Diese knöcherne *Lamina ascendens* bildet, zusammen mit der knorpeligen *Ala temporalis* die ventrale und laterale Begrenzung des *Cavums epiptericum*. Wenn nun im allgemeinen die *Ala temporalis* von *Didelphys* auch grosse Aehnlichkeit mit der von *Perameles* zeigt, so findet sich doch hier ein erheblicher Unterschied. Bei *Didelphys* hat die *Lamina ascendens* keine Spur von knorpeliger Präformation, während sie bei *Perameles*, wie Cords ausführt, sogar zum grossen Teil knorpelig angelegt ist. Verfolgen wir ihre Entwicklung, in den verschiedenen Altersstufen, so finden wir sie bei den jüngsten (Stadium III und IV) als verdichteten Bindegewebsstrang vorgebildet. Hierauf (Stadium II) sehen wir den Beginn der Verknöcherung und zwar dort, wo dieser an der *Ala temporalis* ansetzt. Schliesslich (Stadium I) erblicken wir eine ausgebildete, aber ganz dünne Knochenlamelle. Nach hinten und nach vorn geht diese in Bindegewebe über, das kaudal bis zur Ohrkapsel, oral bis zur Wurzel der *Ala orbitalis* reicht. Hieraus erkennen wir, dass wir diese *Lamina ascendens* genau mit der *Membrana speno-oburatoria* von *Echidna* homologisieren können.

Für die laterale Begrenzung des *Foramen caroticum* gebraucht Cords bei *Perameles* die Bezeichnung „*Commissura alicochlearis*“, die auch bei Gaupp (1910 S. 327, Fig. 9) dafür zu finden ist. Unter dieser Bezeichnung versteht man nun aber bei anderen Säugern eine knorpelige Verbindung zwischen der lateralen Grenze des *Processus alaris* und der Vorderwand des cochlearen Teils der Ohrkapsel. Hiermit ist der Knorpelabschnitt lateral

vom Foramen caroticum bei Marsupialiern aber nicht vergleichbar. Bei ihm handelt es sich ganz einfach um den lateral und kaudal vom Foramen caroticum stehen gebliebenen Knorpel, der noch zur Trabekelplatte gehört. Kaudal vom Foramen caroticum vereinigt er sich wieder mit der vor der Ohrkapsel verbreiterten Basalplatte. Deutlich ist an Stadium IV zu sehen, dass wir den Knorpel lateral von der Carotis noch der Trabekelplatte zuzurechnen haben. Während in ihrem grössten Teile schon bei diesem jungen Tier die Ala temporalis mit der Trabekelplatte homokontinuierlich verbunden ist, wird sie gegen ihr kaudales Ende von grösserer Selbständigkeit. Der Beginn der Ablösung geschieht nun aber lateral von der äusseren, knorpeligen Begrenzung des Foramen, wie wir es an dem Schnittbilde deutlich sehen können.

Cavum epiptericum. Die Grenzen des Cavum epiptericum haben wir ventral und lateral, wie oben erwähnt, in der Ala temporalis und Membrana spheno obturatoria zu erblicken. Seine übrigen Grenzen haben wir dort anzunehmen, wo ein verdichteter Bindegewebsstrang sich, von der Balkenplatte ausgehend, über das Ganglion semilunare hinweg, nach dem Unterrande der Ala orbitalis zieht; dieses Bindegewebe entspricht der primären Seitenwand des Knorpelschädels. Einen derartigen Gewebsstrang als Ueberrest der ursprünglichen Schädelseitenwand erwähnt und bildet Gaupp von *Mus* ab. Irgendwelche knorpeligen Bildungen, die ihr entstammen, wie sie Voit in den Restknorpeln b und c bei *Lepus*, Gaupp in der Taenia clinoribitalis von *Echidna* gefunden hat, sind bei *Didelphys* nicht vorhanden. Das Cavum epiptericum ist erfüllt von Bindegewebe, in welches Nerven eingelagert sind. Von dem Cavum supracochleare in oraler Richtung ziehend, liegt da vor allen Dingen das grosse, stark entwickelte Ganglion semilunare, welches in der Orbitotemporalregion einen kleinen lateralen Anteil der knorpeligen Ala temporalis und mit seiner Hauptmasse den daran ansetzenden proxi-

malen Abschnitt der knöchernen Lamina ascendens überlagert. Ueber den Hinterrand der letzteren tritt der dritte Ast des Trigeminus (Ramus mandibularis) aus dem Cavum epiptericum und damit aus dem Schädel heraus. Der zweite Ast verlässt das Cavum epiptericum durch ein geschlossenes Foramen rotundum in der Ala temporalis, das, wie ich früher beschrieb, an der Grenze von Knorpel und Knochen liegt. Der Ramus maxillaris des Trigeminus tritt durch die Fissura orbitalis superior aus dem Cavum epiptericum heraus. Ausser dem Nervus trigeminus finden wir noch die Nervi oculomotorius, trochlearis und abducens zum grossen Teil durch das Cavum epiptericum verlaufend. Sie verlassen es gleichfalls durch die Fissura orbitalis superior. So weit liegen die Verhältnisse ganz ähnlich denen, die Voit von *Lepus* beschreibt; einen fundamentalen Unterschied dagegen zeigt der Verlauf der Arteria carotis-interna und die Stelle ihres Eintritts in den Schädel.

Carotis, Foramen caroticum. Ehe ich noch auf den Verlauf der Carotis bei *Didelphys* und den *Marsupialiern* eingehe, muss ich kurz zwei einander gegenüber stehende Ansichten besprechen. Es handelt sich um die Verschiedenheiten, die sich in den Bahnen der Carotis cerebialis bei *Reptilien* und *Echidna* einerseits und bei den *Monodelphiern* andererseits zeigen, und ferner um die Lage und Identität des Foramen caroticum bei diesen Gruppen. Die verschiedenen Meinungen werden von Voit und von Gaupp vertreten. Bei *Lacerta* und *Echidna* tritt die Carotis durch ein Foramen caroticum in den Schädel ein, welches ein ganzes Stück medial vom Nervus abducens liegt. Sofort nach ihrem Eintritt in die Schädelhöhle begibt sich die Carotis unter Durchbohrung der Dura Mater zum Gehirn, d. h. es führt das Foramencaroticum, das durch den trabeculären Teil der Schädelbasis geht, in das primäre Schädelcavum. Bei *Lepus* dagegen beobachtete Voit einen wesentlich anderen Verlauf. Das Foramen caroticum ist dort verlegt und zwar befindet es sich hinter dem Processus alaris zwischen ihm und der

Ohrkapsel. Seitlich wird es begrenzt durch die Commissura alicochlearis, deren Verlauf ich schon früher beschrieb. Nicht immer ist diese seitliche Begrenzung vorhanden, bei *Sus* z. B. fehlt sie. Dort erfolgt der Eintritt der Carotis in der Ecke zwischen dem kaudalen Rande des Processus alaris und der Trabekelplatte. Lateral vom Abducens zieht die Carotis bei *Lepus* in den Schädel, verläuft zunächst ein ganzes Stück durch das Cavum epiptericum, ehe sie die Dura durchbohrt, um zum Gehirn zu treten. Während dieses Stücks, das im Cavum epiptericum liegt, kreuzt sich die Carotis mit dem Abducens, d. h. sie tritt unter ihm hinweg auf seine mediale Seite, was bei *Echidna* und *Lacerta* niemals der Fall ist, da dort der Eintritt in den Schädel bereits medial zum Abducens erfolgt. Voit deutet nun den Carotisverlauf bei den Monodelphiern, von *Lepus* ausgehend, in folgender Weise: Er hält das Foramen caroticum der Placentier garnicht für homolog dem der Monotremen und Saurier und seine äussere Begrenzung, die Commissura alicochlearis für eine Neuerwerbung der höheren Säuger. Da durch dieses Foramen die Carotis nicht in das primäre Schädelcavum, sondern zu einem längeren Verlauf in das Cavum epiptericum eintritt, so glaubt er, dieses Stück der Gefässbahn bei *Lepus* sei garnicht homolog dem gleichliegenden bei *Echidna*. Es müsse sich um eine ganz neue Bahn, etwa ein kollaterales Gefäss handeln, das bei niederen Tieren sehr wenig ausgebildet wäre, und das nun als einziges zur vollen Entwicklung gelangt, während das Hauptgefäss, das bei Monotremen und Sauriern gut ausgebildet ist, atrophiert. Voit stützt diese Hypothese erstens durch seine Beobachtungen über den Verlauf der Carotis im Cavum epiptericum und zweitens durch die verschiedene Lage der Carotis zum Abducens. Gegen eine Verallgemeinerung dieser nur bei *Lepus* festgestellten Befunde wendet sich nun Gaupp (1910, S. 337) und zwar aus folgenden Gründen: 1. hat er bei *Mus* und *Talpa*, die er untersuchte, einen Verlauf der Carotis

durch das Cavum epiptericum nicht finden können. Sie durchbohrte sofort nach ihrem Durchtritt durch das Foramen caroticum die Dura und begab sich zum Gehirn. 2. ist ein derartiges kollaterales Gefäß, wie es Voits Theorie bei niederen Tieren voraussetzen muss, noch bei keinem einzigen gefunden worden. Gaupp spricht nun eine andere Ansicht aus, wie die Lateralverlagerung der Carotis bei den Monodelphiern zustande gekommen sein könnte. Er ist der Meinung, dass durch das Gefäß eine „Durchschneidung“ des Knorpels stattgefunden habe, wie das in anderen Fällen schon beobachtet worden ist. Die Carotis wurde durch die Vergrößerung des Gehirns zur Seite gedrängt und wich dem Druck, indem sie dabei den Knorpel durchschnitt. Ist dies der Fall gewesen, so wäre das Foramen caroticum der Placentalier homolog dem der Aplacentalier, nur durch diese Durchschneidung in lateraler Richtung verlagert. Der lateral begrenzende Knorpelstreif wäre der zur Seite gedrückte Rand der Trabekelplatte.

Wenn ich nun auf meine Befunde bei Didelphys eingehe, so wird zunächst einmal festzustellen sein, ob es sich um einen primären Verlauf der Carotis, wie ihn Echidna besitzt, handelt oder um einen sekundären, wie er bei Lepus vorhanden ist. Wie ich im ersten Teil der Arbeit beschrieb, tritt die Carotis über die medial ventrale Fläche der Schneckenkapsel nach oben bis in den von der Trabekelplatte und der Cochlea gebildeten Winkel, zieht hierauf in medial oraler Richtung weiter über die Ventralfläche der Ala temporalis und durchbohrt die Schädelbasis dicht neben der Hypophyse, medial vom Ansatz der Ala an der Trabekelplatte. Ich beschreibe diese Stelle absichtlich von meinem jüngsten Stadium, bei da ihm alles, was in Betracht kommt, am besten zu sehen ist. Das Schnittbild zeigt uns den Durchtritt der hier noch winzig kleinen Carotis interna durch die Schädelbasis. Sehr deutlich ist hier der Abschluss des primären Schädelcavum gegen das Cavum epiptericum zu

erkennen, als ein verdichteter Bindegewebsstrang, der lateral vom Foramen carotis an der Basalplatte ansetzt und in bekannter Weise bis zum Unterrande der Commissura orbitoparietalis hinaufzieht. Demnach ist wohl ein Zweifel daran ausgeschlossen, dass das Foramen caroticum direkt in das primäre Cavum cranii führt. Diese Tatsache scheint für Marsupialier ganz allgemein zu gelten, und sie dokumentiert sich am knöchernen Beutlerschädel genau so wie an dem der Monotremen darin, dass der Eintritt der Carotis in den Schädelraum durch ein Foramen erfolgt, welches das Basisphenoid durchbohrt, während es bei Monodelphiern zwischen Basisphenoid, Alisphenoid und Petrosus liegt. Die einzige Ausnahme unter den Beuteltieren soll *Acrobatas pigmaeus* bilden, bei dem nach Untersuchungen von Wincza die Carotis zwischen Alisphenoid und Petrosus in den Schädel zieht. Nun gelangt Cords in der Arbeit über das Primordialcranium von *Perameles* zu dem Schlusse, dass dort die Carotis einen Verlauf habe, wie bei den höheren Säugern. Sie führt als hauptsächlichstes Argument an, dass die Carotis „durch das Foramen caroticum in der Wurzel der Ala temporalis in den Sinus cavernosus resp. das Cavum epiptericum“ eintritt. Dass das Foramen caroticum nicht durch die Wurzel der Ala temporalis, sondern noch durch die Trabekelplatte geht, habe ich oben bereits ausgeführt. An älteren Beuteltungen von *Didelphys*, auch an meiner Modellserie, ist die Konfiguration ganz dieselbe wie bei *Perameles*. Der Sinus cavernosus liegt, wie auch neuerdings Shindo ausgeführt hat, allerdings im Cavum epiptericum. Die venösen Gefässe aber, die die Carotis bei ihrem Eintritt in den Schädel umgeben, halte ich nicht mehr für den eigentlichen Sinus cavernosus. Ich führte im beschreibenden Teil schon aus, dass den Hinterrand der Hypophyse der Sinus intercavernosus posterior umfasst, der quer über die Trabekelplatte zieht und die beiderseitigen Sinus cavernosi verbindet. Bei Reptilien ist in genau der gleichen Konfiguration sein Vorgänger, die Vena retrohypophyseä,

vorhanden, die quer über die Trabekel hinwegzieht und eine Verbindung herstellt zwischen den Venae capitis mediales beider Seiten, also zum mindesten zum grössten Teile innerhalb des Cavum cranii liegt. Da auf meinen Serien durch die fragliche Region bei Didelphys sich die Vereinigung der beiderseitigen Venenstämme bereits wenige Schnitte nach dem Foramen caroticum befindet, so bin ich mehr geneigt anzunehmen, dass es sich bei den erwähnten Venen in der Umgebung des Carotisloches bereits um den Sinus intercavernosus posterior handelt, wo eine Entscheidung, ob sie im primären Schädelraum, oder ob sie bereits im Cavum epiptericum gelegen sind, kaum zu treffen ist. Demnach möchte ich dieses Kriterium ausschalten und an meiner Ansicht festhalten, dass der Carotisverlauf bei Marsupialiern der primitive, bei Echidna und Reptilien vorhandene ist. Es ist ja auch zum mindesten höchst unwahrscheinlich, dass bei Perameles, nachdem embryonal die sekundäre Lateralverschiebung der Carotis, wie sie höhere Säuger zeigen, bereits vorhanden ist, die Arterie im Laufe der postembryonalen Entwicklung wiederum medial verschoben sein sollte, wie es sein müsste, um zu dem definitiven Foramen caroticum im Basisphenoid zu gelangen. Betrachten wir nun einmal das Foramen caroticum selbst und seine Beschaffenheit in den verschiedenen Altersstufen. Auf dem jüngsten Stadium ist es so eng, dass es nur eben die noch winzig kleine Carotis hindurchlässt. Am Modell ist es ein klein wenig weiter, und ein kleiner Zipfel des Sinus intercavernosus posterior hängt von der Dorsalseite her hinein; es wird aber durch die Gefässe auch völlig ausgefüllt. Während die Carotis an der Ohrkapsel heraufsteigt, liegt sie ventral und lateral vom Abducens durch den Schädelboden von ihm getrennt. Auf seine mediale Seite tritt sie etwa dort, wo sie in medial-oraler Richtung umbiegt, d. h. immer noch auf der Ventralseite der Schädelbasis, kurz hinter der Fossa hypophyseos. Der Eintritt in den Schädel erfolgt weit medial vom Abducens. Betrachten

wir zum Vergleich nun einmal die Carotidenbahn des Pferdes. Die Lage des Foramen caroticum brauche ich nicht ausführlich zu schildern, sie ist genau so, wie wir sie von *Lepus* kennen. Das Foramen caroticum liegt hinter dem Processus alaris und wird lateral durch die Commissura alicochlearis abgeschlossen. Nach dem Eintritt in das Schädelcavum durch das Foramen caroticum finden wir die Carotis eine Zeitlang im Cavum epiptericum nach vorn verlaufend, wobei sie gleich nach ihrem Eintritt einen Knick in medial oraler Richtung macht. Während ihres ganzen intracraniellen Verlaufes, was ja allein hier in Betracht kommt, liegt aber die Carotis medial vom Abducens, der beim Pferde, während seines ganzen Verlaufes im Cavum epiptericum dem Ganglion semilunare ziemlich eng angeschmiegt bleibt. Aus dieser Lage der Carotis zum Nervus abducens ziehe ich den Schluss dass dieses Kriterium für eine primäre oder secundäre Carotisbahn kein absolut einwandfreies ist; denn im vorliegenden Falle erfolgt der Eintritt der Carotis in den Schädel medial vom Abducens, während es sich ganz offenbar um einen sekundären Verlauf handelt. Die Ursache für diese Lage beim Pferde dürfte wohl in dem engen Anschluss des Abducens an den Trigeminus und die Augenmuskelnerven liegen. Eine Serie durch den Kopf eines Embryo von *Mus rattus* zeigte dieselben Verhältnisse wie *Lepus*, wenn auch nicht in so ausgeprägter, extremer Form. Was nun die Eintrittsstelle der Carotis in das Schädelcavum betrifft, so vertrat, wie erwähnt, Voit die Ansicht, es handle sich bei den Monodelphiern um eine Neubildung des Foramen caroticum, d. h. die Commissura alicochlearis wäre eine Neuwerbung der höheren Säuger und ihr Fehlen eine Zwischenstufe zwischen dem primären und dem sekundären Foramen caroticum. Gaupp dagegen hält an seiner Ansicht fest, dass das ursprüngliche Gefässloch nur in lateraler Richtung verlagert worden sei. Betrachten wir einmal auf Schnitten, wie diese Gegend bei *Lepus* (Voit Taf. 7, Fig. 19), wie bei

Didelphys aussieht, so wird uns der Unterschied ohne weiteres klar. Das Foramen caroticum von Didelphys, das als das primäre anzusehen ist, stellt, wie ich schon oben beschrieb, nichts weiter als ein richtiges Gefässloch dar, das von dem durchtretenden Gefäss auch wirklich ausgefüllt wird, und genau ebenso steht es bei Echidna. Bei Lepus dagegen erblicken wir eine weite, von lockerem Bindegewebe erfüllte Lücke, durch deren medial vordere Ecke die Carotis in den Schädel eintritt. Ausser der viel grösseren Weite des Foramen caroticum bei Lepus bestimmt mich gerade dieser letztere Umstand, die beiden Foramina carotica als einander nicht homolog anzusehen. Bei Lepus tritt die Carotis durch die medial vordere Ecke des Foramen caroticum in den Schädel, d. h. lateral und kaudal von ihr ist dieses noch weit geöffnet oder vielmehr durch Bindegewebe ausgefüllt. Hätten wir nun in der Commissura alicochlearis nichts anderes zu sehen, als die durch die Verlegung der Carotis lateral verschobene seitliche Begrenzung des primären Foramen caroticum, so müsste sie mit ihrem medialen Rande in nächster Nähe der Carotis liegen. Ich halte es nicht für möglich, dass die laterale Verschiebung der Knorpelspange sich fortgesetzt hat, während die Carotis sich schon an der Stelle befand, wo sie verbleibt; denn gerade durch ihr Seitwärtsrücken soll ja auch die Verschiebung des Knorpels stattgefunden haben. Aehnlich steht es, wenn man die Erwägung anstellt, dass kaudal vom Eintritt der Carotis die Lücke noch eine beträchtliche Weite besitzt. Demnach wäre, wie Voit es verlangt, die Commissura alicochlearis als eine Neuerwerbung der Placentalier anzusehen, und ihre Abwesenheit (Sus) als eine Zwischenstufe zwischen der mit dem primären eigentlichen Foramen caroticum versehenen ursprünglichen Gefässbahn der Saurier, Monotremen und Marsupialier und der sekundären der Monodelphier, die auch durch ein sekundäres Foramen caroticum in den Schädel geleitet wird. Was nun die Art betrifft, auf die die Verschiebung zustande gekommen ist,

so vermag ich ein bestimmtes, durch Beobachtungen gestütztes Urteil nicht abzugeben. Jedoch neige ich mehr Gaupps Ansicht zu, dass es sich um eine Durchschneidung des Knorpels durch die Carotis handelt. Freilich bin ich nicht der Meinung, dass der lateral vom Foramen carotis liegende Knorpelteil davon verschont geblieben und mit dem Gefäss zugleich lateral verlagert worden ist, sondern ich glaube, dass die Durchschneidung eine vollständige war, sodass wir anstatt von einem allseitig begrenzten Foramen caroticum, das die Schädelbasis durchbohrt, etwa von einer Umschlagstelle sprechen könnten, wo die Carotis um den Schädelbalken herum an seiner lateralen Kante von der Ventralseite, die ausserhalb des Schädels liegt, auf die Dorsalseite, d. h. in das Schädelinnere eintritt. Dieser lateral und auch etwas kaudal verschobene Carotiseintritt (er liegt bei Monodelphiern hinter, bei niederen Säugern medial vom Processus alaris) führt, wenn die Lateralverschiebung gross genug ist, nicht mehr in das primäre Schädelcavum, sondern in das Cavum epiptericum. Eine solche Konfiguration, wie die eben beschriebene, sehen wir bei Sus und Homo. Bei vielen andern Säugern, z. B. Lepus, Mus, Equus, Talpa und Canis, wird sekundär von dem eigentlich extracraniellen Raum, durch den die Carotis herauftritt, durch die Bildung der Commissura alicochlearis ein Foramen caroticum abgetrennt, das aber mit dem primären nichts zu tun hat. Das Gebiet dieses sekundären Foramen caroticum gehört dann mit zur ventralen Begrenzung des Cavum epiptericum.

Ergebnisse.

I. Die Ala orbitalis ist nur durch eine Wurzel mit dem Schädelboden verbunden. Diese Eigentümlichkeit besitzen alle Marsupialier im Gegensatz zu den meisten übrigen Säugern. Dem ursprünglichen Zustand gegenüber, bei welchem zwei Wurzeln vorhanden sind, stellt dies ein einseitig spezialisiertes Verhalten dar.

II. Von der Wurzel der Ala orbitalis gehen im Lauf der späteren Entwicklung Bildungen aus, die schliesslich zu der bei älteren Schädeln allgemein bekannten Verschmelzung des Keilbeinkörpers mit der Hinterwand der Nasenkapsel führen. Es handelt sich um plattenartige Fortsätze, die im Anschluss an die Wurzel der Ala orbitalis als Bindegewebsverknöcherungen entstehen und sich an die noch knorpelige Rückwand der Nasenkapsel eng anlehnen.

III. Der vordere Teil des Schädelbodens in der Orbitotemporalregion ist als Homologon des Septum interorbitale der Reptilien aufzufassen. Seine orale Hälfte wird in die Nasenkapsel eingeschlossen, die kaudale, die bis zur Fossa hypophyseos reicht, gehört der eigentlichen Orbitotemporalregion an. Bei jüngeren Stadien ist die Form des Septum interorbitale als einer verhältnismässig schmalen, sagital stehenden Platte noch deutlich zu erkennen, mit zunehmendem Alter verwischt sich jedoch diese Ähnlichkeit immer mehr.

IV. Die Ala temporalis besteht aus zwei Teilen, einem medialen, knorpeligen und einem lateralen, knöchernen. Der mediale ist dem Processus alaris anderer Säuger und somit dem Processus basipterygoideus der Saurier homolog. Der knöcherne Teil, die Lamina ascendens, bildet sich ohne knorpelige Präformation als Ossifikation eines verdichteten Bindegewebsstranges, der Membrana speno-obturatoria. Hierin stimmt Didelphys völlig mit Echidna überein bis auf den Zeitpunkt der Verknöcherung.

Diese tritt bei *Didelphys* sehr früh, bei *Echidna* dagegen verhältnismässig spät ein.

V. Die äussere, knorpelige Begrenzung des Foramen caroticum ist nicht als *Commissura alicochlearis* aufzufassen, sondern sie ist noch der Trabekelplatte zuzurechnen. Erst lateral von ihr erfolgt der Ansatz der *Ala temporalis*.

VI. Das Foramen caroticum bei den Reptilien, *Echidna* und den Marsupialiern einerseits und bei der Mehrzahl der Monodelphier andererseits ist nicht als homolog aufzufassen. Bei den zuerst Genannten stellt es ein richtiges Gefässloch dar, das durch die durchtretende Carotis völlig ausgefüllt wird, bei den letzteren dagegen eine weite, bindegewebig verschlossene Lücke, deren medial und vordere Ecke die Carotis tritt und deren lateraler Abschluss durch die *Commissura alicochlearis* einen sekundären Zustand darstellt. Wo diese zuletzt beschriebene Lücke vorhanden ist, hat der Verlauf der Carotis in der Gegend ihres Eintritts in den Schädel eine Verlagerung in lateraler Richtung gegen den ursprünglichen Verlauf erfahren, wie ihn *Lacerta*, *Echidna* und *Didelphys* zeigen. Meiner Meinung nach hat hierbei das Gefäss den basalen Knorpel durchschnitten, wodurch der Eintritt in den Schädel ausserhalb der Trabekelplatte verlegt worden ist.

Zum Schluss sei es mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Kükenthal, für die Anregung zu dieser Arbeit, das stete Interesse, welches er ihrem Fortgang entgegengebracht hat, sowie für die Ueberlassung des Materials meinen tiefempfundenen Dank auszusprechen.

Auch Herrn Dr. Matthes, Assistent am Zoologischen Institut, bin ich für manchen wertvollen Rat während der Fertigstellung meiner Arbeit zu Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. Broom, R., Observations on the Development of the Marsupial Skull Proc. of the Linnean Soc. of New-South-Wales. Bd 34. 1909.
2. Cords, E., Ueber das Primordialcranium von *Perameles spec.?* unter Berücksichtigung der Deckknochen. Anat. Hefte. Heft 156 (52. Band). 1915.
3. Decker, Ueber den Primordialschädel einiger Säugetiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd 38. 1883.
4. Dürsy, E., Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen 1869.
5. Fischer, E., Das Primordialkranium von *Talpa europaea* Habilitationsschrift Wiesbaden 1911.
6. — Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. Zeitschr. für Morphol. und Anthropol., Band 5, H. 3. 1903.
7. Gaupp, E., Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels Anat. Hefte Abt 1, Bd. 14, H. 3. 1900.
8. — Ueber die *Ala temporalis* des Säugerschädels und die *Regio orbitalis* einiger anderer Wirbeltierschädel. Anat. Hefte Bd. 19, 1902.
9. — Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugertierschädel. Anat. Anz. Bd. 27, Nr. 12/13, 1905.
10. — Die Entwicklung des Kopfskeletts. Hertwigs Handbuch der vergl. und exper. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Bd 3, Abt. 2, 1905.
11. — Zur Entwicklungsgeschichte und vergl Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata*, Var *typica*. Semon, Zoolog Forschungrs. Band III. (Jen. Denkschr. Bd. VI), Teil 2, 1908.
12. — Säugerpterygoid und Echidnapterygoid. Anat. Hefte Bd. 42. 1910.
13. McClure, Ch. F. W., A Contribution to the Anatomy and Development of the venous System of *Didelphys marsupialis*, Part I. Anatomy. American Journal of Anatomy. Bd 2. 1902 03.
14. Mead, Ch. S., The Chondrocranium of an Embryo Pig, *Sus scrofa*. American Journal of Anatomy, vol. 9, 1909.
15. Olmstead, M. P., Das Primordialcranium eines Hundeembryo Anat. Hefte I. Abt., Bd. 43, Heft 2 1911.
16. Spöndli, Ueber den Primordialschädel der Säugetiere und des Menschen. Inaug.-Dissert. Zürich 1846.

17. Shindo, T., Zur vergleichenden Anatomie der arteriellen Kopfgefäße der Reptilien. Anat. Hefte. Bd. 51, Heft 2. 1914
18. — Ueber die Bedeutung des Sinus cavernosus der Säuger mit vergl. anatom. Berücksichtigung anderer Kopfvenen. Anat. Hefte, Bd. 52, Heft 2, 1915.
19. Voit, M., Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. 38, Heft 3, 1909.
20. Winge, H., Jordfundene og nulevende Pungdyr (Marsupialia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. E. Museo Lundii. Andet Bind Forste Halvbind. Kjobnhavn 1893.
21. Weber, M., Die Säugetiere Jena 1904.

Lebenslauf.

Ich, Charlotte Toeplitz, ev. Konfession wurde geboren am 13. September 1890 zu Breslau als Tochter des prakt. Arztes Dr. med. Theodor Toeplitz und seiner Ehefrau Franziska geb. Toeplitz. Meine Schulbildung empfang ich auf der Kunitz-Malberg-Schule und darauf in den städt. Realgymnasialkursen zu Breslau. Ostern 1909 bestand ich die Reifeprüfung am Realgymnasium am Zwinger hierselbst. Vom Wintersemester 1909/10 an widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften an der hiesigen Universität.

Meine akademischen Lehrer waren: Baumgartner, Buchner, Fuchs, Gerhardt, Klaatsch, Kükenenthal, Ladenburg, Lummer, Pax sen., Pax jun., Rohde, Rosanes, Schäfer, Schnee, Waetzmann, Zimmer.

Den Herren Professoren und Dozenten, deren Vorlesungen und Uebungen ich besuchte, spreche ich meinen gehorsamsten Dank aus.

Gaylord Bros.
Makers
Syracuse, N. Y.
PAT. JAN. 21, 1908