

ÜBER DAS ÄUSSERE UND MITTLERE OHR DES WALDKAUZES
(SYRNIUM ALUCO L.).

Von

ELFRIEDE STELLBOGEN
(Chemnitz).

Mit 42 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. Juli 1930.)

	Inhalt.	Seite
Einleitung		686
Technisches		687
Das äußere Ohr		688
Begrenzung		688
Muskeln		691
Begrenzung der Gehörgangsöffnung		693
Gehörgang		696
Trommelfell		696
Das mittlere Ohr		699
Form und Begrenzung		699
Luftkammern, die von der Paukenhöhle ausgehen		702
Tuba Eustachii		704
Columella auris		705
Muskeln		716
Nerven		718
Blutgefäße		722
Fenestra cochlearis		726
Zusammenfassung		728
Literaturverzeichnis		730

Einleitung.

Die besondere Feinhörigkeit der Eulen ist eine seit langer Zeit bekannte Tatsache. Spezielle Untersuchungen zu diesem Thema liegen nur in geringer Zahl vor. Die Arbeit von COLLETT¹ (1881), der alle nord-europäischen Eulenarten auf ihren Ohrbau hin untersucht hat, war mir trotz eifrigster Bemühungen leider nicht zugänglich, so daß ich auf die Ergebnisse dieses Forschers keinen Bezug nehmen kann. KRAUSE (1901) macht einzig und allein den Stapes für die Feinhörigkeit der Eulen ver-

¹ Craniets og Oereaabningernes Bygning hos de nordeuropaeiske Arter af Familien Strigidae. Christiania Videnskabselskabs Forhandling 1881, no. 3.

antwortlich. Wie meine folgenden Ausführungen zeigen sollen, sind jedoch mehrere Faktoren für diese Tatsache ausschlaggebend. Dabei soll immer berücksichtigt bleiben, daß sich meine Untersuchungen nur auf das äußere und mittlere Ohr erstreckten; ich bin überzeugt, daß ein wichtiger, vielleicht sogar der wichtigste Faktor im Bau der Sinneszellen des inneren Organes bzw. im CORTISCHEN Organ zu suchen ist.

Arbeiten über das äußere und mittlere Ohr der Vögel im allgemeinen finden sich naturgemäß in der Literatur häufiger. Soweit es mir möglich war, habe ich sie berücksichtigt. Eingehende Ausführungen über den Bau des Vogelohres liegen in der Arbeit von BRESCHET (1836) vor. In dieser Abhandlung wird auch das Ohr der Eulen, allerdings nur kurz, beschrieben. TIEDEMANN (1810) gibt neben Allgemeinem über das Vogelohr auch eine Beschreibung der Ohrmuskulatur der Vögel; im speziellen Teil komme ich auf diesen Punkt zurück. Ganz besondere Erwähnung verdienen die eingehenden Studien, die HASSE über das Gehörorgan der Wirbeltiere angestellt hat, vor allem seine exakten Ausführungen über das Ohr der Vögel (1867, 1871). KRAUSES Arbeit „Die Columella der Vögel“ (1901) befaßt sich speziell mit der verschiedenen Ausbildung des Stapes bei den einzelnen Vogelarten und dessen Einfluß auf die Feinhörigkeit. In neuerer Zeit beschäftigte sich FREUND mit dem Vogelohr gelegentlich seiner Arbeit „Das äußere Ohr der Sauropsiden“ (1926). Über den äußeren Gehörgang einiger Hausvögel berichtet BOROVÍČKA (1927). Er versucht die Methode des Metallausgusses auch auf den Meatus auditorius externus der Vögel anzuwenden, doch scheinen mir die Resultate wenig befriedigend, wie vor allem die dieser Arbeit beigegebenen — retuschierten — Röntgenaufnahmen zeigen.

Neben diesen mehr oder weniger allgemeinen Abhandlungen über das äußere und mittlere Ohr der Vögel besteht eine Reihe von Spezialarbeiten; einige von diesen beschäftigen sich mit dem äußeren Ohr des Auerhahnes bzw. mit der Balztaubheit dieses Vogels (WURM 1885, GRAFF 1885, SCHWALBE 1890, OLT 1919/1920).

Meine Untersuchungen sollen etwas beitragen zur Kenntnis des äußeren und mittleren Ohres des Waldkauzes (*Syrnium aluco* L.). Die Befunde an einigen anderen Arten seien nur vergleichsweise angegeben.

Technisches.

Die Technik, deren ich mich bei meinen Studien bediente, war die der Präparation und Herstellung von Kontrollschnitten durch das gesamte Gehörorgan sowie durch einzelne seiner Teile. Die Präparation geschah durchwegs unter Wasser und wurde mit Augenmesser und Pinzette bei mittlerer und starker Binokularvergrößerung durchgeführt. Zur Anfertigung der Schnitte wurden Kopfhälften von Waldkäuzen verschiedenen Alters nach der Alkoholcelloidinmethode eingebettet. Die einge-

schlossenen Objekte wurden in einer Lösung von Chlordioxyd in Essigsäure enthornt, darauf in 5%iger Salpetersäure entkalkt und unter Alkohol geschnitten.

Das äußere Ohr.

Begrenzung. Das äußere Ohr ist bei den einzelnen Eulenarten sehr verschieden ausgebildet. Bei *Syrnium aluco* ist die äußere Ohröffnung im Verhältnis zum Schädel groß. Sie wird von einer Falte der äußeren Haut umgeben; diese ist an der Vorderseite des Ohres besonders stark entwickelt und bildet dort eine Klappe, das Operculum, die sich nach hinten über die Öffnung legt und diese fast vollständig bedeckt. Dadurch bleibt nur ein schmaler halbmondförmiger Spalt offen, der hinter der Orbita von oben nach unten zieht. Sichtbar ist auch dieser Spalt nicht, da er von den darüberliegenden Federn ganz verdeckt wird (Abb. 1). Bei



Abb. 1.

Abb. 1. *Syrnium aluco*. L. Seitenansicht des Kopfes bei geschlossener Ohrklappe.



Abb. 2.

Abb. 2. *Syrnium aluco* L. Seitenansicht des Kopfes bei geöffneter Ohrklappe.

Asio otus L. findet sich eine erheblich größere Ohrklappe, die sich bis unter den Unterkiefer herunterzieht (Abb. 3); wird sie geöffnet, so sieht man das ganze hintere Ende des Unterkiefers. Eine quer gestellte Hautfalte teilt den Ohreingang in eine blind endigende Grube und die eigentliche Gehörgangsöffnung (Abb. 4). An der linken Kopfseite lag die Öffnung oberhalb der Grube, auf der rechten Seite dagegen unterhalb derselben. Die Kopfknochen waren jedoch symmetrisch ausgebildet (Abb. 5). Merkwürdig ist die Bildung des äußeren Ohres bei *Strix flammea* L. Eine schmale Hautfalte läuft zwischen den Augen auf der Medianlinie des Kopfes nach hinten, dann jederseits hinter dem Ohr abwärts zum Unterkiefer und unter diesem vorwärts zum Schnabel. Sie ist dicht mit langen,

aufgerichteten und abweichend gefärbten Federn bestanden. Der ganze Kopf ist also umgeben von diesem Federkranz („Schleier“), der denjenigen von *Asio otus* an Ausdehnung bedeutend übertrifft. Zu dieser

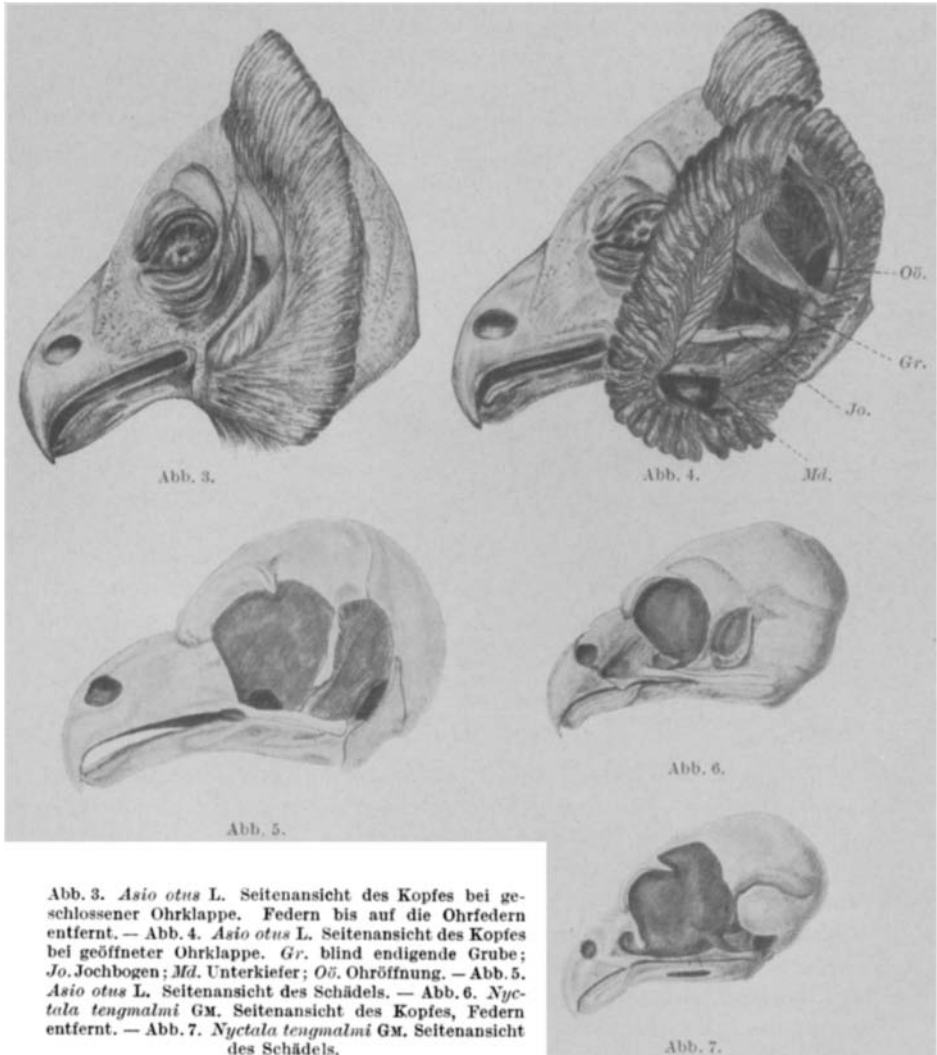


Abb. 3. *Asio otus* L. Seitenansicht des Kopfes bei geschlossener Ohrklappe. Federn bis auf die Ohrfedern entfernt. — Abb. 4. *Asio otus* L. Seitenansicht des Kopfes bei geöffneter Ohrklappe. Gr. blind endigende Grube; Jo. Jochbogen; Md. Unterkiefer; Oö. Ohröffnung. — Abb. 5. *Asio otus* L. Seitenansicht des Schädels. — Abb. 6. *Nyctala tengmalmi* GM. Seitenansicht des Kopfes, Federn entfernt. — Abb. 7. *Nyctala tengmalmi* GM. Seitenansicht des Schädels.

mächtig entwickelten hinteren Ohrmuschel gehört eine sehr kleine vordere Ohrfalte, die dicht hinter dem Auge liegt; sie bedeckt die sehr kleine Ohröffnung, die nur einen Durchmesser von ungefähr 10 mm hat. Dies steht im Gegensatz zu der Ohrbildung bei *Asio otus*, wo durch Öffnen der Ohrklappe ein ganz erheblicher Teil der Seitenfläche des Schädels sichtbar

wird. *Nyctala tengmalmi* GM. hat eine nach vorn verschobene, ziemlich kleine, ovale Ohröffnung; sie liegt auf einer Haut, die vom Processus post-orbitalis auf dem Sklerotikalring abwärts zieht (Abb. 6, 7). Die Ränder des Ohreinganges sind wulstartig vorgewölbt und durch Bindegewebeinlagerungen versteift; eine eigentliche Ohrklappe fehlt. Auch bei *Pisorhina scops* L. findet sich die äußere Ohröffnung dicht hinter dem Auge. Der ovale, am Rand wulstige Eingang kann wohl ebenso wie bei *Nyctala tengmalmi* durch die Kontraktion von Hautmuskeln abgerundet werden, wodurch ein besseres Auffangen der Schallwellen ermöglicht wird. Besondere äußere Ohrbildungen fehlen jedoch auch hier. Dagegen sind, wie bei allen Bubonidae, Federohren ausgebildet. Bei *Athene noctua* Scop. ist der Ohreingang kaudal gerückt; er ist gleichfalls von einem ziemlich

starken Randwulst umgeben, unterscheidet sich aber in Lage und Form nicht wesentlich von demjenigen der meisten Vögel.

Die Ohrklappe der Eulen ist nach TIEDEMANN (1810) eine Duplikatur der Haut und enthält Muskelfasern. Hinter der Ohröffnung findet sich keine eigentliche Falte, sondern nur eine wulstartige Verdickung der Haut, die dadurch einen vorstehenden Wall bildet (Abb. 8). Am Rande der

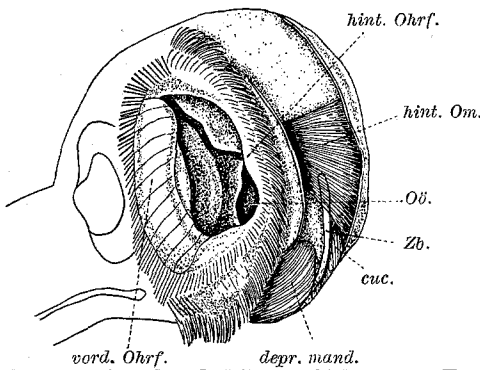


Abb. 8. *Syrnium aluco* L. Seitenansicht des Kopfes. Haut teilweise entfernt, um die Ohrmuskulatur zu zeigen. cuc M. cucularis; depr. mand. M. depressor mandibulae; hint. Ohrf. hintere Ohrfalte; hint. Om. hinterer Ohrmuskel; Oö. Ohröffnung; vord. Ohrf. vordere Ohrfalte; Zb. Zungenbein.

Ohrklappe sowie an der hinteren Begrenzung der Ohröffnung stehen mehrere Reihen von aufgerichteten kurzen Federn mit ziemlich starker und fester Spule. Da ihre Fahne sehr schmal ist, wirken sie fast borstenartig. Sie werden allmählich länger und breiter und gehen so in die gewöhnlichen Federn des Kopfes über. Diese schmalen und steifen Federn bilden eine vom Kopf abstehende, nach vorn gewölbte Muschel, die der vorderen Hautfalte gegenübersteht. Die vordere Ohrklappe ist nur mit zwei bis drei lichten Reihen von starren, nach hinten gerichteten Federn bestanden. Alle diese Federn zeigen die graubräunliche Färbung des übrigen Gefieders, nur die Spitze ist heller abgesetzt. Sie heben sich trotz differenzierten Baues nicht zu sehr von den umgebenden Federn ab. Höchstens zeigt eine halbmondförmige Linie von hellen Spitzen die Stelle an, wo sich der Ohrspalt befindet (Abb. 1). Federohren sind nicht ausgebildet; sie fehlen allen Syrniinae.

Bei geschlossener Ohrklappe ist also die äußere Ohröffnung teils von

Haut und teils von Federn bedeckt. Die Schallwellen können natürlich auch bei dieser Stellung in das Ohr gelangen, da die Haut den Gehörgang nicht dicht verschließt und die darüberliegenden Federn kein allzu großes Hindernis bilden. Bei den meisten Vögeln ist ja die Ohröffnung ständig mit Federn bedeckt, ohne daß die Tiere dadurch in ihrer Hörfähigkeit wesentlich beeinträchtigt würden. Auch beim Waldkauz dürfte das geschlossene Ohr die Normalstellung sein, da so der Gehörgang am besten vor dem Eindringen von Fremdkörpern sowie gegen Verletzungen geschützt ist. Um aber zeitweilig ein besseres Hören zu ermöglichen, sind die sehr feinhörigen Eulen in der Lage, ihre Ohrklappe aufzurichten. Dadurch wird einerseits die Federschicht über der Ohröffnung entfernt, und andererseits entsteht durch die vordere Ohrklappe und die hintere Federmuschel ein großer Trichter, der die Schallwellen auffängt und in den eigentlichen Gehörgang leitet. TIEDEMANN (1810) hat die Ohrklappe der Eulen daher direkt mit der Auricula der Säuger verglichen. STRESEMANN (1927) gibt an, daß der Vogel durch das Aufstellen des Operculum die von hinten kommenden Schallwellen besser auffängt. Dabei ist zu beachten, daß die Ohrklappe nicht soweit vom Kopf absteht, als daß sie diese Schallwellen direkt aufhalten könnte. Sie ist dazu weniger geeignet, da die hintere Federmuskel die vordere Hautfalte an Breite übertrifft, und die ganze Ohröffnung außerdem nicht genau lateral, sondern etwas nach vorn gerichtet ist. Bei der stark entwickelten Hautmuskulatur der Eulen ist es aber möglich, daß diese Vögel die hinter dem Ohr stehenden Federn etwas niederlegen können und damit in der Lage sind, mit der vorderen Ohrklappe von hinten kommende Schallwellen direkt aufzufangen. Auf jeden Fall dürfte die Bedeutung der äußeren Ohrbildung darin liegen, daß durch das Aufstellen der Falte ein Trichter entsteht, der den Schall besser auffängt, als die viel kleinere Öffnung des Gehörganges dies tun würde.

Muskeln. Das Aufstellen des Ohrtrichters geschieht durch besondere Muskeln. Einen geringen Anteil daran haben wohl auch die zahlreichen, in der Haut liegenden Federmuskeln; die größere Wirkung ist jedoch den Ohrmuskeln zuzuschreiben.

Schon bei TIEDEMANN (1810) findet sich eine Beschreibung der Ohrmuskeln bei Vögeln, und zwar werden drei Muskeln unterschieden: 1. ein oberer hinterer Ohrmuskel; dieser ist schmal, entspringt am Hinterhauptsbein und inseriert an der Haut der Ohröffnung; er erweitert die Ohröffnung nach hinten; 2. ein unterer hinterer Ohrmuskel; er ist ziemlich breit und entspringt ebenfalls am Hinterhauptsbein; seine Fasern laufen aufwärts und inserieren an der Haut der Ohröffnung; 3. ein innerer Ohrmuskel, der die Ohröffnung vorn und oben umgibt.

Ich fand am äußeren Ohr des Waldkauzes ebenfalls drei Muskeln. Diese weichen aber hinsichtlich des Ursprunges und der Insertion, zum Teil auch im Faserverlauf sehr stark von den Ohrmuskeln, die TIEDE-

MANN beschrieben hat, ab. Sie liegen der Haut dicht an und inserieren auch daran, während ihr Ursprung vom Knochen ausgeht. Der größte dieser Muskeln liegt kaudal der Ohröffnung (Abb. 8, 9); er entspringt sehr schmal am Hinterrand der Orbita, an der Stelle, wo der Processus post-orbitalis ansetzt. Die Fasern strahlen breit fächerförmig in dünner Schicht kaudalwärts aus und setzen sich an der Haut des Hinterkopfes an; dabei gehen viele Fasern in die der Gegenseite über. Da der Muskel auf seinem ganzen Verlauf eng mit der darüberliegenden Haut verbunden ist, so zieht er bei seiner Kontraktion diese nach vorn. Der zweite Muskel ist viel kleiner; er ist bandförmig (Abb. 9, 10). Sein Ursprung liegt dicht neben dem des ersten Muskels am Hinterrand der Orbita. Die Faserichtung ist schräg aufwärts, die Insertion findet sich in der Kopfhaut

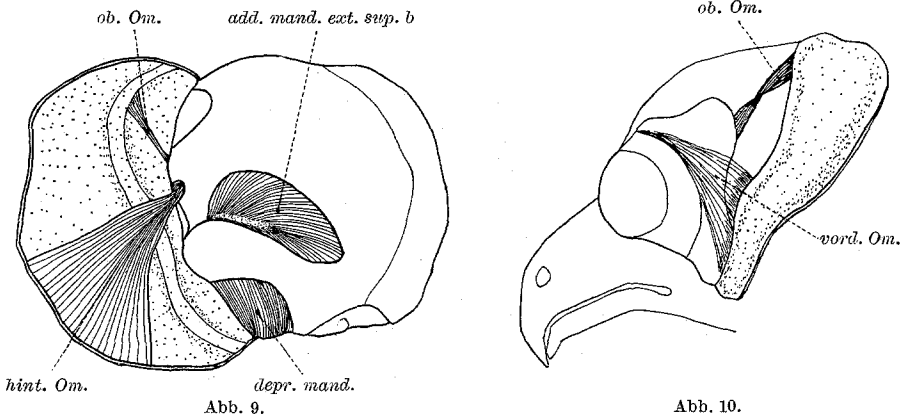


Abb. 9. *Syrñium aluco* L. Kopf schräg von hinten. Haut zur Seite geklappt. *add. mand. ext. sup.* M. adductor mandibulae externus superficialis; *depr. mand.* M. depressor mandibulae; *hint. Om.* hinterer Ohrmuskel; *ob. Om.* oberer Ohrmuskel. — Abb. 10. *Syrñium aluco* L. Seitenansicht des Kopfes, Haut zurückgeschlagen. *ob. Om.* oberer Ohrmuskel; *vord. Om.* vorderer Ohrmuskel.

oberhalb der Ohröffnung. Durch die Kontraktion dieses Muskels wird die obere Haut abwärts gezogen. Wenn sich die beiden beschriebenen Muskeln gleichzeitig kontrahieren, so wird der obere und der hintere Ohrtrand nach der Öffnung gezogen, so daß diese dadurch abgerundet wird. Der versteifte Hautrand wird dem Druck auszuweichen suchen. Dies ist nur nach außen möglich, und so wird der Rand emporgewölbt. Dadurch entsteht im Zusammenhang mit den dort befindlichen Federn der hintere Teil des Ohrtrichters. Der dritte Muskel liegt vor dem Ohr (Abb. 10). Er ist nicht sehr deutlich abgegrenzt, sondern besteht aus einzelnen Fasern. Diese setzen am Orbitalrand oral des Processus praeorbitalis an und laufen auf dem Sklerotikalring schräg kaudal- und ventralwärts, bis sie an der Haut der vorderen Ohrklappe inserieren. Sie ziehen die Ohrklappe nach vorn und legen dadurch den Ohreingang frei, während gleichzeitig der Vorderrand des Ohrtrichters gebildet wird. Antagonisten zu den oben

beschriebenen Muskeln fehlen; sie werden funktionell ersetzt durch die Spannung in der Haut, die durch die Kontraktion der drei Ohrmuskeln entsteht. Diese Spannung deformiert die häutige Begrenzung der Ohröffnung; wenn die Muskelkontraktion nachläßt, so geht die Haut infolge ihrer Elastizität in ihre Normallage zurück, das Ohr wird geschlossen.

KILLIAN (1890) betrachtet die Muskeln des äußeren Ohres als die phylogenetisch jüngsten Ohrmuskeln. Nach ihm sind sie von der Zungenbeinmuskulatur abzuleiten, und zwar vom *Platysma*. Die äußeren Ohrmuskeln der Eulen sind ebenso wie die der Crocodilier aus der occipitalen *Platysma*portion hinter dem Ohr hervorgegangen. VERSLUYS (1927) sieht das *Platysma* als eine Abspaltung einer oberflächlichen Lage des *Sphincter colli* an. Auch E. CORDS (1904) kommt auf Grund ihrer Untersuchungen über die Nerven des Vogelkopfes zu dem Ergebnis, daß das Homologon des *Platysma* der Säuger bei den Aves in dem *Constrictor colli* zu sehen ist. Man kann demnach annehmen, daß die äußeren Ohrmuskeln der Eulen vom *Constrictor colli*, also einem *facialis*versorgten Teil der Viszeralmuskulatur, abstammen. Sie müssen daher ebenfalls vom *N. facialis* versorgt werden. KILLIAN gibt dies in der Tat an; er bezeichnet den *Ramus auricularis posterior*, der sich im äußeren Gehörgang verzweigt, als Nerv der äußeren Ohrmuskeln.

Begrenzung der Gehörgangsöffnung. Bei geöffneter Ohrklappe liegt, wie schon erwähnt, nicht nur der eigentliche Ohreingang frei, sondern auch ein Teil der Ohrgrenze (Abb. 1, 8). Am vorderen Rand ist der Sklerotikalring sichtbar, da das sehr große Auge bis fast zur Ohröffnung reicht. Ferner sieht man den *Processus postorbitalis*, der dem Sklerotikalring flach anliegt, ferner den unteren hinteren Teil des *Quadratum*. Als hintere Begrenzung dient ein Stück des knöchernen Augenhöhlenrandes und vor allem der *Processus paroccipitalis*. Dieser Fortsatz ist bei den Eulen sehr stark entwickelt und reicht weit nach vorn. Die eigentliche Ohröffnung liegt also im hinteren unteren Teil des Ohrtrichters. Der Ohreingang ist beim Waldkauz auf beiden Seiten des Schädels symmetrisch ausgebildet.

Die eben beschriebene Umgebung der Ohröffnung liegt nicht frei, sondern wird von einer Haut bekleidet, welche die Fortsetzung der äußeren Ohrfalte nach innen ist. Die Haut ist dünner als die gewöhnliche Oberhaut und liegt den Schädelknochen nur lose auf. Da sie den Bewegungen der äußeren Ohrfalte nachgeben muß, so ist sie nicht glatt über die Knochen gespannt, sondern weist schwache Falten auf. Sie ist von zahlreichen Bindegewebsfasern durchzogen, die der Haut eine gewisse Festigkeit geben, so daß diese trotz ihrer Feinheit zugfest ist. Federn finden sich an dieser Stelle nicht.

Trägt man die äußere Hautbegrenzung des Ohres ganz ab und entfernt das Auge samt dem Sklerotikalring, so kommt man zu einer An-

sicht, wie sie in Abb. 11 dargestellt ist. Nun werden die Muskeln sichtbar, welche die Ohröffnung umgeben. Es kommt dafür in erster Linie die äußere Schicht der Kiefermuskeln in Betracht. Zur Bezeichnung derselben verwende ich die Nomenklatur von LUTHER (1909, 1913, 1914) bzw. von LAKJER (1926)¹, der die Kiefermuskulatur der Vögel in neuerer Zeit untersucht hat.

An der Kaudalseite bildet der *M. depressor mandibulae* eine muschel-förmige Begrenzung; er überbrückt den Raum, der zwischen *Processus paroccipitalis* und Unterkiefer frei bleibt (Abb. 12, 13). Eine bindegewebige Platte, an der auch einige Fasern inserieren, trennt den Muskel

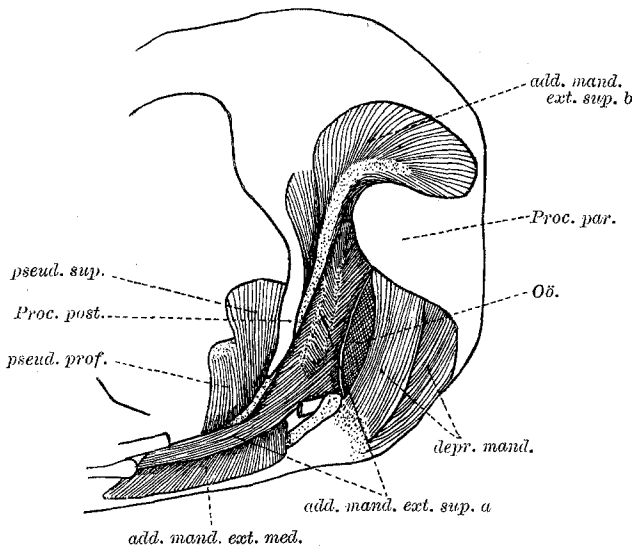


Abb. 11. *Syrnium aluco* L. Seitenansicht des Kopfes. *add. mand. ext. med.* *M. adductor mandibulae externus medialis*; *add. mand. ext. sub.* *M. adductor mandibulae externus superficialis*; *depr. mand.* *M. depressor mandibulae*; *Oö.* Ohröffnung; *Proc. par.* *Processus paroccipitalis*; *Proc. post.* *Processus postorbitalis*; *pseud. prof.* *M. pseudotemporalis profundus*; *pseud. sup.* *M. pseudotemporalis superficialis*.

an seiner medialen Seite vom Gehörgang. Oral der Ohröffnung sind die Kiefermuskeln durch die außerordentliche Entwicklung des Auges sowohl wie des Ohres auf den schmalen Raum zwischen *Processus postorbitalis* und Ohröffnung zusammengedrängt (Abb. 11). Sie verlaufen an dieser Stelle auch zum großen Teil als Sehnen. Diese Muskeln sind ebenfalls durch eine Bindegewebsschicht vom Gehörgang getrennt. Oral angrenzend liegt ein Muskel, dessen Fasern teils unter dem *Processus paroccipitalis* am Schädel, teils an der Faszie, die sich an der vorderen

¹ „Studien über die Trigemini-versorgte Kaumuskelatur der Sauropsiden“, herausgegeben von LUTHER u. WESENBERG-LUND. Kopenhagen, Reitzelsche Buchhandlung.

Seite der Ohröffnung findet, entspringen. Die Faserrichtung ist ventral-rostral, die Insertion liegt unter dem Jochbogen am Oberrand des Unterkiefers bis zum Mundwinkel. Im flächig verbreiterten Teil des Muskels

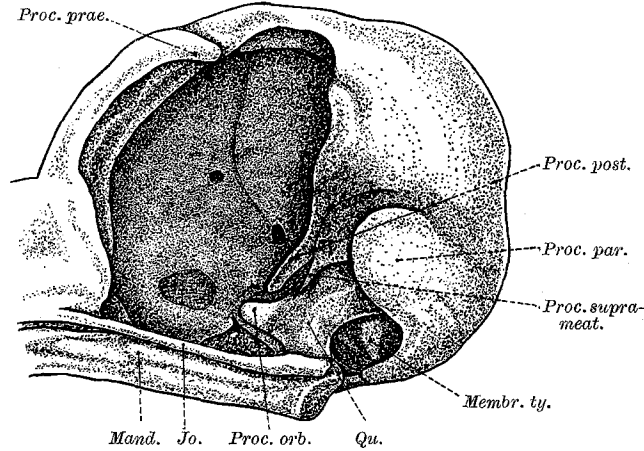


Abb. 12. *Syrnium aluco* L. Seitenansicht des Schädels. Jo. Jochbogen; Mand. Unterkiefer; Membr. ty. Membrana tympani; Proc. orb. Processus orbitalis; Proc. par. Processus paroccipitalis; Proc. post. Processus postorbitalis; Proc. prae. Processus praeorbitalis; Proc. supra-meat. Processus suprameaticus; Qu. Quadratum.

liegen zwei Sehnenplatten, zwischen denen die Fasern ungefähr senkrecht zur Hauptfaserrichtung dorsal-rostral ziehen. Dadurch zeigt der Muskel in diesem Teil einen zickzackförmigen Verlauf. Er entspricht

wohl einem *M. adductor mandibulae externus superficialis* und zwar einer Portion a. Oral von ihm liegt eine zweite Portion b. Sie entspringt in einer seichten Furche, die sich dorsal des Processus paroccipitalis befindet (Abb. 12, 13). Am Ursprung gehen die Fasern fiederartig in eine kräftige Sehne über, die dem Processus postorbitalis kaudal dicht angeschmiegt, ventral-rostral zur Insertion medial des *M. adductor mandibulae externus superficialis* a an der Dorsalkante des Unterkiefers zieht (Abb. 11). Schon die b-Portion hat keinen unmittelbaren Anteil mehr an der Begrenzung der Ohröffnung, viel weniger natürlich die übrigen Kiefermuskeln, die noch weiter medial und rostral liegen.

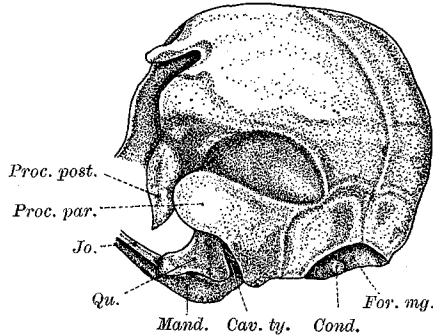


Abb. 13. *Syrnium aluco* L. Schädel schräg von hinten. Cav. ty. Paukenhöhle; Cond. Condylus occipitalis; For. mg. Foramen magnum; Jo. Jochbogen; Mand. Unterkiefer; Proc. par. Processus paroccipitalis; Proc. post. Processus postorbitalis.

Gehörgang. Der Meatus auditorius externus wird, wie aus dem Gesagten ersichtlich ist, nicht überall von Knochen begrenzt; ein Teil der kaudalen und ventralen Wand wird durch den M. depressor mandibulae gebildet. Der Gehörgang ist in seinem Anfangsteil ziemlich stark erweitert, so daß er dort muschelförmig erscheint. Der Gang läuft zuerst kaudal, dabei sehr wenig medial. Durch den Hinterrand des Quadratum wird der Meatus vorn und oben verengert; an der hinteren unteren Seite findet sich ein vorspringender Wulst, der medial des Processus retro-articularis durch den M. depressor mandibulae gebildet wird. Medial der vorspringenden Kante des Quadratbeins erweitert sich der Gehörgang, der allmählich eine mediale Richtung angenommen hat, und bildet eine ziemlich geräumige Höhle, die innen und oben durch das Trommelfell abgeschlossen wird. FREUND (1926) nennt diesen Raum zusammen mit der Paukenhöhle Fossa tympanoauricularis; er begründet diese Bezeichnung mit der Angabe, daß nach Entfernung des Trommelfells die Grenze zwischen der Höhlung, die dem äußeren Gehörgang zukommt, und der Paukenhöhle nicht mehr zu erkennen sei. Für die Eulen stimmt diese Voraussetzung nicht, da der Trommelfellring stets die Stelle anzeigt, an der die Membrana tympani befestigt war. Die Benennung Fossa tympanoauricularis wurde deshalb in dieser Arbeit nicht gebraucht.

Der ganze Gehörgang wird von Haut bekleidet. Es ist dieselbe Haut, welche die Umgebung der Ohröffnung bedeckt, nur sind in diesem Abschnitt keine Falten und Bindegewebsfasern darin zu finden. Dagegen treten Drüsen auf, die ein fettiges Sekret absondern. Einen Bindegewebskörper, den Gehörgangswulst SCHWALBES, konnte ich im Ohrgang vom Waldkauz nicht finden.

An der knöchernen Begrenzung des Meatus haben an der Dorsalseite das Squamosum, an der Vorderseite das Basisphenoideum einen geringen Anteil. Hauptsächlich wird die knöcherne Wandung jedoch vom Occipitale laterale gebildet; es legt sich von oben und hinten über den Gehörgang. Auch der Processus paroccipitalis wird von diesem Knochen gebildet. Vom Occipitale zieht ein besonderer Knorpelstreifen aufwärts; er bleibt dabei lateral des Squamosum und überdeckt diesen Knochen teilweise (Abb. 14). Dieser Knorpel (*Cartilago metotica* STRESEMANN) wächst auf einem sehr späten Entwicklungsstadium zum Processus paroccipitalis aus.

Trommelfell. Das Ende des Gehörganges wird vom Trommelfell gebildet. Dieses liegt schräg im Schädel, und zwar um etwa 45° zur Achse geneigt, wobei der Dorsalrand lateral bleibt, der Ventralrand medial gerückt ist (Abb. 12). Die Membran ist beim Waldkauz in einem vollständig geschlossenen, knöchernen Rahmen ausgespannt, der in dieser Ausbildung für die Eulen typisch ist. Er ist von schwach ovaler Form, etwas höher als breit. Vorn geht der Ring über den Paukenhöhlenfort-

satz des Quadratbeines hinweg, nur durch Bindegewebe mit diesem Knochen verbunden (Abb. 20). Dies ist für die Leistungsfähigkeit des Trommelfells von großer Bedeutung. Durch seine Anheftung an einem besonderen Ring wird es vom Quadratum, das im streptostylen Vogelschädel ja beweglich ist, getrennt, so daß die Schnabelbewegungen das Trommelfell nicht in seiner Lage verändern. Eine Einwirkung der Quadratabbewegungen auf die Membrana tympani wird auf diese Weise natürlich viel sicherer ausgeschaltet, als dies bei einer Anheftung an dem Bindegewebe, das Quadratbein und Paukenhöhle trennt, geschieht. Auf die letztere Art ist das Trommelfell der meisten Vögel befestigt. Auch beim jungen Waldkauz findet sich noch diese Insertion, da der knöcherner Ring erst im Laufe der Entwicklung des Kauzes entsteht. Bei sehr jungen Tieren findet sich nur festes Bindegewebe, das vom Processus

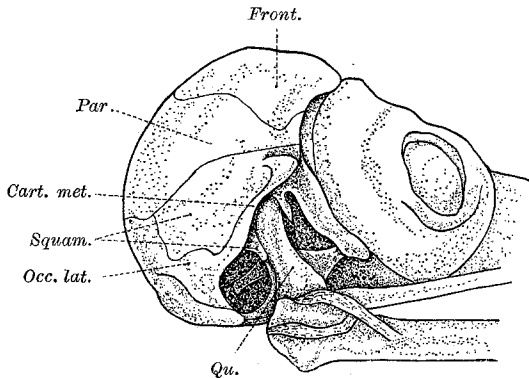


Abb. 14. *Syrnium aluco* L. pull. Seitenansicht des Schädels. *Cart. met.* Cartilago metotica; *Front.* Frontale; *Occ. lat.* Occipitale laterale; *Par.* Parietale; *Qu.* Quadratum; *Squam.* Squamosum.

postglenoidalis (GADOW) über den hinteren Teil des Processus oticus des Quadratum hinweg zum Boden des Gehörganges zieht (Abb. 15). Die obere Hälfte des Trommelfellrahmens zeigt schon früh einen Knorpelstreifen, der sich von unten an das Squamosum legt. Der Knorpel setzt vorn ebenfalls an dem Bindegewebe, das vom Processus postglenoidalis ausgeht, an; sein kaudales Ende liegt ungefähr an der Stelle, wo die Knochenleiste, welche die Paukenhöhle quert, ansetzt. Der Knorpel gehört wohl dem Occipitale laterale an. An dem unteren Teil der Rundung ist in diesem Stadium noch keine Andeutung des späteren Trommelfellrahmens zu sehen. Die Knochen der Paukenhöhle werden dort von Bindegewebe überzogen, an welchem sich die Membran anheftet. Diese bindegewebige Auskleidung zieht im vorderen Teil zum Unterkiefer und setzt sich dort am Processus internus an. Später bleibt dieser Abschnitt als Siphonium erhalten bzw. es umgibt dieses Bindegewebe das membranöse Röhrchen. Leider fehlten mir Übergangsstadien von dem eben beschriebenen Zu-

stand bis zur Bildung des vollständigen Ringes. Es dürften im dorsalen Teil des Squamosum, im kaudalen das Occipitale laterale, im vorderen unteren Abschnitt das Sphenoideum daran beteiligt sein. Der Trommelfellring ist also dem Annulus tympanicus der Säuger nicht homolog.

Das Trommelfell ist glatt gespannt und durch die Columella nach außen vorgewölbt. Die Spitze des flachen Kegels ist etwas nach hinten unten verschoben. Die Haut des Gehörganges erreicht medial das Trommelfell und schlägt sich darüber. An dieser Stelle ist die Haut außerordentlich dünn geworden und liegt der gespannten Membran dicht an.

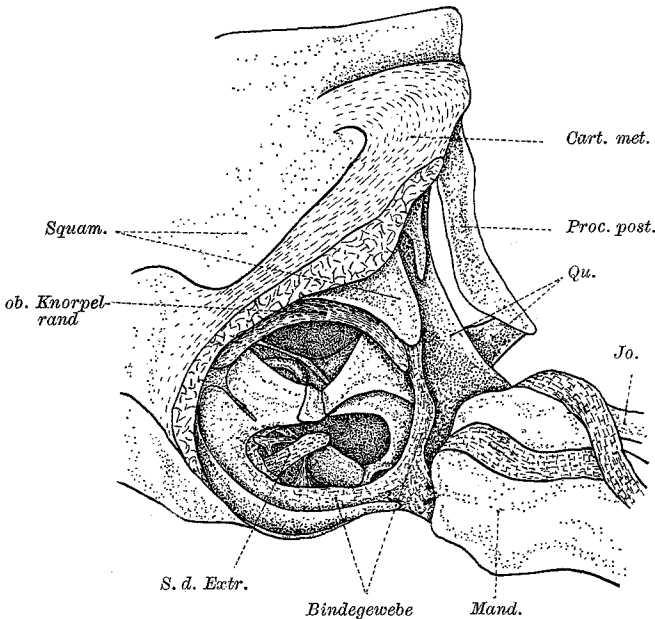


Abb. 15. *Syrnyium aluco* L. pull. Ohrregion stärker vergrößert. Cartilago metotica teilweise entfernt. *Cart. met.* Cartilago metotica; *Jo.* Jochbogen; *Mand.* Unterkiefer; *Proc. post.* Processus postorbitalis; *Qu.* Quadratum; *Squam.* Squamosum.

Sie läßt sich durch vorsichtiges Herunterziehen ohne Verletzung der inneren Schichten des Trommelfells ablösen, mit Ausnahme der Stelle, wo sich der Columellarapparat befindet, da Teile desselben mit allen Lagen der Membrana tympani verwachsen sind. Die normalerweise durchscheinende Membran wird nach Entfernung der äußeren, fetthaltigen und dadurch trübenden Schicht vollkommen klar und durchsichtig. Die anderen Elemente des Trommelfells, die Membrana propria und die Schleimhaut der Paukenhöhle sind bei makroskopischer Präparation nicht zu trennen. Beide sind sehr dünn und wohl auch ziemlich fest miteinander verbunden. Während die äußere Hautlage vom Gehörgang auf die Membrana tympani übergreift, inserieren die inneren Schichten an

dem Knochenrahmen. Dies geschieht durch Vermittlung von Bindegewebe, das vom Knochen zu dem dünnen Trommelfell überleitet. Die Schleimhaut, welche die innere Lage bildet, setzt sich auf die Wandungen der Paukenhöhle fort. Sie kleidet auch die pneumatischen Höhlen, die vom Cavum tympani ausgehen, sowie die Tuba Eustachii aus. Die Schleimhaut wird vom Stapes nicht durchbrochen, sie legt sich vielmehr über die Fußplatte, zieht am Stapes aufwärts und hüllt so die ganze Columella ein. Dadurch trägt sie wohl auch dazu bei, den Stapes in der Fenestra vestibuli festzuhalten, wenn auch der Hauptanteil an dieser Tätigkeit dem elastischen Bindegewebe zukommt, das sich zwischen Fenestra vestibuli und Fußplatte befindet. Wenn man den Stapes herausgezogen hat, so sieht man deutlich Reste der zerrissenen Schleimhaut daran hängen, und zwar stets auf der Oberseite der Fußplatte, ein Beweis, daß die Columella von der Schleimhaut umgeben wird (Abb. 26). Auch an der Ansatzstelle der Extracolumella im Trommelfell läßt sich diese Tatsache feststellen. Die Schleimhaut geht von der Columella auf die Membran über, so daß sich die Insertionsstelle in der mittleren Hautschicht befindet. In dieser Lage der Columella außerhalb der Schleimhaut der Paukenhöhle hat man einen alten Zustand gesehen, der daran erinnert, daß die Columella aus Elementen entstanden ist, die ursprünglich keine Beziehung zur Paukenhöhle hatten und erst sekundär dorthin verlagert wurden.

Das mittlere Ohr.

Form und Begrenzung. Die Paukenhöhle erhält beim Waldkauz und bei Eulen im allgemeinen durch die von vorn nach hinten ziehende Knochenleiste ihr charakteristisches Aussehen (Abb. 34, 38). Die Knochen, die diese Leiste bilden, sind zwar in ähnlicher Form bei allen Vögeln vorhanden, aber meist stellen sie die obere Begrenzung des Cavum tympani dar und lassen nur ein ziemlich kleines Loch als Eingang in die oberen Luftzellen frei. Durch die stark ausgeprägte Zweiteilung des Processus oticus des Quadratbeines der Eulen (Abb. 16, 17, 18), dessen hinterer Teil dadurch ventralwärts rückt, wird der Eingang in die oberen Luftzellen so groß, daß er etwa die Hälfte der ganzen Paukenhöhle einnimmt. Die Knochenleiste zieht nicht frei durch das Cavum tympani; in der Mitte ist sie mit den darunterliegenden Knochen verwachsen, so daß nur vorn und hinten Öffnungen bleiben, durch welche der obere und der untere Teil der Paukenhöhle in Verbindung stehen. Diese Kommunikation ist natürlich auch lateral der Knochenleiste möglich, da das Trommelfell dem Knochen nicht aufliegt. Im vorderen unteren Abschnitt des Cavum tympani finden sich der Eingang in die vorderen Luftkammern, in die Tuba Eustachii und die Öffnung des Siphonium (Abb. 41, 42). Der hintere untere Teil wird von einem Vorsprung einge-

nommen. Dieser ist nach innen ausgehöhlt; die weite Öffnung (*Apertura externa HASSE*) verengert sich nach innen zu allmählich. Diesen Raum hat HASSE (1871) *Recessus cavi tympani*, MAGNUS (1870) *Antivestibulum* genannt. Im Grunde der Höhlung befinden sich die *Fenestra vestibuli*, ventral und lateral davon die *Fenestra cochlearis* und kaudal der Eingang in die hinteren Luftkammern. Die *Columella* zieht vom *Trommelfell* schräg medial und kaudal durch den *Recessus* hindurch bis zur *Fenestra vestibuli*. Dementsprechend findet sich auch die Ansatzstelle der *Extracolumella* am *Trommelfell* und damit die höchste Vorwölbung desselben im hinteren unteren Quadranten der *Membrana tympani* (Abb. 12). Die mediale Wandung, die das *Cavum* vom Gehirn und vom Labyrinth trennt, sowie zum Teil die ventrale Begrenzung sind unregelmäßig gestaltet durch die verschiedenen Einbuchtungen und Vorwölbungen, die durch die *Canales semicirculares*, die *Cochlea* und auch

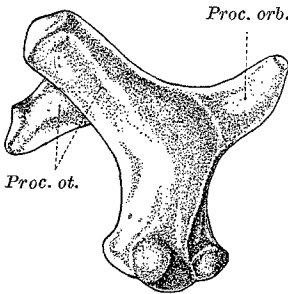


Abb. 16.

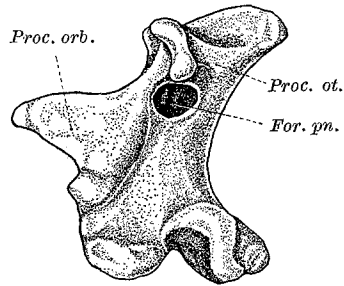


Abb. 17.

Abb. 16. *Syrnium aluco* L. Quadratum von lateral. *Proc. orb.* Processus orbitalis; *Proc. ot.* Processus oticus. — Abb. 17. *Syrnium aluco* L. Rechtes Quadratum von medial. *For. pn.* Foramen pneumaticum; *Proc. orb.* Processus orbitalis; *Proc. ot.* Processus oticus.

durch Gefäß- und Nervenkanäle entstehen. Die Form der knöchernen Paukenhöhle wird beim Waldkauz wenig durch Weichteile verändert. Nur der Boden des *Recessus cavi tympani* wird durch die *Membrana tympani secundaria* abgeschlossen und so die Tiefe des knöchernen *Recessus* etwas verringert (Abb. 40). Da alle Gefäße in geschlossenen Knochenkanälen verlaufen, können sie die Gestalt des *Cavum tympani* nicht beeinflussen.

An der Begrenzung der Paukenhöhle beteiligen sich verschiedene Knochen (Abb. 14, 15). Die ventral-laterale Wandung wird vom *Trommelfell* gebildet, in geringem Maße auch von der Medialseite des *Trommelfellringes*, der, wie schon erwähnt, aus *Squamosum*, *Occipitale laterale* und dem *Sphenoideum* zusammengesetzt ist. Das *Squamosum* bildet außerdem weiter medial die obere Begrenzung der Paukenhöhle. Die hintere Wandung gehört dem *Occipitale laterale* an, das auch an der Bildung der querliegenden Knochenleiste beteiligt ist. An der Ventralseite findet sich das *Basitemporale* (*Tympanicum*), rostral das *Sphenoideum*.

Im medialen Teil der Paukenhöhle liegt das Prooticum; es bildet die Knochenrinne, in welcher der Processus oticus des Quadratum festgehalten wird, ferner die Fortsetzung der Knochenleiste kaudalwärts sowie medial und ventral die Begrenzung der Fenestra vestibuli. Bei meinen nestjungen Waldkäuzen war die Verwachungsstelle von Prooticum und Occipitale laterale nicht mehr zu sehen; auch die übrigen Otica waren schon mit den umgebenden Knochen verschmolzen, so daß es mir nicht möglich ist, über diese Skeletteile und ihre Lage etwas zu sagen. Die knöchernen Canales semicirculares gehören nicht zum Bereich der Paukenhöhle. Nur der Canalis semicircularis horizontalis erstreckt sich bis in das Cavum, wird aber durch die Knochen der Querleiste verdeckt, die sich darauf stützen. Man erkennt die Rundung des Bogenganges jedoch an dem ihr folgenden Kanal der Vena auris (vgl. S. 725 ff.), dessen Verlauf deutlich zu unterscheiden ist (Abb. 34).

Über das Quadratum wären vielleicht noch einige Worte zu sagen. Dieser Knochen hat bei den Eulen insofern eine von der gewöhnlichen Form etwas abweichende Gestalt, als der Processus oticus in zwei etwa rechtwinklig zueinander stehende Fortsätze geteilt ist (Abb. 16, 17, 18). Ungefähr an der Teilungsstelle liegt das große Foramen pneumaticum, durch welches das Quadratum Luft aus der Paukenhöhle empfängt. Der eine der beiden Fortsätze gelenkt in einer Grube, die von dem langen, nadelförmigen Processus supra-

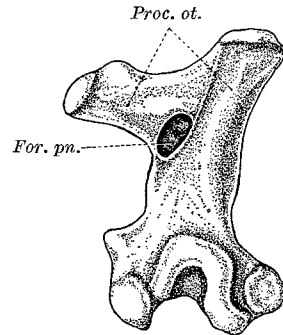


Abb. 18. *Syrnium aluco* L. Rechtes Quadratum von kaudal. For. pn. Foramen pneumaticum; Proc. ot. Processus oticus.

meaticus (Processus zygomaticus GADOW und MAGNUS) und dem Processus postglenoidalis (GADOW) gebildet wird, mit dem Squamosum; der andere Teil zweigt in fast rechtem Winkel ab und geht schräg abwärts und nach hinten in die Paukenhöhle (Abb. 12). Er liegt in der obenerwähnten Knochenrinne und trifft mit seinem Ende auf eine vorspringende Gelenkfläche, die vom Prooticum gebildet wird (Abb. 19, 20). Die Teilung des bei den meisten Aves einfachen Processus oticus in zwei Fortsätze hängt vielleicht mit der besonders starken Oberschnabelbewegung der Eulen zusammen. Legt man zwei Diagonale durch das Quadratum, so wird durch die eine Linie die Gelenkfläche für den Unterkiefer mit dem Fortsatz für die Squamosum-Gelenkung verbunden, durch die andere der Paukenhöhlenfortsatz mit dem Processus orbitalis. Der nach oben gerichtete Teil des Processus oticus nimmt den Druck auf, der durch Bewegungen des Unterkiefers auf das Quadratbein ausgeübt wird. Wenn der Oberschnabel, der bei den Eulen ähnlich wie bei den Papageien nur durch eine dünne Knochen-

lamelle mit dem wulstig vorspringenden, pneumatischen Schädel verbunden ist, gehoben werden soll, so zieht der *M. protractor quadrati* (*M. orbito-quadratus* GADOW) (Abb. 11) den *Processus orbitalis* des *Quadratum* nach oben. Durch diese Bewegung wird das Gelenk zwischen *Processus oticus* und Schädel aus seiner Lage gebracht. Um nun zu verhindern, daß durch diese ziemlich ausgiebige Bewegung das *Quadratum* aus der Gelenkgrube herausspringt, ist es vorstellbar, daß ein Teil des *Processus oticus* sich nach hinten verlängert hat, um so eine größere Stützfläche zu bilden. Durch diese Rückwärtsverlagerung aber wird der Drehpunkt für die *Streptostylie*bewegung des *Quadratum* ebenfalls

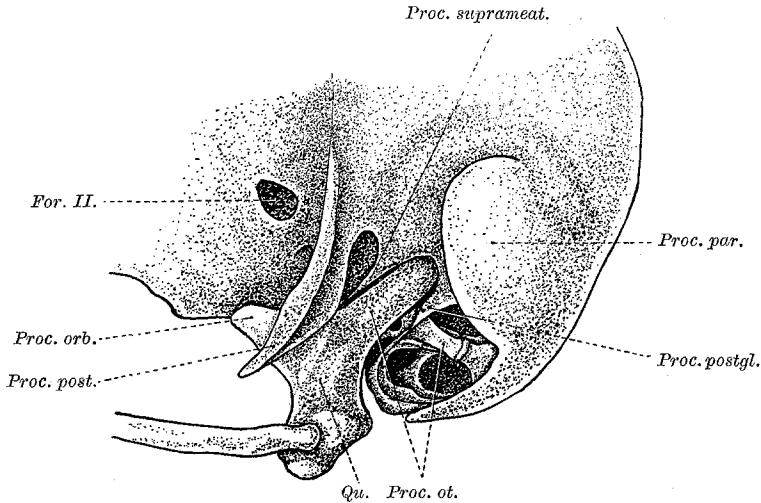


Abb. 19. *Syrnum aluco* L. Linksseitige Ohrregion. *For. II.* Foramen N. optici; *Proc. orb.* Processus orbitalis; *Proc. ot.* Processus oticus; *Proc. par.* Processus paroccipitalis; *Proc. post.* Processus postorbitalis; *Proc. postgl.* Processus postglenoidalis; *Proc. suprameat.* Processus supra-meaticus; *Qu.* Quadratum.

weiter nach hinten verlagert; dadurch wird der Hebelarm verlängert und so ausgiebigere Bewegungen des Quadratbeines ermöglicht. Ein dickes Polster von Knorpel und Bindegewebe kleidet die Knochenrinne aus und legt sich auch zwischen den Paukenhöhlenfortsatz und seine Gelenkfläche am Prooticum (Abb. 34). In der Gelenkgrube des Squamosum findet sich ebenfalls reichliches Bindegewebe; auch die Kaudalfläche des Quadratbeines wird davon überzogen, da ja der Raum zwischen diesem Knochen und dem Trommelfellring durch das elastische Bindegewebe ausgefüllt werden muß. Als Stützelement für das Trommelfell kommt das *Quadratum* bei den Eulen infolge der Ausbildung eines knöchernen Rahmens nicht in Betracht.

Luftkammern, die von der Paukenhöhle ausgehen. Von der Paukenhöhle aus gehen Luftkammern in die Knochen des Schädels, und zwar

kann man drei solcher Hohlräume unterscheiden, die wohl zuerst von CUVIER beschrieben wurden. Beim Waldkauz sind die Lufträume besonders groß, da der Schädel der Eulen an sich außerordentlich pneumatisch ist. Eine obere Höhle beginnt oberhalb der Knochenleiste, die sich durch die Paukenhöhle zieht (Abb. 40), und erstreckt sich im Hinterhauptsbein bis fast zur Medianlinie; daß sie mit der Luftkammer der anderen Seite über dem Foramen magnum kommuniziert, wie CUVIER angibt, konnte ich beim Waldkauz nicht feststellen, vielmehr fand ich dort median eine trennende Knochenschicht ausgebildet. Der Eingang in die zweite Höhle liegt im unteren Teil der Paukenhöhle, etwas kaudal der

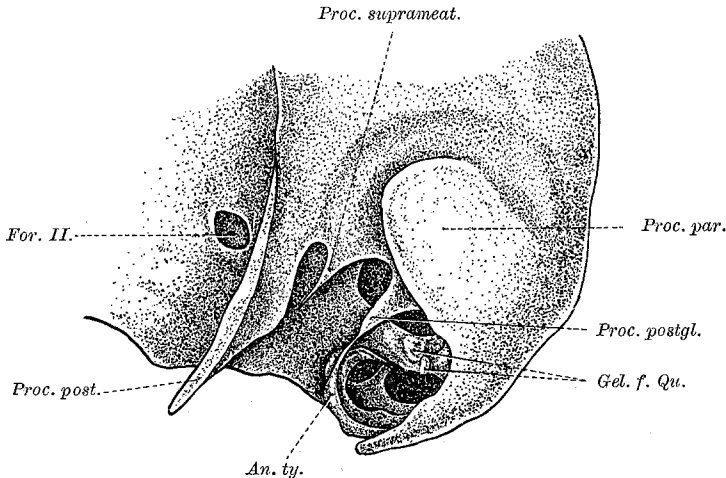


Abb. 20. *Syrnium aluco* L. Linksseitige Ohrregion. Quadratum entfernt. *An. ty.* Trommelfellrahmen; *For. II.* Foramen N. optici; *Gel. f. Qu.* Gelenkflächen für das Quadratum; *Proc. par.* Processus paroccipitalis; *Proc. post.* Processus postorbitalis; *Proc. postgl.* Processus postglenoidalis; *Proc. suprameat.* Processus suprameaticus.

Fenestra vestibuli. Dieser Raum bleibt ventral der ersten Höhle, reicht aber nicht soweit medial. Er endet blind zwischen den Canales semicirculares horizontalis und frontalis. Im unteren vorderen Abschnitt des Cavum tympani öffnet sich die dritte Luftzelle, etwas medial und dorsal des Einganges in die Tuba Eustachii. Die Lufthöhle bleibt in ihrem Verlauf dorsal der Tuba und kommuniziert im Sphenoideum mit dem entsprechenden Raum der Gegenseite. Die Verbindung der beiderseitigen Lufträume dient nach STRESEMANN (1927) der Übertragung von Druckschwankungen von einer Paukenhöhle zur anderen. Beim Waldkauz fand ich außerdem eine Öffnung, durch welche die Lufträume des Keilbeines mit der Tuba Eustachii in Kommunikation stehen (Abb. 21). Ein ziemlich großes ovales Fenster öffnet sich am Boden der Luftkammer; die vordere Begrenzung dieses Loches wird vom Canalis caroticus gebildet, die hintere von der Cochlea.

Tuba Eustachii. Der Eingang in die Tuba Eustachii findet sich, wie schon erwähnt, im vorderen unteren Teil der Paukenhöhle, ziemlich weit lateral. Er ist klein und fast kreisrund. Die Richtung der Tuba ist medial, dabei ein wenig nach vorn und ventral. Im weiteren Verlauf ist der Querschnitt der Röhre nicht mehr rund, sondern abgeplattet, besonders an der Stelle des obenerwähnten Fensters. In der Medianlinie vereinigen sich beide Eustachischen Tuben zur gemeinsamen Ausmündung. Diese Öffnung liegt ventral des Basiphenoideum und wird von einer Knochenlamelle verdeckt, die an dieser Stelle in eine doppelte Spitze ausläuft (Abb. 21). Am nicht skelettierten Kopf liegt die eigentliche Mündung

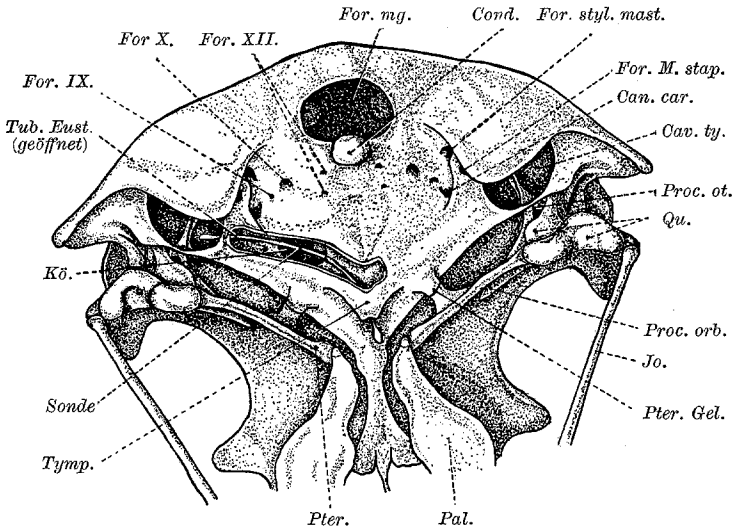


Abb. 21. *Syrnium aluco* L. Hinterer Abschnitt des Schädels von ventral. *Can. car.* Canalis caroticus; *Cav. ty.* Paukenhöhle; *Cond.* Condylus occipitalis; *For. mg.* Foramen magnum; *For. M. stap.* Foramen für den *M. stapedius*; *For. styl. mast.* Foramen stylomastoideum; *For. IX.* Foramen N. glossopharyngei; *For. X.* Foramen N. vagi; *For. XII.* Foramen N. hypoglossi; *Jo.* Jochbogen; *Kö.* Kommunikationsöffnung zwischen Tuba Eustachii und Luftkammer; *Pal.* Palatinum; *Pter.* Pterygoid; *Pter. Gel.* Pterygoidgelenk; *Proc. orb.* Processus orbitalis; *Proc. ot.* Processus oticus; *Qu.* Quadratum; *Tub. Eust.* Tuba Eustachii; *Tymp.* Tympanicum.

noch etwas weiter ventral, da verschiedene Portionen des *M. pterygoideus* und der weiche Gaumen der knöchernen Schädelkapsel dort anliegen. Diese Teile lassen aber in der Medianlinie einen Spalt frei, so daß die Tuba Eustachii in Verbindung mit der Mundhöhle bleibt.

Die Knochenlamelle, die sich über die Ausmündung der Tuben legt (Abb. 21), wird von MAGNUS (1871) *Os tympanicum* genannt. Dieser Autor faßt den in Frage stehenden Knochen als selbständiges Element auf, das allerdings frühzeitig mit dem Keilbeinkörper verschmilzt. Der hintere und seitliche Teil dieses Knochens bildet die untere Umrandung der Paukenhöhle, die nach vorn gerichtete und etwas abgehobene Spitze deckt, wie schon erwähnt, die Mündung der Eustachischen Tuben.

SELENKA in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 6, IV, S. 20, nimmt für das Keilbein vier Ossifikationszentren an, deren zwei obere zum basisphenoides superius, die beiden unteren aber zu der besagten Knochenlamelle verschmelzen, die SELENKA basisphenoides inferius nennt. HUXLEY bezeichnet diese Teile als para-sphenoids, während ihnen PARKER den Namen basi-temporale gab. Die Benennung Basitemporale findet sich auch bei STRESEMANN (1927). Nach ihm ist dieser Knochen ein paarig angelegter Teil des Parasphenoideum; beide Anlagen verschmelzen zu der Knochenlamelle, während die dritte Anlage des Parasphenoideum das Rostrum parasphenoidale bildet. Da die Schädel, die ich bearbeitete, für derartige Untersuchungen schon zu weit entwickelt waren, kann ich über die Homologie des fraglichen Knochens nichts sagen.

An verschiedenen Stellen der Luftkammern, nicht bestimmt, sondern individuell wechselnd, fand ich beim Waldkauz dünne Knochenbälkchen, etwa wie die der Spongiosa, ausgebildet. Dies dürften wohl sekundäre Bildungen sein, die nicht auf die Spongiosa zurückzuführen sind, da ich in einem Falle auch in der Tuba Eustachii einen derartigen Knochenstab antraf. Es kommt den Bälkchen wohl eine stützende Funktion zu, die bei der außerordentlichen Größe der Lufthöhlen beim Waldkauz auch notwendig erscheint.

Als zugehörig zum Luftkammersystem der Paukenhöhle kann man auch die von dort ausgehenden Verbindungen mit pneumatischen Knochen, die nicht der Schädelkapsel angehören, betrachten. Dies ist einmal die Kommunikation mit dem Quadratum; das Luftloch dieses Knochens öffnet sich im vorderen oberen Teil der Paukenhöhle medial des Trommelfellringes direkt in das Cavum tympani (Abb. 19, 20). Eine weitere Verbindung ist diejenige mit dem Unterkiefer, der ebenfalls von der Paukenhöhle aus pneumatisiert wird. Dies geschieht mit Hilfe einer Röhre, die den Raum zwischen Cavum tympani und Unterkiefer überbrückt, des Siphonium (Abb. 19, 36, 37). Diese Verbindung wird schon von NITZSCH (1811) als lange bekannt angegeben. NITZSCH fand bei vielen Vögeln in dieser Röhre einen Knochen enthalten, den er Siphonium (Röhrenbeinchen) nannte. Jetzt bezeichnet man wohl das Verbindungsstück im allgemeinen als Siphonium, gleichgültig, ob es knöchern oder membranös ist. Beim Waldkauz findet sich nur eine häutige Röhre, ein Knochen ist nicht ausgebildet. Das Siphonium zieht schmäler werdend schräg nach vorn und abwärts und setzt sich ziemlich weit medial am Processus internus des Unterkiefers an, gerade an der Stelle, wo sich das Foramen pneumaticum befindet. So entsteht eine geschlossene Verbindung zwischen der Paukenhöhle und dem Luftraum des Unterkiefers, welche den Unterkieferbewegungen nachgeben kann.

Columella auris. Die *Columella auris* besteht aus dem proximal liegenden knöchernen Stapes, dessen Fußplatte in der Fenestra vestibuli

liegt, und der knorpeligen Extracolumella, die mit dem Trommelfell verwachsen ist. Sie bildet also das Verbindungsstück zwischen Membrana tympani und Labyrinth und ist dadurch befähigt, die Trommelfellschwingungen auf die Perilymphe und so auf die perzipierenden Sinneszellen zu übertragen. Die Entstehung der Columella aus Teilen des Hyoidbogens kann wohl als allgemein anerkannte Tatsache angesehen werden.

Die Lage der Columella im Schädel ist schräg zu dessen Achse geneigt, und zwar in der Richtung von außen, oben und vorn nach innen, unten und hinten.

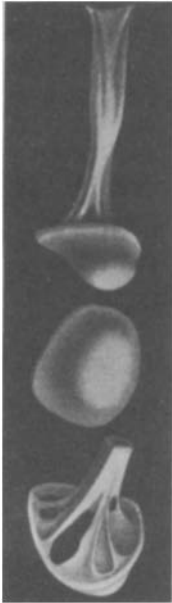


Abb. 22. *Syrnium aluco* L. Stapes
(aus KRAUSE 1901).

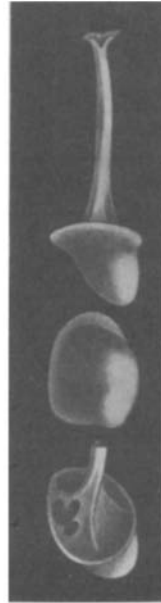


Abb. 23. *Strix flammea* L. Stapes
(aus KRAUSE 1901).

Der vollständig verknöcherte Stapes weist stets die Grundform eines Pilzes auf, doch ist seine feinere Ausbildung bei den verschiedenen Vögeln wechselnd (Abb. 22, 23, 24, 25). Man kann an ihm zwei Hauptteile unterscheiden, wenn diese auch ohne merkliche Grenze ineinander übergehen, nämlich den Stiel und die Fußplatte. KRAUSE (1901) gibt eine eingehende Beschreibung des Stapes vieler Vogelarten. Er teilt dieses Knochenstück in zahlreiche Abschnitte ein, die er nach einer eigenen Terminologie benennt. In beschränktem Maße sei diese in der vorliegenden Arbeit angewandt.

Beim Waldkauz zeigt der Stiel (Stipes KRAUSE) des Stapes an seinem

distalen Ende eine schräge und verbreiterte Ansatzfläche zur Verbindung mit der Extracolumella, für welche dadurch ein besserer Stützpunkt geschaffen wird. Der Stipes ist nicht drehrund; auf dem Querschnitt sieht man, daß eine Seite abgeplattet ist (Abb. 22); außerdem zeigt der Stiel schwache Längsfurchen; er ist innen hohl, nur an den Wandungen findet sich etwas Knochenmark (Abb. 22, 26, 27). Der Stipes verschmälert sich gegen die Mitte zu, um dann beim Übergang in die Fußplatte (Cliqueolus KRAUSE) wieder breiter zu werden. In diesem trichterförmigen Teil (Tuba KRAUSE) finden sich verschiedene Gruben (Fossae clipeoli KRAUSE) und Löcher (Foramina Tubae KRAUSE), die in den hohlen Innenraum des Stieles führen und sich oft bis zum Rand der Fußplatte erstrecken (Abb. 22). So entsteht eine teilweise Durchbohrung des Stapes von ver-

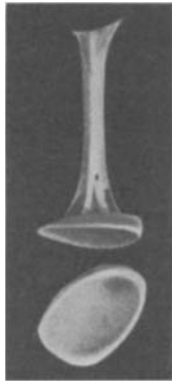


Abb. 24. *Asio otus* L. Stapes
(aus KRAUSE 1901).



Abb. 25. *Athene noctua* Scop. Stapes
(aus KRAUSE 1901).

schiedenen Seiten aus. Keines der Foramina erweckt jedoch den Eindruck, als Gefäßloch gedient zu haben. Ihre Form sowie ihre Lage zueinander sprechen dagegen, vor allem auch die Tatsache, daß die Foramina erst in sehr späten Stadien angelegt werden. Bei nestjungen Exemplaren fand ich noch gar keine Durchbohrung des Stapes, bei etwas älteren Tieren meist nur eine einzige Öffnung. Der vollständig ausgebildete Stapes, wie ihn Abb. 23 darstellt, tritt erst beim ausgewachsenen Waldkauz auf. Die Tuba zeigt häufig Unterschiede selbst bei dem rechten und linken Stapes eines Individuum. Die Zahl und Form der Fenster ist wechselnd, ebenso in geringerem Maße die Gestalt des Endteiles, der zum Fuß des Stapes überleitet. Der Fuß bildet die Fortsetzung des Stieles, wölbt sich dann aber hutartig über die Tuba, so daß diese von einem Randwulst umgeben wird. Der Clipeolus selbst ist beim Waldkauz stark, etwa halbkugelig, gewölbt. Die größte Auftreibung ist seitlich verlagert, da die Fußplatte eine ovale Gestalt hat, und wird ringsum von

einer leichten Einbuchtung umgeben (Abb. 23). Der Rand des Clipeolus ist in die Fenestra vestibuli eingepaßt, die ihm genau entspricht, trotzdem aber geringere Bewegungen des Stapes zuläßt. Da der Hohlraum des Stieles sich in die Fußplatte fortsetzt, so ist die halbkugelige Auftreibung sehr dünnwandig. Sie ragt in die Scala vestibuli hinein, so daß der Stapes an einer ziemlich großen Fläche mit der Perilymphe in Berührung kommt und die Schwingungen nach allen Seiten auf die Flüssigkeit übertragen kann.

KRAUSE nimmt an, daß ein Hören auch ohne Columella möglich sei: „Eine Tonempfindung wäre aber auch schon ohne die Vermittlung der Columella möglich, wenn sich auf der einen Seite nur das Trommelfell, auf der anderen die vielleicht mit feiner Membran verschlossene Fenestra

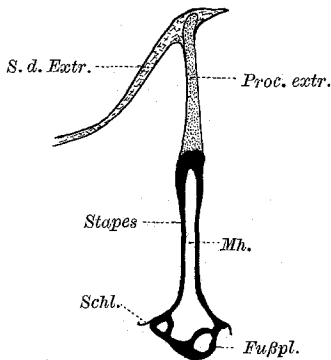


Abb. 26. *Syrniium aluco* L. Halbschematischer Längsschnitt durch die Columella. Fußpl. Fußplatte; Mh. Markhöhle; Proc. extr. Processus extracolumellaris; Schl. Schleimhaut; S. d. Extr. Sehne der Extracolumella.

ovalis befände. Die Vibrationen des Trommelfells würden dann schon die Luftteilchen der pneumatisch verschlossenen Paukenhöhle in genügende Schwingung zu setzen vermögen, um die kleine Labyrinthmembrane zu instimulieren. Auf diese Weise würden sich aber nur sehr starke Töne vernehmen lassen.“ Dies stimmt wohl für den Idealfall einer pneumatisch verschlossenen Paukenhöhle. Da aber das Cavum tympani als Derivat des Spritzlochkanals nie dessen medialen Teil, der ja als Tuba Eustachii die Verbindung zwischen Paukenhöhle und Mundhöhle herstellt, vermissen läßt, so würden sich die Luftschwingungen in diesem Kanal

sowie auch in den pneumatischen Nebenhöhlen des Cavum verlieren, und eine Gehörsempfindung wäre so gut wie ausgeschlossen. Es ist also das Vorhandensein einer festen Brücke zwischen Trommelfell und Perilymphe zum Hören unumgänglich nötig. Eine Ausnahme bilden einige grabende Formen, bei denen sich der schalleitende Apparat rückgebildet hat, und die sich ähnlich wie z. B. die wasserlebenden Säugetiere an eine andere Art des Hörens angepaßt haben, wobei die Übertragung der Schallwellen durch Schädelknochen übernommen wird. Die nur bei terrestrischen und von terrestrischen Formen abstammenden Urodelen vorkommende Art der Übertragung von Erschütterungen der Unterlage, nämlich diejenige vom Vorderbein auf die Scapula und durch den M. opercularis auf die Lagena, darf hier wohl unberücksichtigt bleiben, zumal ein Hörvermögen der Urodelen nicht erwiesen ist.

KRAUSE (1901) schreibt der Columella der Vögel drei Funktionen zu,

nämlich die Aufnahme der Trommelfellbewegungen, die Verstärkung derselben und die Übertragung der verstärkten Schwingungen auf das innere Ohr. Eine Verstärkung der Trommelfellschwingungen ist nötig, weil das Trommelfell den schwingenden Luftteilchen einen großen Widerstand entgegensetzt und infolgedessen nur schwach bewegt wird. Noch schwerer wird die Perilymphe als Flüssigkeit in Bewegung versetzt. KRAUSE äußert sich über diese „Energieverstärkung“ wie folgt: „Das der Luft ausgesetzte Trommelfell besitzt eine um 15–20mal größere Außenfläche, als die im Labyrinthwasser liegende Innenfläche der Columellen-Scheibe. Es wird also die vom Trommelfell aufgefangene Oscillations-Energie im Werthe von 15–20 Einheiten an die Columella abgegeben werden, hier möglichst concentrirt und so gegen das um ebenso vielmal kleinere Scheibchen in die Fenestra ovalis resp. das Labyrinthwasser gesandt.“ Das Maß der Verstärkung ist aber wohl in erster Linie abhängig von der Größe des Trommelfells. Da dieses in Relation mit dem Schädelbau sich nicht unbegrenzt entwickeln kann, die Größe der Fußplatte andererseits nicht unter ein gewisses Maß sinken darf, wenn sie die Perilymphe ausreichend bewegen soll, so kann nur ein Mittelwert des theoretisch günstigsten Verhältnisses zwischen Trommelfell- und Fußplattengröße verwirklicht werden. Beim Waldkauz verhält sich der Durchmesser der Membrana tympani zur Schädelhöhle¹ wie 1 : 3; durch diese außerordentliche Größe des Trommelfelles wird das Verhältnis zur Größe der Fußplatte ein sehr günstiges, und damit ist eine gute Verstärkung der Schwingungen gewährleistet. Von Vorteil ist auch die gewölbte Fußplatte, die in die Scala vestibuli hineinragt. Sie kann, wie schon erwähnt, infolge ihrer halbkugeligen Form die Schwingungen nach allen Seiten aussenden, während eine flache, scheibenförmige Platte hauptsächlich in einer Richtung wirkt. KRAUSE sieht diese Auftreibung, die er als Resonanzgewölbe auffaßt, als direkte Ursache der Feinhörigkeit der Eulen an. Tatsächlich ist ja auch die Fußplatte der Schleiereule (Abb. 24), als der am meisten feinhörigen Eule, ganz besonders stark aufgetrieben, viel mehr noch als diejenige vom Waldkauz. KRAUSE sagt nun weiter, daß sekundäre Luftschwingungen im Hohlraum der Tuba entstehen und die Vibration des Stapes verstärken. Bedenkt man jedoch, daß die Länge dieses Knochens nur etwa 4 mm beträgt, der Durchmesser sich in den Grenzen von 1–0,3 mm hält², so scheint bei der außerordentlichen Kleinheit der schwingenden Luftsäule eine wesentliche Verstärkung kaum in Frage zu kommen. Die Aushöhlung des Stapes hat wohl nur den Zweck, das Gewicht des Knochenstabes bei gleichbleibender Festigkeit möglichst zu vermindern, ein Bestreben, das ja bei allen Knochenbildungen in mehr oder weniger starkem Maße zu beobachten ist.

¹ Gemessen vom Scheitel bis zum Basitemporale.

² Die angegebenen Maße beziehen sich auf den Stapes des Waldkauzes.

Zwischen Stapes und Trommelfell ist die knorpelige Extracolumella eingeschaltet. Beide Abschnitte der Columella sind fest verbunden. Auf Längsschnitten sieht man einen hellen Streifen im Knorpel dicht über dem Stapesende, der die Stelle anzeigt, wo die Verwachsung zwischen der knorpeligen Epiphyse des Stapes und der Extracolumella stattgefunden hat (Abb. 27). Ursprünglich befand sich bei den Sauropsiden an dieser Stelle ein Gelenk, das nach VERSLUYS (1898) bei vielen Lacertiliern, bei *Sphenodon* und auch bei den Vögeln in vielem nahestehenden Crocodilia noch jetzt besteht. Bei den Aves ist dieses Gelenk jedoch verschwunden; Stapes und Extracolumella sind durch Synchondrose verbunden. Von

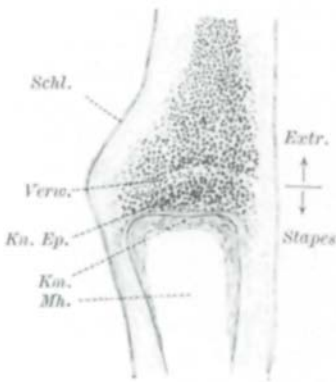


Abb. 27.

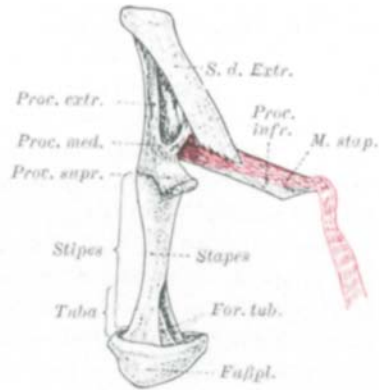


Abb. 28.

Abb. 27. *Syrnium aluco* L. Längsschnitt durch die Verwachsungsstelle von Stapes und Extracolumella. *Extr.* Extracolumella; *Kn.* Knochenmark; *Kn. Ep.* Knochenepiphyse; *Mh.* Markhöhle; *Schl.* Schleimhaut; *Verw.* Verwachsungsstelle von Stapes und Extracolumella. — Abb. 28. *Syrnium aluco* L. Columella anris. *For. tub.* Foramina Tubae; *Fußpl.* Fußplatte; *M. stap.* *M. stapedius*; *Proc. extr.* Processus extracolumellaris; *Proc. infr.* Processus infracolumellaris; *Proc. med.* Processus mediocolumellaris; *Proc. supr.* Processus supracolumellaris; *S. d. Extr.* Sehne der Extracolumella.

einer Gelenkspalte ist nichts zu bemerken, so daß auch keine Amphiarthrose angenommen werden kann.

An der Extracolumella kann man vier Fortsätze unterscheiden (Abb. 28, 29, 30). Der größte unter diesen ist der Processus extracolumellaris, der die geradlinige Fortsetzung des Stapes bildet. Er allein ist direkt mit dem Stapes verbunden, die anderen Fortsätze zweigen sich von dem knorpeligen Teil ab (Abb. 31). Der Processus intracolumellaris zieht schräg ventral-rostral zum Trommelfellrand. In der gleichen Ebene, aber schräg dorsal-kaudal liegt der Processus supracolumellaris. Von ihm geht ein kurzer Querbalken aus, der Processus mediocolumellaris. Er legt sich an die Sehne, die im Winkel zwischen Processus infracolumellaris und Processus supracolumellaris vom Trommelfellrahmen in die Mitte der Membran zieht (Abb. 28).

Der Processus extracolumellaris ist breit und abgeflacht. Er ist nicht

direkt mit dem Trommelfell verbunden, sondern trifft in spitzem Winkel auf die eben erwähnte Sehne. Er dringt etwas in das Sehnengewebe ein, wodurch die Verbindung fester wird (Abb. 26). Die Ansatzstelle liegt in

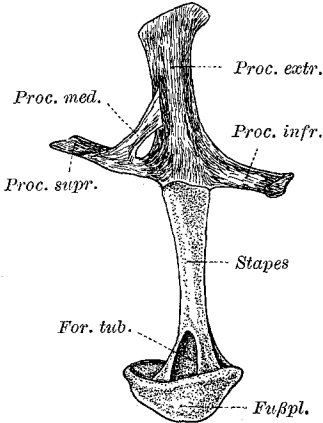


Abb. 29. *Syrnium aluco* L. Columella auris. Bezeichnungen wie in Abb. 28.

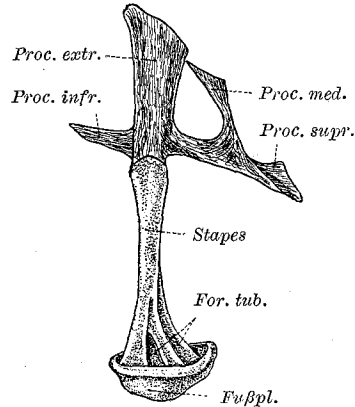


Abb. 30. *Syrnium aluco* L. Columella auris. Bezeichnungen wie in Abb. 28.

der Membrana propria, also der mittleren Hautschicht des Trommelfells. Nach DOMBROWSKY (1925) ist der Processus extracolumellaris homolog der Pars distalis columellaris der Lacertilier (Stiel der Extracolumella der Lacertilier bei VERSLUYS?).

Im rechten Winkel zum Processus extracolumellaris zweigt der Processus infracolumellaris ab. Er läuft schräg abwärts und setzt mit stark nach beiden Seiten verbreiterem Endteil an dem Trommelfellrahmen an. Auch dieser Fortsatz ist abgeflacht. Seine breite Seite dient Fasern des später zu besprechenden M. stapedius zum Ansatz. Von dem Endteil des Fortsatzes zieht sich eine nicht deutlich abzugrenzende Bandmasse dicht am Rande des Trommelfellringes nach vorn zum Boden der Pauken-

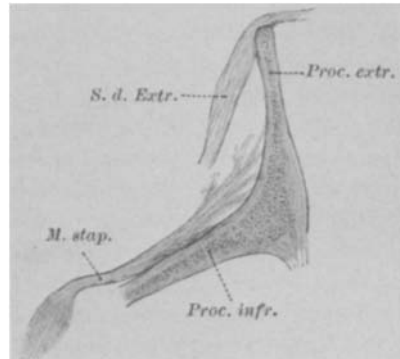


Abb. 31. *Syrnium aluco* L. Teil der Extracolumella. M. stap. M. stapedius; Proc. extr. Processus extracolumellaris; Proc. infr. Processus infracolumellaris; S. d. Extr. Sehne der Extracolumella.

höhle. Von einigen Forschern wurde früher angenommen, daß der Processus infracolumellaris der Rest einer alten Verbindung der Columella mit dem Unterkiefer sei, wie ihn der Processus internus der Lacertilier darstellt. Auch dort ist der Fortsatz schon mehr oder weniger verkürzt und erreicht den Unterkiefer nicht mehr, sondern endet meist in der Nähe

des Quadratbeins. Der Vergleich des Processus infracolumellaris der Vögel mit dem Processus internus der Lacertilier ließ sich nicht aufrechterhalten. Der Processus internus geht von der Mitte der Columella aus, er gelangt erst auf einem späten Entwicklungsstadium in die Nähe des Quadratum und liegt dorsal und oral der ersten Kiemenspalte. Dies Verhalten entspricht nicht dem des Processus infracolumellaris. Von vielen Autoren wird ein Zusammenhang der Sauropsidencolumella mit dem Hyoidbogen angegeben. In der Ontogenie ist dieser Zusammenhang stets vorhanden, er wird jedoch bei den meisten Gruppen der Reptilien im Laufe der Entwicklung wieder aufgegeben. Eine dauernde Verbindung der Columella mit dem Hyoidbogen ist demnach als ein primitives Merkmal, als ein Stehenbleiben auf embryonaler Stufe anzusehen. Dieser Zustand findet sich unter den Reptilien bei *Sphenodon*; außerdem erhält sich dieser Zusammenhang, wenn auch in anderer Form, bei allen Vögeln. Daß dieser Zusammenhang, der Columella mit dem Hyoidbogen bei Vogelembryonen immer zu finden ist, wird in den einschlägigen Arbeiten stets berichtet, doch stimmen die Angaben für die Verbindungsstelle nicht überein. Schon REICHERT (1837) beschreibt diese Verbindung bei Hühnerembryonen, PETERS (1868) für einen Taubenembryo. Letzterer gibt eine Abbildung, auf welcher das Hyoideum vom Stapesende abgeht, also nicht von der späteren Extracolumella. Demgegenüber stehen andere Angaben, die die Verbindungsstelle an die Extracolumella verlegen. VERSLUYS (1903) betont in Bezug auf die Vögel sowie auf *Sphenodon*, daß das Hyoideum von der Extracolumella, nicht vom Stapes ausgeht, und zwar entspricht ihm der von der Extracolumella nach unten ziehende Knorpelstrang, wie er sich auch bei Krokodilembryonen findet. Auch SUSCHKIN (1899) gibt eine dauernde Verbindung der Extracolumella mit dem Hyoideum für die Vögel an. Er teilt den Processus infracolumellaris in zwei Teile; den distalen Abschnitt desselben sieht er als Stück des Hyoideum an und nennt ihn Stylohyale. Er beschreibt den oberen Teil des Hyoidbogens als aus zwei Elementen bestehend, von denen das dorsale Hyomandibulare die Processus extracolumellaris und supracolumellaris sowie den proximalen Teil des Processus infracolumellaris liefert; das andere Element, das Stylohyale, legt sich an den proximalen Abschnitt des Processus infracolumellaris und verschmilzt frühzeitig damit. Betreffs der Stylohyale der Vögel bemerkt SUSCHKIN, daß diese Benennung nur die Homologie dieses Gebildes mit dem gleichnamigen Element der Reptilien und der Säuger (bei Säugern auch Stylohyoideum genannt) ausdrücken soll, nicht aber das Stylohyale der Aves dem der Fische gleichzusetzen ist. SUSCHKIN nimmt an, daß das Stylohyale der Vögel den oberen Abschnitt des ventralen Elementes des Hyoidbogens darstellt; die Mitte dieses ventralen Teiles ist verschwunden, während der untere Abschnitt die Keratohyalia bildet. DOMBROWSKY (1925) gliedert den

Processus infracolumellaris ebenfalls in einen kurzen proximalen Abschnitt, den eigentlichen Processus infracolumellaris, und in einen längeren distalen Teil, der dem Hyoideum angehört. Auf einer Zeichnung hat DOMBROWSKY auch eine direkte Fortsetzung des Processus infracolumellaris in das Hyoideum, das seinerseits durch das Ligamentum hyoideomandibulare mit dem Unterkiefer verbunden ist, eingetragen. Es ist jedoch, wenigstens in der deutschen Zusammenfassung des russischen Textes, nicht angegeben, ob die Zeichnung einen embryonalen Zustand darstellt. Welche Entstehung er für den übrigen Teil der Extracolumella annimmt, erwähnt DOMBROWSKY in dieser seiner Arbeit nicht, nur, daß in der Extracolumella der Aves sowohl die Pars media wie die Pars distalis der Lacertiliercolumella enthalten ist (Stiel und Insertionsteil der Extracolumella der Lacertilier bei VERSLUYS?). Nach STRESEMANN (1927) entsteht der Stapes aus dem Hyomandibulare, die ganze Extracolumella aus dem ventralen Teil des Hyoidbogens; den distalen Teil des Processus infracolumellaris bezeichnet auch STRESEMANN als Stylohyale.

Die obenerwähnte Bandmasse, die von der Spitze des Processus infracolumellaris zum Boden der Paukenhöhle zieht, kann vielleicht als Rest einer früheren Verbindung der Extracolumella mit dem Unterkiefer gedeutet werden. Ein solcher Zusammenhang wird von verschiedenen Forschern für Vogelembryonen angegeben. PETERS (1867) fand bei einem Gänseembryo einen Knorpelstrang vom Luftloch des Unterkiefers nach der Paukenhöhle ziehend, bei einem Embryo von *Spermestes atricapilla* eine knorpelige Verbindung von seinem „Hammer“ (= Extracolumella) zu dem knorpeligen Unterkiefergelenkteil. Von einem Embryo von *Struthio camelus* beschreibt PETERS ebenfalls einen Knorpelfaden, der von einem Fortsatze des „Hammers“ (Processus infracolumellaris?) zum Unterkiefer geht, und zwar an die Stelle, wo sich später das Foramen pneumaticum befindet. Auch GADOW (1866)¹ gibt für *Rhea americana* eine knorpelige, ventral in ein Band übergehende Verbindung der Extracolumella mit dem inneren Winkel des Unterkiefers an. GADOW erklärt ebenfalls, daß der Knorpelstrang nahe oder an der gleichen Stelle ansetzt, wo sich das Foramen pneumaticum befindet. DOMBROWSKYS Ligamentum hyoideomandibulare, welches das Hyoideum, also einen Bestandteil der Extracolumella, mit dem Unterkiefer verbindet, kann gleichfalls hier genannt werden. Bei meinen eigenen Untersuchungen konnte ich beim erwachsenen Waldkauz weder eine knorpelige, noch eine bindegewebige Fortsetzung des Processus infracolumellaris oder eines anderen Teiles der Extracolumella zum Unterkiefer verfolgen; auch bei nestjungen Tieren ergab sich der gleiche Befund. Embryonen standen

¹ Philosophic. Trans roy. Soc. Lond.

mir leider nicht zur Verfügung. Beim ausgewachsenen Vogel ist also die Columella-Unterkiefer-Verbindung nicht mehr erhalten. Bestehen bleibt jedoch eine Unterkiefer-Paukenhöhlen-Verbindung, und zwar in Form des oben beschriebenen Siphonium, das an derselben Stelle liegt, wie der Knorpelfaden, den PETERS und GADOW erwähnen. Schon STANNIUS gibt an, daß dieser Knorpelstrang in einem sehr späten Stadium resorbiert wird, und daß eine übrigbleibende häutige Röhre Luft durch das Foramen pneumaticum in den Unterkiefer leitet. Weitere Angaben über die Entstehung des Siphonium habe ich nicht finden können; mein eigenes Material war schon zu weit entwickelt, um darüber Aufschluß geben zu können. Vielleicht ist das Siphonium einerseits und die oben erwähnte Bandmasse, die vom Ende des Processus infracolumellaris nach vorn und unten zieht, andererseits beim erwachsenen Vogel der letzte Rest dieser alten Extracolumella-Unterkiefer-Verbindung, oder man kann das bandartige Gewebe als noch weiter reduziertes Homologon des Knorpelfadens, den VERSLUYS (1898) von einem erwachsenen *Struthio camelus* beschreibt, ansehen. VERSLUYS verfolgte den Knorpelfaden von der Extracolumella durch das Alisphenoideum hindurch, fand aber keine deutliche Bandverbindung zum Unterkiefer. Nach VERSLUYS (1903) entspricht dieser Strang ebenso wie derjenige, der sich bei Krokodilembryonen findet, dem Zungenbeinbogen.

In der gleichen Ebene wie der Processus infracolumellaris, aber ungefähr senkrecht zu ihm zweigt sich der Processus supracolumellaris ab, der zum dorso-kaudalen Rand des Trommelfellrahmens zieht und sich dort sowie auch an der Membran selbst befestigt (Abb. 28, 29, 30). Dieser Fortsatz ist kürzer als der Processus infracolumellaris, ebenfalls abgeflacht und endet mit einer Abschrägung. VERSLUYS (1903) sieht den Processus supracolumellaris als homolog dem Processus dorsalis der Lacertilier an, DOMBROWSKY (1925) vergleicht ihn mit dem Ligamentum intercalare-columellare der Lacertilier. Kurz vor dem Ende des Processus geht ein weiterer Fortsatz ab, der nach außen und etwas nach unten zieht. Beim Waldkauz befestigt er sich an der Unterseite der Sehne der Extracolumella (Abb. 28), bei *Asio otus* dagegen an der Spitze der Extracolumella (Abb. 32, 33). SUSCHKIN (1899) betrachtet diesen Fortsatz als selbständige Bildung, als einen Anhang des Hyoidbogens, der den Rest eines knorpeligen Kiemendeckels darstellt. VERSLUYS (1903) hebt die Ähnlichkeit der Columella von *Sphenodon* mit derjenigen der Vögel hervor (dauernde Verbindung der Extracolumella mit dem Hyoideum!), die durch das Vorhandensein dieses Querfortsatzes bei beiden Gruppen noch gesteigert wird. Bei *Sphenodon* wird das Suprastapediale und das Extrastapediale durch einen Knorpelstab verbunden, bei Vögeln Processus supracolumellaris und Processus extracolumellaris. In beiden Fällen entspricht der Knorpelstab dem Epihyale der Crocodilia. DOMBROWSKY

(1925) gab wohl als erster diesem Fortsatz den Namen *Processus medio-columellaris*. Der Autor vergleicht ihn mit der *Pars superior* des Insertionsteiles der *Extracolumella* bei einigen *Lacertiliern*, in welcher außerdem das *Intercalare* enthalten ist.

Zwischen dem *Processus infracolumellaris* und dem *Processus supracolumellaris* geht eine breite Sehne, die im späteren Alter verknorpeln kann, vom *Trommelfellrahmen* schräg aufwärts und vorwärts (Abb. 31, 34, 35). Sie liegt in der mittleren Schicht des *Trommelfells*, ist aber mit der äußeren und inneren Hautlage desselben fest verwachsen. Die Sehne verbindet sich mit dem Ende des *Processus extracolumellaris*, indem sie sich kappenartig darüberlegt (Abb. 26). DOMBROWSKY bezeichnet diese Sehne als *Ligamentum ascendens* und homologisiert sie mit der Sehne der *Extracolumella* bei den *Lacertiliern* (nach VERSLUYS), obgleich die

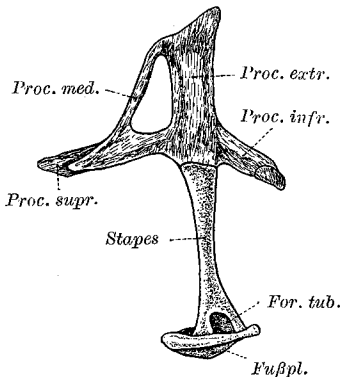


Abb. 32. *Asio otus* L. *Columella auris*.
Bezeichnungen wie in Abb. 28.

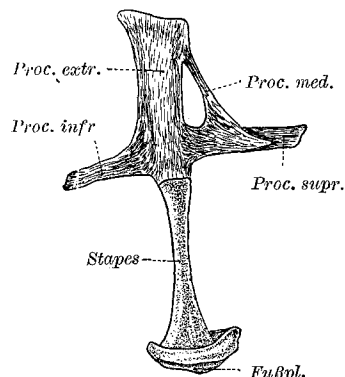


Abb. 33. *Asio otus* L. *Columella auris*.
Bezeichnungen wie in Abb. 28.

Sehne der *Lacertilier* schräg abwärts zieht, die der *Vögel* dagegen schräg aufwärts. Diese Richtungsänderung könnte jedoch mit der anderen Stellung des *Hinterhauptsloches* erklärt werden.

An der Abzweigungsstelle des *Processus supracolumellaris* setzt ein starkes Band an, das *Ligamentum Platneri*. Es bildet einen ungefähr rechten Winkel zum *Stapes* und zieht schräg dorsal-rostral zum *Quadratum*. Da das *Quadratbein* bei *Eulen* einen geteilten *Processus oticus* mit einem in der *Paukenhöhle* liegenden Abschnitt aufweist, so ist das *Ligamentum Platneri* bei diesen *Vögeln* nur kurz und spannt sich nicht quer durch die ganze *Paukenhöhle*, wie dies bei den meisten *Aves* der Fall ist. Das Band legt sich an das *Bindegewebe* an, welches das *Quadratum* bedeckt. Das *Ligament* ist noch eine Strecke weit zu isolieren, verschmilzt dann aber vollständig mit dem *Bindegewebe*.

Die *Extracolumella* hat die Aufgabe, das *Trommelfell* nach außen vorzuwölben und so die *Membran* zu spannen. Für diese Funktion

kommt in der Hauptsache der *Processus extracolumellaris* in Betracht. Zur Vergrößerung der Insertionsfläche der *Extracolumella* dient die schon erwähnte Sehne; außerdem wird so vermieden, daß die schmale Endkante des *Processus extracolumellaris* unmittelbar an das Trommelfell stößt, wodurch Verletzungen der zarten Membran möglich wären. Die übrigen Fortsätze der *Extracolumella* sowie das *Ligamentum Platneri* müssen den *Processus extracolumellaris* und damit auch den *Stapes* in seiner Lage fixieren, aber dennoch kleine Bewegungen desselben zulassen. Die Anordnung der stützenden Elemente ist dabei so, daß der *Stapes* nur in seiner Längsrichtung bewegt werden kann, seitliche Exkursionen also ausgeschaltet werden. Die Sehne erhält die Lage des *Processus extracolumellaris* zum Trommelfell; da sie auf ihrem ganzen Verlauf mit der Membran verwachsen ist, ist ein Verschieben der *Extracolumella* zum Trommelfell ausgeschlossen.

Muskeln. Auch ein Muskel beteiligt sich an der Fixierung der *Extracolumella* (Abb. 31, 34, 35). Es ist dies der einzige Muskel im Mittelohr der Vögel. Er wird meist *M. tensor tympani* genannt, doch von den verschiedenen Forschern nicht übereinstimmend beurteilt. Der Muskel entspringt beim Waldkauz büschelförmig in einer seichten Grube am *Occipitale laterale*, neben dem *Condylus occipitalis*. Nach kurzem Verlauf wird er sehnig und zieht so lateral und etwas aufwärts. Dicht vor dem *Foramen stylomastoideum* (HASSÉ) durchbohrt die Sehne das *Occipitale* und läuft in einem Knochenkanal bis zum Grunde des äußeren Gehörganges, wo sie am Trommelfellring austritt (Abb. 21, 34, 35). Dabei bleibt sie unter der äußeren Haut, aber außerhalb der inneren Trommelfellschichten. Diese durchbricht sie am Rande der Membran und wendet sich dann in die Tiefe der Paukenhöhle. Die Insertion der Sehne ist nicht einheitlich. Ein Teil der Fasern setzt sich am *Processus infracolumellaris* an, einige verbinden sich mit dem Trommelfell; die Hauptportion inseriert am *Processus extracolumellaris* im Winkel zwischen diesem und *Processus infracolumellaris* (Abb. 31). Die Innervation geschieht durch einen Seitenast des *N. facialis*, der sich kurz nach dem Austritt des *N. facialis* aus seinem Knochenkanal abzweigt und dessen Verlauf sich deutlich bis zu dem Muskel verfolgen ließ.

Die Bezeichnung dieses Muskels als *M. tensor tympani* scheint nicht glücklich gewählt, da man dabei an eine Homologisierung mit dem gleichnamigen Muskel der Säuger zu denken versucht ist. Der *M. tensor tympani* der *Mammalia* spannt sich jedoch zwischen dem *Manubrium* des *Malleus* und der Paukenhöhlenwand aus; außerdem wird er als Teil des *M. pterygoideus internus* vom *N. trigeminus* versorgt, so daß auf keinen Fall eine Homologie mit dem Mittelohrmuskel der Vögel anzunehmen ist. Besser läßt sich der letztere mit dem zweiten Muskel im Mittelohr der Säuger, mit dem *M. stapedius* vergleichen. Beiden ist die Innervierung

durch den *N. facialis* gemeinsam, ferner die Insertion an einem Skelettelement, das aus dem oberen Teil des Hyoidbogens hervorgeht, bei den Mammaliern am Stapes, bei den Vögeln an der Extracolumella. So setzt denn KILLIAN (1890) auch den Mittelohrmuskel der Vögel dem *M. stapedius* der Mammalia homolog und nennt ihn *M. stapedius*. Nach KILLIAN hat sich der *M. stapedius* vom *M. depressor mandibulae* abgespalten. Der letztgenannte Muskel, der bei den Haien noch Atemmuskel ist, gewinnt in seinem vorderen Teil schon bei den Anuren Beziehung zum Trommelfell, das er fixiert und spannt. Der eigentliche *M. stapedius* tritt zuerst bei Saurier- und Krokodilembryonen auf. Bei erwachsenen Sauriern verschwindet er, bei den Crocodilia bleibt er erhalten. Der Mittelohrmuskel der Aves ist diesem homolog, ebenso derjenige der Säuger. PLATE (1924) sieht den Mittelohrmuskel der Crocodilia ebenfalls als einen zum erstenmal auftretenden echten *M. stapedius* an, nimmt aber für den Muskel der Aves eine Neubildung an, da dieser Muskel seiner Lage nach dem gleichnamigen der Crocodilia und der Mammalia nicht homolog sein könne. Da jedoch die Innervation beider Muskeln die gleiche, die Verschiedenheit der Lage aber keine grundsätzliche ist, so kann man wohl mit KILLIAN eine Homologie des Mittelohrmuskels der Aves mit dem *M. stapedius* der Säuger annehmen und ersteren als *M. stapedius* bezeichnen. Diese Bezeichnung möchte ich fernerhin in meiner Arbeit anwenden, um so eher, als der Name eines *M. tensor tympani* meines Erachtens auch der Funktion des Mittelohrmuskels der Vögel nicht gerecht wird. Unter anderen nehmen STRESEMANN (1926) und PLATE (1924) zwar an, daß der Muskel das Trommelfell spannt. Es findet sich jedoch schon bei BRESCHET (1836) die Angabe, daß der *M. stapedius* der Vögel als Laxator der Membrana tympani wirkt. Ich selbst konnte beobachten, daß sich bei leichtem Zug an dem Muskel das Trommelfell nach innen bewegte und leicht faltig wurde, so daß ich geneigt bin, der Ansicht BRESCHETS beizutreten und den *M. stapedius* als Laxator der Membrana tympana anzusehen. Zur Erhaltung der Spannung der Membran würde die Elastizität der knorpeligen Extracolumella genügen.

Ein echter *M. tensor tympani* wird den Vögeln übereinstimmend abgesprochen. Dieser scheint zuerst und allein bei den Mammalia aufzutreten. Deshalb steht man der Angabe BRESCHETS (1836), in einigen Fällen ein Rudiment dieses Muskels bei Vögeln gefunden zu haben, etwas skeptisch gegenüber. BRESCHET beschreibt für den Truthahn als Rest des *M. tensor tympani* ein Band, das von dem vorderen und unteren Teil der Paukenhöhle ausgehend, sich an der Wandung der Tuba Eustachii verliert. Muskelgewebe sei nicht mehr zu erkennen; bei den meisten Formen sei das Band überhaupt mit dem Trommelfell verschmolzen und nicht zu isolieren. Vielleicht fand BRESCHET dasselbe Band, das STRESEMANN (Handbuch der Zoologie, Bd. VII, 2. Hälfte, S. 130) als von der

Spitze des Stylohyale zum Boden der Tuba Eustachii ziehend beschreibt. Beim Waldkauz konnte ich an der angegebenen Stelle kein Band finden, höchstens die bereits erwähnte Bandmasse, die zum Boden der Paukenhöhle geht; diese war aber nicht bis zur Tuba Eustachii zu verfolgen. Es ist also wohl anzunehmen, daß den Vögeln nur ein Mittelohrmuskel zukommt, der *M. stapedius*.

Nerven. Als Nerv der äußeren und mittleren Ohrregion, die ein Derivat der ersten Viszeralpalte ist, muß man den *N. facialis* betrachten. Der

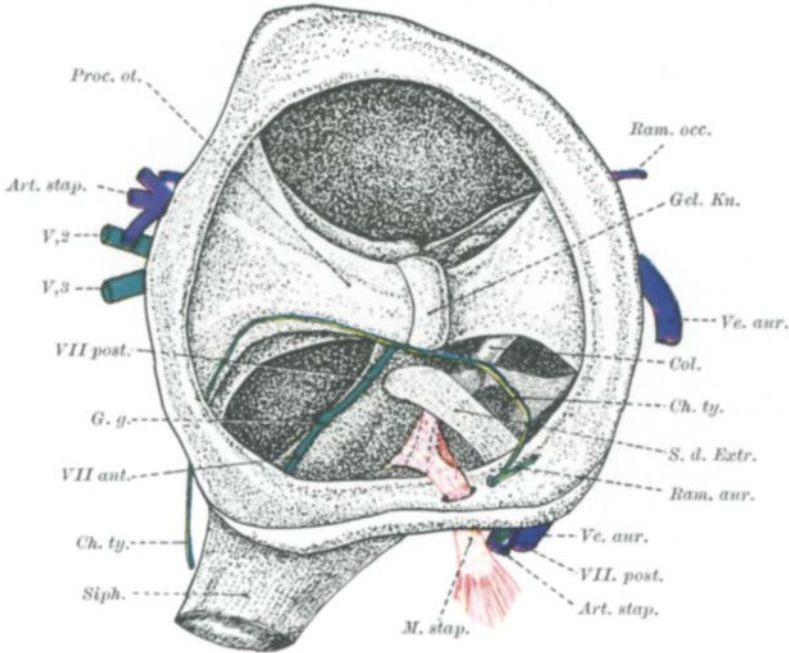


Abb. 34. *Syrnium aluco* L. Linke Paukenhöhle von außen, Trommelfell entfernt. *Art. stap.* Arteria stapedia; *Ch. ty.* Chorda tympani; *Col.* Columella; *G. g.* Ganglion geniculi; *Gel. Kn.* Gelenkknorpel zwischen Processus oticus quadrati und Prooticum; *M. stap.* *M. stapedius*; *Proc. ot.* Processus oticus; *Ram. aur.* Ramus auricularis facialis; *Ram. occ.* Ramus occipitalis arteriae stapediae; *S. d. Extr.* Sehne der Extracolumella; *Siph.* Siphonium; *Ve. aur.* Vena auris; *V,2* Ramus maxillaris trigemini; *V,3* Ramus mandibularis trigemini; *VII ant.* Ramus anterior facialis; *VII post.* Ramus posterior facialis.

N. stato-acusticus hat zur Paukenhöhle keine Beziehung, er versorgt nur das innere Ohr; die *Nn. glosso pharyngeus* und *vagus* sind nur in Bezug auf ihre Lage als zur Region des Cavum tympani gehörend zu betrachten.

Vom *N. facialis* kommt hauptsächlich der *Ramus posterior* s. *hoymandibularis* mit seinen Abzweigungen in Betracht. Beim Waldkauz tritt der Hauptstamm des *N. facialis* auf einem Knochenvorsprung, der durch die darunterliegende Cochlea gebildet wird, im vorderen unteren Teil des Cavum tympani in dasselbe ein. Die Eintrittsstelle liegt medial

des Einganges in die Tuba Eustachii und lateral der Öffnung der unteren vorderen Luftkammer (Abb. 34, 35, 39). Der Nerv bildet sogleich das Ganglion geniculi, das in allen Fällen schon mit bloßem Auge deutlich zu bemerken war. Von dem Ganglion aus setzt sich der N. facialis in zwei Hauptäste fort, die in sehr stumpfem Winkel auseinandergehen. Sie liegen frei in der Paukenhöhle, nur von der Schleimhaut bedeckt.

Der Ramus anterior s. palatinus wendet sich schräg abwärts und vorwärts. Im vorderen unteren Teil der Paukenhöhle durchbohrt er die

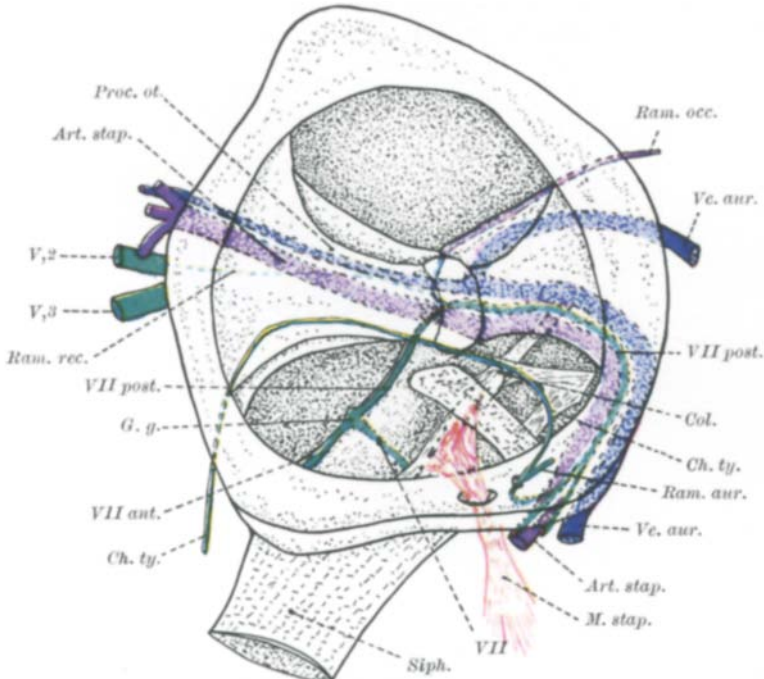


Abb. 35. *Syrnium aluco* L. Linke Paukenhöhle von außen, halbschematisch, um den Verlauf der Nerven und Gefäße zu zeigen. *Ram. rec.* Ramus recurrens facialis; *VII* Hauptstamm des N. facialis; übrige Bezeichnungen wie in Abb. 34.

mediale Wand des dort verlaufenden Canalis caroticus und tritt in den Kanal ein. Er vereinigt sich mit von hinten kommenden, ebenfalls im Canalis caroticus liegenden Nervenfasern, die sich nach E. CORDS (1904) aus Teilen des N. glossopharyngeus und des N. sympathicus zusammensetzen (N. vidianus HASSE). An der Umbiegungsstelle des Canalis caroticus medialwärts behält der N. facialis seine Richtung bei und geht in einem eigenen Knochenkanal, dem Canalis vidianus, in Begleitung einer Abzweigung der A. carotis interna rostralwärts (Abb. 36, 37). Auf der Ventralseite des Sphenoideum öffnet sich der Canalis vidianus, so daß der Nerv ohne knöcherne Begrenzung weiter nach vorn zieht.

Der Ramus posterior zieht vom Ganglion geniculi aus aufwärts bis zu der Knochenleiste, die durch den Processus oticus des Quadratum und das Prooticum gebildet wird. Medial der Artikulationsstelle beider Knochen tritt der Nerv in den knöchernen Canalis Fallopieae (HASSE) ein, in welchem außer ihm noch eine Arterie und eine Vene verlaufen (Abb. 34, 35). Der Kanal ist beim Waldkauz ringsum knöchern geschlossen, während er bei vielen anderen Vögeln im kaudalen Abschnitt gegen die Paukenhöhle zu nicht knöchern begrenzt ist, also nur eine Rinne bildet. Der Kanal läuft zur hinteren Paukenhöhlenwand, dabei dorsal des Stapes liegend. Darauf bildet er ein fast rechtwinkeliges Knie und zieht nun

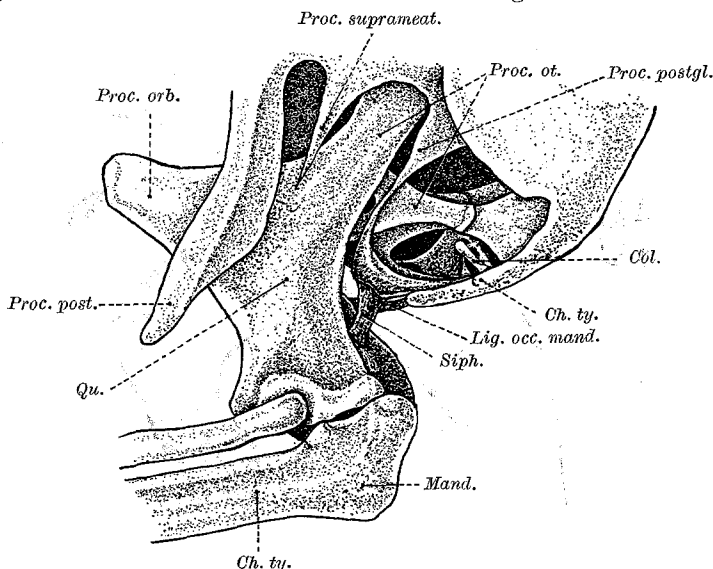


Abb. 36. *Syrnium aluco* L. Seitenansicht der linken Ohrregion. *Ch. ty.* Chorda tympani; *Col.* Columella; *Lig. occ. mand.* Ligamentum occipitomandibulare; *Mand.* Unterkiefer; *Proc. orb.* Processus orbitalis; *Proc. ot.* Processus oticus; *Proc. post.* Processus postorbitalis; *Proc. postgl.* Processus postglenoidalis; *Proc. suprameat.* Processus suprameaticus; *Qu.* Quadratum; *Siph.* Siphonium.

ventralwärts, wobei er der Rundung des Trommelfellrahmens ungefähr folgt. Unterhalb der Sehne der Extracolumella öffnet sich der Canalis Fallopieae, und der Ramus posterior des N. facialis verläßt gemeinsam mit den Gefäßen den Schädel durch das Foramen stylomastoideum (HASSE) (Abb. 21, 34, 35). Noch in dem Knochenkanal teilt sich der Nerv auf. Ein Teil der Fasern läuft schräg kaudalwärts zum Ganglion cervicale superius, die größere Anzahl geht über die A. stapedia hinweg nach vorn und verzweigt sich bald; unter anderen läuft ein sehr feiner Zweig zum M. stapedius, einige stärkere zum M. depressor mandibulae. Unmittelbar nach seinem Eintritt in den Canalis Fallopieae schiebt der N. facialis feine Äste (Rami recurrentes) rostralwärts, die medial des Processus oticus

verlaufen und sich nach ihrem Eintritt in die Orbita mit dem Ramus maxillaris des N. trigeminus verbinden, der dort gemeinsam mit dem Ramus mandibularis die Schädelkapsel verläßt (Abb. 34, 35, 39). Kurz bevor der Ramus posterior den Schädel durch das Foramen stylomastoideum verläßt, zweigt sich ein Ast ab, der Ramus auricularis. Dieser dünne Nerv wendet sich in einem eigenen Knochenkanal im Bogen aufwärts und rückwärts, so daß er dem Ramus posterior schließlich parallel läuft, doch in entgegengesetzter Richtung. Er verläßt den Knochen und zieht auf dem Trommelfellrahmen unter der äußeren Haut nach oben, durchdringt diese dann und endet mit feinen Zweigen im Meatus auditorius externus. Vom Anfangsteil des Ramus auricularis zweigt sich die

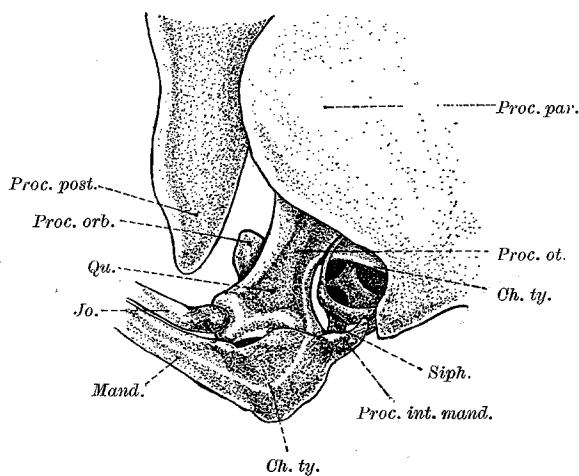


Abb. 37. *Syrrnium aluco* L. Linke Ohrregion von kaudal-lateral. *Ch. ty.* Chorda tympani; *Jo.* Jochbogen; *Mand.* Unterkiefer; *Proc. int. mand.* Processus internus mandibulae; *Proc. orb.* Processus orbitalis; *Proc. ot.* Processus oticus; *Proc. par.* Processus paroccipitalis; *Proc. post.* Processus postorbitalis; *Qu.* Quadratum; *Siph.* Siphonium.

Chorda tympani ab. Dieser sehr feine Nerv geht über die Anheftungsstelle der Sehne der Extracolumella hinweg, dabei unter der äußeren Haut bleibend. Die Chorda legt sich dann auf die inneren Hautschichten des Trommelfells und biegt allmählich nach vorn um. Nach kurzem Verlauf auf der Membran durchbohrt der Nerv die inneren Schichten, wobei eine deutliche Abknickung zu bemerken ist, und zieht nun schräg dorsal rostral und etwas medial. Die Chorda bleibt dorsal des Processus medio-columellaris und des Processus supracolumellaris und begibt sich zum Ursprung des Ligamentum Platneri an der Extracolumella. Dort wird sie durch Bindegewebe festgehalten und läuft nun in etwas veränderter Richtung an der lateralen Seite des Ligamentes zusammen mit diesem an den Processus oticus des Quadratum (Abb. 34, 35). Dort liegt sie in dem das Quadratbein bedeckenden Bindegewebe, durchdringt dieses

dann und verläßt so die Paukenhöhle ventral des Foramen pneumaticum des Quadratum. An der Quadratum-Unterkiefer-Gelenkung biegt der Nerv nach vorn um und tritt lateral des Foramen pneumaticum in den Processus internus des Unterkiefers ein, um sich mit dem Ramus sublingualis des dritten Astes des N. trigeminus zu verbinden (Abb. 38, 39). Die Chorda ist auf ihrem ganzen Verlauf ziemlich stark gespannt, namentlich dort, wo sie frei durch die Paukenhöhle zieht. Da sie durch die Bewegungen der Columella und des Quadratbeines auf Zug beansprucht wird, so bedeutet ihre Verbindung mit dem Ligamentum Platneri wohl eine Schutzmaßnahme gegen ein Zerreißen.

Lange Zeit hat man den Vögeln eine Chorda tympani nicht zugestehen wollen und sie nur für die Mammalia beschrieben. So ist GADOW (1891) noch der Ansicht, daß bei Vögeln keine Verbindung des N. facialis mit dem dritten Aste des N. trigeminus, die der Chorda tympani der Säugetiere entspräche, vorhanden ist. Dagegen wurde schon früher von einigen Autoren die Chorda auch für die Vögel beschrieben, so von PLATNER (1839), HASSE (1871), GAUPP (1888) und anderen. HASSE (1871) erwähnt, daß die Chorda tympani der Vögel anfangs in dem Kanal des N. facialis verläuft. Für den Waldkauz stimmt diese Angabe nicht, da die Chorda sich vom Ramus auricularis abzweigt, der selbst schon in einem besonderen Kanal liegt. E. CORDS (1904), welche die Chorda tympani der Vögel eingehend beschrieben hat, bezeichnet dieses Verhalten als das häufigere; nur in wenigen Fällen, in denen die Chorda vom Ramus posterior selbst abzweigt, läuft sie eine Strecke in dem gleichen Kanal wie der N. facialis. Auf jeden Fall ist das Vorhandensein der Chorda tympani bei den Vögeln nicht zu bezweifeln, um so weniger, als sie für die andere Gruppe der Sauropsiden, für die Reptilien, schon lange nachgewiesen und beschrieben worden ist (Näheres bei VERSLUYS 1898). In dieser Gruppe zeigt die Chorda ebenfalls ihren charakteristischen Verlauf durch die Paukenhöhle zum Unterkiefer, wo sie sich mit dem N. trigeminus verbindet.

Blutgefäße. Die Gefäße, die den Ramus posterior des N. facialis begleiten, sind eine Arterie und eine Vene. Die Arterie ist eine Abzweigung der A. carotis interna s. cerebralis. Nachdem die A. carotis interna sich von der A. carotis externa, die zum Munddach zieht, getrennt hat, läuft sie steil am Halse aufwärts und gibt auf diesem Verlauf verschiedene, oberflächlich liegende Zweige ab (Abb. 39). Darauf zieht die Arterie zur Schädelkapsel, wo sie sich teilt. Die Fortsetzung der A. carotis interna wendet sich rostral und tritt in den knöchernen Canalis caroticus ein, in welchem sie von der Vena carotica begleitet wird (Abb. 21, 38, 39). Der Knochenkanal verläuft in der unteren Wandung der Paukenhöhle, bildet die dorsale und mediale Begrenzung des Einganges in die Tuba Eustachii (Abb. 40, 41), biegt dann medial um und zieht schließlich längs der dor-

salen und vorderen Seite der Tuba zur Sella turcica, wo er sich öffnet. An der Umbiegungsstelle des Kanals geht ein Zweig von der Arterie ab, der in dem Canalis vidianus nach vorn zieht (Abb. 38, 39), begleitet von dem Ramus anterior des N. facialis.

Der andere starke Teil der A. carotis interna biegt kaudalwärts und tritt als A. stapedia durch das Foramen stylomastoideum in den Canalis Falloppiae ein. Die Arterie liegt erst medial des N. facialis, kommt dann in ihrem Verlauf im Knochenkanal lateral des Nerven zu liegen und überkreuzt ihn schließlich an der Stelle, wo der von ventral kommende Nerv

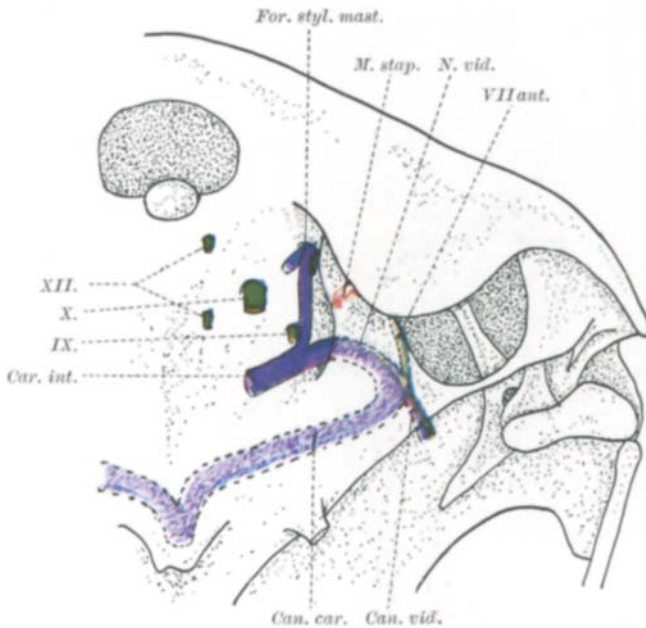


Abb. 38. *Syrnium aluco*. L. Rechter hinterer Abschnitt des Schädels von ventral, halbschematisch. *Can. car.* Canalis caroticus; *Can. vid.* Canalis vidianus; *Car. int.* A. carotis interna; *For. styl. mast.* Foramen stylomastoideum; *M. stap.* M. stapedius; *N. vid.* N. vidianus; *VII ant.* Ramus anterior facialis; *IX* N. glossopharyngeus; *X* N. vagus; *XII* N. hypoglossus.

in den Knochenkanal eintritt. Die A. stapedia geht in unveränderter Richtung nach vorn weiter, gemeinsam mit den über und unter ihr liegenden Rami recurrentes des N. facialis und begleitet von einer dünnen Vene. Die Arterie gibt bald einen Ast, den Ramus occipitalis, ab, der in einem besonderen Knochenkanal am oberen Rande der Knochenleiste nach hinten zieht und die Knochenkanäle des Labyrinthes begleitet. Medial des Quadratum tritt die A. stapedia in die Orbita, etwas lateral des Foramen ovale. Dort teilt sich das Gefäß und beteiligt sich an dem Plexus temporalis.

Die Nomenklatur und die Beschreibung der Blutgefäße der Vögel weichen bei den einzelnen Autoren ziemlich stark voneinander ab. So

nennt GADOW (1891) an einer Stelle seines Werkes das den Ramus posterior des N. facialis begleitende Gefäß A. carotico-cephalica, ohne in dem speziellen Teil über das Gefäßsystem eine Arterie dieses Namens zu erwähnen und zu beschreiben. Nach den Angaben, die GADOW an dieser

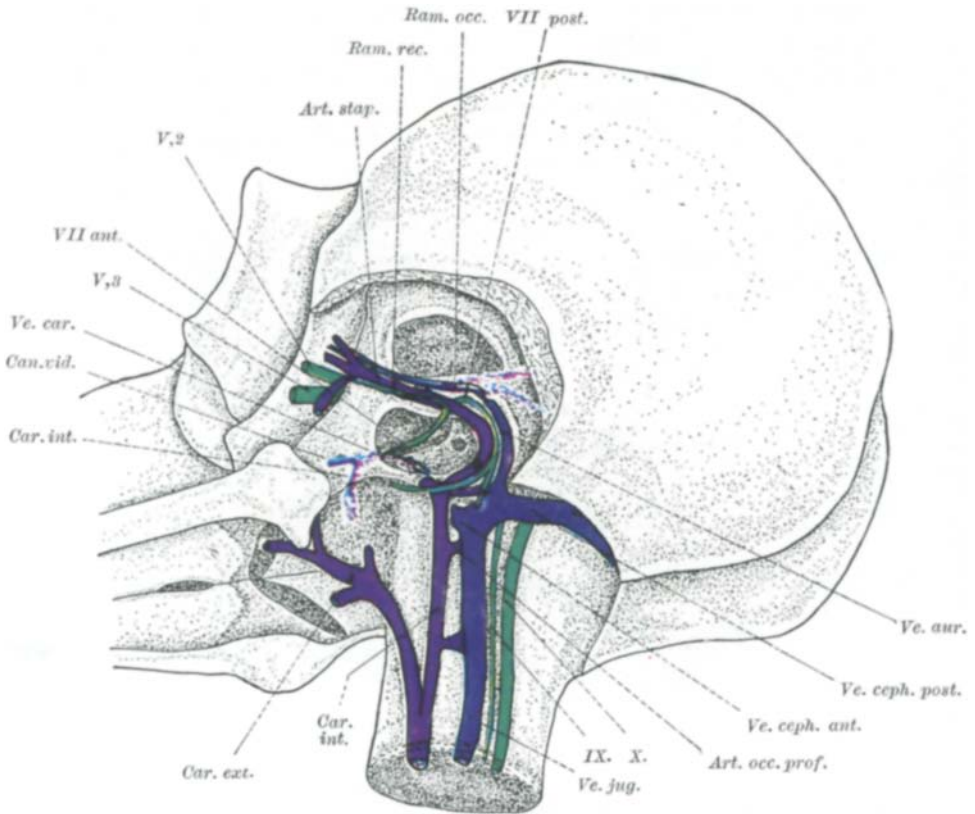


Abb. 39. *Syrniium abuco* L. Schädel von lateral-ventral, rechte Seite im Spiegelbild; Paukenhöhle freigelegt, Quadratum entfernt, Canalis Fallopii geöffnet. *Art. occ. prof.* A. occipitalis profunda; *Art. stap.* A. stapedia; *Can. vid.* Canalis vidianus; *Car. ext.* A. carotis externa; *Car. int.* A. carotis interna; *Ram. occ.* Ramus occipitalis arteriae stapediae; *Ram. rec.* Ramus recurrens facialis; *Ve. aur.* V. auris; *Ve. car.* V. carotica; *Ve. ceph. ant.* V. cephalica anterior; *Ve. ceph. post.* V. cephalica posterior; *Ve. jug.* Vena jugularis; *V,2* Ramus maxillaris trigemini; *V,3* Ramus mandibularis trigemini; *VII ant.* Ramus anterior facialis; *VII post.* Ramus posterior facialis; *X.* N. vagus.

Stelle machte sowie nach seinen Abbildungen würde die A. ophthalmica externa den Verlauf haben, den das beschriebene Gefäß beim Waldkauz aufwies. STRESEMANN (1927) bezeichnet die Abzweigung der A. carotis interna als A. stapedia, deren Ausläufer in der Augenhöhle er A. ophthalmica externa nennt. Er gibt außerdem an, daß dieses Gefäß bei einzelnen Arten (*Casuaris*, *Pelecanus*) durch ein Loch im Stapes hindurchzieht. Beim Waldkauz ist auch auf frühen Jugendstadien keine Annäherung

eines Gefäßes an die Columella zu bemerken, um so weniger, als hier sämtliche Gefäße in Knochenkanälen verlaufen, auch die beschriebene Arterie, die, wie erwähnt, bei vielen Vögeln streckenweise frei unter der Paukenhöhlenschleimhaut liegt. Die Lage dieser Arterie läßt eine Homologisierung mit derjenigen zu, die HOCHSTETTER (1906) für die Crocodilia als *A. temporo-orbitalis* (*A. temporalis* RATHKE) bezeichnet, ebenso einen Vergleich mit der *A. facialis*, die VERSLUYS (1898) für die Lacertilia beschreibt. Der Verlauf in der Paukenhöhle spricht für eine Gleichstellung mit der *A. facialis*, während die Beziehung zum *N. facialis* jedoch abweichend ist. Da die *A. stapediales* der Mammalia mit der *A. facialis* der Lacertilia gleichgesetzt worden ist, so kann man die in Frage stehende Arterie wohl mit STRESEMANN *A. stapidea* benennen — vorausgesetzt, daß ich das gleiche Gefäß gefunden habe, welches STRESEMANN meint; er bringt leider keine Abbildung, die dies sicherstellen würde.

Die Vene, die in dem Kanal des *N. facialis* verläuft, erhält verschiedene Zuflüsse (Abb. 34, 35). Der Hauptstamm kommt aus dem Labyrinth und zwar in einem Knochenkanal, der dem *Canalis semicircularis horizontalis* aufliegt. Die Vene mündet ungefähr an der Eintrittsstelle des *N. facialis* in den *Canalis Fallopieae* ein und verläuft bis zur Öffnung des Kanals zusammen mit dem Nerv und der *A. stapedia*. Ein kleineres Gefäß kommt in Begleitung dieser Arterie vom *Plexus temporalis* her, ein anderes von unten und innen durch das *Prooticum*; beide vereinigen sich mit der starken Vene, die medial und kaudal des *N. facialis* durch das *Foramen stylomastoideum* austritt. Sie nimmt sogleich die *V. carotica* auf, vereinigt sich dann mit der *V. occipitalis lateralis* s. *externa* und bildet so die *V. cephalica posterior* (GADOW) (Abb. 39). Letztere nimmt dann die von vorn kommende *V. cephalica anterior* s. *interna* auf, und die vereinigten Venen ziehen als *V. jugularis* am Halse abwärts. Die genauere Zusammensetzung sowie den weiteren Verlauf der Venen habe ich nicht verfolgt.

Die angegebenen Namen der Venen gehen auf GADOW (1891) zurück. Die Vene im Knochenkanal des *N. facialis* würde GADOWS *V. auris* entsprechen, die er der *V. jugularis interna* gleichsetzt. Die Verbindung mit dem *Plexus temporalis* wäre dann nur eine der wechselnden Verzweigungen, die GADOW für die Kopfvenen angibt. Es ist mir jedoch nicht gelungen, die Vene, die ich beim Waldkauz fand, in den Beschreibungen von GROSSER u. BREZINA (1895) für das Venensystem der Reptilien und von HOCHSTETTER (1906) für die Venen der Crocodilia zu erkennen. Teilweise entspricht ihr Verlauf dem von HOCHSTETTER *V. orbito-temporalis* genannten Gefäß; dann würde jedoch die Vene, die von der Temporalgrube her die Arterie begleitet, der Hauptstamm sein, und das aus dem Labyrinth kommende Gefäß ein Nebenast. Diese Deutung stimmt mit der Stärke der Labyrinthvene und der Feinheit der Temporalvene aller-

dings nicht gut überein. Nimmt man aber trotzdem diesen Verlauf an, so würde die Vene der *V. capitis lateralis* von GROSSER u. BREZINA entsprechen; nur betonen diese Forscher, daß diese Vene stets lateral aller Gehirnnerven liegt, was in Bezug auf den *N. facialis* nicht der Fall wäre. Schließlich ist ja auch nicht zu erwarten, daß bei dem grundsätzlichen Verschiedenheiten aufweisenden Blutkreislauf der Reptilien und Aves die feineren Gefäßverzweigungen gleiche Lage und gleichen Verlauf haben sollen. Jedenfalls bin ich nicht in der Lage, die beschriebene Vene des Waldkauzes eindeutig zu homologisieren.

Fenestra cochlearis. Da sämtliche Gefäße der Paukenhöhle in knöchernen Kanälen verlaufen, werden sie von der *Fenestra cochlearis* vollkommen abgedrängt. Es findet sich kein Gefäß, das durch den *Recessus scalae tympani* läuft, wie HASSE (1871) diese Aussackung des *Ductus*

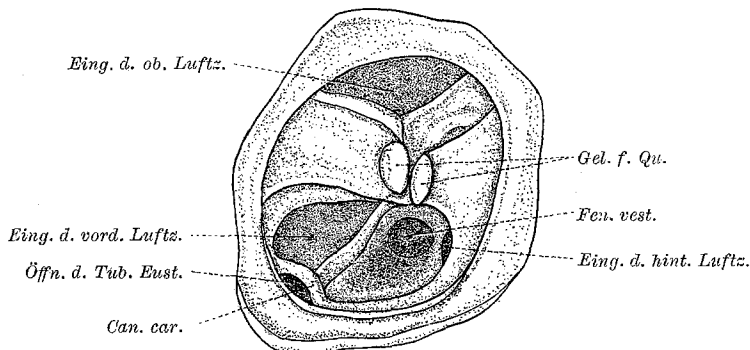


Abb. 40. *Syrnium aluco* L. Linke Paukenhöhle von außen, Trommelfell und Quadratum entfernt. *Can. car.* Canalis caroticus; *Eing. d. hint. Luftz.* Eingang in die hinteren Luftzellen; *Eing. d. ob. Luftz.* Eingang in die oberen Luftzellen; *Eing. d. vord. Luftz.* Eingang in die vorderen Luftzellen; *Fen. vest.* Fenestra vestibuli; *Gel. f. Qu.* Gelenkflächen für das Quadratum; *Öffn. d. Tub. Eust.* Öffnung der Tuba Eustachii.

perilymphaticus genannt hat. Er beschreibt diesen Verlauf für eine Vene (*V. jugularis interna*) der Gans. Beim Waldkauz schließt sich das Verhalten der *V. auris* als der einzigen in der Nähe des *N. vagus* verlaufenden Vene an die Verhältnisse an, die HASSE für das Huhn angibt. Hier ist das Foramen jugulare externum von dem *Recessus scalae tympani* durch eine Knochenwandung geschieden, die *V. jugularis interna* liegt aber ventral der *Fenestra cochlearis* noch eine Strecke frei unter der Paukenhöhlenschleimhaut. Beim Waldkauz ist die Vene durch ihren Verlauf im *Canalis Fallopieae* ganz vom *Cavum tympani* getrennt. Entweder ist die *V. jugularis interna* beim Waldkauz verschwunden, dann wäre das Foramen jugulare externum vollständig zur *Fenestra cochlearis* geworden; oder die beschriebene Vene entspricht einer *V. jugularis interna*, dann hätte sich ein Teil des Foramen jugulare von der *Fenestra cochlearis* getrennt und fällt mit dem Foramen stylomastoideum zusammen. Der *N. vagus* ist

ebenfalls vom Recessus scalae tympani und von der Vena jugularis interna (V. auris) geschieden. Er verläuft in einem eigenen Knochenkanal; der

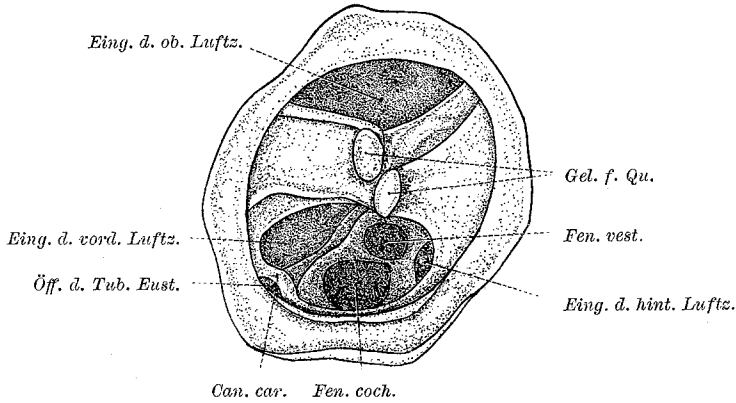


Abb. 41. *Syrnium aluco* L. Wie Abb. 40. Schleimhaut im Recessus scalae tympani entfernt.
Fen. coch. Fenestra cochlearis; übrige Bezeichnungen wie in Abb. 40.

N. glossopharyngeus dagegen zieht eine kurze Strecke im Recessus scalae tympani, ventral zwischen Saccus perilymphaticus und Knochen-

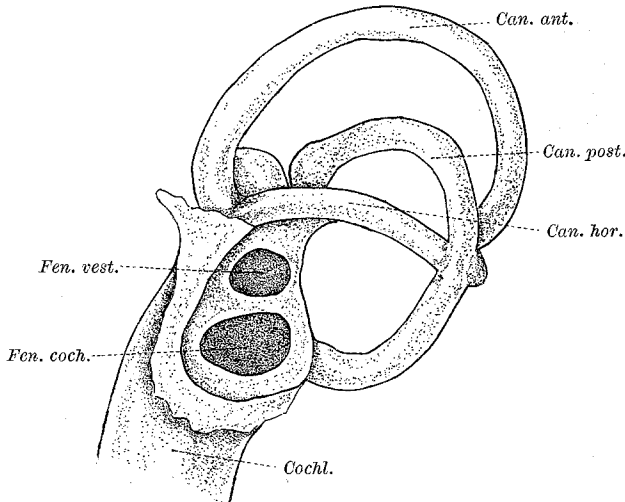


Abb. 42. *Syrnium aluco* L. Linkes knöchernes inneres Ohr. *Can. ant.* Canalis semicircularis anterior; *Can. hor.* Canalis semicircularis horizontalis; *Can. post.* Canalis semicircularis posterior; *Cochl.* Cochlea; *Fen. coch.* Fenestra cochlearis; *Fen. vest.* Fenestra vestibuli.

wandung liegend, durchbohrt dann aber die Schädelknochen und mündet selbständig medial und rostral des N. vagus aus.

Die Fenestra cochlearis selbst ist nicht deutlich abgegrenzt (Abb. 40). Sie liegt ventral und lateral der Fenestra vestibuli und wird von der

Membrana tympani secundaria verschlossen. Diese besteht aus der Paukenhöhlenschleimhaut, einer dicken losen Bindegewebsschicht und der Wand des Ductus perilymphaticus. Die Schleimhaut und das Bindegewebe bedecken den ganzen ventralen Teil des Recessus cavi tympani. So ist bei nicht verletztem Schleimhautüberzug die Fenestra cochlearis gar nicht zu bemerken (Abb. 40). Entfernt man die Schleimhaut, so wird eine Öffnung sichtbar, die ventral und etwas lateral der Fenestra vestibuli liegt; sie ist oval und etwas größer als diese (Abb. 41). Die Fenestra cochlearis liegt in einer Ebene, die um ungefähr 90° gegen diejenige der Fenestra vestibuli geneigt ist. Wenn man die laterale Knochenbegrenzung entfernt, so erscheint ein Foramen, das sich in der gleichen Ebene befindet wie die Fenestra vestibuli und von ihr durch einen dünnen Knochenstab getrennt ist (Abb. 42). Es stellt den eigentlichen Eingang in der Cochlea dar. Der Raum zwischen dieser Öffnung und der Schleimhaut der Paukenhöhle ist durch das erwähnte lockere Bindegewebe ausgefüllt.

Zusammenfassung.

Eine vordere Ohrklappe und eine hintere Federmuschel findet sich bei *Syrnium aluco* L., *Asio otus* L., *Strix flammea* L.; bei *Pisorhina scops* L. und *Nyctala tengmalmi* GM. ist die Ohröffnung weit nach vorn verschoben, eine Ohrklappe fehlt; *Athene noctua* SCOP. hat keine besonderen äußeren Ohrbildungen.

Durch Aufstellen der Ohrklappe entsteht ein Trichter, der die Schallwellen auffängt und in die Ohröffnung leitet.

Am äußeren Ohr finden sich ein hinterer, ein oberer und ein vorderer Ohrmuskel; sie leiten sich vom Sphincter colli ab und werden vom Ramus auricularis des N. facialis versorgt.

Antagonisten zu den Ohrmuskeln sind nicht vorhanden; einen funktionellen Ersatz bilden die Hautspannungen, die durch die Kontraktion der Ohrmuskeln entstehen.

Die Ohröffnungen sind beim Waldkauz im Gegensatz zu anderen Eulen, z. B. *Asio otus*, auf beiden Seiten symmetrisch entwickelt.

Ein Gehörgangswulst (SCHWALBE) fehlt beim Waldkauz.

Das Trommelfell ist in einem knöchernen Rahmen ausgespannt, der sich über den Processus oticus des Quadratum hinwegzieht.

Der Processus oticus des Quadratum ist geteilt; der hintere Teil liegt in der Paukenhöhle und gelenkt mit dem Prooticum, der obere Teil mit dem Squamosum.

In den Nebenhöhlen des Cavum tympani treten knöcherne Stützbalkchen auf, die sekundäre Bildungen darstellen.

Zwischen vorderer Luftkammer und Tuba Eustachii findet sich auf beiden Seiten eine ziemlich große Kommunikationsöffnung.

Die Durchbohrungen des Stapes sind keine Gefäßlöcher; sie legen sich erst auf späten Stadien an.

Die Leistungsfähigkeit des schalleitenden Apparates wird durch die Größe des Trommelfelles und die Auftreibung der Stapesfußplatte günstig beeinflusst.

Stapes und Extracolumella sind durch Synchondrose verbunden.

Das beim Waldkauz nur membranöse Siphonium und die Bandmasse, die vom Processus infracolumellaris ventralwärts zieht, sind vielleicht der Rest einer ursprünglich vorhanden gewesenen Extracolumella-Unterkiefer-Verbindung.

Der Mittelohrmuskel der Vögel dürfte homolog dem *M. stapedius* der Mammalia sein (gleiche Innervation, Insertion an einem Skeletteil, der vom Hyoidbogen abstammt); der *M. stapedius* der Vögel fungiert als Laxator des Trommelfells. Ein *M. tensor tympani* fehlt den Vögeln.

Der *Canalis Fallopie* ist auf seinem ganzen Verlauf knöchern geschlossen.

Die *Chorda tympani* zweigt sich vom *Ramus auricularis* ab; ihre Anheftung an das *Ligamentum Platneri* schützt sie vor Zerreißen.

Die Arterie im *Canalis Fallopie* ist eine *A. stapedia*.

Die Vene im *Canalis Fallopie* entspricht wohl *GADOWS V. auris* (= *V. jugularis interna*).

Durch den *Recessus scalae tympani* läuft keine Vene. Die *V. jugularis interna* ist beim Waldkauz entweder verschwunden, oder ihr entspricht die Vene im *Canalis Fallopie*.

Zum Schluß möchte ich mir erlauben, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. *VERSLUYS*, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die Erlaubnis, im II. Zoologischen Institut der Universität in Wien arbeiten zu dürfen, sowie für das ständige Interesse an dieser Arbeit, für mancherlei Anregungen und Ratschläge, ferner auch für die Unterstützung durch Beschaffung von Material. Besonderer Dank gebührt auch dem Assistenten am II. Zoologischen Institut der Universität in Wien, Herrn Dozent Dr. *MARINELLI*, der mir in dankenswerter Weise den größten Teil der von mir bearbeiteten Eulen beschafft hat. Einige Exemplare stammen aus dem Naturhistorischen Staatsmuseum in Wien; für die Überlassung dieses Materials bin ich dem Sammlungsleiter der ornithologischen Abteilung, Herrn Dr. *SASSI*, zu großem Dank verpflichtet. Auch dem Direktor des Tiergartens in Schönbrunn, Herrn Dr. *ANTONIUS*, möchte ich an dieser Stelle für die liebenswürdige Überlassung von Material danken.

Literaturverzeichnis.

- Borovička, J.:** Der äußere Gehörgang einiger Hausvögel und seine Umgebung. Prag. Arch. Tiermed. 7 (1927). — **Breschet, G.:** Recherches anatomiques et physiologiques sur l'organe de l'audition chez les oiseaux. Paris 1836. — **Breuer, J.:** Über das Gehörorgan der Vögel. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 116, 249—291 (1907). — **Cords, E.:** Beiträge zur Lehre vom Kopfnervensystem der Vögel. Anat. H., 26, 49—100 (1904). — **Collett, A.:** On the asymmetry of the skull in *Strix Tengmalmi*. Proc. Zool. Soc. Lond. 1871, 739—743. — **Dombrowski, B.:** Über das Mittelohr der Vögel. Rev. zool. russe 1925. — **Eschweiler, R.:** Zur Entwicklung des schalleitenden Apparates mit besonderer Berücksichtigung des M. tensor tympani. Arch. mikrosk. Anat. 63, 150—196 (1904). — **Freund, L.:** Das äußere Ohr der Säuropsiden. Zool. Anz. 66, 319—325 (1926). — **Froriep, A.:** Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Arch. f. Anat. 1885. — **Gadow-Selenka:** Das Ohr der Vögel. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs 6, IV, 459—471 (1891). — **Gaupp, E.:** Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Erg. Anat. 8 (1898). — Die Gehörknöchelchen- und Unterkieferfrage. XVIe Congrès international de Médecine, Budapest. Compte rendu, Section I, 1er Fascicule 1909, 81—101. — Die Reichertsche Theorie. Arch. Anat. (1912). — **Gray, A.:** Das Labyrinth des Aves. Proc. roy. Soc. Lond. (B) 80, 517—528. — **Grosser u. Brezina:** Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien. Morph. Jb. 23, 289 (1895). — **Hasse:** Der Bogenapparat der Vögel. Z. Zool. 598—654. — Morphologie des Labyrinthes der Vögel. Anat. Studien, herausgeg. von Hasse, 2. H., Nr VI (1871). — **Held:** Die Cochlea der Säuger und Vögel. Handbuch für normale und pathologische Physiologie 11 (1926). — **Hochstetter, F.:** Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Krokodile. Voeltzkow: Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905 4 (1906). — **Kaup:** Monography of the Strigidae. Trans. Zool. Soc. Lond. 4. — **Killian, G.:** Zur vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz., 5, 226—229 (1890). — **Kolmer, W.:** Bau der statischen Organe. Handbuch für normale und pathologische Physiologie 11, 767—790 (1926). — **Krause, G.:** Die Columella der Vögel. Berlin: Friedländer u. Sohn 1901. — **Magnus, H.:** Untersuchungen über den Bau des knöchernen Vogelkopfes. Z. Zool. 21, 1—108 (1870). — **Nitzsch, Chr. L.:** Osteografische Beiträge zur Naturgeschichte der Vögel. Leipzig: C. H. Reclam 1811. — **Peters:** Über die Gehörknöchelchen und den Meckelschen Knorpel bei Crocodilen. Mber. Akad. Wiss. Berlin 1867. — **Plate, L.:** Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, II. Teil (1924). — **Rabl, K.:** Über das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anz. 2, 219—227 (1887). — **Rathke, H.:** Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier (1857). — **Reichert, C.:** Über die Visceralbogen der Wirbeltiere im Allgemeinen und deren Metamorphosen bei Vögeln und Säugetieren. Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1837, 120—222. — **Retzius, G.:** Das Gehörorgan der Wirbeltiere. II. Rept., Aves, Mammalia. Referat im Biol. Zbl. 5, 42 (1885—1886). — **Schwalbe, G.:** Über den Gehörgangswulst der Vögel. Arch. f. Anat. 1890. — **Slonaker, J. R.:** A physiological Study of the Anatomy of the eye and its accessory parts of the english Sparrow (*Passer domesticus*). J. of Morph. 31, 351—459. Philadelphia 1918. — **Stresemann, E.:** Handbuch der Zoologie

7, 2. Hälfte (1927). — **Susehkin, P. P.:** Zur Morphologie des Vogelskeletts. I. Schädel von *Tinnunculus*. Nouv. Mém. Soc. Imp. Natur. Moscou **16** (1899). — **Tiedemann, F.:** Zoologie. II. Anatomie und Naturgeschichte der Vögel (1810). — **Versluys, J.:** Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zool. Jb. **12** (1898). — Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **19** (1903). — Das Streptostylieproblem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden. Zool. Jb., Suppl. **15**, **2** (Festschrift Spengel) (1912). — Über Streptostylie und ähnliche Zustände bei Sauropsiden. Verh. 8. internat. Zool.-Kongr. zu Graz 1912. — Skelett, Muskulatur und Sinnesorgane. In: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere von Ihle, van Kampen, Nierstraß, Versluys. Deutsch bei: Julius Springer, Berlin 1927.
