

Dietrich STARCK

Über das *Entotympanicum* der *Canidae* und *Ursidae*
(*Mammalia, Carnivora, Fissipedia*)

Os entotympanicum u *Canidae* i *Ursidae*
(*Mammalia, Carnivora, Fissipedia*)

[Mit 4 Abbildungen]

Nach der auch heute meist vertretenen Ansicht unterscheiden sich die arctoiden und herpestoiden Raubtiere grundsätzlich im Aufbau der knöchernen *Bulla tympanica*. Während bei den *Herpestoidea* (Winge — *Ailuroidea* Flower) sich neben dem *Os tympanicum* ein *Os bullae* (= *Entotympanicum*) am Aufbau der Wand der knöchernen *Bulla tympanica* beteiligt, soll bei den *Arctoidea* (Winge) die ganze *Bulla* nur vom *Os tympanicum* (*Ectotympanicum*) gebildet werden. Flower (1869) hat bereits völlig korrekt nachgewiesen, dass bei *Canis* eine mediale Wandpartie der *Bulla* knorplig praeformiert ist und dass zur Zeit der Geburt in dieser Knorpelplatte noch keine Ossifikation nachweisbar ist.

Van Kampen (1905) bestätigt die Angabe von Flower, fährt aber dann fort: „eine selbständige Verknöcherung dieses Knorpels habe ich jedoch nicht gefunden: die Verknöcherung scheint vom Tympanicum auszugehen“. In den oft reproduzierten Schnittdiagrammen dieses Autors erscheint dementsprechend die ganze *Bulla* der Caniden als rein ectotympanale Bildung. Die *Bulla* der Caniden wäre somit der Feliden-*Bulla* nicht homolog. M. Weber (1928) schliesst sich dieser Auffassung an („Die *Bulla* entsteht bei *Arctoidea* aus einem äusseren tympanalen und einem inneren knorpligen Teil. In letzterem bildet sich aber kein eigener entotympanaler Knochen, sondern die Verknöcherung geht vom Tympanicum aus“).

Van der Klaauw (1931) beschreibt ein rudimentäres *Os entotympanicum* bei *Meles*. Der gleiche Autor gibt in seiner umfassenden Übersicht (1931) an: „In the modern *Canis* the entotympanic develops in cartilage (Van Kampen, Van der Klaauw, 1922). Perhaps it is Owen's (1859, p. 313) inflated petrosal in the bulla of the dog. This cartilaginous entotympanic seems to ossify out from the tympanic, a proper ossification center being absent. Thus the bulla is simple and seems to be formed by the tympanic only (Van Kampen, Scot 1913)“. J. R. Rough (1948) meint, dass der Zustand bei Caniden durch ein Überwachsen des *Ectotympanicums* und eine Suppression des *Entotympanicums* zustande käme. R. N. Wegner (1942)

hat ein selbständiges Entotympanicum am Schädel eines jungen Wolfes (angeblich 6 Monate alt, vermutlich liegt eine Verwechslung der Altersangabe vor, das Tier dürfte höchstens 6 Wochen alt gewesen sein) abgebildet (p. 297, Abb. VII) und kurz beschrieben. C. J. Broers (1961) erwähnt ein *Os entotympanicum* bei *Enhydra lutris* (Linnaeus, 1758) und gibt an, dass ein Entotympanicum bei arctoiden Carnivoren bisher nicht bekannt gewesen wäre.

Im Folgenden soll das Vorkommen eines selbständigen *Os entotympanicum* bei Haushund und Wolf beschrieben werden. Einige Bemerkungen über die Ursiden schliessen sich an. Unsere Kenntnisse über Entwicklung und Zusammensetzung des Osteocraniums der Säugetiere sind unvollständig, da die meisten Sammlungen vorwiegend Schädel erwachsener Tiere enthalten. Andererseits reichen die meisten

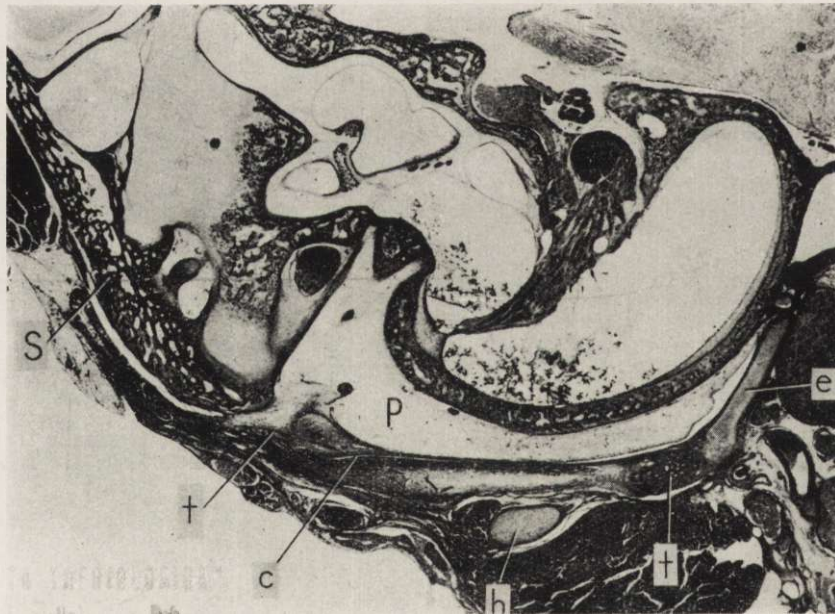


Abb. 1. Querschnitt durch die Mittelohrgegend eines 5 Tage alten Haushunde (Bastard). Knorpeliges Entotympanicum.

c — Cavum tympani, e — Entotympanalknorpel, h — Stylohyale, p — peritympaiales Gallertgewebe, s — Squamosum, t — Tympanicum (Ectotympanicum).

vorliegenden Beschreibungen von Entwicklungsstadien bei Säugern gerade zur Klärung der Osteogenese nicht aus, da entscheidende Entwicklungsabläufe sich in der postnatalen Periode abspielen. Aus dieser Phase liegt wenig brauchbares Material vor. Mazerierte Sammlungsstücke sind häufig defekt und zur Klärung derartiger Fragen ungeeignet. Es wurde mehrfach hervorgehoben (Frick, 1954; Frick & Heckmann, 1955; Starck, 1956), dass wesentliche Aufschlüsse über die Entwicklung des Chondro- und des Osteocraniums durch Untersuchung postnataler Stadien zu gewinnen sind. Die Annahme eines „*stadium optimum*“ in der Genese des Craniums, dessen Beschreibung zur Kennzeichnung des Craniums einer Species ausreichen sollte, ist eine Fiktion, die sich als hemmend erwiesen hat.

Unsere eigenen Untersuchungen wurden an einer umfangreichen Serie von postnatalen Entwicklungsstadien des Haushundes und des Wolfes durchgeführt. Ausserdem konnten einige Schädel von *Ursus* herangezogen werden. Beim neugeborenen und wenige Tage alten Haushund findet sich ein ringförmiges *Os tympanicum* (Abb. 1). An dieses schliesst sich medial eine dünne Lamelle hyalinen Knorpels an (*Cartilago entotympanica*). Das *Cavum tympani* ist noch spaltförmig. Der Raum der definitiven Paukenhöhle ist noch mit peritympanalem Gallertgewebe gefüllt. Ein Übergrei-

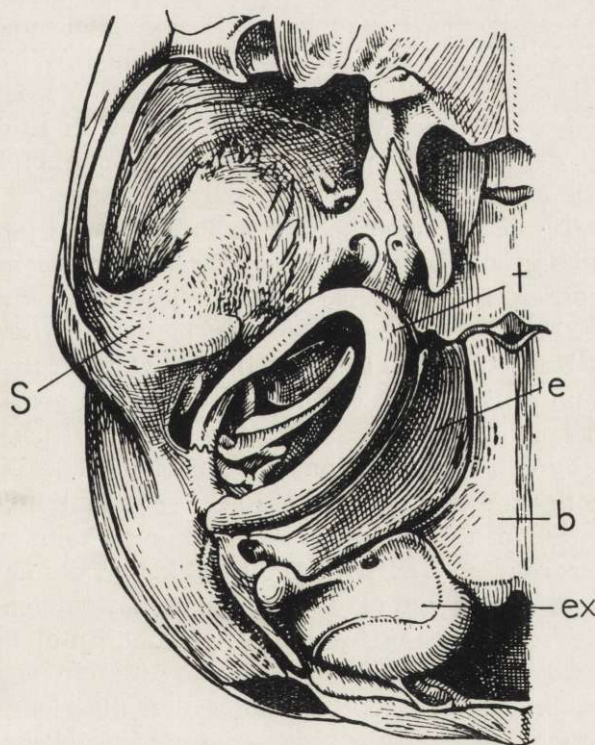


Abb. 2. Haushund (Whippet, männlich) 4 Wochen alt. Basalansicht der Tympanalregion. b — Basioccipitale, e — Entotympanicum, ex — Exoccipitale, s — Squamosum, t — Tympanicum (= Ectotympanicum).

fen der Ossifikation des Tympanicums auf den Entotympanalknorpel ist beim 5 Tage alten Haushund noch nicht zu beobachten. Diese Beobachtung bestätigt also vollständig die oben angeführte Feststellung von Flower.

Wir legen der Beschreibung eine Serie von 11 mazerierten juvenilen Schädeln des Whippets zugrunde. Diese Tiere stammten alle aus der gleichen Zucht und waren alteramässig genau bestimmt. Folgende Alterstufen waren vertreten: 1, 4, 12, 14, 18 Tage; 4, 7, 8, 10 Wochen. Selbstver-

ständiglich kann an diesem Material nichts über knorpelige Skeletteile ausgesagt werden. Die Welpen von 1, 4 und 18 Tagen Alter zeigten das bekannte Bild eines schmalen *Anulus tympanicus*, wie er von Neugeborenen bekannt ist. Bei den 12 und 14 Tage alten Tieren war der Tympanring in medio-lateraler Richtung etwas verbreitert. Bei einem 4-Wochen alten männlichen Jungtier fand sich beiderseits neben dem bereits verbreiterten Tympanicum ein selbständiges *Os entotympanicum* (Abb. 2). Dieses Element war nirgends synostotisch mit dem Tympanicum verbunden. Es bildet die mediale untere Wand der Bulla und steht in Nahtverbindung mit dem Tympanicum, Basisphenoid, Basisoccipitale und Exoccipitale. Bei allen älteren Haushunden (7, 8 und 10 Wochen) war das Entotympanicum mit dem Tympanicum verschmolzen. Die Kontaktstelle beider Knochen ist jedoch an der Wand der Bulla deutlich zu erkennen. Das Bild entspricht dem Befund am Bären, den wir in Abb. 4 wiedergeben.

Der Zustand der Tympanalregion bei einem jungen *Canis lupus Linnaeus*, 1758 (Wildfang aus Spanien, Condylbasallänge: 84 mm, Alter vermutlich 5—6 Wochen) ist unserem Befund am 4 Wochen alten Hund sehr ähnlich. Entsprechend dem fortgeschrittenen Alter ist das Tympanicum selbst bereits breiter. Der Anteil des Tympanicums und des Entotympanicums an der Bildung der Bulla ist etwa gleich gross (Abb. 3). Die Naht zwischen beiden Knochen ist durchgehend deutlich. Der Befund entspricht völlig den Angaben von *Wegner* (1942). Diese Beobachtungen führen zusammenfassend also zu der Feststellung, dass ein selbständiges *Os entotympanicum* beim Wolf vorkommen kann und wahrscheinlich ziemlich regelmässig auftritt. Die Ossifikation des entotympanalen Knorpels erfolgt relativ spät (4.—6. Woche des postnatalen Lebens). Die Naht zwischen Tympanicum (Ectotympanicum) und Entotympanicum synostosiert ausserordentlich rasch. Die Tatsache, dass ein freies Entotympanicum nur während etwa 2 Wochen in der Juvenilperiode abgrenzbar ist, hat vermutlich dazu geführt, dass diese Skeletelement meist übersehen wurde. Das Entotympanicum ist zweifellos ein essentielles Bauelement der Bulla bei Caniden. Die bisherige Annahme einer rein tympanalen Bulla bei Caniden bedarf also der Korrektur. Damit stehen die Befunde an herpestoiden und arctoiden *Fissipedia* nicht mehr unüberbrückbar nebeneinander.

Von Interesse ist das Verhalten der Skeletelemente in der Tympanalregion bei anderen arctoiden Raubtieren. Auf die Befunde an *Meles* und *Enhydra* war zuvor hingewiesen worden. Leider liegt uns kein ausreichendes Material von Jugendstadien des Craniums von Musteliden und Procyoniden vor, um Stellung zu nehmen. Bei Ursiden ist bisher, wenn wir von einer unklaren Angabe bei *Owen* (1859) absehen, offenbar kein

Entotympanicum bekannt geworden. Van der Klaauw (1931) schreibt: "In the modern *Ursidae* no entotympanic is known; the surface of the bulla does not show an indication of a compound condition. I do

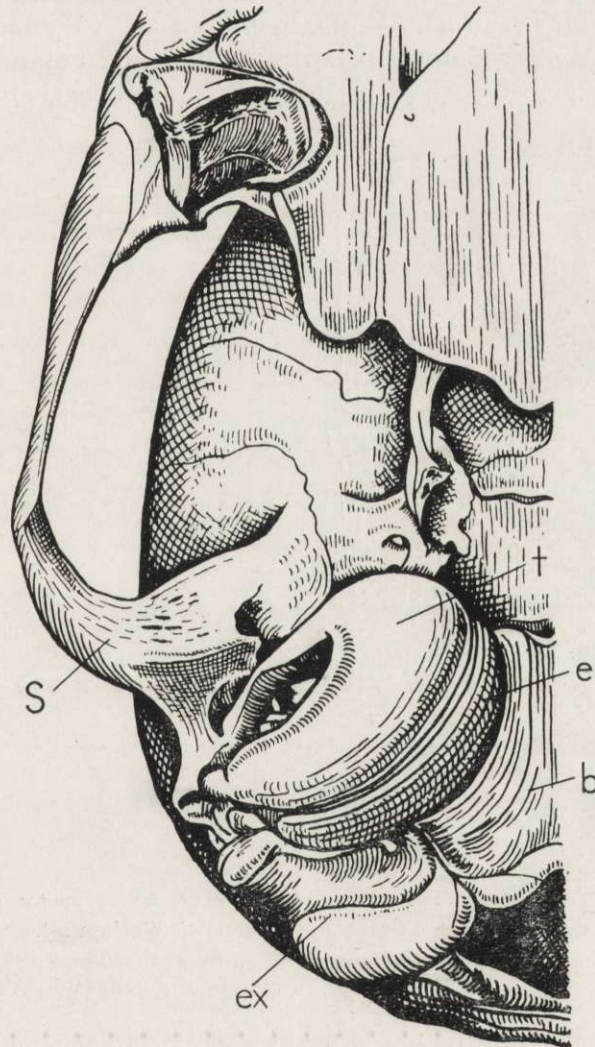


Abb. 3. *Canis lupus* (Wildfang, Spanien, männlich), 5—6 Wochen alt. Basalansicht der Tympanalregion. Buchstabenerklärung wie Abb. 2.

not know what to think about the remark of Owen (1859, p. 313) that the bulla in the bear is formed by the tympanic and the inflated petrosal, which in other examples given means the entotympanic".

Eigene Untersuchungen an neugeborenen Bären (*Ursus arctos* Linnæus, 1758; *Ursus arctos horribilis* (Ord, 1815); *Thalarctos maritimus* (Phipps, 1774) ergaben, dass nur ein ringförmiges Tympanicum vorhanden ist. An der Schnittserie durch den Kopf eines neugeborenen *Ursus arctos horribilis* fand ich — im Gegensatz zu den Befunden an Caniden — kein knorpliges Entotympanicum. In diesem Zusammenhang muss aber daran erinnert werden, dass der Reifegrad neugeborener Ursiden

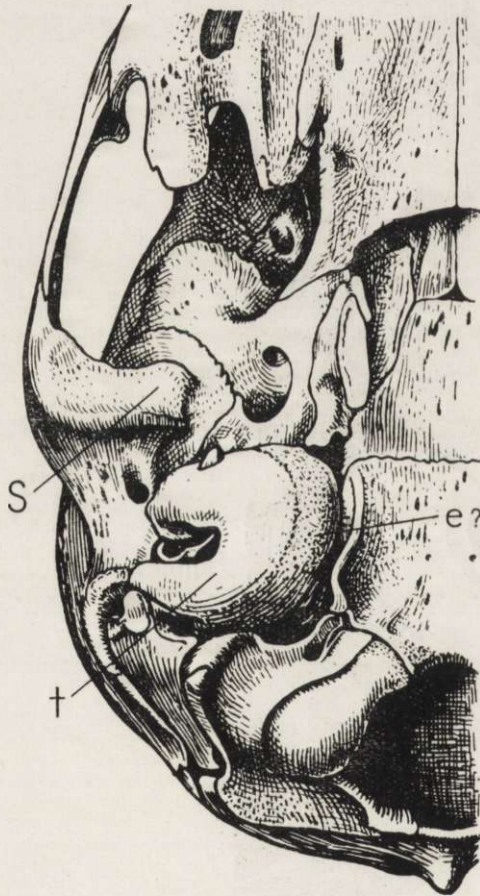


Abb. 4. *Ursus arctos syriacus* (Zoo-
tier) 10 Wochen alt. Basalansicht der
Tympanalregion. Buchstabenerklä-
rung wie Abb. 2.

und Caniden nicht vergleichbar ist (Starck, 1956). Neugeborene Bären haben durchweg noch nicht den Entwicklungsgrad neugeborener Hunde erreicht. So ist auch die *Pars canalicularis* der Ohrkapsel bei neugeborenen Bären noch knorplig, während bei neugeborenen Hunden hier die Ersatzknochenbildung meist weit vorgeschritten ist. Auf die erheblichen Differenzen im Reifegrad des Gehirns neugeborener Hunde und Bären sei verwiesen (Starck, 1956). Das Fehlen eines knorpligen Entotympanicums bei neugeborenen Bären beweist daher nicht, dass nicht ein der-

artiger Knorpel noch postnatal auftreten kann. Leider fehlen bisher die nötigen geschlossenen Entwicklungsserien, um diese Frage entscheiden zu können. Bei einem jungen *Ursus arctos syriacus* Hemprich & Ehrenberg, 1828 (männlich, Zootier, angeblich 10 Wochen alt) Condylobasallänge: 121 mm (Abb. 4) finde ich jedoch einen deutlichen Strukturunterschied in der Wand der medialen und der lateralen Hälfte der Bulla. Der Befund entspricht so weitgehend dem der juvenilen Haushundschädel im Alter von 7—10 Wochen, dass uns eine ähnliche Genese der Bulla auch bei Ursiden möglich erscheint.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Auftreten eines selbständigen knorpelig praeformierten *Os entotympanicum* und seine Beteiligung am Aufbau der *Bulla tympanica* wird für Haushund und Wolf nachgewiesen. Die Ossifikation des Entotympanicums erscheint in der 4. postnatalen Lebenswoche. Das Entotympanicum verschmilzt ausserordentlich rasch mit dem Tympanicum (Ectotympanicum). Caniden besitzen, entgegen der Lehrmeinung, keine rein tympanale Bulla. Die bisher angenommenen Unterschiede im Aufbau der Tympanalbulla bei Caniden und Feliden sind nicht grundsätzlicher Art. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass die Ossifikation des Tympanicum bei Caniden gelegentlich sehr früh auf das knorpelige Entotympanicum übergreift und dass damit die Grenzen der Knochenterritorien undeutlich werden. In diesem Falle würde eine Analogie zum Übergreifen der Ossifikation des deckknöchernen Vomer auf die *Cartilago paraseptalis* bei *Felis* und *Homo* (Starck, 1955, dort Abb. 487, p. 571) vorliegen. Auch bei Ursiden ist das Vorkommen eines Entotympanicums wahrscheinlich.

SCHRIFTTUM

1. Broers, C. J., 1961: Quelques notions sur la morphologie de la région tympanale chez les mammifères. Bull. Assoc. Anat., 47: 187—196, Ré Naples.
2. Flower, W. H., 1869: On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the order *Carnivora* and the systematic position of *Bassaris* and other disputed forms. Proc. zool. Soc. Lond.: 4—37.
3. Frick, H., 1954: Die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von *Myotis* Kaup.: 1—102, Stuttgart.
4. Frick, H. & Heckmann, U., 1955: Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels. Acta Anat., 24: 268—314.
5. Hough, J. R., 1948: The auditory region in some members of the *Procyonidae*, *Canidae* and *Ursidae*. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., 92: 71—118.
6. Kampen van, P. N., 1905: Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. Morph. Jb., 34: 321—722.
7. Klaauw van der, C. J., 1931: The auditory bulla in some fossil mammals. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., 62: 1—352.
8. Owen, R., 1859: On the fossil mammals of Australia. I. Description of a mutilated skull of a large Marsupial Carnivore (*Thylacoleo carnifex* Owen) from a calcareous conglomerate stratum, eighty miles S. W. of Melbourne Victoria. Phil. Trans. R. Soc. Lond., 149: 309—322.
9. Starck, D., 1955: Embryologie. Thieme Verlag, Stuttgart.

10. Starck, D., 1956: Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit anderen Carnivoren. Säugetierkd. Mitt., 4: 21—27.
11. Starck, D.: Crâne des mammifères [in *Traité de Zoologie*, Ed. P. Grassé, Masson et Cie, Paris] im Druck.
12. Weber, M., 1928: Die Säugetiere I/II. G. Fischer, Jena.
13. Wegner, R. N., 1942: Die Paukeninnenbeine (*Endotympanicum* und *Epipterygoid*) bei den Säugetieren. Photographie u. Forschung, 3, 289—303.

Anatomisches Institut d. Universität,
Frankfurt am Main — Süd 10,
Ludwig-Rehn-Strasse 14.

STRESZCZENIE

Występowanie samodzielnej chrząstkopochodnej *os entotympanicum* i jej współudział w tworzeniu *bulla tympanica* stwierdzono u psa i wilka. Kostnienie *entotympanicum* rozpoczyna się w 4 tygodniu życia postnatalnego. *Entotympanicum* zlewa się nadzwyczaj szybko z *tympanicum* (*ectotympanicum*). *Canidae* nie posiadają, wbrew mniemaniu, czysto tympanalnej puszkii bębenkowej. Dotychczas przyjmowane różnice w budowie *bulla tympanica* u *Canidae* i *Felidae* nie są zasadnicze. Wydaje się niewykluczone, że kostnienie *tympanicum* u *Canidae* stosunkowo bardzo wczesnie rozszerza się na chrząstkowe *entotympanicum* i skutkiem tego granice kości stają się niewyraźne. W tym przypadku nasuwa się analogia do rozszerzania się kostnienia skórno-pochodnego lemiesza (*Vomer*) na *Cartilago paraseptalis* u *Felis* i *Homo* (Starck, 1955, Ryc. 487, str. 571). Występowanie *entotympanicum* jest prawdopodobne również u *Ursidae*.