Zoologie

# Die Entwicklung des Geruchsorgans bei der Sturmmöve und der Seeschwalbe

# Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der-

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald

vorgelegt von

Hanna Schüller

aus Breslau

## Gedruckt mit der Genehmigung der Philospohischen Fakultät der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald

Dekan: Prof. Dr. Metzner Referent: Prof. Dr. Matthes

Korreferent: Dr. Seifert

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Juni 1938

ISBN 978-3-662-31429-6 DOI 10.1007/978-3-662-31636-8 ISBN 978-3-662-31636-8 (eBook)

Die Arbeit erscheint gleichzeitig als Heft 1, Bd. 109, der Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH (Aus dem Zoologischen Institut der Universität Greifswald.)

# Die Entwicklung des Geruchsorgans bei der Sturmmöve und der Seeschwalbe<sup>1</sup>.

#### Von Hanna Schüller.

Mit 19 Textabbildungen.

(Eingegangen am 1. August 1938.)

#### Einleitung.

Über das Geruchsorgan der Vögel weist die Literatur eine Reihe von Arbeiten auf, die sich meist auf den Bau des fertigen Organs beziehen. E. ist für fast alle Ordnungen untersucht: Schultze 1862, Parker 1869, Exner 1872, Giebel 1876, Parker 1879, Skarpa 1888, Ganin 1890, Gegenbaur 1890, Dieulafé 1904/05, Technau 1936.

Die Entwicklung des Geruchsorganes wurde eingehend nur für Gallus untersucht. Unsere Kenntnisse hiervon beruhen im wesentlichen auf den Arbeiten von Kölliker 1860, Born 1879, Putelli 1888, Preobraschensky 1892, Beecker 1903, Cohn 1903, Branca 1908,

Bei sonstigen Vogelarten wurde eine Reihe von Entwicklungsstadien von Melopsittacus (Abraham 1901 und Dieulafé 1905) und von Anas (Beecker 1903 und Dieulafé 1905) untersucht.

Da nun bezüglich der Homologie der drei Muscheln im Geruchsorgan der Vögel auf Grund der bisherigen Untersuchungen eine endgültige Entscheidung nicht getroffen werden konnte (MATTHES 1934), lag es nahe, die Entwicklung der Vogelnase einmal zusammenhängend an einem anderen Material zu untersuchen. Ich wählte als Untersuchungsobjekt Larus canus, die Sturmmöve, und verfolgte die Entwicklung vom 5. Tage, d. h. vom Riechsack, bis zum Schlüpfen, d. h. dem fertigen Geruchsorgan. Zum Vergleich wurden die wichtigsten Stadien von Sterna hirundo, der Flußseeschwalbe, herangezogen. Beide Formen weisen als interessante Sonderbildung das Zusammenfließen der beiderseitigen Nasenhöhlen im Bereich des Vorhofes auf. Außerdem konnte im Laufe der Untersuchung die bisher meines Wissens unbekannte Entwicklung der pneumatischen Lufträume im Schädel der Vögel, für die ich nur eine kurze Bemerkung bei Born und Cohn gefunden habe, klargestellt werden. Für die Larinae und Sterniae gibt Technau 1936 eine Übersicht über die Bildung des Geruchsorganes von Larus ridibundus und Sterna fuliginosa im erwachsenen Zustand; Fanny Bignon 1889 beschreibt das Luftsacksystem der erwachsenen Sturmmöve. Weitere Angaben, insbesondere entwicklungsgeschichtliche, sind mir über die Lari nicht bekannt.

Für die Anregung und Anleitung zu der Arbeit bin ich Herrn Professor Dr. Matthes zu großem Dank verpflichtet. Nach seinem Weggang durfte ich die Arbeit im Zoologischen Institut vollenden, wofür ich Herrn Dozenten Seifert bestens danke. In dieser Zeit ließ mir Herr Professor Dr. Peter reiche Unterstützung während der Ausführung der Arbeit zuteil werden. Es ist mir ein aufrichtiges Bedürfnis, Herrn Professor Dr. Peter meinen besonderen Dank auszusprechen.

### Material und Technik.

Mein Material bestand aus Embryonen vom 5. Tage der Entwicklung bis zum Schlüpfen und aus geschlüpften Tieren. Um die Embryonenreihe zu gewinnen, entnahm ich in den Jahren 1936 und 1937 Eier aus noch unvollständigen und daher unbebrüteten Gelegen der Fährinsel bei Hiddensee. Ich spreche an dieser Stelle Herrn Studienrat Dr. HÖEFFGEN, dem Vorsitzenden des Ornithologischen Vereins in Stralsund und Betreuer des Vogelschutzgebietes auf der Fährinsel, für sein freundliches Entgegenkommen und die Überlassung des Materiales meinen besten Dank aus. Die im Brutofen sich entwickelnden Embryonen wurden von ihren Eihüllen befreit und je nach Größe des Objektes 1/2—1 Stunde in Bouinscher Flüssigkeit fixiert und

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> D 9.

unter Anbringung einer Richtebene in Frontal- und Transversalschnittserien von  $10-20~\mu$  Schnittdicke zerlegt. Die Hauptentwicklungsstadien modellierte ich nach der Born-Peterschen Wachsplattenmodelliermethode, und zwar die Riechschleimhaut und das indifferente Epithel der Nasenhöhle und außerdem das im Bereich der äußeren Nasenöffnung und Choane angrenzende Epithel. Nur in dem letzten Modell (Abb. 18) sind die Hohlräume mit ihrem Epithel als solide Masse dargestellt.

Zur Kennzeichnung des Entwicklungsgrades habe ich die Gesamtlänge (Fadenlänge über den Rücken von der Stirn bis zur Schwanzknospe), Kopflänge und Kopfbreite (gegenseitiger Abstand der Augenmitten) bestimmt, die Tage der Brutdauer angegeben und die Stadien, mit denen des Hühnchens nach den Keibelsechen Normentafeln verglichen. Folgende Tabelle gibt die Übersicht über die benutzten Schnittserien.

#### Sturmmöve.

Stadium	Gesamt- länge in mm	Kopf- länge in mm	Augen- abstand in mm	Brut- dauer in Tagen	Normentafeln Nr.	Gesamt- und Teilmodell	Schnitt- abbildung
1	37	15	15	6	27 und 28		
	38	18	15	6	27 und 28	GM. Abb. 1	
	39	20	18	6	27 und 28		
	40	$\frac{21}{21}$	18	6	27 und 28		
2	42	20	$\overline{20}$	$6^{1}/_{2}$	29		
	45	$\frac{1}{2}$	20	$6^{1/2}$	$\frac{1}{29}$		
	45	22	20	$6^{1/2}$	29	GM. Abb. 2	
3	48	24	$\overline{23}$	$\frac{6^{1/2}}{7}$	30		
_	48	24	25	7	30	GM. Abb. 3	4
4	44	23	21	8			
	50	26	24	8		GM. Abb. 5	8a, b, c
	,					TM. Abb. 7	6a, b, c
	58	32	28	10			, ,
	65	33	30	10			
	70	32	30	11			
5	78	38	34	12		TM. Abb. 9a und b	
						TM. 12	11, 10a, b, c
	85	38	37	13			, , , .
	93	40	36	15			
	97	55	36	16			
	120	50	37	17			
6	130	51	38	18		TM. Abb. 13a, b	15, 14a, b, c
$rac{6}{7}$	170	65	42	26	geschlüpft	TM. Abb. 18	16a, b, c, 17

Außerdem wurden entsprechende Stadien der Seeschwalbe untersucht.

Die Arbeit gliedert sich in zwei Hauptteile: Im ersten Teil werden die von Larus canus untersuchten Stadien in der Reihenfolge ihres Alters beschrieben. Der zweite Teil bringt eine zusammenfassende Darstellung der Entwicklung der einzelnen Nasenabschnitte, in die auch der Befund von Sterna eingefügt, die Literatur besprochen und die Frage nach der Homologie der Muscheln erörtert werden soll.

#### I. Teil: Stadienbeschreibung.

Larus canus.

Stadium 1. Als Ausgangspunkt benutzte ich einen Sturmmövenembryo, der den Abb. 27 und 28 der Keibelschen Normentafeln für das Hühnchen entspricht, und dessen Geruchsorgan in Abb. 1 von lateral dargestellt ist.

In der Nasengegend ist folgende Entwicklungsstufe erreicht: Die Ränder des Naseneinganges, der laterale und mediale Nasenfortsatz, haben die Riechgrube überwölbt, wodurch die Gesichtsfläche deutlich gebogen in die Gaumenfläche übergeht. Der Eingang ist eine von oben nach unten verlaufende und gebogene

Spalte, deren größerer Teil sich nach vorn und auf die Gesichtsfläche öffnet, deren kleinerer Teil aber infolge der unten nicht miteinander verwachsenen Nasen-

fortsätze auch nach unten und hinten auf die Gaumenfläche sieht.

Das Geruchsorgan selbst ist ein taschenförmiger Blindsack, seine dorso-ventrale Ausdehnung größer als die apico-caudale. Der untere Teil weist an seiner lateralen Wand eine deutliche Konkavität auf, die erste Anlage der mittleren oder primären Muschel, die nach vorn durch eine sehr flache Leiste begrenzt wird. Im oberen Teil dagegen sind beide Wände konvex und lassen noch keine weitere Modellierung erkennen. Weitere Differenzierungen, besonders die Andeutung des Jacobsonschen Organes, sind in diesem Stadium nicht erkennbar.

Stadium 2. Es entspricht etwa Abb. 29 der Normentafeln. Der Rumpf hat sich gestreckt, die Nackenbeuge verschwindet, und der Hals ist deutlicher abgesetzt.

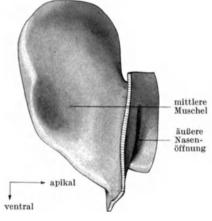


Abb. 1. Larus canus, Stad. 1. Rechtes Geruchsorgan seitlich gesehen. Vergr. 80fach.

Auch im vorderen Teil des Kopfes sind große Veränderungen vor sich gegangen. Durch die Verwachsung von innerem und äußerem Nasenfortsatz wird die früher

einheitliche Öffnung des Riechsackes in die beiden Aperturen geteilt, auf der Gesichtsfläche in die Apertura externa, die äußere Nasenöffnung oder Narine, und auf der Gaumen- oder Mundhöhlenfläche in die Apertura interna oder primitive Choane. Außerdem beginnt der Oberschnabel zwischen den mittleren Nasenfortsätzen vorzuwachsen. Er knickt die Gesichtsfläche gegen die Gaumenfläche ab.

Diese Veränderung ist in dem vorliegenden Stadium bereits weit fortgeschritten. In Abb. 2 sieht der vordere Teil der Nasenöffnung, die langgestreckte rinnenförmige Narine, nach vorn, die Choane dagegen nach unten. Zwischen ihnen hat das Mesoderm die einander zugekehrten und verklebten

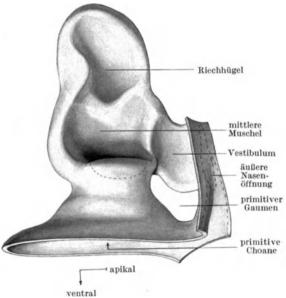


Abb. 2. Larus canus, Stad. 2. Rechtes Geruchsorgan seitlich gesehen. Vergr. 60fach.

Flächen der Gesichtsfortsätze durchbrochen und so einen kurzen primitiven Gaumen gebildet. Er erscheint in Abb. 2 als Öffnung, da nur das ihn begrenzende Epithel der Nasen- und Mundhöhle modelliert wurde. Sein Epithel, das

schmal gefurcht die beiden Nasenöffnungen verbindet, verläuft rechtwinklig. Die Wände der äußeren Nasenöffnung sind miteinander verklebt, während die

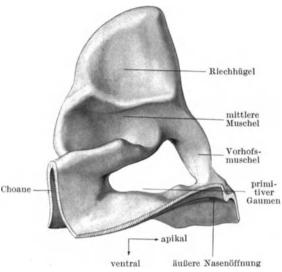


Abb. 3. Larus canus, Stad. 3. Rechtes Geruchsorgan seitlich gesehen. Vergr. 40fach.

primitive Choane stets weit offen bleibt. Im Vergleich zu dem vorigen Modell hat auch der Riechsack selbst erheblich an Ausdehnung und Formbildung zugenommen. Er erstreckt sich als eine nach medial gewölbte Tasche weiter nach oben und weist lateral eine reichere Modellierung auf. Als Verbindung zur äußeren Nasenöffnung hat sich das Vestibulum ausgebildet, dessen Wände ebenso wie die äußeren Nasenöffnungen miteinander verklebt sind. Eine Leiste bildet seine hintere Begrenzung zur mittleren Muschel. Diese ist jetzt tief eingesunken und beginnt sich an ihrem unteren, durch eine gestrichelte Linie angegebenen Rande aufzurollen. Daran schließt sich nach

unten der Choanengang. Nach oben ist die mittlere Muschel ebenfalls durch einen ziemlich dicken Wulst von dem obersten Teil des lateralen Riechsackes

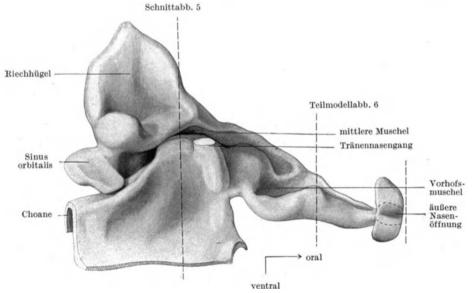


Abb. 4. Larus canus, Stad. 4. Rechtes Geruchsorgan seitlich gesehen. Vergr. 35fach.

abgegrenzt, der als Anlage der sekundären Muschel oder des Riechhügels lateral eine tiefe Konkavität aufweist.

Stadium 3. Es entspricht dem Hühnerembryo, der in Abb. 30 der Normentafeln dargestellt ist. Die Krümmung des Körpers hat weiter abgenommen, der Hals ist gestreckt.

Durch das weitere Vorwachsen der den Schnabel bildenden Gewebe wird die äußere Nasenöffnung nach vorn und unten verlegt. Der Winkel, den das Epithel des Gaumens bildet, ist dadurch aus einem rechten in einen stumpfen übergegangen, so daß Narine und Choane fast wieder in der gleichen Ebene liegen (Abb. 3). Auch sind Narine und Choane durch Verlängerung des primitiven

Gaumens weiter voneinander entfernt. Entsprechend der Verlängerung der Narine hat sich die Richtung des auch hier noch verklebten Vestibulums geändert. Außerdem ist es gegenüber dem vorigen Stadium erheblich verlängert und nach vorn und unten ausgezogen. Eine Vorhofsmuschel ist nur schwach angedeutet.

Der Riechsack selbst hat seine Lage gegenüber dem vorigen Stadium kaum verändert. An der lateralen Fläche begegnen wir wieder den beiden Muscheln. Die mittlere Muschel hat von vorn nach hinten an Länge und Tiefe wesentlich zugenommen. Sie weist bereits den ersten halben Gang einer Umrollung auf. Der darüber befindliche Riechhügel ist in allen Richtungen verlängert und nach oben spitz ausgezogen. Eine scharf nach lateral vorspringende Leiste, die sich aus dem Wulst des vorigen Stadiums herausdifferenziert hat, trennt ihn scharf von der mittleren Muschel.

Stadium 4. Es entspricht Abb. 31 der Normentafel. Am vordersten Teil des Kopfes ist der Unterschnabel gebildet und der Oberschnabel weiter stark vorgewachsen.

Auf Grund dieser Entwicklung und infolge der Firstbildung beim Oberschnabel rückt die äußere, wie bisher



Abb. 5. Larus canus, Stad. 4. Schnitt durch dasrechte Geruchsorgan im Gebiet der stärksten Aufrollung der mittleren Muschel. Vergr. 30 fach.

verklebte Nasenöffnung noch weiter nach vorn und seitlich. Da aber die Lage der eigentlichen Riechhöhle im Kopf wesentlich erhalten geblieben ist, hat die Verbindung zwischen ihr und der äußeren Nasenöffnung, d.h. das Vestibulum, merklich an Länge zugenommen. Dadurch erklärt sich die bedeutende Verlängerung im vordersten Teil des Geruchsorganes in Abb. 4. Weiterhin fällt gegenüber dem vorigen Modell auf, daß sich an der lateralen Wand des Vestibulums die Vorhofsmuschel ausgebildet hat. Sie ist so weit entwickelt, daß die laterale Wand bis zur Mitte der medianen Wand aufgebogen ist und erstreckt sich nach hinten über den Anfang der mittleren Muschel hinaus. das blinde Ende des Vorhofes fast bis an die Choane heran und ist von ihr nur durch eine bindegewebige Leiste getrennt. In diesem Zusammenhang sei auch darauf hingewiesen, daß hier das Narine und Choane verbindende Epithel des primitiven Gaumens im Gegensatz zu den früheren Stadien nicht modelliert ist, so daß die äußere Nasenöffnung in der in Frage stehenden Abbildung keine Verbindung mehr mit der Choane zeigt.

Ein völlig verändertes Aussehen bietet auch die laterale Wand der Riechhöhle, die jetzt eine reiche Differenzierung aufweist. Die mittlere Muschel hat an Länge und Tiefe weiter wesentlich zugenommen. Während sie früher von vorn gesehen etwa in gleicher Ebene mit der oberen Muschel ihren Anfang nahm, ist jetzt ihr vorderer Teil infolge des Schnabelwachstums vor die obere Muschel gerückt und reicht an der gleichen Stelle, wie oben bemerkt, sogar über das hintere Ende der Vorhofsmuschel hinaus. Etwa in der Mitte ihrer gesamten Längenausdehnung zeigt der die mittlere Muschel herausmodellierende Gang im Gebiet ihrer stärksten Aufrollung (Abb. 5) 1<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Windung. An dieser Stelle berühren sich fast die Epithelien der beiden begrenzenden Nasenwände. Kurz davor geht die Nasenhöhle unten in die Choane über. Hier finden wir an ihrer lateralen Wand als neue Bildung den verklebten, aber mit dem Epithel der Choane vereinigten Tränennasengang.

Der Riechhügel schließlich ist gegenüber dem vorigen Stadium höher geworden. Seine vordere Begrenzung ist eine tütenförmige Bildung des Firstes

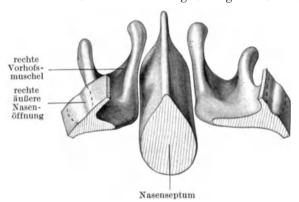


Abb. 6. Larus canus, Stad. 4. Linker und rechter Vorhof des Geruchsorgans in ihrem eigentümlichen Verhalten zum Nasenseptum von vorn und oben gesehen. Vergr. 55 fach.

der Riechhöhle, der im Anschluß daran nach lateral und unten überhängt und so eine "Sicheltasche" bildet (Fleischmann). Nach unten wird der Riechhügel durch eine scharfe Leiste von der mittleren Muschel abgesetzt, die Begrenzung des mittleren Nasenganges. Am hinteren Rande des Riechhügels zeigt die Nasenhöhle eine Aufwulstung, die nach lateral und oben strebt. Hinter dieser Bildung geht der nach hinten steil abfallende First der Nasenhöhle in den Choanengang über.

Am hinteren Ende der mittleren Muschel findet sich, oben und lateral, ein kurzer breiter Gang, der in einen taschenförmigen Blindsack mündet. Er stellt die Anlage des Hohlraumsystems im Schädel der Vögel dar und erstreckt sich als lufterfüllter Sack seitlich und nach hinten.

Im folgenden greifen wir noch einmal auf den Vorhof zurück; denn in seinem Gebiet setzt in diesem Stadium eine ganz besondere Entwicklung ein. Im Hinblick darauf wurde ein Teilmodell (Abb. 6) angefertigt, das die Lage des linken und rechten Vestibulums zum Nasenseptum kennzeichnet. Wie die Abbildung zeigt, nähert sich das Vestibulum nach medial stark dem Septum, ohne es jedoch zu berühren. Das Septum selbst ist ein walzenförmiges, im Querschnitt tropfenförmiges Gebilde, etwa von der Breite des Vorhofes, diesen jedoch unten und oben an Höhe übertreffend. Oben ist es in eine Leiste ausgezogen, die nach hinten höher wird.

Stadium 5. Es soll die Entwicklung des Geruchsorganes einer 9 Tage alten Sturmmöve zeigen.

Vergleicht man das Modell dieses Stadiums mit dem vorigen, so unterscheidet es sich wesentlich durch die Länge, die etwa das Zweieinhalbfache gegenüber der vorigen beträgt. An diesem Wachstum sind fast alle Teile des Organes gleichmäßig beteiligt. Im übrigen bestehen weder grundsätzliche Änderungen in Lage

oder Ausdehnung der Teile noch in ihren Proportionen zueinander, so daß auf Grund dieser Übereinstimmung darauf verzichtet wurde, für das 5. Stadium noch einmal ein Bild des ganzen Modelles zu geben. Nur solche Teile wurden abgebildet, bei denen wichtige neue Einzelheiten festgestellt werden konnten, nämlich der Vorhof im Gebiet der äußeren Nasenöffnung, die mittlere Muschel an der Stelle

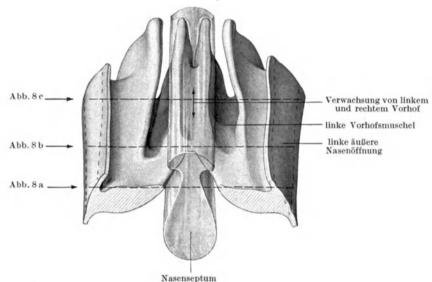


Abb. 7a. Larus canus, Stad. 5. Linker und rechter Vorhof des Geruchsorgans in ihrem eigentümlichen Verhalten zum Nasenseptum von vorn und oben gesehen. Vergr. 50fach.

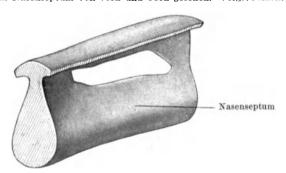


Abb. 7b. Larus canus, Stad. 5. Nasenseptum im Gebiet der in Abb. 7a dargestellten Vorhöfe von vorn und seitlich gesehen. Vergr. 50fach.

ihrer stärksten Aufrollung und das pneumatische Hohlraumsystem im hinteren Bereich der Nasenhöhle und Choane.

Abb. 7a stellt die beiden Vorhöfe von oben und vorn gesehen in ihrem eigentümlichen Verhalten zum knorpeligen Septum dar; letzteres ist durchsichtig gedacht, so daß die Nasenepithelien durchschimmern. An den Außenseiten der Abbildung ist die noch immer verklebte Narine erkennbar, die gegenüber dem vorigen Stadium nun wieder länger geworden ist. Sie kommt in ihrem Verhältnis von Länge zu Höhe den Maßen des schlüpfenden und erwachsenen Tieres schon näher. Der sich anschließende Vorhof zeigt zwei nach oben strebende

Leisten, die sich aus den ausgebogenen Wänden des vorigen Stadiums herausdifferenziert haben. Die seitliche begrenzt von lateral die tief sich einsenkende



Abb. 8a, b, c. Larus canus, Stad. 5. Schnitte durch den Schädel im vorderen, mittleren und hinteren Gebiet der Vorhöfe und des Nasenseptums. Vergr. 30fach.

Vorhofsmuschel, die mediale wächst nach der Mittellinie zu und ist oben eine Strecke weit bis zur Höhe der äußeren Nasenöffnung mit der Leiste der anderen



Abb. 9. Larus canus, Stad. 5. Schnitt durch das rechte Geruchsorgan im Gebiet der stärksten Aufrollung der mittleren Muschel. Vergr. 30fach.

Seite verschmolzen. Damit besteht zwischen den beiden Vorhöfen eine epitheliale Verbindung, die auf der Schnittbildung 8b des entsprechenden Gebietes deutlich zum Ausdruck kommt. Als Folge dieser Verwachsung hat das im vorigen Stadium noch undurchbrochene Septum jetzt, wie Abb. 7b wiedergibt, eine Lücke erhalten. Es ist ferner nach oben weiter ausgezogen (Abb. 8a, b, c) und mit einem Dach versehen, von dem lateral zwei Knorpelleisten herabhängen. Die mediale stützt die Vorhofsmuschel, die laterale bildet die seitliche Wand einer Knorpelkapsel, die den Vorhof von drei Seiten umgibt. Diese Tatsachen gehen aus Abb. 8a, b, c deutlicher hervor als aus der Abb. 7b, da hier die knorpeligen Fortsätze des Sepums abgeschnitten gedacht werden müssen.

Im Gebiet der mittleren Muschel zeigt Abb. 9, daß der Prozeß der Aufrollung im Vergleich zum vorigen Stadium erheblich fortgeschritten ist, so daß die papierdünnen Muschellamellen jetzt nur einen sehr schmalen Raum zwischen sich lassen. An der Stelle ihrer stärksten Aufrollung weisen sie zwei volle Windungen auf.

Abb. 10 endlich gibt die Veränderungen wieder, die im hintersten Gebiet der Riechhöhle und der ersten Anlage des pneumatischen Hohlraumsystemes vor sich gegangen sind. Die Tiefe des Riechhügels

hat von lateral gesehen weiter zugenommen und aus dem aufgewulsteten hinteren Rand ist ein Haken herausdifferenziert. Unter ihm hat sich der im vorigen Stadium breite Ansatz, die Verbindung zwischen Nasenhöhle und pneumatischem Hohlraumsystem, zu einem schmalen Gang umgebildet. Der Blindsack dagegen ist um ein Vielfaches nach allen Seiten größer geworden. Ein Einschnitt von vorn teilt ihn in eine obere mediale und eine untere laterale Tasche.

Die weitere Entwicklung des Luftraumsystemes wurde bei 15, 16 und 17 Tage alten Embryonen untersucht. Da diese aber für die Entwicklung der

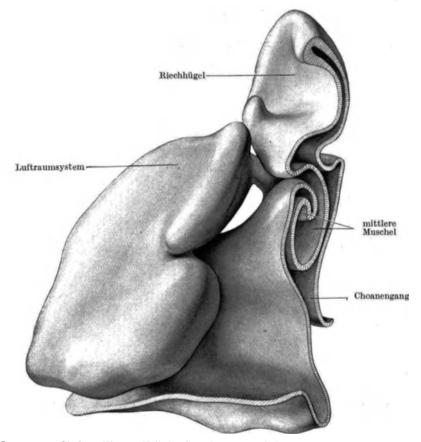


Abb. 10. Larus canus, Stad. 5. Hinterer Teil des Geruchsorgans mit Luftraumsystem seitlich gesehen. Vergr. 30fach.

eigentlichen Nasenhöhle keine wesentlichen Neuerungen bringen, wurden sie weder ausdrücklich als neue Stadien bezeichnet, noch modelliert. Die Ergebnisse, die sich aus den Schnittserien für die Entwicklung des Luftraumsystemes ergaben, ließen sich schematisch in die Umrißzeichnung eines Modelles des geschlüpften Tieres, d. h. des 7. Stadiums eintragen, wie es Abb. 11 zeigt.

In Vergleich zu dem 5. Stadium, dessen Luftsack mit einer schwarzen strichpunktierten Linie angegeben ist, hat sich in Stadium 5a — siehe fein gestrichelte Linie — sein hinterer Teil etwa um die doppelte Länge nach hinten ausgedehnt und in zwei sehr flache und infolge ihrer Lage unter dem Augapfel nach oben konkave Taschen gegliedert. Er stellt die Anlage des Sinus ethmoidalis dar und kommt seiner endgültigen Form schon recht nahe. Auch nach vorn hat sich der Luftsack des 5. Stadiums insofern weiterentwickelt, als die untere und äußere

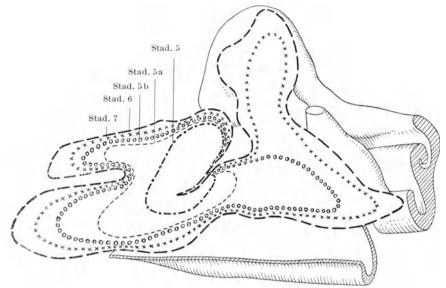


Abb. 11. Larus canus, Stad. 5, 5a, 5b, 6, 7. Schematische Darstellung der Entwicklung des Luftsacksystems seitlich gesehen. Vergr. 14fach.

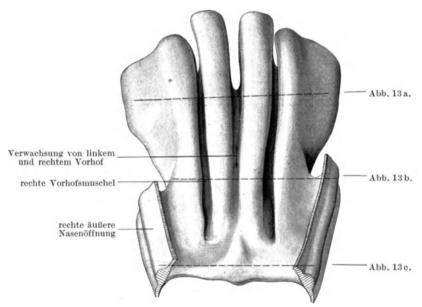


Abb. 12. Larus canus, Stad. 6. Linker und rechter Vorhof im Gebiet ihrer Verwachsung von vorn und und oben gesehen. Vergr. 30fach.

Tasche nicht mehr hinter der oberen, sondern weiter vorn beginnt. Auf Querschnitten besitzt sie im Gegensatz zu der schmalen, langgestreckten Ellipse der oberen Tasche fast kreisförmige Gestalt.

Einen Tag ältere Embryonen — Stadium 5 b — zeigen im Gebiet des Sinus ethmoidalis, abgesehen von seinem weiteren Auswachsen der schmalen Taschen

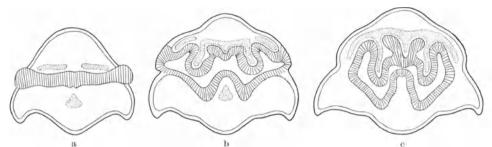


Abb. 13a, b, c. Larus canus, Stad. 6. Schnitte durch den Schädel im vorderen, mittleren und hinteren Gebiet der Vorhöfe mit schematischer Darstellung des Nasenseptums und seiner Knorpelleisten. Vergr. 20fach.

nach hinten, wenig Veränderung. Im vorderen Teil dagegen hat sich der untere Blindsack weit nach vorn bis zum Tränennasengang ausgedehnt. Er liegt der

Choanenwand dicht angeschmiegt und hat sich nach allen Seiten mächtig ausgedehnt. Doch bleibt er in bezug auf seine Höhe immer unterhalb des Riechhügels. In der Mitte seiner Ausdehnung weist er einen viereckigen Querschnitt auf und stellt den Sinus frontalis dar. Weiter vorn zeigt er kreisförmige Gestalt und kann als Anlage des Sinus maxillaris bezeichnet werden.

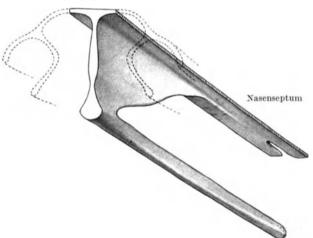


Abb. 14. Larus canus, Stad. 6. Nasenseptum im Gebiet der verwachsenen Vorhöfe von hinten und seitlich gesehen. Vergr. 30fach.



Abb. 15. Larus canus. Stad. 6. Schnitt durch das rechte Geruchsorgan im Gebiet der stärksten Aufrollung der mittleren Muschel. Vergr. 20fach.

Stadium 6. In ihm wurde die Entwicklung des Geruchsorganes einer 15 Tage alten Sturmmöve untersucht. Abgesehen von einer weiteren Längen- und Volumenzunahme liegen, wie beim vorigen Stadium, wesentliche Änderungen

nur im Gebiet des Vorhofes, der mittleren Muschel und des Riechhügels im Zusammenhang mit dem Luftsacksystem vor.

Wie Abb. 12 und 13 zeigen, hat sich die noch immer verschlossene äußere Nasenöffnung jetzt durch einen hervorstehenden Pfropf deutlich von dem

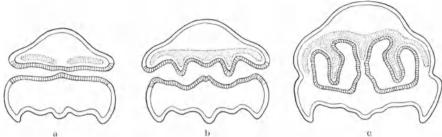


Abb. 16a, b, c. Larus canus, Stad. 7. Schnitte durch den Schädel im vorderen, mittleren und hinteren Gebiet der Vorhöfe mit schematischer Darstellung des Nasenseptums und seiner knorpeligen Leisten. Vergr. 20fach.

benachbarten Epithel abgesetzt. Auch der Vorhof ist im Bereich der Nasenöffnung immer noch verklebt; weiter nach hinten dagegen beginnt sich das



Abb. 17. Larus canus, Stad. 7. Schnittdurch das rechte Geruchsorgan im Gebiet der stärksten Aufrollung der mittleren Muschel. Versr. 20 fach.

Lumen durch Zugrundegehen der inneren Epithelschichten zu bilden (Abb. 13b und c). Die Verwachsung der beiden Vorhöfe ist nach vorn bis zur äußersten Grenze fortgeschritten und damit vollendet. Auch nach hinten hat sie um ein beträchtliches Stück, etwa um die Länge der äußeren Nasenöffnung, zugenommen. Die Vorhofsmuschel zeigt eine weitere Vertiefung nach unten und Verschmälerung nach oben, so daß die begrenzenden Leisten des Vorhofes wulstartig aufgequollen, sich oben fast berühren (vgl. Abb. 12a und 13b und c). Dieser Entwicklung entsprechend weist das Septum ein völlig verändertes Aussehen auf. Einmal ist, wie Abb. 14 zeigt, der untere Walzenteil weitgehend rückgebildet und auch vorn eine Verbindung zwischen ihm und dem in der Mediane gespaltenen Dach nicht mehr vorhanden. Weiterhin hat das Septum jenseits der Vorhofsverwachsung, also dort, wo sein unterer und oberer Teil wieder miteinander verbunden sind, eine T-förmige Form und gewinnt sehr an Höhe. Die lateralen vom Dach herabhängenden Knorpelleisten sind dem Tiefenwachstum der Vorhofsmuschel gefolgt (vgl. Abb. 13b und c).

Wie aus Abb. 15 hervorgeht, hat die mittlere Muschel  $2^{1}/_{2}$  Windungen an der Stelle ihrer stärk-

sten Aufrollung und erreicht damit das Maximum der Entwicklung in dieser Richtung; denn wie die Untersuchung späterer Stadien zeigt, nimmt von nun an merkwürdigerweise, ähnlich wie bei der Entwicklung von Melopsittacus, die Zahl der Umgänge wieder ab, bis schließlich beim Schlüpfen der endgültige

Zustand erreicht ist. Die morphogenetischen Vorgänge, die dieser Tatsache zugrunde liegen, sind bisher nicht untersucht. — Was die Entwicklung des Luftraumsystems angeht, so ergeben sich, wie die ×××× gezeichnete Linie in Abb. 11 zeigt, folgende Veränderungen: Beim Sinus ethmoidalis sind die beiden hinteren Taschen weiter nach hinten ausgewachsen, und der Einschnitt zwischen ihnen hat sich dadurch verlängert. Der bisher im Querschnitt viereckige Sinus frontalis ist in seinem mittleren Teil nach oben stark ausgewachsen. Dieser neu entstandene Luftsack legt sich in das mittlere Gebiet des Riechhügels ein und stellt damit die Anlage des Sinus orbitalis dar. Auch der vorderste, sich an den Sinus

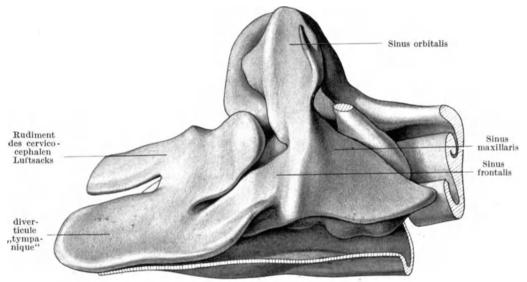


Abb. 18. Larus canus, Stad.7. Rechtes Geruchsorgan mit Luftsacksystem ohne vorderen Vorhof seitlich gesehen. Vergr. 14fach.

frontalis anschließende Teil des Luftsacksystemes, der Sinus maxillaris, hat sich weiter nach allen Seiten ausgedehnt und stärker differenziert. Er nimmt jetzt vorn im Gebiet des Vorhofsendes seinen Anfang und zeigt die Form einer dreiseitigen regelmäßigen Pyramide mit nach vorn gerichteter Spitze.

Stadium 7. Es entspricht dem Geruchsorgan eines 26 Tage alten Tieres, das eben geschlüpft ist.

Wie aus Abb. 16a, b und c hervorgeht, sind im Gebiet der äußeren Nasenöffnung und des Vorhofes die innersten Epithelschichten zugrunde gegangen und dadurch Lumina entstanden, so daß nun der Durchgang von einer Öffnung zur anderen möglich wird. Ferner ist der basale Teil des Septums im Bereich des Vorhofes völlig geschwunden, die seitlichen Knorpelspangen des Daches dagegen reichen tief herab. Die mittlere Muschel weist  $1^1/_2$  Umgänge auf, eine Zahl, die man auch beim erwachsenen Tier vorfindet (Abb. 17).

Das Luftraumsystem schließlich hat in den einzelnen Teilabschnitten seine Entwicklung in der gleichen Richtung fortgesetzt, wie im vorigen Stadium angegeben wurde. Wie Abb. 18 zeigt, reichen die beiden hinteren Blindsäcke des Sinus ethmoidalis noch weiter nach hinten als bisher, dabei erlangt der obere und

mediale eine stärkere Ausdehnung nach hinten zur Mediane, während der untere und laterale mehr seitlich nach hinten auswächst. Von einer Vereinigung mit dem entsprechenden der Gegenseite ist noch nichts zu bemerken, dagegen läßt die Beschaffenheit des Gewebes darauf schließen, daß das Auswachsen der Blindsäcke nach hinten noch nicht beendet ist. Über dem Sinus frontalis erfüllt der Sinus orbitalis die ganze Konkavität des Riechhügels und reicht nach oben bis zum First der Nasenhöhle. Vorn im Gebiet seines überhängenden dorsalen Randes bemerkt man einen kleinen, neuen, fingerförmigen Luftsack. Der Sinus maxillaris beginnt noch weiter vorn als bisher, nämlich unter dem Ansatz der mittleren Muschel in der Höhe des Vorhofsbodens.

#### II. Vergleichender Teil.

Allgemeine Entwicklung. Die erste Anlage des Geruchsorganes beim Hühnchen tritt nach Keibel und Cohn als Riechplatte auf und wird erst später, wie KOELLIKER, BORN und PREOBRASCHENSKY schildern, zur flachen rundlichen Delle, die vor dem Auge an der Unterseite des Hirns gelegen ist. An einem etwas weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadium, in dem das Geruchsorgan zum Riechgrübchen geworden ist, begann ich meine Untersuchungen an Sterna hirundo, während die Entwicklungsreihe von Larus canus erst zu der Zeit beginnt, in der das Geruchsgrübchen zu einer seitlich komprimierten Tasche geworden ist (Abb. 1). An der Öffnung, die nach vorn und unten sieht, ist das Lumen zwischen den beiden durch die Nasenfortsätze gebildeten Wänden schmal, einer hohen Furche gleich, wie Born auch für die entsprechende Bildung bei Gallus angibt, und erst weiter dorsal beginnt sich die Furche zu der im Querschnitt birnenförmigen Nasenhöhle zu erweitern. Ihr unterer Teil ist nach der Seite ausgebuchtet und stellt die Anlage des unteren Nasenganges (Aulax, Fleischmann) dar. Darüber springt ein noch nicht sehr ausgebildeter Wulst der lateralen Wand, die Anlage der mittleren Muschel, in das Lumen vor. Es ist die Haupthöhle (MATTHES) (Mittelhöhle TECH-NAU, Stammteil Fleischmann-Beecker). Weiter nach oben liegt von einer dickeren und höheren Epithelschicht begrenzt der Teil, der später zur Riechhöhle (TECHNAU) (Antorbitalraum Matthes, Sakter mit Sicheltasche, Dorsalgrad, Gesimsrinne und Antorbitalnische Fleischmann-Beecker) wird.

In der weiteren Entwicklung bleibt die Form des Geruchsorganes als seitlich komprimierte Blindsacktasche erhalten, doch ist die Nasenöffnung bald durch den primitiven Gaumen von der Choane getrennt und verklebt. Ein lateral zusammengedrückter und verklebter Gang, das Vestibulum, stellt die Verbindung zwischen Narine und eigentlicher Nasenhöhle dar. Diese ist durch den mittleren Nasengang (Gesimsrinne Beecker) deutlich in Haupthöhle und Riechhöhle differenziert und erhält ihre Verbindung mit der Mundhöhle durch den Choanengang.

In den folgenden Stadien jedoch erhält das Geruchsorgan infolge des Schnabelwachstums eine andere, nämlich langgestreckte, Gestalt. Aus dem seitlich komprimierten Blindsack wird ein sich nach vorn und hinten stärker auswachsendes Organ. An dem Wachstum sind nach vorn Vorhof, Haupthöhle und Riechhöhle, nach hinten Choanengang, Haupthöhle und Riechhöhle und nach der Seite vor allen Dingen der untere Nasengang beteiligt (Abb. 3). Nun liegt die Haupthöhle mit ihrem vorderen Teil vor der Riechhöhle, und diese wieder zeigt in ihrem vorderen Teil eine pyramidenartige Spitze und den überhängenden First (Sicheltasche Fleischmann). Im hinteren Teil der Haupthöhle endlich befindet sich die Anlage des Sinus orbitalis (Abb. 4).

Ein Vergleich der allgemeinen Entwicklung von Larus und Sterna mit den von Gallus, Anas und Melopsittacus untersuchten Stadien zeigt eine weitgehende Übereinstimmung. Die wichtigsten Tatsachen seien im folgenden zusammengefaßt: Bei allen entwickelt sich das frühembryonale Geruchsgrübchen über einen Blindsack mit größter Ausdehnung in dorsoventraler Richtung zu einem Organ, dessen orocaudale Ausdehnung die dorsoventrale wesentlich übertrifft. Ferner wird im Bereich des Sinnesepithels zuerst die mittlere Muschel, danach die obere und zum Schluß im Gebiet des indifferenten Plattenepithels die Vorhofsmuschel ausgebildet. Schließlich findet aus der ursprünglichen Übereinanderlagerung von mittlerer und oberer Muschel ein Vorwachsen des oralen Teiles der mittleren Muschel vor die obere statt.

An diese kurze Einführung schließt sich eine Besprechung der einzelnen Teile des Geruchsorganes an: der äußeren Nasenöffnung, des Einführungsganges, der Vorhöhle, der Vorhofsmuschel, der Haupthöhle, der mittleren Muschel, der Riechhöhle, des Riechhügels, der Nasendrüse, des Tränennasenganges, des Jacobsonschen Organes und des pneumatischen Hohlraumsystemes.

- I. Die äußere Nasenöffnung. Die Nasenöffnung liegt zunächst völlig lateral unter dem Auge, wandert aber bald nach ventral. Sie ist rundlich oval und der Mittellinie stärker als der seitlichen Begrenzung des Kopfes genähert, wie aus der Betrachtung der Gesichtsoberfläche bei den Embryonen hervorgeht (vgl. auch BORN, Tafel 23 und 24, und COHN, Schnittabbildungen). In der Folge wird sie zu einer schmalen und gebogenen Spalte (Abb. 1), die sich teils auf der Gesichtsfläche befindet, aber auch noch auf das Mundhöhlendach herumreicht. Der Gesichtsteil wird durch die Bildung des primitiven Gaumens vom Gaumenteil getrennt und damit zur äußeren Nasenöffnung oder Narine, deren Ränder verkleben. Sie ist äußerlich als Rinne erkennbar, und ihre Längsachse läuft der Mittellinie parallel (Abb. 2). Mit fortschreitendem Schnabelwachstum rückt die Nasenöffnung weiter vor (Abb. 3 und 4), verliert ihre lange rinnenförmige Gestalt und wird zunächst kurz und rundlich, um bald danach in eine Ellipse überzugehen (Abb. 7a und 12). Diese Form behält sie bis zum letzten Drittel der Brutzeit bei, in der sie durch einen deutlich nach außen tretenden Epithelpfropf einen besonderen Verschluß erhält (Abb. 12), der erst kurz vor dem Schlüpfen resorbiert wird. Zu dieser Zeit liegt die äußere Nasenöffnung im hinteren Teil des Oberschnabels und hat die Form eines langgestreckten Ovals, dessen Höhe sich zur Länge wie 1:3 verhält. Eine Vergleichsmöglichkeit für die Entwicklung der äußeren Nasenöffnung ergibt sich nur bei Gallus, doch zeigt sich hier gegenüber von Larus keinerlei Abweichung.
- II. Das Vestibulum. Der Einführungsgang des Geruchsorganes entsteht, wie für Gallus, Anas und Melopsittacus angegeben wird, durch Vorwachsen der seitlichen Ränder des Geruchsgrübchens, des äußeren und inneren Nasenfortsatzes. Für Sterna hirundo und Larus canus trifft diese Tatsache ebenfalls zu (Abb. 2), und auch die weitere Entwicklung verläuft ganz entsprechend wie bei Gallus.

So wird der Einführungsgang immer höher und führt erst nach unten, bald aber auch nach vorn (Abb. 3 und 4). Sein vorderer Teil wird durch das Anschwellen der Nasenfortsätze stark von lateral nach medial verengt, so daß seine Wände schließlich sogar verkleben. Der sich bildende Gaumen trennt den vorderen verklebten Teil, das Vestibulum, den Vorhof oder die Vorhöhle, von dem hinteren weiter offenbleibenden der Choane.

Das Vestibulum ist zunächst kaum höher als lang (Abb. 2) und läuft parallel dem Mundhöhlendach von vorn nach hinten. Mit zunehmendem Schnabelwachstum wird es nach vorn und unten ausgezogen, so daß es nun viel länger als breit ist und schlauchartige Gestalt besitzt (Abb. 3). Seine laterale Wand zeigt in diesem Stadium eine leichte Eindellung, die Anlage der Vorhofsmuschel.

Bei fortschreitender Entwicklung wächst der Vorhof weit nach vorn aus, so daß er bald ein Drittel der Gesamtlänge der Nase erreicht und dieses Verhältnis bis zum Schlüpfen und im erwachsenen Tier beibehält (Abb. 4). Sein Querschnitt hat sich verändert. Er ist jetzt dadurch sichelförmig gestaltet, daß seine obere Wand gegen die untere eingebuchtet ist und mit ihr in gleicher Krümmung verläuft (Abb. 7, 8, 12, 13 und 16). Die Schenkel dieses mond-, oder sichelförmigen Gebildes besitzen ihre größte Höhe und gegenseitige Annäherung im obersten Teil. In der Mitte der gesamten Längenausdehnung des Vorhofes beginnt medial und oben die Haupthöhle, deren Boden noch ein Stück weit nach hinten die Decke des Vorhofes bildet. Er findet hinten, kurz vor der Choane, durch einen transversalen Wulst seinen Abschluß. Diese bindegewebige Scheide bezeichnet Technau als Schwelle.

Während die Entwicklung des Vorhofes von Larus und Sterna bis dahin weitgehend mit der von Gallus, Anas und Melopsittacus übereinstimmt, setzt in den folgenden Stadien die Ausbildung von einer besonderen Einrichtung ein, die im Vorhof der Wasservögel in dem Zusammenfließen der beiden Vorhöhlen besteht und mit der Biologie ihrer Nahrungssuche zusammenzuhängen scheint. Diese Sonderentwicklung beginnt damit, daß an der oberen medialen Wand des Vorhofes eine Leiste vorwächst, die sich mit der entsprechenden der Gegenseite vereinigt, zuerst am Ende der Nasenöffnung (Abb. 7 a und b und 8), dann nach vorn bis zum Beginn des Vorhofes (Abb. 12, 13 und 16) und um das gleiche Stück auch nach hinten. Hier, wie im übrigen Teil des Vorhofes ist das Lumen verklebt, und das Epithel wird erst nach der Hälfte der Brutzeit langsam bis zum Tage des Schlüpfens resorbiert, und zwar vom Lumen der Haupthöhle gleichmäßig nach vorn bis zur Nasenöffnung und nach hinten bis zum Ende des Vorhofes, Diese Degeneration des Zentralepithels beschreibt Branca auch für das Hühnchen, während Dieulafé für die Ente angibt, daß sich das Lumen des anfangs verstopften Vorhofes durch Vordringen eines Spaltes von der äußeren Nasenöffnung her ausbildet.

III. Die Vorhofsmuschel. Sie entsteht übereinstimmend bei allen bisher untersuchten Vögeln zuletzt und als unterste der drei Muscheln in der Form einer leistenartigen Einragung in die laterale Wand des Vorhofes (Abb. 3), noch bevor der Schnabel ganz ausgewachsen ist und den Vorhof nach vorn gezogen hat. Infolge der höher hinaufwachsenden Epithelwände des Vorhofes nimmt sie an Höhe zu (Abb. 4, 6, 7 und 12) und bekommt besonders in dem Augenblick, da sie von

Knorpel gestützt wird, das Ansehen einer vom oberen Rande der Vorhofseitenwand bis zum Boden herabhängenden Platte (Abb. 8, 13, 14 und 16). Sie erscheint nach außen konkav gekrümmt, da sich der obere laterale Teil des Vorhofes immer mehr dem medialen nähert, doch ist sie niemals aufgerollt.

Da sie von Anfang an eine Bildung des indifferenten Epithels ist, kann sie trotz mancher äußerer Ähnlichkeit in bezug auf Leisten und Lamellen niemals mit Muscheln homologisiert werden, die respiratorisches oder Sinnesepithel tragen; sie kann also nicht mit der Praeconcha der Krokodile oder gar dem Maxilloturbinale der Säuger gleichgesetzt werden. Sie verdient die für die Krokodile festgelegte Bezeichnung Praeconcha (TECHNAU) zu Unrecht. Man könnte sie eher mit dem Atrioturbinale der Säuger vergleichen; denn hier ergeben sich, abgesehen von dem sehr wichtigen gleichen Entwicklungsbefund (der Anlage im Gebiet des indifferenten Epithels) noch weitere Übereinstimmungen. Bei Vögeln (Gegenbaur und Matthes) und Säugern (Grünwald) ist die Vorhofsmuschel nicht allgemein vorhanden. Wenn sie aber existiert, trennt sie den Vorhof deutlich von der eigentlichen Haupthöhle ab und läßt sich trotz mancher komplizierter Sonderbildung auf die einfache, bei Columba vorkommende Leiste zurückführen (Gegenbaur), die wir auch bei Larus und Sterna finden.

IV. Die Haupthöhle. Sie tritt, wie auch Born und Beecker für Gallus angeben, bei Larus und Sterna im Stadium des seitlich komprimierten Riechgrübchens auf. Sie befindet sich über dem ventralen Einführungsgang und ist mit ihrem weiteren Lumen gegen diesen winklig abgeknickt (Abb. 1). Ihre laterale Wand erscheint leicht gegen die mediale vorgebuchtet dadurch, daß sich beim Übergang von der Haupthöhle in den Einführungsgang der untere Nasengang an der lateralen Wand herausmodelliert (Abb. 1).

In der weiteren Entwicklung ist die Haupthöhle vorn und oben von der Riechhöhle begrenzt, nach unten wird sie durch den Choanengang mit der Mundhöhle verbunden (Abb. 2 und 3). Die Haupthöhle ist länger und höher geworden und auch der untere Nasengang tritt bald deutlicher hervor. Er ist zunächst noch recht einfach gestaltet und nur wenig dorsal- und medialwärts gekrümmt (Abb. 2 und 3). In den folgenden Stadien wächst die Haupthöhle nach vorn bedeutend aus (Abb. 4). Sie beginnt jetzt vorn etwa in der Mitte der gesamten Längenausdehnung des Vorhofes an seinem dorsomedialen Rand und verläuft oberhalb des Vorhofes bis zur Schwelle, geht dort in die Riechhöhle über und erfährt ein Stück hinter der Schwelle eine Verlängerung nach unten durch den Choanengang. So zieht sie weit nach hinten und nimmt den größten Teil der Nasenhöhle ein.

Als Fortsetzung und Abschluß ihres hinteren Teiles beschreibt Beecker für Anas eine ins "Lumen geöffnete Rinnenhöhle", die die "Verbindung des Antorbitalraumes mit dem Choanengang" herstellen soll. Von lateral soll diese Bildung als "laterale Ausfurchung der Wand" erkennbar sein (Tafel XXIII, Abb. 22a und b). Eine derartige Bildung ist bei Sterna und Larus nicht zu bemerken. Die Haupthöhle löst hier dagegen noch vor ihrem Ende die bisherige Verbindung mit der Riechhöhle und stülpt in ihrem lateralen oberen Teil einen kurzen, nach oben und hinten ziehenden Gang aus, der die Verbindung der Nasenhöhle mit dem Luftsacksystem darstellt. Im Anschluß daran nimmt die Haupthöhle schnell an Höhe ab und geht in den Choanengang über (Abb. 4 und 10). Da der Gang

dicht unter dem hintersten Abschnitt der Riechhöhle liegt, könnte es den Anschein haben, als ob die Anlage des "Sinus orbitalis als ein zapfenartiger Anhang von der Antorbitalnische lateralwärts geht" (Beecker). Das ist bei *Larus* und *Sterna* nach obiger Darstellung, und, wie auch weitere Schnittserien, besonders älterer Stadien, zeigen, nicht der Fall. Auch bei *Anas* müßte meiner Ansicht nach eine Nachprüfung des Beeckerschen Befundes an älteren Stadien stattfinden.

In bezug auf die Längenausdehnung entspricht der untere Nasengang der Haupthöhle vollkommen. Auch er beginnt vom 8. Tag der Entwicklung in der Mitte des Vorhofes, jedoch als laterale Ausbuchtung. In einem lateral konvex gekrümmten Bogen zieht er längs der Haupthöhle nach hinten und endet etwa in gleicher Höhe mit ihr in dem Choanengang. Er gewinnt, von vorn gesehen, zuerst sehr an Höhe, biegt sich dabei aufwärts und rollt sich gleichzeitig gegen die laterale Wand der Haupthöhle ein. Im letzten Drittel seiner Ausdehnung nimmt er an Höhe und Aufrollung ab (Abb. 4).

V. Die mittlere Muschel. Sie entsteht entwicklungsgeschichtlich, wie auch die Untersuchungen an Larus und Sterna wieder bestätigen, als erste der 3 Muscheln der Vögel an der lateralen Wand der Nasenhöhle im Entwicklungsstadium des Blindsackes (Abb. 1).

In bezug auf ihre Lage zu den später entstehenden Muscheln der Vögel befindet sie sich zuerst unterhalb (Abb. 2), später auch vor der sekundären und oberen Muschel und immer zwischen ihr und der Vorhofsmuschel (Abb. 3 und 4). Die kurze Bezeichnung Muschel oder Hauptmuschel will sagen, daß wir es hier im Gegensatz zu der Vorhofsmuschel mit einer Bildung im Gebiet des frühembryonalen Sinnesepithels zu tun haben, das erst später durch respiratorisches ersetzt wird. Außerdem ist sie eine echte Muschel im Gegenbaurschen Sinn, die oben von dem mittleren Nasengang und unten von dem unteren Nasengang aus der lateralen Wand herausmodelliert wird. Bei allen Vogelarten nimmt sie in bezug auf Länge und Höhe einen großen Raum in der Nasenhöhle ein.

Ihre Gestalt ist recht verschiedenartig: ursprünglich leistenförmig, manchmal gefaltet oder gar verästelt; oft ist sie auch aufgerollt, zum Teil einfach, in einigen Fällen auch doppelt (Matthes, Dieulafé). Bei Larus und Sterna entwickelt sie bis zu den ersten Zweidritteln der Embryonalzeit  $2^1/_2$  Umgänge, weist aber beim geschlüpften und erwachsenen Tier kaum  $1^1/_2$  Aufrollungen auf und zeigt mit dieser Entwicklung eine Parallelität zu Melopsittacus, für den Abraham eine ähnliche Reduktion berichtet (Abb. 5, 9, 15 und 17).

Die Bezeichnung Concha oder Concha media schließlich ist eine vergleichend anatomische. Während man allgemein der Meinung ist, daß die mittlere Muschel wegen mannigfacher Übereinstimmung in morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht dem Maxilloturbinale der Säuger gleichzusetzen sei, kann eine eindeutige Zuordnung zu den Muscheln der Reptilien bisher nicht erfolgen. Zwar nimmt man als wahrscheinlich an, daß die mittlere Muschel der Vögel der Concha der Krokodile homolog ist (Peter u. a.), doch glaubt Bertau, nicht nur die Concha, sondern Concha und Prächoncha der mittleren Muschel der Vögel homologisieren zu können, da nach den Meekschen Untersuchungen sehr früh embryonal nur eine einzige Anlage für beide nachzuweisen sei.

Bezüglich der Homologie mit den Eidechsen und Schlangen stehen sich zwei verschiedene Anschauungen gegenüber: die eine seit Gegenbaur bekannte und von den meisten Autoren übernommene setzt die mittlere Muschel der Vögel der Concha der Saurier gleich. Die zweite und jüngere Auffassung stammt von Hoppe. Er homologisiert die mittlere Muschel der Vögel mit der vorderen Muschel von Hatteria und diese wieder mit der Lippe am Choanengang der Saurier.

Matthes hat in seiner zusammenfassenden Arbeit schon ausgesprochen, daß, bevor man sich der neuen Anschauung Hoppes und Bertaus anschließen kann, eine vollständige Entwicklungsreihe und besonders frühembryonale Stadien des allerdings schwer erreichbaren Objektes vorliegen müssen. Da diese auch als notwendiges Vergleichsmaterial für die Untersuchung der Vögel bisher fehlen, soll die Frage der Homologie hier nicht weiter erörtert werden.

VI. Die Riechhöhle. Schon im Stadium des seitlich komprimierten Riechgrübchens mit offener Nasenrinne ist die über der Haupthöhle liegende Riechhöhle deutlich durch das erhöhte und verdickte Epithel kenntlich. In der weiteren Entwicklung bilden sich unten der mittlere Nasengang als Verbindung mit der Haupthöhle und oben der First als teilweise überhängender Abschluß aus. Durch diese beiden Furchen wird die obere Muschel herausmodelliert. Die vordere Begrenzung liegt zuerst mit der entsprechenden der Haupthöhle in der gleichen Ebene. Die hintere bildet einen nach lateral vorstehenden und aufgebogenen Wulst (Abb. 1 und 2). Cohn beschreibt an dieser Stelle im gleichen Entwicklungsstadium des Hühnchens die Anlage des Sinus orbitalis. Doch ist seiner Modellabbildung nicht recht zu entnehmen, wo sich der Ansatz dieser Bildung befindet. Mir erscheint ihre Deutung fraglich, da Born die Anlage des Sinus orbitalis für ein späteres Stadium von Gallus angibt und damit auch der Befund an Larus und Sterna übereinstimmt. Hier entwickelt sich der Wulst des in Frage stehenden Stadiums (Abb. 2 und 3) zu dem hakenförmig aufgebogenen Rand des mittleren Nasenganges, der von Beecker bei Anas als Antorbitalnische bezeichnet wird (Abb. 4 und 10). Die weitere Entwicklung bewirkt gegenüber der Höhenzunahme ein stärkeres Längenwachstum der Riechhöhle. Der First, der zuerst als symmetrische Kuppel die Riechhöhle überwölbt hatte, fällt jetzt steil nach vorn ab und verliert nach hinten allmählich an Höhe, um schließlich in die Choane überzugehen (Abb. 3). Eine Verlängerung erfährt die Riechhöhle im Zusammenhang mit dem Vorwachsen des Schnabels. Ihr Anfang rückt, wie der Beginn der Haupthöhle, weiter vor und ist jetzt in gleicher Ebene mit dem Vorhofsende anzutreffen (Abb. 4). Diesen vorderen sich neubildenden Teil beschreibt auch BEECKER an dem Modell seines etwa gleichaltrigen Anasstadiums als dreiseitigen pyramidalen Wulst mit oral gewendeter Spitze. An ihn schließt sich die Sicheltasche an, eine Bildung, die dadurch entsteht, daß der nach hinten schräg ansteigende First ein Stück nach lateral überhängt.

Die Riechhöhle ist völlig von olfactorischem Epithel ausgekleidet. Lateral endet es am oberen Rand des mittleren Nasenganges, medial an einer ins Lumen vorspringenden Leiste, die die Riechhöhle dort deutlich von der Haupthöhle absetzt. Es ist ausdrücklich hervorzuheben, daß die Riechhöhle in den älteren Stadien erst über dem zweiten Drittel der mittleren Muschel, während sie bei den jüngeren Stadien in der gleichen Vertikalen mit der mittleren Muschel beginnt.

VII. Der Riechhügel. Die erste Anlage des Riechhügels treffen wir, wie auch Cohn für Gallus angibt, bei Sterna und Larus am hinteren oberen Rand des tiefen Riechgrübchens (Abb. 2). Entwicklungsgeschichtlich entspricht er nach diesem Befund dem Nasoturbinale der Säuger (Peter). Demgegenüber beschreibt DIEULAFÉ seine erste Anlage bei Anas am Hinterende der Nasenhöhle — ob mehr medial oder lateral ist nicht gesagt — und setzt ihn dem Ethmoturbinale der Säuger gleich. Er begründet seine Ansicht weiter mit der Tatsache, daß er Riechepithel trüge. Aus den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Säugern aber geht hervor, daß das Ethmoturbinale an dem "umgeklappten Rand der Mittelwand der Nasenhöhle" entsteht (Peter), so daß die Homologisierung Dieu-LAFÉs auch im Hinblick auf den andersartigen Befund bei Gallus, Larus und Sterna kaum haltbar ist. Außerdem ergeben sich zwischen Nasoturbinale und Riechhügel noch folgende Übereinstimmungen: Aus der frühembryonalen Übereinanderlagerung wird eine Über- und Hintereinanderlagerung. Bezüglich der Form finden wir bei beiden alle Stufen vom einfachen Längswulst bis zur mehrfach aufgerollten Muschel (HALLER, TECHNAU). Danach verdient, wenn man überhaupt eine Säugetiermuschel zum Vergleich heranziehen will, das Nasoturbinale den Vorrang.

Eine andere Frage aber ist, ob der Riechhügel der Vögel wirklich als Muschel aufzufassen ist, oder ob er nur die sekundäre Einbuchtung der Riechhöhlenwand durch Ausdehnung des Sinus orbitalis darstellt. Da sich bei der Entwicklung des Luftraumsystems aber deutlich zeigt (Abb. 4, 10, 11 und 18), daß sich umgekehrt der Sinus orbitalis erst sekundär in die Konkavität des Riechhügels einlegt, ist man wohl berechtigt, von einer oberen hinteren Muschel der Vögel zu sprechen, zumal man die enge Definition Gegenbaurs, der als echte Muschel nur eine "von der lateralen Wand her einspringende selbständige, von einer einfachen Fortsetzung des Skeletes gestützte Einragung" gelten lassen will, zugunsten der erweiterten Borns aufgegeben hat.

Man hätte sich aber nun noch mit der Frage auseinanderzusetzen, ob die sekundäre Muschel der Vögel den Reptilien gegenüber eine Neubildung ist, oder ob sie in dieser Gruppe ein Homologon besitzt. Es ist die gleiche Frage wie bei der mittleren Muschel und kann, wie dort, aus den gleichen Gründen nicht entschieden werden. Daher wird im folgenden nur kurz auf die sich gegenüberstehenden Meinungen hingewiesen, ohne näher auf ihre Begründungen einzugehen. In bezug auf die Krokodile schließt sich Bertau der bisherigen Ansicht an, daß der Riechhügel der Postconcha der Krokodile homolog sei und daher als Postconcha bezeichnet werden können. Bertau versucht, diese Ansicht durch Vergleich entsprechender Furchen und Hohlräume zu belegen.

In bezug auf *Hatteria* glaubt Hoppe, die hintere Muschel dem Riechhügel der Vögel gleichsetzen zu können. Er homologisiert außerdem die Concha der Eidechsen und Schlangen mit dem Riechhügel der Vögel und steht damit im Gegensatz zu der Ansicht Gegenbaurs und Peters, die die Concha der mittleren Muschel der Vögel gleichsetzen.

VIII. Die Nasendrüsen. Larus und Sterna gehören zu der Gruppe von Vögeln, die paarige Nasendrüsen mit zwei Ausführungsgängen besitzen. Ihre Entwicklung wurde in den embryonalen Stadien meines Materiales mituntersucht, doch fanden

sie bei der Stadienbeschreibung keine Erwähnung, da die Mündungen der Gänge auf der Abbildung nicht in Erscheinung treten. Die erste Anlage der septalen Nasendrüse fand ich bei Larus im Stadium 4 als soliden Zapfen am hinteren Ende der septalen Wand des Vorhofes, an der Stelle der späteren Einmündung des Drüsenganges. In der weiteren Entwicklung (Stadium 5) wächst der Zapfen nach hinten und gelangt in das Gebiet des Bindegewebes zwischen Vorhof und Choane. Zu dieser Zeit ist an der äußeren Vorhofswand ebenfalls eine Knospe entstanden, die auch nach hinten auswächst. Beide Gänge besitzen auf Frontalschnitten einen fast kreisrunden Querschnitt und sind zunächst solide, bekommen aber im Stadium 6 vom Vorhof beginnend, ein Lumen. Sie laufen dann nebeneinander an der Seitenwand der Nasenhöhle nach hinten und oben. Dort bilden sie je einen Drüsenkörper, der bei Larus in tiefen offenen Supraorbitalgruben liegt. Bei Sterna hirundo sind die Gruben im Vergleich dazu kleiner und flacher, und die Drüsen befinden sich orbital.

Vergleichend anatomisch wurde der septale Gang von Koelliker als Anlage des Jacobsonschen Organes der Vögel gedeutet. Die große Unbeständigkeit in Lage und Form des Drüsenkörpers und seiner Ausführungsgänge stellte die Frage nach der Homologie erneut zur Diskussion. Auf Grund der Untersuchungen von Ask (1923), Marples (1932) und Technau (1936) zeigt sich, daß der Weg der Ausführungsgänge und die Lage ihrer Mündung weitgehend gegenüber der sonstigen Unbeständigkeit konstant bleibt. Weitaus der größte Teil der Vögel weist zwei mehr oder weniger paarige Drüsenkörper auf, die je einen Ausführungsgang (septalen und lateralen) in der bei Larus und Sterna beschriebenen Weise zum Vorhof senden. Ein kleinerer Teil der Vögel besitzt nur einen Drüsenkörper und dementsprechend einen und zwar den septalen Ausführungsgang, und nur bei wenigen fehlt die Nasendrüse überhaupt.

Auf der Suche nach homologen Drüsen bei Reptilien und Säugern findet man bei Krokodilen oft ein Paar Drüsen, deren Ausführungsgänge an der septalen Wand liegen, bei Sauriern und *Hatteria* eine laterale Nasendrüse und bei *Hatteria* außerdem eine septale Nasendrüse, die der der Schildkröten entspricht. Bei den Säugern wird die Stensonsche Drüse als seitliche Nasendrüse beschrieben. Eine sichere Entscheidung darüber, ob die seitliche Nasendrüse der Vögel der entsprechenden der Reptilien und Säuger einerseits und die mediale andererseits einander homolog sind, lehnt Matthes ab.

IX. Das Jacobsonsche Organ. Die Anlage des Jacobsonschen Organes findet sich bei Reptilien und Säugetieren als eine mit Riechepithel ausgekleidete Einsenkung an der medialen Wand des Riechgrübchens. Ihr entsprechend deutet Cohn eine seichte von Sinnesepithel ausgekleidete Furche, die er bei sehr jungen Hühnerembryonen an der medialen Nasenwand fand, ebenfalls als Jacobsonsches Organ. Auch Zuckerkandl hat die fragliche Rinne bei Vanellus wiedergefunden, hält aber mit einer Entscheidung zurück.

Bei Sterna konnte ich die gleiche Bildung in einem Stadium finden, das dem von Cohn modellierten entspricht (Abb. 19). Die Nasenöffnung ist hier eine offene Rinne, und die Nasenhöhle ragt von der Seite und von vorn gesehen als kleiner Blindsack nach oben. Die Rinne an der medialen Wand ist auf Schnitten durch  $90 \mu$  hindurch zu verfolgen. Bei wenig jüngeren oder älteren Embryonen ist weder bei Larus noch bei Sterna von ihr etwas zu sehen. Daher ist es schwer

zu entscheiden, ob man in der Furche die Anlage des bei den Vögeln sonst völlig rudimentären Organes vor sich hat.

X. Der Tränennasengang. Seine Bildung ist von Born ausführlich an Gallus untersucht. Seine Entwicklung bei Larus und Sterna stimmt damit weitgehend überein, so daß es sich erübrigt, die bereits bekannten Verhältnisse noch einmal zu beschreiben.

XI. Das pneumatische Hohlraumsystem. Die Nasenregion der Vögel ist von einem System zahlreicher und ausgedehnter Hohlräume umgeben. Es steht mit der Nasenhaupthöhle in ihrem hinterem oberem, und seitlichem Ende in Verbindung und beginnt auch an dieser Stelle seine Entwicklung.

Während Dieulafé (Wellensittich) und Cohn (Hühnchen) seine erste Anlage gleichzeitig mit der Bildung der mittleren Muschel angeben, fand ich sie in Über-

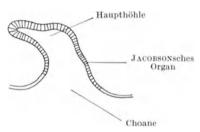


Abb. 19. Sterna hirundo, Stad. 1. Schnitt durch das rechte Geruchsorgan im Gebiet des Jacobsonschen Organs. Vergr. 55fach.

einstimmung mit Born bei Larus im Stadium 4 und bei Sterna in einem entsprechenden Embryo (Abb. 4). Die Anlage ist eine schmale in dorsoventraler Richtung zusammengedrückte Tasche, deren Breite von vorn nach hinten knapp die Hälfte ihrer lateral-medialen Ausdehnung erreicht. Sie sitzt der oberen und seitlichen Wand der Haupthöhle hinten breit auf und steht mit ihr an dieser Stelle in Verbindung.

In der weiteren Entwicklung (Abb. 10) wächst die Tasche seitlich und nach vorn und hinten mächtig aus. Vorn entsteht ein Ein-

schnitt, so daß der bisher einheitliche Raum in einen medialen oberen und weiter vorn am aufgebogenen mittleren Nasengang beginnenden Abschnitt und einen lateralen unteren und im Gebiet des Mündungsganges beginnenden Teil zerlegt wird. Die Verbindung mit der Nasenhöhle wird von innen durch einen engen, kurzen Gang hergestellt, der von der lateralen Seite des mittleren Nasenganges dort beginnt, wo dieser keine Verbindung mehr zur Riechhöhle besitzt. In den weiteren Entwicklungsstadien (Abb. 11) tritt auch im hinteren Teil des Luftsackes eine Teilung in einen medialen und lateralen Abschnitt ein, die dem Augapfel von innen und unten dicht anliegen und von ihm in Lage und Gestalt beeinflußt ein recht schmales Lumen besitzen. Indessen wächst (Abb. 11) der laterale vordere Abschnitt nach vorn weiter mächtig aus, erreicht am 14. Bruttag fast die Einmündung des Tränennasenganges und beginnt schließlich beim Schlüpfen weit vorn am Vorhofsboden kurz hinter dem Anfang der mittleren Muschel.

Vom 18. Bruttag an (Abb. 11) dehnt sich der vordere Luftsack auch nach oben aus und legt sich dort in die Höhlung des Riechhügels ein. So ergibt sich zur Zeit des Schlüpfens folgendes Bild für das Luftsacksystem im Gebiet der Nasenhöhle (Abb. 18). Es beginnt vorn in der Ebene des Vorhofsbodens mit dem im Querschnitt dreieckigen Sinus maxillaris, der nach hinten bis zur Mündung des Tränennasenganges an Ausdehnung mächtig zunimmt, so daß er oben bis zum mittleren Nasengang und unten weiter herunter zur Choanenwand reicht. In der Mitte des Choanenganges geht der Sinus maxillaris in den Sinus frontalis über,

der eine viereckige Gestalt im Querschnitt aufweist und nach oben mit dem Sinus orbitalis kommuniziert. Die Außenwand dieses Luftsackes ist flach, konkav und seine Innenwand der Konkavität des Riechhügels entsprechend gewölbt. In seinem vorderen Teil weist er einen kleinen, nach hinten und außen gerichteten Blindsack von fingerförmiger Gestalt auf. Nach hinten steht der Sinus frontalis in unmittelbarer Verbindung mit dem Sinus ethmoidalis, der durch den schmalen Gang die Verbindung des ganzen Luftraumsystemes mit der Nasenhöhle übernimmt. Er gabelt sich im hinteren Teil ebenfalls, aber jetzt in zwei sehr schmale und nach hinten lang ausgezogene und der Wölbung des unteren Augapfels parallel laufende Räume, die am Hinterkopf nicht mit dem entsprechenden der Gegenseite zusammenfließen. Bignon, die meines Wissens als einzige eine kurze Bemerkung über das Luftsacksystem der Lari gibt, berichtet für die erwachsene Sturmmöve gleiche Verhältnisse. Nur stellt sie fest, daß die beiden hinteren Abschnitte des Sinus ethmoidalis sich soweit nach hinten erstrecken, daß der äußere Raum, den sie "diverticule tympanique" oder "quadratojugale" nennt, sich hinter der Hinterhauptsöffnung mit dem entsprechenden der Gegenseite vereinigt, während der vordere laterale ein "Rudiment des cervico-cephalen Luftsackes" sich schon vor dem Condylus mit dem gegenseitigen zusammenfindet. Es entsteht auf diese Weise ein für Larus canus eigenartiger, besonderer perioccipitaler oder perikondyler Luftsackring.

#### Zusammenfassung.

- 1. Die Arbeit bringt eine an Modellen erläuterte Entwicklung des Geruchsorganes von *Larus canus* unter Berücksichtigung einzelner Stadien von *Sterna hirundo*.
- 2. Die erste Entwicklung zum Riechsack zeigt keinen Unterschied gegenüber den vom Hühnchen her bekannten Verhältnissen.
- 3. Bei Sterna wurde zur Zeit des Riechsackes die Anlage des rudimentären Jacobsonschen Organes gefunden.
- 4. Die Zerlegung des Einganges in eine äußere Nasenöffnung und eine innere Choane geht in der gleichen Weise wie bei den anderen frühembryonal untersuchten Vögeln vor sich; ebenso die Verklebung der äußeren Nasenöffnung sowie der sich mit der Verlängerung des Geruchsorganes ausbildende Vorhof.
  - 5. In dem Vorhof entwickelt sich die Vorhofsmuschel.
- 6. Als Besonderheit ist die Verbindung zwischen rechtem und linkem Vorhof zu erwähnen, deren Genese ausführlich beschrieben wird.
- 7. An den Vorhof schließt sich die eigentliche Nasenhöhle an, an deren Seitenwand die bekannten beiden Einragungen entstehen, im unteren Teil, dem Gebiet der Haupthöhle, die mittlere Muschel und im oberen Teil, der Riechhöhle, der Riechhügel oder die obere Muschel.
- 8. Bezüglich der Homologie der Muscheln konnte der Vergleich der mittleren Muschel mit dem Maxilloturbinale, der oberen Muschel mit dem Nasoturbinale und der Vorhofsmuschel mit dem Atrioturbinale bestätigt werden, während bezüglich der Reptilien keine Entscheidung getroffen werden konnte.

- 9. Larus und Sterna besitzen, wie viele Vögel, zwei Nasendrüsen, deren Ausführungsgänge, ein septaler und lateraler wie gewöhnlich am hinteren Ende des Vorhofsbodens münden. Ihre Entwicklung wurde verfolgt.
- 10. Besondere Aufmerksamkeit wurde auch der Entwicklung des pneumatischen Hohlraumsystemes gewidmet, die noch nirgends Beachtung gefunden hatte. Es wurde bei *Larus* von der ersten Anlage bis zum Schlüpfen verfolgt und in der schematischen Figur (Abb. 11) stadienweise wiedergegeben.

#### Literatur.

ABRAHAM, K.: Anat. H. 17 (1901). - BERTAU, M :. Z. Anat. 103 (1935). - BIGNON, F.: Mém. Soc. zool. France 2 (1889). — Born, G.: Gegenbaurs Jb. 5 (1879). — Cohn, A.: Arch. mikrosk. Anat. 61 (1903). — DIEULAFÉ: (Morph. et Embryol.) J. Anat. et Physiol. 40, 1 (1904/05). — FLEISCHMANN-BEECKER: Gegenbaurs Jb. 31(1903). — GANIN, M.: Zool, Anz. 13(1890). — GEGEN-BAUR, C.: Jena. Z. Naturwiss. 7 (1873). — GÖPPERT: Gegenbaurs Jb. 31 (1902). — GURNEY: Apteryx: The Ibis. Vol. XI. 1922. — HOFFMANN, B.: Z. Naturwiss. 55 (1882). — HOPPE: Z. Anat. 102 (1934). — Ishihara, K.: Z. Anat. 98 (1932). — Koelliker, A.: Würzb. med. Z. 1 (1860). — Lucas, F. A.: The Auk, Vol. 14. 1887. — Marples, B. J.: Proc. roy. Soc. Lond. 4 (1932). — Matthes, E.: Geruchsorgan. Handbuch der vergleichenden Anatomie, 1934. — Mihalcovics, M.: Anat. H. 11 (1899). — Mihalik, P.: Über die Nasenhöhle der Kormoranscharbe. Koscag, Bd. 3/4. Budapest 1929. — Parker, T. J.: Philos. trans. roy. Soc. Lond. 182 (1892). — PARKER, W. K.: Trans. roy. Soc. Lond. 156 (1866); 159 (1870); 10 (1879). — Peter, Karl: Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. 60 (1902). — Die Entwicklung des Geruchsorganes . . . O. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. II, 2, 1902. — Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.-mechan. 55 (1900). — Anat. Anz. 20 (1902). — Preobraschinsky, S.: Mitt. embryol. Inst. Wien 20 (1892). — STRESEMANN: Vögel. KÜKENTHALS Handbuch der Zoologie, 1927. — Suschkin: Nouv. Mém. Soc. imper. Naturalistes Moscou, 16 (1905). — Strong, R.-M.: J. of Morph. 22 (Philadelphia 1911). — Technau: J. f. Orthol. 84 (1936).

#### Lebenslauf

Am 12. Mai 1907 wurde ich, Hanna Schüller, evangelischer Konfession und deutscher Staatsangehörigkeit, in Breslau als Tochter des verstorbenen Volksschulrektors Alfred Schüller und seiner Ehefrau Wally, geb. Gerstenberger, geboren. Die ersten eineinhalb Schuljahre wurde ich privat unterrichtet. Von Michaelis 1914 bis Michaelis 1917 besuchte ich die Viktoriaschule und von Michaelis 1917 bis Ostern 1926 die Augustaschule zu Breslau, an deren realgymasialer Studienanstalt ich das Zeugnis der Reife erwarb, um mich dann dem Studium der Biologie und Mathematik zu widmen. Im S.-S. 1926 und W.-S. 1926/27 war ich in Breslau, im S.-S. 1927 in Greifswald und vom W.-S. 1927/28 bis W.-S. 1930/31 wieder in Breslau immatrikuliert. Am 3. März 1928 erwarb ich am Institut für Leibesübungen der Universität zu Breslau das Zeugnis der Turn-, Sport- und Schwimmlehrerin. 14. März 1931 bestand ich die höhere Lehramtsprüfung und am 22. und 23. März 1933 die pädagogische Prüfung zu Breslau. Von Ostern 1933 bis Herbst 1935 war ich als Assessorin an der privaten Schillrealschule zu Stralsund, von Herbst 1935 bis 1. August 1938 an der Kaiserin-Augusta-Viktoriaschule in Greifswald tätig.

Meine akademischen Lehrer waren: in Breslau: Baur, Buchner, Buder, Giersberg, Hoheisel, Kneser, Kühnemann, Kynast, Lehmann, Matthes, Pax, Rademacher, Radon, Rohde, Schaede, Schulemann, Schnur, Winkler, Wunder; in Greifwald: Just, Koschmieder, Krüger, Leick.

Ihnen allen schulde ich aufrichtigen Dank.

Vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1935—38 im Zoologischen Institut der Ernst-Moritz-Arndt-Universität in Greifswald ausgeführt.