

## V. Zusammenfassung

Morphogenetische Untersuchungen an der Ohrregion spätfetaler und neonater Stadien von *Sus scrofa* f. *domestica* (Mammalia, Artiodactyla):

Die vorliegende Arbeit ist Teil eines Programms, das phylogenetisch-systematische Fragen und evolutionsbiologische Umwandlungen hinsichtlich der Ohrregion der Artiodactyla klären soll. Diese Fragen sind nicht nur in Bezug auf die vergleichende Anatomie und Systematik der Artiodactyla selbst, sondern auch in Hinblick auf die gegenwärtig diskutierte Ableitung der Cetacea aus den Artiodactyla von hohem theoretischem Interesse. Dabei werden vor allem die bislang kaum bekannten spätfetalen und perinatalen Stadien erforscht.

Dementsprechend wurde nach *Bos primigenius* f. *dom.* auch die Ohrregion spätfetaler und junger postnataler Stadien von *Sus scrofa* f. *dom.* untersucht. Im Mittelpunkt der Arbeit stand dabei die histologische Schnittserie eines Ontogenesestadiums aus dem ca. dritten Entwicklungsmonat mit einer Scheitel-Steiß-Länge von 135 mm und einer Kopflänge von 58 mm. Nach dieser Schnittserie wurde eine Plattenrekonstruktion in 25-facher Vergrößerung angefertigt. Weiterhin wurde das Stadium durch Querschnittszeichnungen dokumentiert.

Der zweite Schwerpunkt lag auf der Untersuchung eines Neonatalstadiums (Kopflänge 115 mm). Der Kopf eines totgeborenen Ferkels wurde median halbiert; von einer Seite wurde durch Mazeration ein Osteocranium angefertigt, die Ohrregion der anderen Kopfhälfte wurde wiederum in eine histologische Schnittserie zerlegt. Damit war es möglich, Osteologie und mikroskopische Anatomie dieser kompliziert gebauten Kopfregion aufeinander zu beziehen. Zusätzlich konnte noch eine tote Frühgeburt (KL 93 mm) für die ontogenetische Untersuchung verwendet werden. Der Anschluß an die Osteologie des adulten Osteocraniums wurde mit einer Serie juveniler Schädel hergestellt, an denen anatomisch interessante Regionen durch Aufsägen und Auffräsen sichtbar gemacht wurden.

Im einzelnen ergaben sich folgende wichtige Befunde:

- Die Fissura sphenotica (Foramen lacerum medium) zwischen Alisphenoid und Vorderpol des Petrosum bleibt bereits bei frühen Feten breit offen, was als Anpassung an die Ausbildung des voluminösen Rete mirabile gedeutet wird.
- Im Gegensatz zu *Bos* ist eine Commissura alicochlearis nicht ausgebildet, womit auch kein eigenständiges Foramen caroticum internum abgegrenzt ist.
- Der Processus clinoides posterior bildet ersatzweise eine knorpelige Verbindung zwischen Dorsum sellae und Ohrkapsel, wobei unklar bleibt, ob es sich um eine Plesiomorphie oder um eine Autapomorphie handelt.
- *Sus* besitzt ein sehr ausgedehntes Tegmen tympani. Es wird vom Nervus mandibularis überquert und bildet über dem Cavum tympani bzw. dessen Fossa muscularis major zunächst ein knorpeliges, dann ein knöchernes Dach.

- Von Anfang an ist das Tegmen breitflächig mit dem Petrosum verwachsen, so daß nur die freie Spitze in das Foramen lacerum vorspringt. Das rostrale Tegmen wird in älteren Stadien wieder partiell ab- bzw. umgebaut
- Rostrale Teile des Tegmen lagern sich dem Alisphenoid auf, so daß der Eindruck eines medial begrenzten Foramen ovale besteht.
- Das Foramen lacerum wird im Fetalalter caudal durch eine knorpelige Commissura basicochlearis anterior begrenzt. Erst in späteren Ontogenesestadien ist es so sehr verbreitert, daß zumindest am mazerierten Schädel der Eindruck einer breiten Spalte zwischen Foramen lacerum und Foramen jugulare entsteht. Diese Lücke (die erweiterte Fissura basicapsularis) ist zumindest beim Neonaten bindegewebig überbrückt.
- Das Petrosum von *Sus* ist kompakter und abgerundeter als bei *Bos*. Die Cochlea umfaßt dreieinhalb Schneckendrehungen.
- Die Fossa subarcuata wird beim Fetus nicht durch den Felsenbeinlappen des cerebellaren Paraflocculus eingenommen, sondern ist nur von Bindegewebe und Gefäßen ausgefüllt. Beim Neonaten kommt es zu einer flachen Einnischung des Paraflocculus, die jedoch möglicherweise in späteren Lebensphasen wieder rückgängig gemacht wird.
- Die Öffnungsebene der Fossa subarcuata wird durch den Dorsalrand des Meatus acusticus internus bei juvenilen Stadien in eine annähernd horizontale Lage gebracht.
- *Sus* hat eine nach rostrocaudal verkürzte mittlere Schädelgrube, daher ist der Keilbeinflügel (Alisphenoid) kurz und schmal; der N. mandibularis zieht am Caudalrand des Alisphenoids nach außen, statt den Keilbeinflügel wie bei *Bos* zu durchbohren.
- Ganglion geniculi und Ganglion trigeminale liegen bei *Sus* sehr nah beieinander.
- Bei *Sus* wird am Oberende des Vorderschenkels des Ectotympanicum ein nach medial ausladender Processus internus des Goniale gefunden. Dieses Skelettelement ist auch noch beim Neonaten nachzuweisen und zeigt charakteristische Lagebeziehungen zum M. tensor tympani.
- Beim Foeten und beim Neonaten steht dieser Processus internus mit dem Goniale in knöcherner Verbindung. Die Verankerung des Processus anterior (Folli) des Malleus ist beim Adulten nicht völlig geklärt.
- Das Goniale bildet im wesentlichen den Processus anterior des Malleus; dieser Processus wird beim Neonaten durch ein außerordentlich dünnes Knochenbälkchen repräsentiert, das sowohl mit dem Ectotympanicum als auch mit dem Processus internus verwachsen bleibt.

- Der rostrale Fortsatz des Caput mallei entsteht ontogenetisch aus dem Übergang zum Meckelschen Knorpel, der funktionelle Processus anterior wird ausschließlich vom darunter gelegenen Goniale gestellt.
- Sowohl bei *Sus* als auch bei *Bos* kann man nicht von einer Fissura petrotympanica (Fissura Glaseri) s.str. sprechen, da das Petrosium an der Bildung der Spalte nicht beteiligt ist. Der Austritt des Processus anterior ist vom Durchtritt der Chorda tympani weit getrennt. Die Chorda tympani tritt an der Medialseite durch einen Kanal im vorderen Ectotympanicum in das Spatium retroarticulare ein; wie die ontogenetische Herleitung zeigt, markiert dieser Knochenkanal die Grenze zwischen dem fusionierten Ectotympanicum und dem Processus internus des Goniale (Ossiculum accessorium mallei).
- Nachdem diese Struktur bereits bei *Bos taurus* nachgewiesen worden war, ließ sich beim Neonaten von *Sus* ebenfalls ein ausgedehntes knorpeliges Entotympanicum belegen. Es besteht aus einer rostralen Komponente, die mit dem Tubenknorpel in kontinuierlicher Verbindung steht, sowie einem caudalen Anteil, der in enger Beziehung zum hinteren Pol des Saccus posterior steht. Das caudale Entotympanicum ist beim Feten bereits als isolierte knorpelige Anlage vorhanden, beim Neonaten tritt sie mit dem Ectotympanicum in Verbindung.
- Beim späten Feten ist der Spence-Knorpel noch größtenteils eine vorknorpelige Leitstruktur für die Chorda tympani; sie zieht als Gewebsverdichtung vom hinteren Abschnitt der Membrana tympani in die Nähe der Fenestra vestibuli. Beim Neonaten ist daraus eine massive Knorpelplatte geworden, die bereits teilweise verknöchert ist; sie stellt hier ebenfalls eine Verbindung zwischen hinterem Trommelfell und Promontorium her und ist außerdem noch mit dem Processus hyoideus der Crista facialis (Crista parotica) verwachsen.
- Eine Cartilago Paaui ist in der Sehne des M. stapedius gut ausgeprägt.
- Im Neonatal-Stadium kommt es zu einer sekundären Verbindung zwischen Spence-Knorpel und caudalem Entotympanicum, was auch bereits bei *Bos* festgestellt wurde.
- Die Crista facialis (= aboraler Abschnitt der Crista parotica) ist schon beim Feten von *Sus* zu einer auffallenden vertikalen Knorpelplatte verlängert, von deren Spitze das Hyoid entspringt; beim Neonaten ist dieser Processus hyoideus ossifiziert und teilweise scheidenartig vom Ectotympanicum umwachsen. Die eigenständige Verknöcherung eines Tympanohyale konnte nicht gesichert werden.
- Die arterielle Versorgung des Rete mirabile wird von der Arteria foraminis lacerti (s. Arteria pharyngea ascendens, s. pharyngocarotische Anastomose) übernommen. Die Existenz eines Ramus anastomoticus konnte nicht nachgewiesen werden.

## Summary

Christine Frisch

### **Morphogenetic studies of the earregion of late fetal and neonatal stages of *Sus scrofa* f. dom.:**

The present work is part of a program that intends to study phylogenetic-systematic questions and evolutionary transformations of the otic region in artiodactyls. The insights gained may not only be of high theoretical interest for the comparative anatomy and systematics of extant artiodactyls but also for clarifying the presently much debated question of the origin of whales (Cetacea). This objective is aimed at by studying late fetal and perinatal stages of ontogeny.

We examined the ear region of *Sus scrofa* f. dom. by means of a histological serial section of this region in the third month of ontogenetic evolution ( CRL 135 mm , HL 58 mm). This stage was reconstructed as a 3D-plate model using a 25 times magnification. The sectional series was documented by semi-schematic drawings of selected cross sections. The ear region of a newborn piglet (HL 115 mm) was also prepared as serial section; the right half of the same specimen was cleaned with the help of dermestid beetles, and thereby it was possible to compare the microscopic anatomy with the osteological data. Cleaned juvenile skulls were also used to create the connection between the fetal and the adult morphology; some of these osteocrania are documented by stereographic pictures. Our findings are mainly compared with a new study on late fetal morphology of the ear region in *Bos primigenius* f. dom. (Kuhn, 2001).

The following findings are worthwhile reporting:

- The Fissura sphenotica (Foramen lacerum medium) between Alisphenoid and rostral pole of the petrosal bone is already wide in fetal stages; this may be a pre-formation for housing a voluminous rete mirabile.
- In contrast to *Bos taurus* there exists no Commissura alicochlearis in *Sus scrofa*. Therefore, no internal carotid foramen is delimited.
- The posterior clinoidal process forms a cartilaginous connection between the dorsum sellae and the ear capsule.
- *Sus* shows a very expansive tegmen tympani. It is traversed by the mandibular nerve and forms a cartilaginous or bony roof of the tympanic cavity.
- From the beginning the tegmen is fused broadly with the petrosum and only its free end projects into the medial foramen lacerum. This anterior process of the tegmen is partially remodeled in older osteocrania.
- Rostral parts of the tegmen are deposited on the alisphenoid giving the impression of a medially limited foramen ovale.
- In fetal stages, the medial lacerate foramen is caudally limited by a cartilaginous anterior basicochlear commissure. Already in the neonatal skull the basi-

occipital and the petrosal are separated by a wide gap that seems to connect the lacerate and the jugular foramen. However, this gap is bridged over by connective tissue in the neonate.

- The outlines of the petrosal are more rounded in *Sus* than in *Bos*. Its cochlea appears to have approximately 3 1/2 coils.
- In the late fetus, the subarcuate fossa is not yet occupied by part of the para-flocculus, but is filled with mesenchyme and vessels. In the neonate, the fossa forms a shallow indent which houses a small portion of the cerebellum.
- In postnatal osteocrania the shape of the subarcuate fossa varies greatly, and it seems to be refilled by bony tissue in at least some specimens. The existence of a subarcuate fossa is a plesiomorphic trait of suids and camelids, whereas ruminants lack this characteristic.
- In *Sus* we find greatly shortened medial cranial cavity, which correlates with a narrow greater wing of the temporal bone (alisphenoid); the mandibular nerve passes through an oval incision at the posterior margin of the alisphenoid. Most other artiodactyls possess a true oval foramen.
- The ganglion of the trigeminal nerve and the geniculate ganglion of the facial nerve are in direct contact with each other in *Sus*.
- Attached to the anterior branch of the ectotympanic ring there is attached an ossiculum that projects medially; the ontogenetic series shows that this is an internal process of the goniale that is fused even in the neonatal stage to the ectotympanic. This medial process bears specific relations to the major muscular fossa of the petrosal which houses the tensor tympani muscle.
- In the late fetal stage and in the neonate the internal process is in bony connection with the goniale; however, in the neonate the internal process is broadly fused to the ectotympanic. The anterior attachment of the malleus in the adult pig seems to be not satisfactorily identified, but it is suggested that it is attached by means of a very thin bony plate of the anterior process of the goniale.
- The anterior process of the caput mallei marks the place of connection with the cartilage of Meckel, as suggested by our ontogenetic series. The functional anterior process (Folii) is exclusively provided by the goniale.
- In *Sus* there is no true fissure of Glaser (Fissura petrotympanica), for the petrosal is not contributing to the dorsal roof of this anterior exit of the tympanic cavity. Whereas the anterior process of the malleus appears to be bound to the malleolar sulcus of the ectotympanic, the chorda tympani is shifted medially and its exit is a bony canal within the ectotympanic. The ontogenetic approach shows that this canal in fact marks the line of fusion between internal process of the goniale and the ectotympanic proper; in the fetus, the chorda tympani runs in a groove at the lateral and dorsal side of the internal process of the goniale. (In fetal and neonatal *Bos* there still exists a cleft between ectotympanic and internal process).



- In the neonatal stage of *Sus* there exists an expanded cartilaginous entotympanic, which corresponds to that in the late fetal *Bos*. It consists of a rostral component, that is confluent with the tubal cartilage, and of a caudal one that appears to be connected with the pole of the saccus posterior of the tympanic cavity. The caudal entotympanic remains separated from the rostral portion both in the fetal and in the neonatal stage. The rostral entotympanic is a mass of fibrocartilage which is squeezed between the free medial end of the ectotympanic and the cochlear part of the petrosal; parts of the sympathetic plexus of the internal carotid are embedded in the cartilage. The posterior entotympanic secondarily connects to the posterior part of the ectotympanic and frames parts of the fossa of the cochlear window. The posterior entotympanic is also secondarily connected with the cartilage of Spence.
- In the late fetal stage, the element of Spence still mostly consists of precartilage that is connected to the posterior portion of the chorda tympani. In the neonate this has turned into a massive cartilage bar that is partly ossified; it extends from the posterior portion of the tympanic membrane to the promontorium s.str. The chorda tympani runs in a dorsal groove of this skeletal element, whose functions needs to be further debated. In the neonatal stage the cartilage of Spence is fused with the descending bar of the hyoidal process of the facial (parotic) crest.
- A cartilage of Paauw is well developed within the tendon of the stapedial muscle.
- The tympanic opening of the facial canal is covered by a broad lateral suprafacial commissure, which is part of the posterior tegmen tympani; in the neonate this commissure is already ossified or in the process of ossification. This structure is very different in the fetal cow.
- The strong facial crest that connected both the facial nerve and the stapedial muscle, develops a long ventral prominence in *Sus* that continues into the hyoid bar. This process is ossified in the neonate, and it is not clear whether this ossification is a tympanohyale.
- The fetal stage clearly demonstrates that the proximal portion of the hyoid represents the 'pretrematic' condition of van Kampen. This means that the exit of the facial nerve and of the chorda tympani at the primary stylomastoid foramen is situated behind the hyoid bar. In the neonate, this region is more difficult to interpret due to the massive expansion of the ectotympanic, which contacts the prominent paroccipital process.
- Our studies have shown that the main tributary of the arterial rete mirabile in the pig is provided by a pharyngocarotic anastomosis (Wible) that links the ascending pharyngeal artery through the medial lacerate foramen to the rete. We have not found any evidence of the existence of an 'anastomotic ramus' (TANDLER).