© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Abhandlungen
der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften
Mathematisch-physikalische Klasse
XXVII. Band, 2. Abhandlung

Die Entwicklung des Visceralskelettes bei Testudo graeca.

II. Die Entwicklung des Hyobranchialapparates und des Kehlkopfes

von

Otto Bender

Mit 6 Tafeln und 19 Abbildungen im Text

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität München; Direktor: Prof. Dr. Rückert)

München 1914
Verlag der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in Kommission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die vorliegenden Untersuchungen bilden die Fortsetzung der 1911 im Anatomischen Anzeiger[1]) und 1912 in den Abhandlungen der K. Bayer. Akademie[2]) veröffentlichten Studien über die Entwicklung des Visceralskelettes bei der griechischen Landschildkröte. Die Teilung der Aufgabe in mehrere Abschnitte, welche zunächst etwas gewaltsam erscheint, war deshalb angebracht, weil der Nachdruck im Interesse einer abgeschlossenen Darstellung auch dieses Mal wieder auf die endgültigen Skelettbildungen gelegt werden mußte, zu deren Aufbau das primordiale viscerale Skelettsystem zum Teil verwendet wird. Zielten die Vorgänge der Skelettgenese, welche 1912 veröffentlicht wurden, vorwiegend auf die Bildung des Kiefergelenkes, des Mittelohres und des schalleitenden Apparates hin, so gruppieren sie sich in vorliegender Abhandlung um die Entwicklung des Kehlkopfes und des ihn stützenden Hyobranchialapparates. Einzelne Wiederholungen ließen sich dabei nicht vermeiden; denn wie z. B. das Quadrat sowohl in der Entwicklung des Kiefergelenkes als auch der Paukenhöhle eine Rolle spielt, so mußte des Zungenbeinbogens sowohl bei Besprechung der Genese der Columella auris, wie auch des Hyobranchialapparates gedacht werden.

Der zweite Visceralbogen findet demnach hier gleich dem Processus lingualis und dem Entoglossum nochmals Erwähnung. Der kleine Processus anterior lateralis des Hyobranchialapparates ist der einzige Bestandteil dieses Skelettkomplexes, welcher auf den Zungenbeinbogen zurückzuführen ist; der übrige Teil des Bogens wird, wie geschildert, teils zur Bilduug der Columella auris verwendet, teils zerfällt und verschwindet er. Die Hauptmasse des sogenannten Hyobranchialapparates der Schildkröten wird von dem III. und IV. Visceralbogen (I. und II. Branchialbogen) und ihren Copulae geliefert; von allen Visceralbögen bleiben diese am deutlichsten als solche erhalten und sind dementsprechend einwandfrei zu deuten.

Anders steht es mit dem aboral folgenden visceralen Skelettmaterial, aus welchem der Kehlkopf hervorgeht; dessen Verfolgung durch die Ontogenese, seine Formung im einzelnen, seine Verschiebung gegen das übrige Visceralskelett und seine anschließende Differenzierung bilden den wichtigsten und zugleich schwierigsten Gegenstand dieser Untersuchung.

Gelegentlich seiner vergleichend anatomischen Studie über die Epiglottis machte Gegenbaur,[3]) nachdem er auf die orale Verschiebung des Kehlkopfes auf vergleichendem

---

[1]) O. Bender, Über Herkunft und Entwicklung der Columella auris bei Testudo graeca. Anat. Anz., Bd. 40, 1911.

[2]) O. Bender, Über die Entwicklung des Visceralskelettes bei Testudo graeca. I. Die Entwicklung des Kiefer- und des Zungenbeinbogens (Columella auris) und der Paukenhöhle. Abhandl. d. K. Bayer. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. 25, Abhandl. 10, 1912.

[3]) C. Gegenbaur, Die Epiglottis. Eine vergleichend anatomische Studie. Leipzig 1892.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wege hingewiesen hatte, darauf aufmerksam, daß diese Verschiebung bei Amphibien, wenn auch in geringem Maße, auch in der Entwickelung zum Ausdruck komme. G. fügte dann hinzu: „Ob bei den Sauropsiden der Prozeß der Verlagerung des Kehlkopfes auch ontogenetisch sich darstellt, ist nicht bekannt." Auch in der Folgezeit schenkte man diesen Entwicklungsvorgängen keine Aufmerksamkeit und noch 1906 schrieb Göppert:[1]) „Für die Sauropsiden fehlt bisher noch die Untersuchung der Entwicklung des primären Laryngotrachealskeletts, während sie für die Säugetiere (durch Nicolas 1894, Kallius 1897 und Göppert 1901) genauer bekannt geworden ist." In den seitdem erschienenen Arbeiten von Kallius[2]) über die Entwicklung der Zunge, in welchen sich auch einzelne Angaben über die Genese des Visceralskelettes finden, wird auf die Schildkröten kein Bezug genommen, doch konnten die Angaben über das dort verwendete Reptilienmaterial (Lacerta, Anguis) zum Vergleich herangezogen werden. Jüngst hat dann V. Schmidt[3]) über die Entwicklung des Kehlkopfes und der Luftröhre bei Reptilien berichtet. Schmidt haben neben einem größeren Saurier-Material auch einige Embryonen von Emys vorgelegen, doch betreffen seine Untersuchungen die frühesten Differenzierungsvorgänge an Speise- und Luftweg und schließen mit der Abspaltung des letzteren von ersterem ab; die Entwicklung des Visceralskelettes und seiner Abkömmlinge wird dort also nicht mehr berücksichtigt. Die hier in Betracht kommende früheste Periode der Ontogenese reiht sich ziemlich genau an das älteste Stadium an, welches V. Schmidt in Betracht gezogen hat, die jüngsten Embryonen von Testudo graeca meiner Sammlung folgen ohne Lücke auf die ältesten Emys-Embryonen, welche Schmidt verwendet hat. Nur eine kleine Mitteilung von Fuchs[4]) über das Hyobranchialskelett von Emys, welche ich bereits 1911 in meiner ersten Abhandlung[5]) über dieses Thema angeführt habe, enthält kurze Angaben über die Entwicklung des Hyobranchialapparates von Emys; ferner ist dieselbe in einer Arbeit von Kunkel[6]) kurz berück-

[1]) E. Göppert, Die Entwicklung des Mundes und der Mundhöhle mit Drüsen und Zunge; die Entwicklung der Schwimmblase, der Zunge und des Kehlkopfes bei den Wirbeltieren. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. II, 1, 1906, spez. S. 84 bis 96. Vgl. dort auch die Literaturübersicht.

[2]) E. Kallius, Über die Entwicklung der Zunge bei Amphibien, Reptilien und Säugern. Anat. Hefte, Bd. 16, 1900; Bd. 28, 1905; Bd. 41, 1910.

[3]) V. Schmidt, Über die Entwicklung des Kehlkopfes und der Luftröhre bei Reptilien. Anat. Hefte, Bd. 48, 1913.

[4]) H. Fuchs, Über das Hyobranchialskelett von Emys lutaria und seine Entwicklung. Anat. Anz., Bd. 31, 1907.

[5]) Anat. Anz., Bd. 40, 1911, entgegen der Behauptung von Fuchs ebendort Bd. 43, S. 61. F. hat sich endlich — erst 6½ Jahre nach seiner Publikation und auf mehrmalige Nötigung hin — bereit gefunden, Angaben über sein damaliges Material zu machen, die sich natürlich nach so langer Zeit jeder Kontrolle entziehen, zumal, da sich F. unterdessen weitere Serien verschafft hat. F. weiß nun sehr gut, daß meine Bemerkungen sich ausdrücklich nur auf sein Material von 1907 bezogen haben, er wirft aber in seiner letzten Erwiderung an mich sein späteres Material mehrfach offenkundig mit dem von 1907 zusammen. Dieses Verfahren war F. eben nur deshalb möglich, weil er 1907 überhaupt keine Materialangaben gemacht hatte, infolgedessen jetzt nicht für eine solche haftbar gemacht werden kann. Das Anfechtbare an dieser seiner damaligen Publikationsweise tritt durch seine Polemik erst recht zu Tage und bedarf keiner weiteren Erörterung. — Es sei hier gleich hinzugefügt, daß auch die oben zitierte Abhandlung von Fuchs keinen Einblick in sein damaliges Material gewährt.

[6]) B. W. Kunkel, The Development of the Skull of Emys lutaria. Journ. of Morphol., vol. 23, 1912, spez. S. 744—747.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sichtigt. Die Kehlkopfgenese wird auch in diesen Arbeiten nicht berührt. Ich befand mich also in dieser speziellen Untersuchung auf einem noch ganz unbearbeiteten Gebiet, Veranlassung genug, der Kehlkopfentwicklung der Schildkröten an einem reichhaltigen Material nachzugehen.

Über den ausgebildeten Kehlkopf der Schildkröten besitzen wir Beschreibungen von Siebenrock,[1]) welcher auch Testudo graeca berücksichtigt hat, und ganz neuerdings von Ogushi,[2]) welcher den ausgebildeten Kehlkopf von Trionyr japonicus beschrieben hat. Letztere Abhandlung erschien nach Abschluß meiner Untersuchungen, wurde aber noch als willkommene Ergänzung meiner Resultate, soweit sie sich nur auf Präparation und Aufhellung des ausgebildeten Kehlkopfes beziehen, herangezogen. Desgleichen dienten die Arbeiten Shiinos[3]) und Ogushis[4–6]) über die Hirnnerven einiger Schildkröten als wertvolle Unterstützung. Es sei aber hier gleich bemerkt, daß besonders die Beschreibung der Äste des Facialis und des Glossopharyngeus Ogushis (Morph. Jahrb., Bd. 46, S. 469—476) im wesentlichen nur meine früheren Angaben (Semons Reisen 1906, S. 388—390) bestätigt, was Ogushi aber dort nicht erwähnt hat, und daß ferner Einzelheiten aus meiner Beschreibung des Verlaufes der von mir zuerst bei Schildkröten geschilderten Chorda tympani, die Ogushi besonders beanstandet hat, von mir schon 1912 (Abh. d. K. B. Akad., Bd. 25, Abh. 10, S. 40) ausdrücklich richtig gestellt worden sind. Ogushi war diese Arbeit bei Abfassung seiner $1^1/_2$ Jahre später erschienenen Abhandlung offenbar nicht bekannt. Viele Anregung verdanke ich endlich dem letzten umfassenden Werk Gaupps[7]) über die Reichertsche Theorie; besonders die dort ausgeführten Gedanken über die Knorpelgenese und ihre morphologische Beurteilung, auf die ich schon 1912 gelegentlich eingegangen bin, finden durch die folgenden Ergebnisse manche weitere Bestätigung.

Mein Material ist unterdessen auf 28 Serien angewachsen; die neu hinzu gekommenen gehören den älteren Stadien der Knorpelbildung und der beginnenden Verknöcherung an. Selbstverständlich handelt es sich ausschließlich um Embryonen, an welchen die Skelettentwicklung zu studieren ist. Wollte ich alle Embryonen hier anführen, welche „in meinen Händen gewesen sind", wie es Fuchs mir gegenüber getan hat, so würde ich auf weit über 300 Exemplare derselben Spezies kommen. Eine Materialangabe hat aber natürlich nur insofern Wert, als sie sich auf das tatsächlich untersuchte Materal bezieht. Betreffs der Konservierung und anderer technischer Einzelheiten sei auf meine Mitteilung von 1912 verwiesen. Die mikroskopischen Befunde wurden wiederum durch die makroskopische Untersuchung besonders starker erwachsener Exemplare mit Hülfe der Lupe und des Aufhellungs-

---

[1]) F. Siebenrock, Über den Bau und die Entwicklung des Zungenbeinapparates der Schildkröten. Annalen d. naturhist. Hofmus., Bd. 13, 1898.

[2]) K. Ogushi, Der Kehlkopf von Trionyx japonicus. Anat. Anz., Bd. 43, 1914.

[3]) K. Shiino, Beitrag zur Kenntnis der Gehirnnerven der Schildkröten. Anat. Hefte, Bd. 47, 1912.

[4]) K. Ogushi, Anatomische Studien an der japanischen dreikralligen Lippenschildkröte (Trionyx japonicus. I. Mitteil. morph. Jahrb., Bd. 43, 1911.

[5]) K. Ogushi, Zur Anatomie der Hirnnerven und des Kopfsympathicus von Trionyx japonicus. Morphol. Jahrb., Bd. 45, 1913.

[6]) K. Ogushi, II. Mitteil., Muskel- und peripheres Nervensystem. Morphol. Jahrb., Bd. 46, 1913.

[7]) E. Gaupp, Die Reichertsche Theorie. Hammer-, Amboß- und Kieferfrage. Archiv f. Anat. und Entwicklungsgesch., Anat. Abt., 1912, Suppl.-Bd.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

verfahrens nach Lundvall[1]) und Spalteholz[2]) ergänzt. Auch wurde eine Reihe neuer Wachsplattenmodelle angefertigt, welche auf den Tafeln wiedergegeben worden sind. Die Modelle sind wieder absichtlich mit Angabe der einzelnen Platten und ohne jede verschönernde Glättung gezeichnet worden, da sie meines Erachtens so der Wahrheit am nächsten kommen, und ich kann in diesem Verfahren ganz und gar nicht eine „überflüssige, ja schädliche pedantische Geschmacklosigkeit" sehen, wie es Kallius[3]) früher einmal bezeichnet hat. Mit dem Moment, in dem man anfängt, die Plattenstufen zu glätten und auszugleichen, ist der Willkür Tür und Tor geöffnet, und kann keine Übereinstimmung des Modells mit dem modellierten Objekt mehr gewährleistet werden.

Die Textfiguren zeichnete Frl. S. Bachhammer, die Tafelfiguren wiederum Herr Kunstmaler F. Skell in München. Beiden Mitwirkenden bin ich für die verständnisvolle und künstlerisch feine Ausführung zu großem Dank verpflichtet.

Die Disposition der Abhandlung ist die gleiche wie früher. Zunächst wird die Entwicklung an Hand der einzelnen Stadien abgehandelt werden; daran schließen sich Zusammenfassungen und Schlußbetrachtungen an, in deren Mittelpunkt die Herkunft und das Werden des Kehlkopfes bei Testudo graeca an sich und im Vergleich mit anderen Reptilien und mit Säugern stehen werden. Endlich wird nochmals die Knorpelgenese im allgemeinen berührt werden.

Beschreibender Teil.

I. Visceralspaltenstadium.

Schon im ersten Teil dieser Untersuchungen wurde berichtet, daß in diesem Stadium, welches vier nach außen sich öffnende Visceralspalten und den Rest einer fünften zeigt, die als blinde Ausbuchtung der vierten erscheint, noch keine deutlichen Skelettblasteme zu erkennen sind. Bezüglich der sonstigen äußeren Merkmale dieser Embryonen und des Zustandes der Visceralspalten sei, um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, auf die Tafelfiguren 1, 2, 12 und 13 der letzten Abhandlung verwiesen. Besonders im Bereiche der zukünftigen Kehlkopfanlage herrschen noch ganz unklare Verhältnisse, aber auch in der Gegend des Hyobranchialapparates versucht man vergeblich, eine bestimmte Formung der Zellmassen herauszufinden. Nur in der ventralen Mittellinie ist schon jetzt eine bestimmte Anordnung der Bildungszellen zu einem sagittal verlaufenden Strang zu erkennen, der jedoch erst von den nächst älteren Embryonen des ausgesprochenen Blastemstadiums in den Textfiguren 1 und 2 deutlich erkennbar abgebildet werden konnte.

Dieser mediane Strang, welcher wohl aus der soliden Epithelplatte hervorgeht, deren Entstehung V. Schmidt bei jüngeren Embryonen in der Medianebene der ventralen Pharynxwand nachgewiesen hat, liegt dorsal von dem erst später hervortretenden Hyobranchialkörper und erstreckt sich vom Oralrande des zukünftigen Kehlkopfeinganges, welcher zu

---

[1]) Lundvall, Über Demonstration embryonaler Knorpelskelette. Anat. Anz., Bd. 25, 1904, und Bd. 27, 1905.

[2]) W. Spalteholz, Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten. Hirzel, Leipzig 1911.

[3]) Anatom. Hefte, Bd. 16, S. 535, 1901.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

dieser Zeit völlig aboral von der gesamten Anlage des Hyobranchialapparates gelegen ist, über diese ganze Anlage hinweg bis zu ihrem Vorderende, der Gegend des in Bildung begriffenen Processus lingualis hyoidei. Der Zellstrang ist unpaar, in der Mitte sehr schmal; nur seine beiden Enden, das laryngeale (aborale) und das linguale (orale), wie wir sie bezeichnen wollen, sind zwiebelförmig verdickt. Die Zellen des Stranges zeigen sagittal gestellte, spindelförmige Kerne, welche sich hierdurch und durch ihre dunklere Färbung von den ihm ventral eng anliegenden Blastemmassen des Hyobranchialapparates auffällig absetzen. Dieser Zellstrang wird sich durch alle Phasen der Entwicklung des Visceralskelettes verfolgen lassen, er wird später durch Längsspaltung paarig werden, und wir werden aus ihm die Frenula glottidis hervorgehen sehen. Die Entwicklungsgeschichte der Frenula glottidis wird sich als ein besonders brauchbares Kriterium für die Herkunft und auch als ein zuverlässiger Wegweiser für die Oralwanderung des Kehlkopfes erweisen.

Wir haben zunächst bemerkt, daß dieser Zellstrang bei seinem ersten Hervortreten bis in die aboral von der Anlage des Hyobranchialapparates befindliche Gegend reicht, wo zu dieser Zeit der Luftweg sich eben vollständig vom Speiseweg emanzipiert hat. Dieses laryngeale Ende bildet bei der bald einsetzenden Vorwanderung der Kehlkopfanlage das punctum mobile, der linguale Ansatz des punctum fixum dieses Stranges, an welchem die ganze Kehlkopfanlage nun über die Anlage des Hyobranchialkörpers hinweg oralwärts gezogen wird. Denkt man sich die Kehlkopfanlage als ein Schiff, die Frenula-Anlage als ein Tau, welches am Vorderende des Schiffes befestigt ist, vermittelst dessen das Schiff nach einem festen Punkt, der Basis des Processus lingualis vorgezogen wird, so dürfte diese Vorstellung der Kehlkopfwanderung ziemlich gerecht werden. Je weiter das Schiff vorrückt, desto kürzer wird das Tau werden, und eben diese Verkürzung werden wir bei Oralwanderung des Kehlkopfes an der Frenula-Anlage beobachten können.

Die dem Zellstrang anliegenden diffusen Blastemmassen beginnen am verdickten lingualen Ende desselben einen kurzen Fortsatz zu formieren, die erste Andeutung des Processus lingualis. Dieser Fortsatz des Hyobranchialapparates tritt zuerst in die Erscheinung und zwar von Anfang an als unpaarer, solider Zapfen. Weder in diesem Entwicklungsstadium, noch später wurde ein deutlicher medianer Längsspalt bemerkt, welcher den Processus in zwei Längsleisten teilen und auf eine ursprünglich paarige Anlage hinweisen würde, wie ihn Fuchs und Kunkel bei Emys beschrieben haben.

Über die sonstigen Anfänge des Visceralskelettes ist noch wenig zu sagen. Der ganze Zellkomplex verharrt noch im indifferenten Zustand, nur zuweilen lassen sich Zellstreifen herausfinden, welche das baldige Erscheinen der Visceralbögen[1]) anmelden. Am deutlichsten sind diese Anfänge am Hyoidbogen zu bemerken, also gerade an demjenigen Bogen, welcher als solcher bei T. graeca niemals auch nur die Vorknorpelstufe zu erreichen scheint, sondern, soweit er nicht in dem Gehörknöchelchen aufgeht, schon am Ende des Blastemstadiums bis auf den kleinen Ventralrest wieder verschwindet.

Von der Kehlkopfanlage ist zu dieser Zeit nur das in die Mundhöhle sich öffnende, von mehrschichtigem Zylinderepithel ausgekleidete Lumen zu erkennen, welches ventral

[1]) Der Ausdruck „Visceralbogen" ist hier wie 1912, stets für den Skeletteil, resp. dessen Anlage gebraucht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

und lateral von noch ganz unklaren Zellverdichtungen umgeben ist; in der dorsalen Circumferenz des Luftweges findet sich nur embryonales Bindegewebe. Die Zellverdichtungen sind längs der Anlage der späteren Trachea bis zur Gabelung in die beiden Bronchien zu verfolgen.

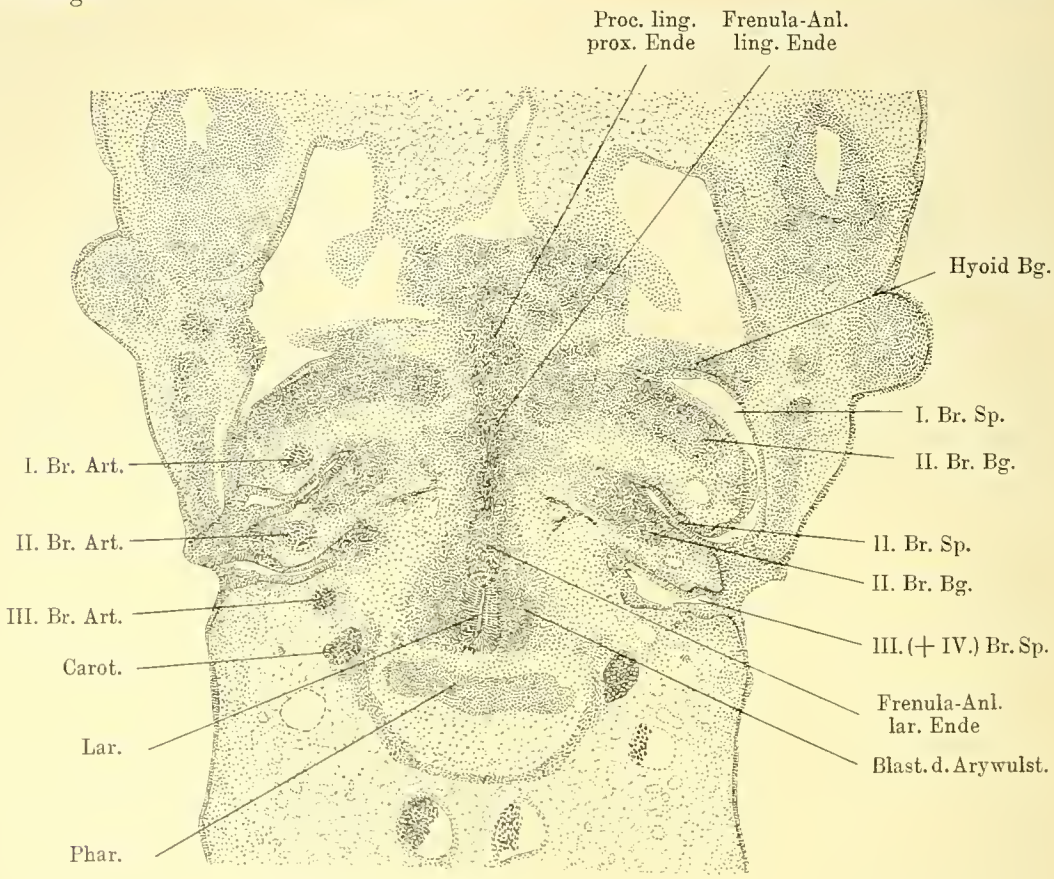

Fig. 1.

Embryo Z 1, Horizontalschnitt, Blastemstadium. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 3 : 4.

Der ganze Luftkanal einschließlich der Mündung in die Mundhöhle mit den ihn umlagernden Blastemmassen liegt zu dieser Zeit aboral von der Anlage des Hyobranchialapparates. Im folgenden Stadium der ausgebildeten Blasteme wird sich zeigen, daß sich zwischen dem aboralen Ende des Hyobranchialapparates und dem oralen Ende der Kehlkopfanlage sogar eine Lücke bemerkbar macht, die auch an einem Modell des Visceralskelettes im Blastemstadium deutlich hervortritt (vgl. Taf. I, Fig. 1), worauf noch zurückzukommen ist.

Noch eine andere Beobachtung, welche gleichfalls erst im nächsten Stadium klar zum Ausdruck kommt, muß hier schon vermerkt werden, da sie an einem Embryo dieser Kategorie schon zu erkennen ist. Die Zellmassen zur Seite des Luftkanals ziehen sich nämlich in Höhe der späteren Kehlkopfanlage beiderseits in zwei kurze Fortsätze aus,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

welche aboral und medial von dem blinden Lumen der IV. Visceraltasche gelegen, von oral und medial nach aboral und lateral gerichtet sind, somit nach Lage und Form der Anlage eines rudimentären Visceralbogens sehr ähnlich und tatsächlich einen solchen anzudeuten scheinen. Proximal gehen diese Bogenrudimente, wie man sie bezeichnen kann, in die Zellmassen über, welche den Luftweg umlagern. Genaueres wird sich bei Betrachtung des folgenden Entwicklungsstadiums ergeben.

Schon jetzt sind demnach die ventralen Teile der Blastemmassen, in welchen, wie sich zeigen wird, neben den Skelettanlagen auch die Bildungszellen für den Bandapparat und die Muskulatur der Visceralbögen enthalten sind, ganz allgemein den dorsalen Teilen voraus. Das wird weiterhin so bleiben; ein besonders treffendes Beispiel hierfür wird die Genese des Cricoides liefern.

II. Auftreten von Skelettblastemen.

8 Embryonen (Taf. I, Figg. 1 und 2, Textfigg. 1—8).

Das Äußere dieser Embryonen wurde schon 1912 (S. 7 und 8) dahin gekennzeichnet, daß dieselben einen deutlich abgrenzbaren Rückenschild besitzen, dessen Länge zwischen 5,5 und 6,2 cm schwankt. Die Extremitäten sind in einen proximalen und einen distalen Abschnitt gegliedert, das Ende des letzteren ist ruderblattförmig verbreitert. Phalangenbildung fehlt noch. Offene Visceralspalten sind nicht mehr sichtbar. Unter dem Rand des Gewebslappens, welcher von der Hinterkante des Hyoidbogens aboralwärts vorgewachsen ist, münden die beiden ersten Branchialspalten gemeinsam. Die dritte Branchialspalte haftet noch vermittelst eines schmalen Epithelstreifens am Ektoderm und ist zu einer kleinen blinden Tasche reduziert. Die vierte Branchialspalte (V. Visceralspalte) ist völlig obliteriert.

Die Schnitte sind vorwiegend parallel zur Längsachse des Unterkiefers, also nach Möglichkeit quer zur Längsrichtung der Visceralbögen gelegt, denn da ein Modellieren dieser frühen Stadien der Skelettgenese mangels Schärfe der Blastemumrisse nur selten möglich ist, kam es darauf an, das, was im Embryo in oral-aboraler Reihenfolge angelegt wird, auch in den Schnitten in dieser Anordnung vor sich zu haben. Nur von zwei Embryonen konnte diese Gegend modelliert werden; ich verweise wiederum auf das bereits 1912 Taf. V, Fig. 18 abgebildete Modell des Visceralskelettes von Embryo Z 1 auf Taf. I, Fig. 1. welches den Hyobranchialapparat und die Kehlkopfanlage noch hintereinander liegend zur Anschauung bringt und auf das neu angefertigte Modell dieses Skelettsystems von Embryo 5a auf Taf. I, Fig. 2, welches aber schon ein etwas späteres Stadium, nämlich die beiden Skelettkomplexe bereits teilweise ineinander liegend wiedergibt. Es bleibt eben stets zu berücksichtigen, daß, wenn sich auch das Visceralskelett dieser Embryonen im wesentlichen auf der Stufe ausgebildeter, d. h. abgrenzbarer Blasteme befindet, sich natürlich stellenweise auch Übergänge von früheren und zu späteren Zuständen darunter finden, die Einteilung in Kategorien also immer eine etwas künstliche, zur Erleichterung der Besprechung getroffene Maßnahme bleiben muß.

Die Schilderungen von Kallius und V. Schmidt erleichterten besonders die Beurteilung der Vorgänge, welche sich zwischen dem hinteren Zungengrund und dem Kehlkopfeingang abspielen und welche deshalb schwerer zu verstehen sind, weil in dieser Gegend sehr bald erhebliche Verschiebungen stattfinden, dieselbe infolgedessen lange Zeit in ihrer Gestaltung unbestimmt bleibt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Werfen wir zunächst einen orientierenden Blick auf die allgemeine Gestaltung des Mundhöhlenbodens, wie er sich zu dieser Zeit darbietet, und wie er zum Verständnis der Kehlkopfentwicklung notwendig erscheint, ohne dabei auf die übrigen Mundhöhlenteile oder auf Einzelheiten einzugehen, welche über das hier gestellte Thema hinausgehen würden. Den vorderen Abschnitt des Mundhöhlenbodens nehmen die durch eine seichte mediane Furche getrennten Zungenwülste ein, die hier außer acht bleiben sollen. Weiter hinten verflachen diese Wülste und rücken gleichzeitig lateralwärts auseinander. Zwischen den divergierenden Hinterlappen der Zungenanlage erscheint nun eine schmale, wiederum sagittal gestellte Erhebung, welcher, wie am besten auf Querschnitten zu sehen ist, ein rundlicher Zellstrang zu Grunde liegt: die schon erwähnte Anlage der Frenula glottidis, hervorgegangen aus der soliden Epithelplatte, welche sich bei jüngeren Embryonen in der Medianebene der zentralen Pharynxwand herausbildet. Noch weiter hinten verflacht diese Leiste immer mehr, und der Mundhöhlenboden erscheint während einer kurzen Strecke nur leicht konvex gewölbt; hier liegt im Gewebe dicht unter der Schleimhaut der Körper des Hyobranchialapparates. Am aboralen Rand des letzteren öffnet sich zu dieser Zeit die Glottis in die Mundhöhle. Die Öffnung liegt zunächst noch ganz im Niveau des Mundhöhlenbodens und beeinflußt das Relief derselben anfangs ebensowenig, wie die Anlage des davor sich bildenden Hyobranchialkörpers. Erst allmählich rufen die sich bildenden Arywülste zu beiden Seiten des Glottisspaltes niedrige Wölbungen hervor, welche den Spalt lippenförmig umschließen. Die Niveaubeeinflussung des Rachenbodens durch die Kehlkopfanlage ist zu dieser Zeit also minimal. Die Anlagen des Hyobranchialkörpers und des Kehlkopfes liegen hintereinander noch völlig im Niveau des Rachenbodens; erst mit dem Anwachsen der Arywülste und dem oralen Vorrücken der Kehlkopfanlage macht sich eine intensivere Vorwölbung derselben am Rachenboden bemerkbar. Die Kehlkopfanlage hebt sich dann schnell über das Niveau des Hyobranchialkörpers empor und schiebt sich nun dorsal über denselben hinweg oralwärts. Je höher die walzenförmige Kehlkopfanlage am Mundhöhlenboden hervorwächst, desto tiefer erscheinen die beiderseitigen, oral konvergierenden Furchen zwischen Kehlkopf und hinteren Zungenlappen, die Sulcus laryngei laterales; je weiter der Kehlkopf oralwärts vorrückt, desto schmäler werden dieselben. Einzelne Phasen dieser Veränderungen des Rachenbodens durch die Kehlkopfentwicklung werden sich aus Modellen älterer Embryonen ersehen lassen.

Das Blastemstadium des Visceralskelettes, dessen Untersuchung an einer größeren Zahl von Embryonen sich schon für die Frage nach der Herkunft der Columella auris als besonders wichtig, ja entscheidend erwiesen hat, gewinnt auch für die Beurteilung der Herkunft des Kehlkopfskelettes erhöhte Bedeutung. Dieses Stadium zeigt uns nämlich, wie schon angedeutet wurde, die Anlagen des Hyobranchialapparates und des Kehlkopfes nicht ineinander, wie späterhin, sondern noch hintereinander; die letztere liegt aboral von ersterer. Die beiden Skelettcomplexe befinden sich also zueinander in einer Lage, die aufzufinden man erhoffen mußte, wenn man für die Herleitung des Kehlkopfskelettes aus aboralem Visceralbogenmaterial einen Nachweis erbringen wollte. Im einzelnen ergibt sich folgendes.

Zunächst ist vorauszuschicken, daß sich zwar die Anlage des Visceralskelettes aller Embryonen dieser Kategorie im Blastemstadium befindet, und dieser Umstand berechtigt dazu, sie gemeinsam zu besprechen. Weiter ist aber zu beachten, daß sich trotzdem teilweise

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

beträchtliche Unterschiede innerhalb dieser Gruppen ergeben, welche u. a. besonders die Lage der Kehlkopfanlage zu derjenigen des Hyobranchialapparates betreffen und welche zeigen, daß einmal eine gewisse Variationsbreite in der Entwicklung der Skeletteile herrscht, daß sich ferner die mit der Entwicklung einhergehenden Verschiebungen offenbar sehr schnell vollziehen, so daß zwischen Embryonen, deren Visceralskelett sich auf gleicher Entwicklungsstufe befindet, dennoch oft erhebliche Unterschiede in der Ausdehnung und Lagerung dieser Teile zueinander bestehen. Da es unmöglich ist, alle diese Übergänge zu schildern, so muß innerhalb dieser Gruppe nochmals zwischen jüngeren und älteren Embryonen unterschieden werden.

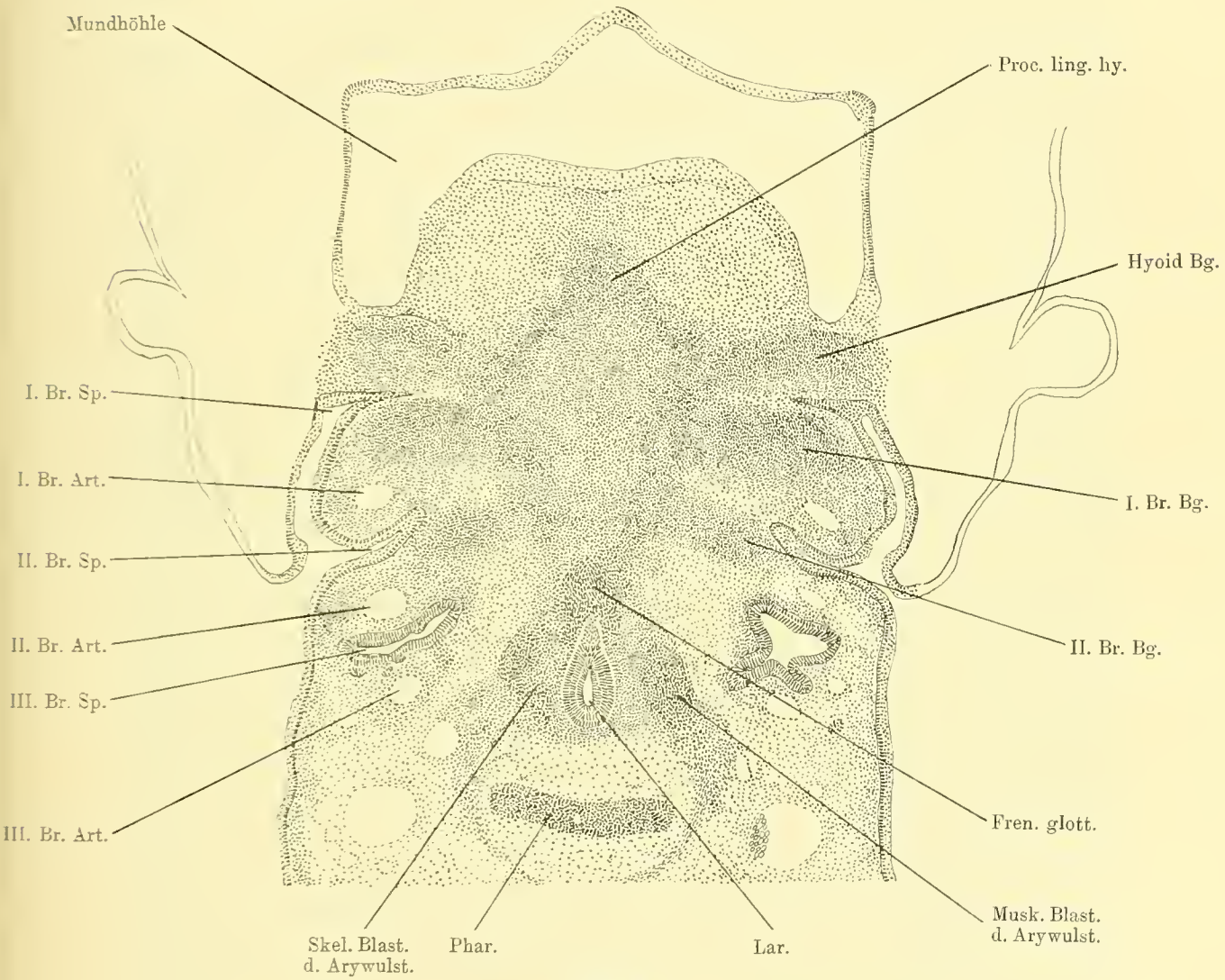

Fig. 2.

Embryo Z 1, Horizontalschnitt, Blastemstadium. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

1. Bei den jüngeren Embryonen sieht man zum Teil noch die ersten beiden Branchialspalten nach anßen münden; das Nähere hierüber ist in der Abhandlnng von 1912 erörtert worden. Auch die meist vom Ektoderm schon abgeschnürten und stets zusammenhängenden Reste der dritten und vierten Branchialtasche sind noch überall nachweisbar und ermöglichen es, jedes anftretende Skelettblastem einem bestimmten Visceralbogen zuznweisen. Man vergleiche hierfür wieder die Tafelfig. I, 1 nnd die Textfig. 1 und 2.

Die Anlage des Hyobranchialapparates steht durchgehends im Blastemstadium, nur bei einigen der älteren Embryonen zeigen sich am ersten Branchialbogen bereits Übergänge in Vorknorpel. Der Körper dieser Skelettanlage (Textfig. 2), welcher den verschmolzenen Copulae dreier Visceralbogenpaare entspricht, ist zu dieser Zeit noch sehr unklar in seiner Form und bleibt hinter den mit ihm zusammenhängenden Bogenanlagen etwas zurück. Am deutlichsten sind die lateralen Partien zu erkennen, wo die Blastemzellen dichter liegen, während die Mitte des Körpers viel zellärmer und dadurch lichter erscheint. Die ganze Blastemmasse hängt jedoch zusammen nnd läßt keine Lücken erkennen, vor allem findet sich keine Unterbrechung in der Medianen, welche für eine Anlage des Körpers aus zwei anfänglich getrennten Hälften sprechen würde, wie sie Fuchs bei Emys beschrieben und abgebildet hat, während Knnkel, welcher dieselbe Spezies untersuchte, nichts davon erwähnt. Das Unbestimmtbleiben der Mitte des Blastems ist bei Testudo gr. wohl so zu verstehen, daß gleich bei der ersten Anlage jene Partien ausgespart bleiben, an deren Stelle später das auch bei anderen Schildkröten bekannte große Fenster im Körper des Hyobranchialapparates auftritt, welches bei Testudo graeca besonders ausgesprochen ist.

Die Anlage des Processns lingualis bildet gleichsam die orale Spitze des Körpers. Das Blastem des Fortsatzes (Textfig. 2) sitzt dem Körper, in welchen es kontinuierlich übergeht, mit breiter Basis auf und ragt als kurzer konischer Zapfen in den hinteren Abschnitt der Zungenanlage hinein. Der Fortsatz ist unpaar, wie bei seinem ersten Anftreten; nichts deutet auf eine ursprüngliche paarige Anlage. Von der Frenula-Anlage wird weiter unten die Rede sein.

Die Visceralbögen (Textfig. 1 und 2) sind um diese Zeit in gewissem Sinne am vollständigsten vorhanden, denn es existiert nächst der Kieferbogenanlage ein Zungenbeinbogen, welcher in ganzer Ausdehnung als fast einheitlicher Blastemstreifen erkennbar ist, wie 1912 eingehend geschildert wurde. Es folgen dann die Blasteme der Branchialbögen, von welchen hier in erster Linie gesprochen werden soll. Der erste Branchialbogen ist dem zweiten von Anbeginn an etwas vorans und bleibt es bis zur vollen Ausbildung. Das Bastem des Bogens (Textfig. 2) nimmt eine annähernd frontale Stellung ein; vor demselben klafft die noch ansehnliche erste, hinter ihm die zweite Branchialspalte; an seinem aboralen Rand zieht die erste Branchialarterie. Das Blastem ist meist schon abzugrenzen und geht ventral unmittelbar in die Anlage des Körpers über.

Die Zellmassen, welche den zweiten Branchialbogen bilden, machen noch einen diffuseren Eindruck. Die Umrisse der Bogenanlage sind stellenweise noch unklar. Der Bogen liegt, begleitet von dem zugehörigen Branchialgefäß, in dem zwischen zweiter und dritter Branchialspalte gelegenen Septum, und ist etwas mehr aboralwärts gerichtet, wie der erstere: sein Zusammenhang mit dem Körper ist der gleiche, seine Längenausdehnung dagegen geringer, wie beim ersten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Aboral von der Ansatzstelle des zweiten Branchialbogens dehnt sich median das in seiner Form noch verschwommene Hinterende des Hyobranchialkörpers bis in die Nähe der Glottisspalte hin aus. Mehr lateral gewahrt man beiderseits eine blastemfreie, nur vom Bindegewebe eingenommene Lücke (vgl. auch Taf. I, Fig. 1); noch weiter lateral liegen dann die stets mehrzipfeligen, zusammengeflossenen Reste der dritten und wohl auch der vierten Branchialtasche. Die Fig. 13 auf Taf. III der Abhandlung von 1912, in welcher die Form und Ausdehnung der Visceralspalten auf dieser Entwicklungsstufe im Modell dargestellt sind, zeigt, daß tatsächlich eine rudimentäre vierte Branchialtasche, von vornherein im Zusammenhang mit der dritten, angelegt wird. Zieht man dazu die blastemfreie Lücke, welche auf den zweiten Branchialbogen folgt, in Betracht, so wird man den Grund für das Zusammenfließen der beiden Taschenreste unschwer auf den hier erfolgten Ausfall eines Visceralbogenpaares zurückführen können.

Dann erst folgt aboral die Kehlkopfanlage; diese wird auf dieser Entwicklungsstufe im wesentlichen durch die Arywülste dargestellt, welche das orale Ende des Luftweges umfassen. Die für die Einzelheiten des definitiven Kehlkopfes gebräuchlichen Bezeichnungen werden hier vorerst nur mit einer gewissen Einschränkung angewendet, denn die ganze Anlage hat ja bis jetzt weder ihre endgültige Form, noch ihre bleibende Lage eingenommen; sie wird weiterhin nicht nur ganz umgeformt, sondern auch ganz erheblich verschoben werden. Wenn also jetzt schon z. B. von der Glottis die Rede ist, so ist dabei im Auge zu behalten, daß damit für diese ganz frühen Zustände eine Bezeichnung gebraucht wird, welche erst auf den endgültigen Zustand zutrifft; nur auf diese Weise ist die Einführung neuer Ausdrücke zu umgehen.

Die Arywülste. Am aboralen Ende des Hyobranchialapparates tritt ein neues großes Blastem auf, welches auf Querschnitten, die etwa durch die Mitte desselben gelegt sind, eine annähernd runde, dorso-ventral leicht abgeplattete Form zeigt. Das Blastem umschließt das ovale Lumen des in Bildung begriffenen Kehlkopfes; das Lumen liegt exzentrisch, mehr innerhalb der Dorsalhälfte des Blastems. Durchmustert man die Serien, um sich die Form des Blastems plastisch vorstellen zu können, so konstatiert man, daß die ganze Anlage die Gestalt einer von oben etwas abgeplatteten Walze hat, welche sich oral in zwei stumpfe Enden verjüngt, aboral sich aber in ziemlich unveränderter Konfiguration, nur im ganzen schmäler, in die spätere Luftröhre fortsetzt. Dann aber fällt etwa in der Mitte der Arywülste jederseits ein kurzer dicker Fortsatz auf (Textfigg. 2—6 und 8, Taf. I, Fig. 1), welcher sich von der lateralen Circumferenz des Blastems nach aboral und lateral erstreckt, mithin dem Blastem des zweiten Branchialbogens annähernd parallel verläuft. Dieser Fortsatz wurde bei der Mehrzahl dieser Embryonen beobachtet, kann demnach keine Zufälligkeit sein, sondern kommt wohl regelmäßig zur Ausbildung, wenn die Blastemmassen der Arywülste erst einmal eine bestimmte Form angenommen haben. Genannter Fortsatz liegt zwischen dem Rest der IV. Branchialtasche (V. Visceraltasche) und dem Kehlkopflumen, entspricht demnach auf dieser Entwicklungsstufe nach Form und Lage einem rudimentär angelegten aboralen Visceralbogen; von dem nächsten oral gelegenen Bogen, dem zweiten Branchialbogen trennt ihn die erwähnte blastemfreie Lücke. In der Begleitung dieses Bogenrudimentes verläuft stets die dritte Branchialarterie, welche ebenfalls durch die oral von ihr gelegenen Reste der III. und IV. Branchialtasche von dem zweiten Bogen und seiner Arterie geschieden ist; ein weiteres Moment, welches für die Auffassung dieses Fortsatzes

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

als ventrales Visceralbogenrudiment zu sprechen scheint. Der Umstand, daß diese bogenähnliche Anlage viel kürzer ist, wie die vorhergehenden und daß sie bald wieder verschwindet, wird diese Annahme kaum beeinflussen können.

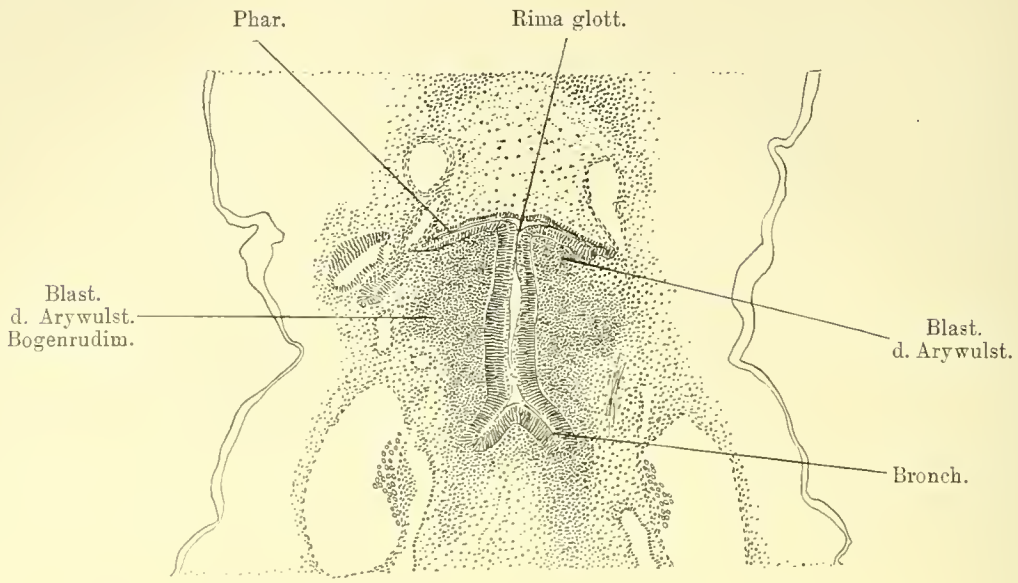

Fig. 3.

Embryo 79 d, Horizontalschnitt, Blastemstadium. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

Abgesehen davon, daß eine andere Erklärung für diese Fortsatzbildung kaum zu geben wäre, gewinnt die vorgetragene Auffassung auch durch vergleichend anatomische Erwägungen an Wahrscheinlichkeit. Die gegenüber den Branchialbögen etwas veränderte Verlaufsrichtung, — der Fortsatz schlägt eine mehr sagittale Richtung ein, — dürfte kaum gegen die genannte Deutung sprechen, denn wir wissen, wie schon bei Amphibien die aboralsten rückgebildeten Visceralbögen bei der fortschreitenden Reduzierung des Kiemenkorbes in aboral-medianer Richtung zusammengeschoben werden. Dabei resultiert dann eine Verlaufsrichtung derselben, welche der des hier beschriebenen Fortsatzes entspricht. Ferner kennen wir gerade bei Schildkröten Hyobranchialapparate, bei welchen schon die zweiten Branchialbögen in einer unserem Fortsatz analogen Stellung angetroffen werden; auch bei T. graeca verläuft der zweite Branchialbogen nach völliger Ausbildung beiderseits fast parallel mit der Trachea. Daß es sich nur um ventralen Rest eines Bogens handeln kann, legt außer dem Zusammenhang des Gebildes mit dem Arywulst auch die Vergleichung nahe, denn die Ventralabschnitte der Visceralbögen sind allenthalben im Wirbeltierreich die länger persistierenden, während die Dorsalabschnitte früher der Rückbildung verfallen.

Wenden wir uns nun zur histologischen Betrachtung der in den Arywülsten enthaltenen Blastemmassen. Wie erwähnt, umfassen dieselben das etwas exzentrisch gelegene Lumen nahezu ringförmig. Innerhalb der Zellmassen lassen sich zwei deutlich zu trennende Schichten unterscheiden, eine innere, hellere Zellschicht, welche das Lumen circulär umgibt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ventral und lateral am dicksten, dorsal aber erheblich dünner ist, so daß das Lumen hier nur von einem schmalen Zellstreifen umgeben wird. Dieser inneren Schicht lagert eine äußere, sehr zellreiche, sich dunkler färbende auf, umfaßt die innere jedoch nur ventral und seitlich und dehnt sich auch auf die soeben beschriebenen, kurzen seitlichen Fortsätze aus. Dorsal fehlt die innere Schicht also; sie stellt im ganzen einen dorsal offenen Halbring dar, dessen oberer Rand in den Fortsätzen sein Ende findet. Das dorsale Drittel der Wandung des Lumens zwischen den beiden Fortsätzen wird also nur von jener dünnen Stelle der inneren Schicht gebildet. Besonders dicht drängen sich die Bildungszellen in der ventralen Mittellinie und hier wieder vornehmlich nahe dem Oralrande, welcher an die benachbarte Anlage des Hyobranchialapparates stößt. Dort kann man schon jetzt zuweilen eine konzentrische, zwiebelschalenartige Anordnung der Zellen beobachten, welcher bald deutlicher wird; es ist die Stelle, an welcher sich zuerst innerhalb der ganzen Anlage eine Skelettdifferenzierung ergeben wird.

Es kann keinem Zweifel begegnen, daß die ganze beschriebene Bildung, welche das Oralende des Luftweges umfaßt, mit den bei anderen Reptilien und bei Säugern geschilderten Arywülsten identisch ist. Die blastematösen Zellmassen, welche den Wülsten zu Grunde liegen, enthalten das Anlagematerial für das gesamte Skelett und die Muskulatur des zukünftigen Kehlkopfes.

Das Bemerkenswerteste, welches die Untersuchung dieses Studiums lehrt, sind zwei Dinge; nämlich erstens der deutliche Nachweis, daß die Arywülste, also die ganze Kehlkopfanlage ursprünglich aboral von der des Hyobranchialapparates liegen; sodann die Beobachtung eines zu dieser Zeit ziemlich deutlichen Fortsatzes, welcher den Arywülsten seitlich aufsitzt, und wohl nur als Andeutung eines Visceralbogenfragmentes gedeutet werden kann.

Es entsteht nun die Frage, um welches Visceralbogenpaar es sich in diesen rudimentär angelegten und alsbald wieder verschwindenden Bogenfragmenten handelt. Da auf diesen Punkt am Schluß näher eingegangen werden muß, sollen hier nur diejenigen Momente kurz zusammengestellt werden, welche das vorliegende Stadium zur Beantwortung dieser Frage bis jetzt an die Hand gegeben hat. Zunächst ist daran zu erinnern, daß das zweite Branchialbogenpaar als Teil des Hyobranchialapparates angelegt wird und, wie bekannt, auch als solcher bestehen bleibt. Dieses Bogenpaar, welches bei Säugern bekanntlich in die Kehlkopfbildung mit einbegriffen wird und bei der Formation des Thyreoides Verwendung findet, ist also im Kehlkopf der Schildkröten nicht enthalten. Es folgen dann aboral die zusammenhängenden Reste der dritten und vierten Branchialtasche (IV. und V. Visceraltasche). Ebendort wurde die Lücke in den blastematösen Anlagen des Visceralskelettes bemerkt. Zusammengenommen sprechen diese Symptome dafür, daß an dieser Stelle mindestens ein Bogenpaar, das fünfte, ausgefallen ist. Das steht ferner mit den analogen Beobachtungen, welche Kallius bei anderen Reptilien (Lacerta, Anguis) gemacht hat, in bestem Einklang. Dort wird zwar das fünfte Bogenpaar zunächst noch angedeutet, ist aber sehr klein und verschwindet, noch ehe es in Vorknorpel übergeführt ist. Zur Bestimmung des Bogenderivates, welches als vorübergehende Erscheinung an den Arywülsten festgestellt wurde, muß also mindestens auf das sechste Visceralbogenpaar zurückgegriffen werden. Für die Annahme, daß noch mehr wie ein Bogenpaar an dieser Stelle ausgefallen sei, sind vorerst keine Nachweise zu erbringen. Man wird demnach die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Blastemmassen, welche in den Arywülsten der Schildkröten enthalten sind, in Analogie mit den Ergebnissen bei Lacertilien genetisch nur auf das Bildungsmaterial des sechsten Visceralbogenpaares zurückführen können; die Andeutung eines Bogenpaares im Bereich der Arywülste verleiht dieser Annahme vorübergehend einen morphologisch greifbaren Ausdruck.

Die Anlage der Frenula glottidis bedarf noch einer besonderen Besprechung. Dieselbe wird im allgemeinen bei allen Embryonen dieser Gruppe auf derselben Entwicklungsstufe angetroffen. Auf Querschnitten erscheint die Anlage als niedriger, sagittal gestellter Wulst, auf Horizontalschnitten tritt sie dorsal vom Hyobranchialkörper in ganzer Längenausdehnung auf (Textfig. 1, 2, 5—7). Die kleine Längsleiste erstreckt sich vom Vorderrand des Hyobranchialkörpers über diesen hinweg bis zum Vorderrand der Arywülste. Histologisch liegt der Leiste jener schon früher beobachtete, zellreiche dunkle Strang zu Grunde. Zellen und Zellkerne des Stranges haben Spindelform, sind längs gestellt und intensiver gefärbt

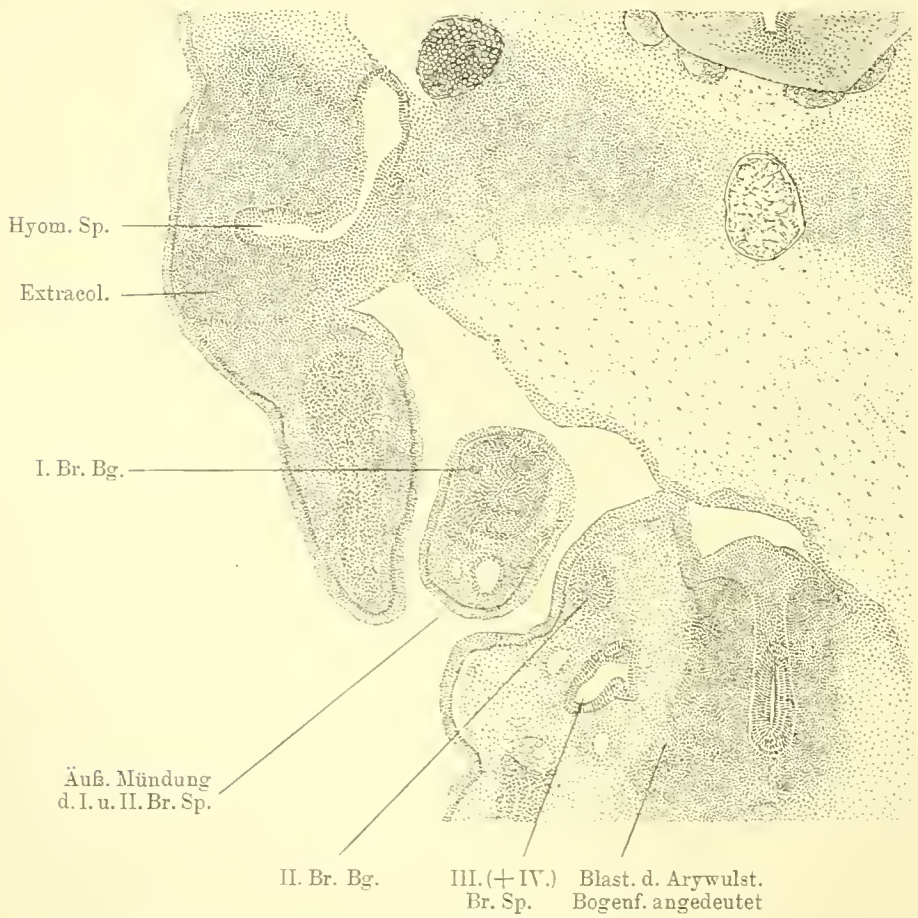

Fig. 4.

Embryo 25 d, Horizontalschnitt. Nr. 17, linke Hälfte und Mitte, Übergang zum Vorknorpel. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

wie ihre Umgebung, speziell wie das ventral ihm anliegende Blastem. In der Mitte wird der Strang schmäler, an den Enden schwillt er kolbenförmig an, wie auf allen Abbildungen deutlich hervortritt. Da die ganze Kehlkopfanlage jetzt noch aboral vom Hyobranchialapparat gelegen ist, so weist der Strang zu dieser Zeit seine größte Länge auf; mit dem alsbald einsetzenden Vorrücken der Kehlkopfanlage beginnt auch die fortschreitende Verkürzung der Frenula-Anlage. Je mehr Kehlkopf- und Frenula-Anlage weiterhin in die Mundhöhle hinein vorspringen, desto ausgesprochener werden die seitlichen Furchen, welche den Kehlkopf und die Frenula von den hinteren Zungenlappen trennen.

2. Es erübrigt nun noch, die etwas vorgeschritteneren Embryonen der vorliegenden Gruppe zu besprechen. Ergeben sich auch bei diesen Embryonen keine größeren Fortschritte in der Genese des Visceralskelettes, so haben bei einzelnen Exemplaren doch bereits so erhebliche Verschiebungen der verschiedenen Skelettanlagen gegeneinander eingesetzt, daß das mikroskopische Bild ein anderes geworden ist. Offenbar schlägt die Entwicklung in dieser Beziehung und in dieser Phase allgemein ein schnelles Tempo ein, das aber im Einzelfalle sehr variieren kann. Die Beschreibung kann natürlich nur einzelne Beispiele herausgreifen und wird sich hauptsächlich an den Embryo 5a halten, von welchem auf Taf. I, Fig. 2 ein Modell wiedergegeben ist. Außer diesem sind noch vier weitere Embryonen in der folgenden Besprechung berücksichtigt.

Die Anlage des Hyobranchialkörpers tritt jetzt schon deutlicher hervor, doch sind es wieder nur die Randpartien, welche sich weiter entwickeln. Die Blastemzellen in der Mitte der Körperanlage sind zum Teil zu Grunde gegangen, und es bereitet sich die Bildung des großen zentralen Fensters vor, welches später den größten Teil des Körpers einnimmt. Die Verdünnung des Blastems reicht oral bis über die Ansatzstelle des ersten Branchialbogens, aboral über die des zweiten hinaus; nur in dem vorderen Abschnitt im Bereich des Hyoidbogenrestes liegen die Zellen wieder dichter.

Das Ventralstück des Zungenbeinbogens wird auf verschiedenen Stufen der Rückbildung angetroffen, das Blastem des nunmehr sehr kurzen Processus ant. lat. hyoidei geht kontinuierlich in dasjenige des Körpers über.

Die Blasteme der Branchialbögen sind deutlicher abgegrenzt und infolgedessen in ihrer Form und Ausdehnung besser zu erkennen. Der erste Bogen ist breiter und länger geworden; sein Ventralende setzt sich zuweilen bereits unter leichter Anschwellung vom Hyobranchialkörper ab. Der Bogen ist nach dorsal und zugleich etwas aboral gerichtet, sein Dorsalende erscheint etwas verdickt. Der zweite Branchialbogen geht noch ohne Grenze in das Blastem des Körpers über; er ist wesentlich kürzer, wie der erste und verläuft in ziemlich geradem Verlauf mehr aboralwärts. Dorsal endet der Bogen in einer feinen langgezogenen Spitze.

Abgesehen davon, daß sich die Bildung des Fensters im Körper einleitet, sind also keine erheblichen Fortschritte am Hyobranchialapparat zu bemerken; die Skelettanlage steht noch durchweg auf der Stufe der Blastembildung. Anders sieht es bei den Visceralspalten aus.

Die Visceralspalten (vgl. vor allem Taf. I, Fig. 2) verfallen einer schnell fortschreitenden Rückbildung, die bald diesen, bald jenen Abschnitt einer Spalte resp. Tasche betrifft, zudem auch innerhalb desselben Embryos keineswegs immer auf beiden Seiten in gleicher Weise erfolgt. Hier herrscht also die größte Variabilität, der die Beschreibung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

unmöglich ganz gerecht werden kann, die vielmehr nur das eine oder andere Beispiel herauszugreifen vermag. Ein Blick auf die mannigfaltigen Reste, auf welche das Visceralspaltensystem schon jetzt reduziert ist, genügt zu der Einsicht, wie vorsichtig man in der Deutung der einzelnen Zipfel, Aussackungen und Einschnürungen sein muß, als welche uns diese Taschenreste erscheinen, und daß es Willkür wäre, in einem solchen Fall noch bestimmte topographische Begriffe, wie z. B. denjenigen einer Dorsal- oder Ventralspitze, anzuwenden, welche ein auf der Höhe seiner Ausbildung stehendes Visceralspaltensystem voraussetzen; ein solches aber haben wir hier keineswegs mehr vor uns.

Die Umformungen der Hyomandibular- und der ersten Branchialtasche und ihre Beteiligung bei Entstehung der Paukenhöhle können aus der Betrachtung ausscheiden; sie sind in der vorhergehenden Abhandlung 1912 eingehend erörtert worden. Die erste Branchialtasche beginnt die dort geschilderte Schlauchform anzunehmen; der vorwiegend dorsale Rest dieser Tasche liegt vor dem verdickten Dorsalende des ersten Branchialbogens. Von der lateralen Wandung dieses Restes (von dieser Stelle an am Modell sichtbar) zieht ein zu einem feinen epithelialen Kanal obliterierter Verbindungsstrang außen vom Dorsalende des ersten Branchialbogens vorbei aboralwärts zum Rest der zweiten Branchialtasche. Von dieser Tasche persistieren zwei miteinander und auch mit der Mundhöhle kommunizierende Hohlräume, ein lateraler und ein medialer. Der laterale dieser beiden Zipfel stellt in diesem Falle einen äußerst schmalen, mit der Längsachse dorso-ventral gestellten Spalt dar und liegt nahe der Körperoberfläche aboral vom Dorsalende des ersten, lateral von dem des zweiten Branchialbogens. In diesen Zipfel mündet von vorn der eben beschriebene Kanal von der ersten Branchialtasche. Medialwärts gegen die Dorsalspitze des zweiten Branchialbogens hin setzt sich dieser schmale Zipfel in einen zweiten, mehr rundlich geformten Taschenrest fort, welcher der oralen und dorsalen Seite der erwähnten Spitze des zweiten Branchialbogens eng anliegt. Von diesem zweiten Hohlraum erstreckt sich dann ein noch ziemlich breiter Verbindungskaual medialwärts zwischen den Dorsalenden der beiden ersten Branchialbögen hindurch zur Mundhöhle. Nahe der Einmündungsstelle in die Mundhöhle bemerkt man nochmals eine kleine dorsalwärts zwischen die beiden Bögen gerichtete Ausstülpung.

Dicht vor der Einmündung dieses Taschenrestes in die Mundhöhle öffnet sich in dasselbe der von aboral kommende Epithelkanal, durch welchen die Reste der dritten und vierten Visceraltasche noch mit der Mundhöhle kommunizieren. Die Reste dieser drei Taschen münden hier also gemeinsam in die Mundhöhle. Die Überbleibsel der dritten und vierten Tasche werden durch zwei wie früher noch miteinander zusammenhängende ovale Blindsäcke dargestellt, welche aboral und ein wenig ventral vom zweiten Branchialbogen zur Seite der Trachea liegen. Der größere Rest der dritten Tasche ist mehr lateral, der kleinere auf die vierte zurückgehende mehr medial gelegen. Das Modell von Embryo 5a läßt zugleich erkennen, daß der Befund auf der rechten Seite etwas von dem der hier geschilderten linken Seite abweicht. Dort ist die Obliteration der Taschenreste allgemein weiter fortgeschritten, und von der vierten Tasche ist fast nichts mehr vorhanden. Die Fig. 2 auf Taf. I demonstriert die Einzelheiten der Lage und Form der Taschenreste besser, wie Worte.

Eine plastische Rekonstruktion des Visceralspaltensystems, zuerst in voller Ausbildung, dann während einiger Stadien der Rückbildung ist meines Wissens bisher nicht ausgeführt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

worden. Dieses Verfahren hat mir für das Verständnis der Genese der Paukenhöhle bereits wertvolle Dienste geleistet, und erscheint ebenso angebracht, wie die Rekonstruktion der verschiedenen Organsysteme, wenn man Teile resp. Reste dieses Spaltensystems als entscheidende topographische Merkmale verwenden will, wie das z. B. in der Kiefergelenkfrage durch Drüner[1]) und Fuchs[2]) geschehen ist. Ohne auf diese Arbeiten hier näher eingehen zu wollen, sei nur hervorgehoben, daß es keineswegs nachgewiesen ist, daß z. B. die von diesen Autoren beim Kaninchen resp. der Maus als Dorsalspitze beschriebene Ausstülpung der Hyomandibulartasche wirklich diesem Teil der ehemaligen Spalte entspreche. Dazu wäre eine plastische Darstellung des Visceralspaltensystems vom Stadium ihrer höchsten Ausbildung an nebst den interessierenden Skelettblastemen nötig gewesen. Erst dann hätte man feststellen können, wie weit die Ausbildung des Systems bei diesen hoch entwickelten Säugetieren überhaupt geht und ob die hier zur Entwicklung kommenden Spalten in ihren Einzelheiten mit dem viel vollständiger entfalteten und länger persistierenden Visceralspaltensystem eines niederen Wirbeltieres in dem Maße verglichen werden können, wie es von den genannten Autoren in der Kiefergelenkfrage geschehen ist. Ob das, was z. B. Fuchs 1905 als Dorsalspitze der Hyomandibularspalte beim Kaninchen bezeichnet hat, und worauf ein gutes Teil seiner Beweisführung beruht, wirklich diese streng topographische Bezeichnung rechtfertigt, bedarf erst noch des Beweises. Vorliegende Untersuchungen über die Entwicklung des Visceralskeletts der Schildkröten zeigen jedenfalls, daß man auch in der Deutung einzelner Teile des obliterierenden Visceralspaltensystems nur dann einigermaßen sicher geht, wenn man das Ausgangsstadium berücksichtigt und sich das nötige Vergleichsmaterial verschafft hat.

Kehren wir zur Betrachtung der Skelettgenese zurück. Die durch die Arywülste repräsentierte Kehlkopfanlage hat ihre Lage zum Hyobranchialapparat und damit auch zu ihrer weiteren Umgebung sichtlich geändert. In Anbetracht der geringen Altersunterschiede innerhalb dieser Embryonenreihe müssen sich die Lageveränderungen zu dieser Zeit der Ontogenese in schneller Folge vollziehen. Bei den jüngeren oben beschriebenen Embryonen dieser Entwicklungsstufe lagen die Arywülste nebst den ihnen anhaftenden Bogenrudimenten völlig aboral vom Hyobranchialapparat; zwischen ihnen und dem zweiten Branchialbogen klaffte eine blastemfreie Lücke. Die Frenula-Anlage war dementsprechend langgestreckt. Jetzt sind die Andeutungen eines Visceralbogenpaares an der Seite der Arywülste schon verschwunden. Das Oralende der Wülste, soweit es sich abgrenzen läßt, ist bereits so weit oralwärts in den Hyobranchialapparat hineingeschoben, daß es in gleicher Frontalebene mit dem Ansatz des zweiten Branchialbogenpaares am Hyoidkörper steht, oder schon über diese Stelle hinaus im Bereich des Fensters innerhalb dieses Skeletteiles angetroffen wird. Das Oralende der Wülste ist deshalb noch nicht genauer zu bestimmen, weil es noch diffus in jenen sagittalen Zellstrang übergeht, welcher bis zur Basis des Processus lingualis reicht und schon mehrfach als Vorläufer der Frenula-Anlage bezeichnet wurde. Mit der Oralwanderung der Kehlkopfanlage auf der Bahn, welche ihr durch den Hyobranchialapparat und die Richtung des genannten Stranges vorgeschrieben ist, hat sich letzterer

[1]) L. Drüner, Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anat. Anz., Bd. 24, 1904.

[2]) H. Fuchs, Bemerkungen über die Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen bei Kaninchen-Embryonen. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt., Suppl.-Bd. 1905.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

verkürzt und verdickt. Dort wo die dicht gedrängten Zellen dieses Stranges in die helleren Blasteme der Arywülste zu beiden Seiten des Glottisspaltes ausstrahlen (Textfigg. 2, 15), macht sich eine Gabelung und damit der Beginn einer Längsteilung bemerkbar, durch welche der bis jetzt unpaare Strang allmählich in jene zwei parallelen dünnen Ligamente gespalten wird, welche als Frenula glottidis bei Schildkröten bezeichnet werden. Die sagittal gestellte Glottisöffnung erstreckt sich etwa vom ersten bis zum zweiten Branchialbogenansatz.

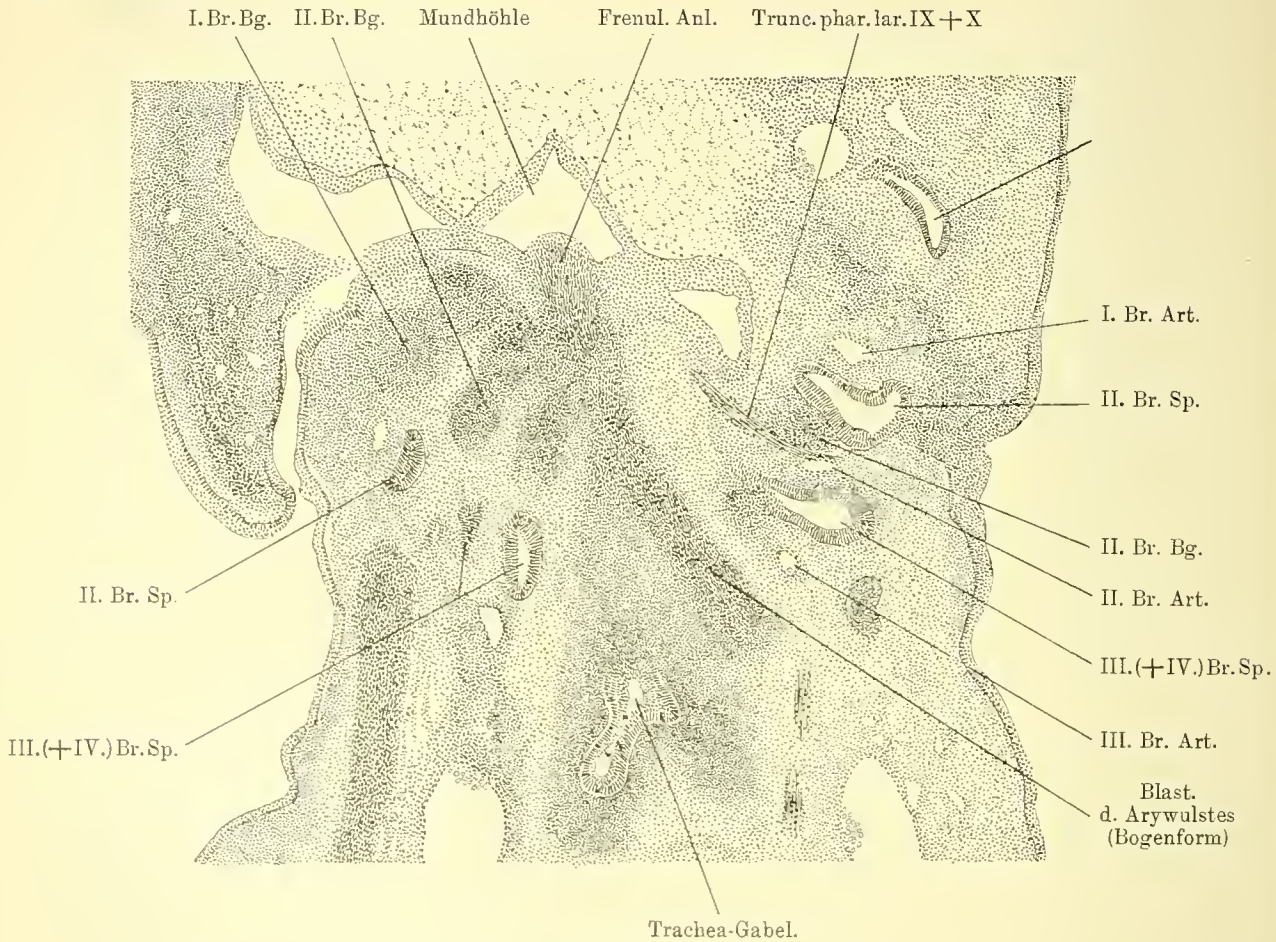

Fig. 5.

Embryo 25a, etwas schräger Horizontalschnitt Nr. 21. Winkel 2, Oc., M. T. Vergr. 1 : 1.

Die ganze Form der Arywülste ist noch schwer zu definieren. Im allgemeinen erscheinen diese Wülste, welche ganz von Blastemmassen ausgefüllt sind, in ihrer äußeren Gestaltung demnach diejenige der Blasteme wiedergeben, jetzt lediglich als eine orale Fortsetzung des Trachealrohres. Das Vorderende desselben hängt durch den Frenulastrang mit dem Mundhöhlenboden aufs engste zusammen und seine Wandung ist hier durch die Zellmassen der Arywülste, welche dasselbe besonders ventral und lateral umlagern, beträchtlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

verdickt. Die früher bemerkten seitlichen Fortsätze sind, wie bemerkt, meist schon verschwunden, so daß sich das walzenförmige Oralende des Luftrohres ohne äußere Unterschiede oder sichtbare Grenze in den trachealen Abschnitt fortsetzt.

Die Knorpelgenese hat innerhalb der Arywülste ebensowenig Fortschritte gemacht, wie innerhalb des Hyobranchialapparates. Wir machen hier wieder dieselbe Beobachtung wie früher (1912) am Quadrat und an der Extracolumella, daß nämlich Skelettanlagen nebst ihrem zugehörigen Band- und Muskelapparat so lange indifferent bleiben, wie sie Verlagerungen oder bedeutende Umformungen während der Ontogenese durchzumachen haben, welche als sekundäre Anpassungen notwendig geworden sind. Die Bildungszellen für Skelett und Muskulatur des Kehlkopfes bilden um das ovale Lumen noch immer einen dickwandigen Ring, welcher ventral und lateral wohl dreimal so breit erscheint, wie im dorsalen Drittel der Circumferenz. Der Blastemring läßt nun deutlich zwei Schichten erkennen, eine innere helle, welche das Lumen circulär umgibt, dorsal aber viel dünner wird, und

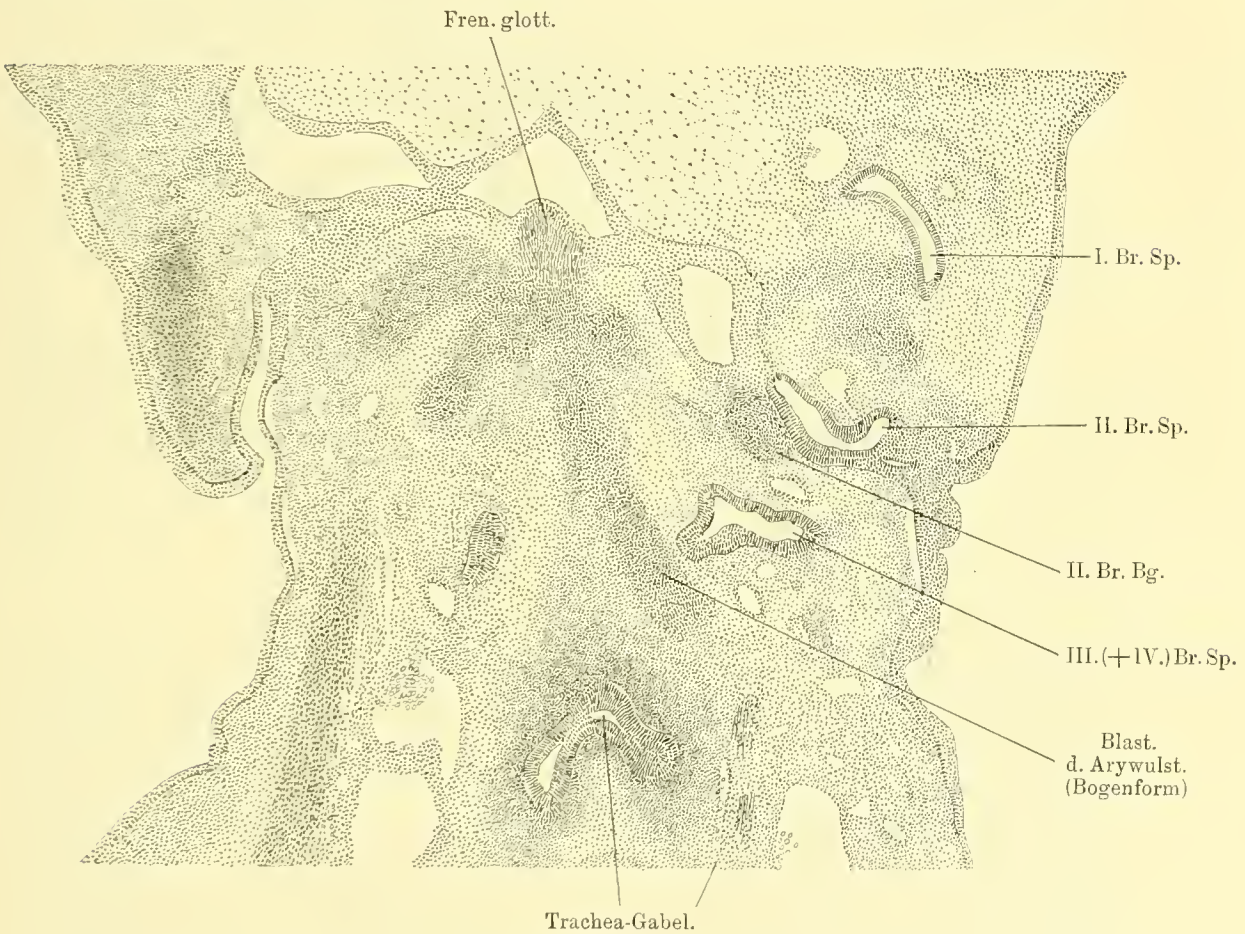

Fig. 6.

Embryo 25a, schräger Horizontalabschnitt Nr. 22. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

eine äußere dunklere, welche nur ventral und lateral besteht. In dieser letzteren Schicht erscheinen die Zellkörper länger gestreckt und nehmen die Eosinfärbung lebhafter an. Vergleiche mit älteren Stadien ergeben, daß erstere Schicht vorwiegend die Bildungszellen für das Kehlkopfskelett, letztere diejenigen für die Muskulatur (Constrictoren und Dilatatoren) enthält. In dieser Periode der Ontogenese sind die Anlagen für beide Gewebsarten noch zu einem scheinbar einheitlichen Blastem verschmolzen, welches äußerlich die Arywülste formiert.

Nur an einer Stelle der Arywülste beginnt sich jetzt eine Differenzierung vorzubereiten. Man gewahrt häufig am Ventralwinkel des Kehlkopflumens in der Mittellinie eine kleine runde Zellanhäufung, innerhalb deren die Zellen dichter gelagert und konzentrisch angeordnet sind. Durch die andersartige Anordnung der Zellen hebt sich diese Stelle merklich von ihrer Umgebung ab und beginnt das Epithel am Ventralwinkel des Glottisspaltes in das Lumen hinein vorzuwölben und damit die sonst auf dem Querschnitt ovale Form des Lumens zu beeinflussen. Später wird sich zeigen, daß es sich um die Anfänge einer Differenzierung des Cricoides handelt, welche immer von dieser Stelle ausgeht und vielleicht durch den laryngealen Ansatz des Frenulastranges, welcher sich dort befestigt, veranlaßt wird. Käme eine Epiglottis, wenn auch nur vorübergehend und unvollständig, zur Anlage, so wären die Anzeichen hierfür an der beschriebenen Stelle zu erwarten. Es sei gleich vorausgeschickt, daß sich auch in den folgenden Stadien niemals Vorgänge in der Gegend zwischen dem hinteren Zungenabschnitt und den Arywülsten beobachten ließen, welche auf eine Epiglottisbildung hätten schließen lassen. Gerade diese Gegend wurde mit Rücksicht auf die anfangs schwer zu deutenden Vorboten der Frenula glottidis auf das genaueste untersucht.

Gefäße und Nerven. Die beiden großen Gefäße, welche in erster Linie zur topographischen Orientierung dienen, sind schon im ersten Teil dieser Untersuchung besprochen worden; es sind die Arteria carotis und die Vena capitis lateralis. Zur Zeit der noch in voller Ausbildung bestehenden Visceralspalten sieht man auf günstigen Horizontalschnitten beide Gefäße nebeneinander über die Dorsalspitzen der Spalten verlaufen, die Vene stets außen gelegen. Zwischen beiden Gefäßen zieht ein dicker Nervenstrang, innerhalb dessen sich neben kleineren gangliösen Zellanhäufungen zwei große Ganglien erkennen lassen, das Ganglion petrosum des Glossopharyngeus und das G. radicis nervi vagi. Bleiben wir zunächst bei den Gefäßen.

Die Arterie entsendet drei Äste (Textfigg. 1—6 und 8) ventralwärts in das Gebiet der Branchialspalten. Die am meisten oral gelegene verläuft parallel mit dem Blastem des ersten Brauchialbogens zwischen diesem und der zweiten Branchialspalte ventralwärts. Das Gefäß entspricht der ersten Branchialarterie der Reptilien und läßt sich, um es gleich vorweg zu nehmen, bis zur vollständigen Entwicklung des Tieres verfolgen. Ogushi hat dieses Gefäß bei der ausgebildeten Trionyx als Arteria hyoidea anterior bezeichnet. Zwischen zweiter und dritter Branchialtasche verläuft ein zweites Branchialgefäß mit dem zweiten Branchialbogen, welches mit der Art. hyoidea posterior des erwachsenen Tieres identisch ist. Aboral von den Resten der dritten und vierten Brauchialtasche endlich wird ein drittes Branchialgefäß sichtbar, welches beiderseits in einiger Entfernung lateral vom Arywulst verläuft und vermutlich mit der Art. hyoidea postrema des erwachsenen Tieres zu vergleichen ist. Da die Arywülste zu dieser Zeit bereits oralwärts

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

verschoben sind, wird man zu der Annahme gedrängt, daß das von einer dritten Branchialarterie abzuleitende Gefäß nach Schwund des dritten Branchialbogens (V. Visceralbogens), welchem es ursprünglich zugeteilt war, sekundär die Versorgung des in sein Gebiet vordringenden Kehlkopfes und der Trachea mitübernommen hat.

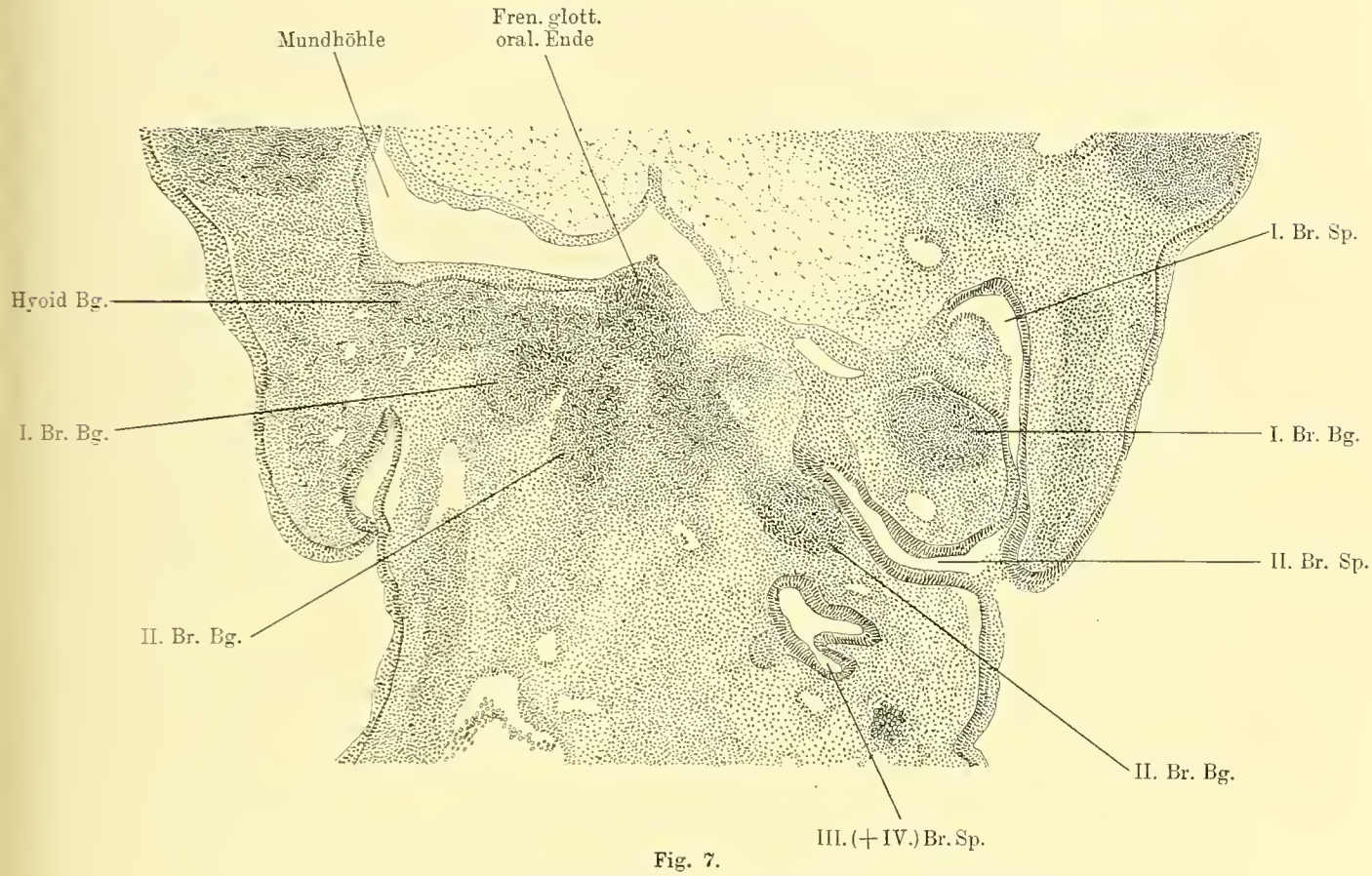

Fig. 7.

Embryo 25a, schräger Horizontalschnitt Nr. 24. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

An den Nerven sind erst die Hauptstämme zu verfolgen, die feineren Zweige sind auf dieser frühen Stufe noch nicht erkennbar. Der Truncus visceralis ist bei der angeführten Schnittrichtung meist längs getroffen und zur Seite des Pharynx leicht festzustellen. Aus dem Ganglion petrosum des Glossopharyngeus kommt ein starker Nerv, welcher in dem zwischen der ersten und zweiten Branchialtasche gelegenen Septum ventralwärts verläuft. Anfangs liegt der Nerv dicht hinter der ersten Tasche, vor der ersten Branchialarterie: dann wendet er sich ventral vom Bereich der Taschen medialwärts, vereinigt sich anscheinend mit einem zweiten, dem Vagus zugehörigen Ast, zieht dann verstärkt medial von dem Gefäß in aboraler Richtung zur zweiten Branchialarterie, die er gleichfalls passiert, um dann um die Seitenwand des Pharynx herum die Richtung auf den Arywulst zu nehmen. Auf der Endstrecke liegt der dicke Nervenstamm medial von der zweiten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Branchialarterie, endlich medial vom Blastem des zweiten Branchialbogens (Textfig. 5). Zweifellos empfängt der Nerv also auf diesem Weg noch Zuzug vom Vagus, denn er erscheint im Ventralbereich zur Seite des Arywulstes noch stärker, wie weiter dorsal. Einzelheiten konnten in diesem frühen Entwicklungsstadium nicht nachgewiesen werden, jedenfalls sind aber ventrale Äste des Glossopharyngeus und des ersten Branchialnerven des Vagus an dem Zustandekommen dieses starken Kehlkopfnerven beteiligt. Die Endverzweigung des Nerven erfolgt in dem späterhin engen Spalt zwischen Hyobranchialskelett und Kehlkopf, also dorsal vom Hyobranchialkörper an der Ventralfläche der Arywülste. Es handelt sich um den Truncus pharyngo-laryngeus aus Glossopharyngeus und Vagus.

Bei einigen dieser Embryonen wurde sodanu noch ein feiner Nerv gefunden, welcher mit der Endausbreitung des Truncus in Verbindung steht, an der Ventralfläche der Arywülste jederseits aboralwärts zieht und sich weiterhin latero-ventral von der Trachea ein Stück verfolgen ließ. Es handelt sich um den äußerst feinen Ramus recurrens laryngei, dessen Verlauf und Herleitung von aboralen Rami branchiales des Vagus seit lange als ein der vergleichenden Anatomie entnommener Beleg für die Vorwanderung des Kehlkopfes und für die Abkuuft des Kehlkopfskelettes vom aboralen Abschnitt des Visceralskelettes angesehen wird. Die Anastomose des R. recurrens mit dem Truncus und eben das Zustandekommen dieses Truncus selbst als Vereinigung mehrerer Visceralbogenäste scheinen ein weiterer Fingerzeig dafür zu sein, daß sich die Endgebiete dieser Nerven gegeneinander verschoben haben, daß speziell eine Ineinanderschiebung aboraler Teile des Visceralskelettes in die oralen stattgefunden hat. Ohne die Berücksichtigung des genetischen Momentes bliebe diese Nervenvereinigung, welche gleichzeitig mit der Oralwanderuug der Kehlkopfanlage auftritt, ein wenig interessanter Teilbefund, welchen man vermutlich als Varietät ansprechen, d. h. unerklärt lassen müßte.

III. Übergang des Visceralskelettes resp. seiner Derivate in Vorknorpel.

9 Embryonen (Taff. II und III, Textfigg. 6—16).

Diese Embryonen besitzen nach früheren Angaben (1912 S. 20) einen gut differenzierten Rückenschild von 6,3—7,9 mm. Der Bauchschild befindet sich erst im Anfang der Differenzierung. Die Distalenden der Extremitäten lassen Phalangenbildung erkennen. Äußere Visceralspaltenöffnungen sind nicht mehr vorhanden, nur bei einigen Exemplaren ist noch die gemeinsame halbverdeckte Öffnung der ersteu beiden Branchialspalten zu erkennen; von der dritten Tasche findet sich zuweilen noch ein kleiner Rest.

Das Visceralskelett steht trotz mannigfacher Unterschiede in der äußeren Körperbildung durchweg auf der Vorkuorpelstufe. Die Beschreibung faßt im Interesse der Übersichtlichkeit wieder nur Wesentliches aus den einzelnen Befunden zusammen, vorbehaltlich zahlreicher und vielfacher Übergänge zu früheren und späteren Stadien, welche keine Berücksichtigung fiuden kounten.

Zunächst ein Überblick über die äußere Gestaltung des Kehlkopfes und seine Lage zu seiner Umgebung. Die Beziehungen des Larynx zum Pharynx werden am besten durch die Figg. 3—5 auf Tafel II und III illustriert. Am Hinterrand der Zungenanlage, welche im Modell nicht dargestellt ist, erhebt sich in der Einkerbung zwischen den beiden hintereu Zungenlappen die schon früher bemerkte niedrige mediane Längsleiste, die Anlage der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Frenula glottidis, welche gegen das laryngeale Ende hin immer stärker in die Mundhöhle vorspringt (Textfigg. 6, 12—15). Auf Querschnitten sieht die Frenulaleiste infolge ihres starken Vorspringens (Textfig. 15) zuweilen wie ein gestielter Pilz aus. Die Leiste ist vom Proximalende des Processus lingualis hyoidei bis zur ventralen und lateralen Umgebung der Glottis zu verfolgen, wo sie sich unter leichter Gabelung an dem oralen Rand der Arywülste ansetzt. Die ganze Kehlkopfanlage hat sich nun gleichzeitig mit ihrem weiteren Vorrücken in oraler Richtung, welches noch zu besprechen ist, weit über das Niveau des Mundhöhlenbodens herausgehoben und ragt als etwas abgeplatteter, vorn zugespitzter, walzenförmiger Körper in die Mundhöhle hinein. Der Kehlkopf schiebt jederseits eine nach hinten und außen divergiereude Schleimhautfalte vor sich her. Die Entstehung dieser Falte, welche am Modell auf Tafel II, Fig. 3 und 4 gut sichtbar ist, kann man sich etwa so vorstellen, wie das Zustandekommen der Bugwelle vor einem in Fahrt befindlichen Schiffe. Offenbar erzeugt das Vorrücken des Kehlkopfes diese anfangs nicht vorhandene Falte, welche ihm allseits dicht anliegt. Zur Seite des Kehlkopfes und dieser Falte buchtet sich beiderseits der Sulcus laryngeus lateralis aus und setzt sich seitlich der Frenula-Anlage bis zu den hinteren Zungenlappen fort. Hinter dem Kehlkopf, im Bereich der Trachea, sinkt der walzenförmige Körper immer tiefer in das Niveau des Pharynxbodens hinein, und damit verflachen sowohl die Falte, wie der Sulcus laryngeus; weiter aboral sind Luft- und Speisekanal vollständig voneinander gesondert. Der schmale, sagittal gestellte Spalt der Glottis öffnet sich auf der Dorsalfläche der Arywülste, nahe deren Spitze, in die Mundhöhle. Die Öffnung reicht vom Hinterende der Frenulaleiste bis zur Höhe des Abganges des zweiten Branchialbogens.

Verschafft man sich aus den Serien zunächst einen Gesamteindruck über die ganze Situation des Visceralskelettes und seines hier interessierenden Derivates, der Kehlkopfanlage, so bemerkt man sofort, daß sich der Hyobranchialapparat im Vergleich mit dem vorigen Stadium schnell und gleichmäßig weiterentwickelt hat, daß dagegen das in den Arywülsten gelegene Skelettmaterial mit den ihm angeschlossenen Muskelblastemen so ziemlich auf derselben Stufe stehengeblieben ist. Die Kehlkopfanlage hat eine weitere Verschiebung in oraler Richtung in den Hyobranchialapparat hinein erfahren und nunmehr ihre endgültige Lage erreicht, wie sich nachher zeigen wird. Noch immer macht sich also bemerkbar, daß stets diejenigen Skelettanlagen am längsten indifferent bleiben, welche noch Verlagerungen und Umformungen durchmachen müssen, wenn sie auch gleichen phyletischen Alters mit frühzeitig differenzierten Teilen sind.

Der Umstand, daß die drei ersten Branchialtaschen bei T. graeca lange persistieren, die dritte jetzt allerdings nur noch als kleines abgeschnürtes Lumen, ist für die Fragen nach dem Verbleib der einzelnen visceralen Skelettanlagen besonders günstig, denn er ermöglicht noch immer den erfolgreichen Vergleich mit den vorhergegangenen Verhältnissen. Die Beziehungen der Skelettanlagen zu den Resten der Visceraltaschen nebst ihren Gefäßen und Nerven bleiben natürlich die einzig zuverlässigen Führer auf dem zeitweise fast unkenntlichen Weg, den z. B. die Genese des Kehlkopfskelettes einschlägt. Dank diesem günstigen Umstande ist man, bis zu einem gewissen Grade, niemals genötigt, Meinungen an die Stelle von Beobachtungen zu setzen.

Der Hyobranchialapparat ist nun ganz in Vorknorpel übergeführt. Der Körper zeigt eine deutliche polygonale Gestalt, jede Ecke entspricht einem Fortsatz resp. dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ansatz eines Branchialbogens. Der Rand des Körpers ist allenthalben verdickt, die Vorknorpelzellen liegen hier viel dichter, wie gegen die Mitte zu; diese ist dünn, zellarm und zeigt unregelmäßige Unterbrechungen, die alsbald zur Bildung des Fensters führen werden. Auf Querschnitten durch die Mitte erscheint der Körper dementsprechend biskuitförmig. Die orale Spitze läuft in den noch immer kurzen und breiten Processus lingualis aus, dessen Abgrenzung bisweilen noch Schwierigkeiten macht. Der Fortsatz ist also in der Entwicklung etwas zurückgeblieben, was man vielleicht mit dem noch nicht abgeschlossenen Lagewechsel und der Umgestaltung der Frenula-Anlage an seiner Dorsalfläche in Verbindung bringen kann.

Das Ventralstück des Hyoidbogens ist bis auf einen kleinen Stumpf reduziert, den Processus anterior lateralis hyoidei, welcher ohne Grenze in den Körper übergeht. Die Branchialbögen haben annähernd gleichen Schritt in der Weiterentwicklung gehalten

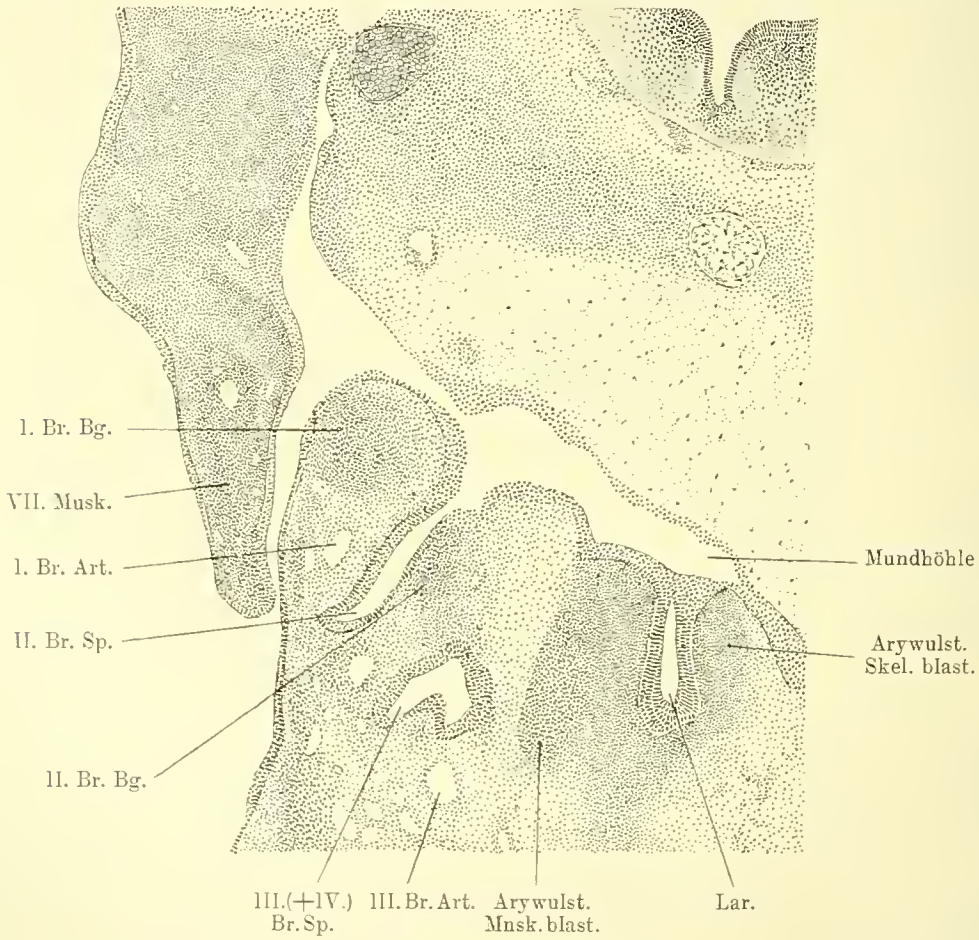

Fig. 8.

Embryo 80b, Horizontalschnitt, linke Seite und Mitte, Übergang in Vorknorpel. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

und stellen einheitliche, gut abgegrenzte Spangen vor, welche gleichmäßig aus Vorknorpel bestehen und noch durch den Rest der zweiten Branchialtasche unvollständig voneinander getrennt sind. Diese Tasche ist noch am größten und bleibt stets am längsten in ihrer Verbindung mit der Mundhöhle erhalten. Der erste Bogen nimmt nach wie vor eine mehr frontale Stellung ein, ist bedeutend länger, wie der folgende und beginnt sich bereits vom Hyobranchialkörper durch einen Spalt abzusetzen. Der zweite Bogen ist mehr aboralwärts gerichtet und kürzer; mit dem Körper hängt er untrennbar zusammen. Hinter und seitlich von der Spitze des Bogens begegnet man noch dem zweizipfligen abgeschnürten Rest der vereinigten dritten und vierten Branchialtasche.

Durchmustert man die in Horizontalschnitten angelegten Serien in dorsaler Richtung, so trifft man jetzt nur mehr über dem Oralende des Hyobranchialkörpers und über dem proximalen Ende des Processus lingualis auf den sagittalen Zellstrang, welcher schon früher als Vorstufe der Frenula glottidis bestimmt worden ist. Die Anlage der Frenula ist etwas schlanker, und, mit dem Vorrücken der Arywülste, bedeutend kürzer geworden, läßt aber noch keine klare Spaltung in zwei parallele Züge erkennen, wie sie erst im folgenden Stadium zutage tritt. Die Frenula-Anlage erstreckt sich, wie früher von der Basis des Processus lingualis bis zum Ventralrand der Glottisöffnung, nur ist diese Distanz jetzt, wie erwähnt, viel kürzer geworden. Textfig. 11 gibt einen Querschnitt durch das linguale Ende des Zellstranges. Man sieht, wie die Zellen dort, wo der Strang in das straffe Bindegewebe über dem Processus übergeht, circulär angeordnet sind, und dem Strang eine runde Form verleihen. Die Textfiguren 12–14 werden Querschnitte der Frenula zeigen, wie sich dieselben im folgenden Stadium verhalten.

Die Kehlkopfanlage hat sich nicht in dem Maße fortentwickelt, wie wir es beim Hyobranchialapparat gesehen haben, dagegen ist sie weiter oralwärts gewandert und hat nun eine Lage eingenommen, welche von der definitiven kaum mehr zu unterscheiden ist. Die ganze Tendenz der Kehlkopfentwicklung zielt offenbar darauf hin, zuerst die endgültige Lagerung anzustreben; dann erst schließt sich die formale Ausgestaltung des Kehlkopfskeletts und seiner Muskulatur an. Letztere wird solange zurückgehalten, bis erstere vollzogen ist.

Wie auf Horizontal- und auf Querschnitten festgestellt wurde, steht der Glottiseingang mit den Oralenden der Arywülste bei der Mehrzahl dieser Embryonen auf gleicher Höhe mit dem ersten Branchialbogenpaar oder schon in gleicher Frontalebene mit dem Processus anterior lateralis hyoidei. Die Kehlkopfanlage ist demnach gegen das vorige Stadium wiederum um die Breite eines Visceralbogensegmentes oralwärts gerückt. Um die gleiche Distanz ist die Frenulaleiste kürzer geworden. Querschnitte zeigen jetzt besonders klar, daß die Arywülste nunmehr ganz dorsal von der Hauptmasse des Hyobranchialkörpers liegen, während sie anfangs, wie geschildert, völlig aboral von demselben festgestellt wurden.

Die Differenzierung der Arywülste zu den definitiven Skelett- und Muskelformationen beginnt erst jetzt. Der Ansatz zur Bildung eines Bogenrudimentes, welches in jüngeren Stadien im Zusammenhang mit den Wülsten zu sehen war und als Andeutung eines Visceralbogenpaares, vielleicht des sechsten, aufgefaßt werden konnte, bleibt verschwunden. In dieser Erscheinung lag ein ähnliches kurzes Aufdämmern eines Skelettmaterials in primitiver Gestalt vor, wie es vom ersten Auftreten des fast einheitlichen Hyoidbogens bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

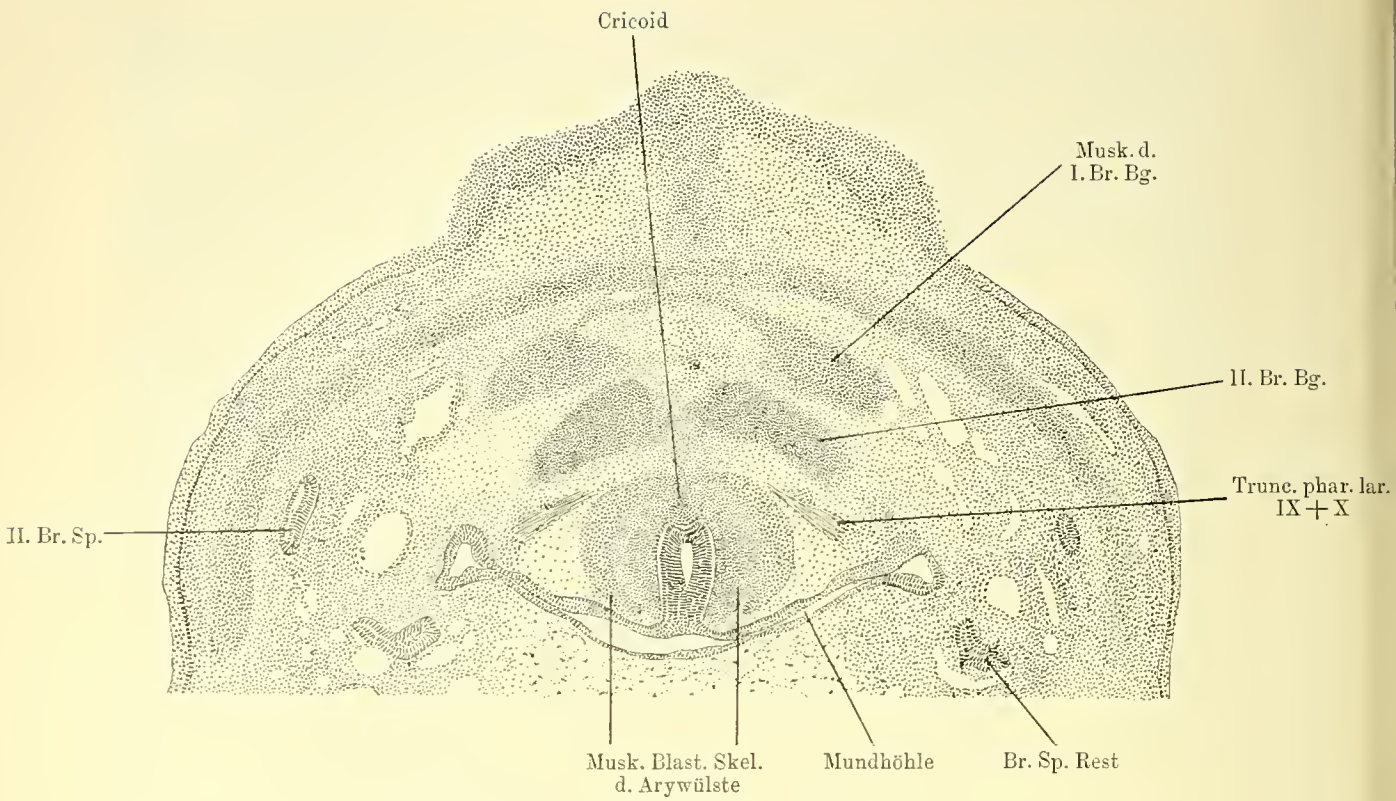

Fig. 9.

Embryo 5a, schräger Horizontalschnitt, frühes Vorknorpelstadium. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

Testudo graeca in den Abhandlungen von 1911 und 1912 beschrieben worden ist. Dem ersten Erscheinen folgt hier wie dort ein schnelles Verdämmern der primitiven Form. Die Arywülste haben äußerlich annähernd die gleiche Form und Ausdehnung beibehalten, wie bisher, auf die deshalb nicht nochmals eingegangen werden soll. Auch histologisch hat sich innerhalb der Wülste nicht viel geändert. Die Zellmassen stehen immer noch vorwiegend auf der Blastemstufe und umfassen das Lumen in der beschriebenen Form und Anordnung. Die schon früher kenntliche äußere Schicht, welche das Lumen nur ventral und lateral umfaßt, hat sich an der dorso-lateralen Ecke des Kehlkopfquerschnittes zu kleinen knopfförmigen Gebilden verdickt und läßt jetzt deutlich erkennen, daß sie nicht der Skelettbildung dient, sondern daß aus ihr die Kehlkopfmuskulatur hervorgeht. Die langgestreckten Zellen, deren starkgekörntes Protoplasma die Eosinfärbung intensiv annimmt, umfassen die für die Skelettbildung bestimmten Zellmassen der Wülste von ventral und lateral in circulären oder spiraligen Zügen.

Im Bereich der Skelettblasteme sieht man regelmäßig an einer bestimmten Stelle eine andere Anordnung des Zellmaterials, welche sofort als Ausgangspunkt einer Differenzierung auffällt und schon angedeutet wurde. Am Ventralwinkel des Glottiseinganges ordnen sich die Zellen, ähnlich wie am lingualen Ansatz der Frenula-Anlage, zwiebelschalenartig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

an und konzentrieren sich so zu einem auf dem Querschnitt runden, bald in Vorknorpel übergehenden Gebilde inuerhalb des übrigen Blastems: dem Anfang der Cricoidbildung (Textfigg. 9, 10, 15, 16). Die Aulage des Cricoides nimmt ganz regelmäßig von dieser Stelle in der ventralen Mittellinie ihren Ausgang und ist schon lange zu erkennen, bevor sich eine andere Skelettdifferenzierung innerhalb der Arywülste bemerkbar macht. Die Ausdehnung dieser ersten Cricoidanlage kann durch etwa 12 Querschnitte von 15 μ genau verfolgt werden; sie erstreckt sich von der Höhe des Processus anterior lateralis hyoidei bis zum Ansatz des zweiten Branchialbogens, entspricht also von vornherein in ihrer Längenausdehnung derjenigen des Fensters im Hyobranchialkörper, welches sie später ja genau ausfüllt. Mit der Dickenzunahme der kleinen rundlichen Vorknorpelmasse drängt dieselbe gegen den Ventralwinkel des Kehlkopflumens vor und wölbt dessen Ventralwand allmählich ins Lumen hinein vor, so daß das Lumen, welches bis dahin auf Querschnitten oval und langgestreckt erschien, nunmehr dreieckige Form angenommen hat. Die Entwicklung des Cricoides geht anscheinend immer von der ventralen Mediane aus und setzt sich von hier in Form dorsalwärts vorwachsender Spangen in die Seitenteile der Arywülste fort.

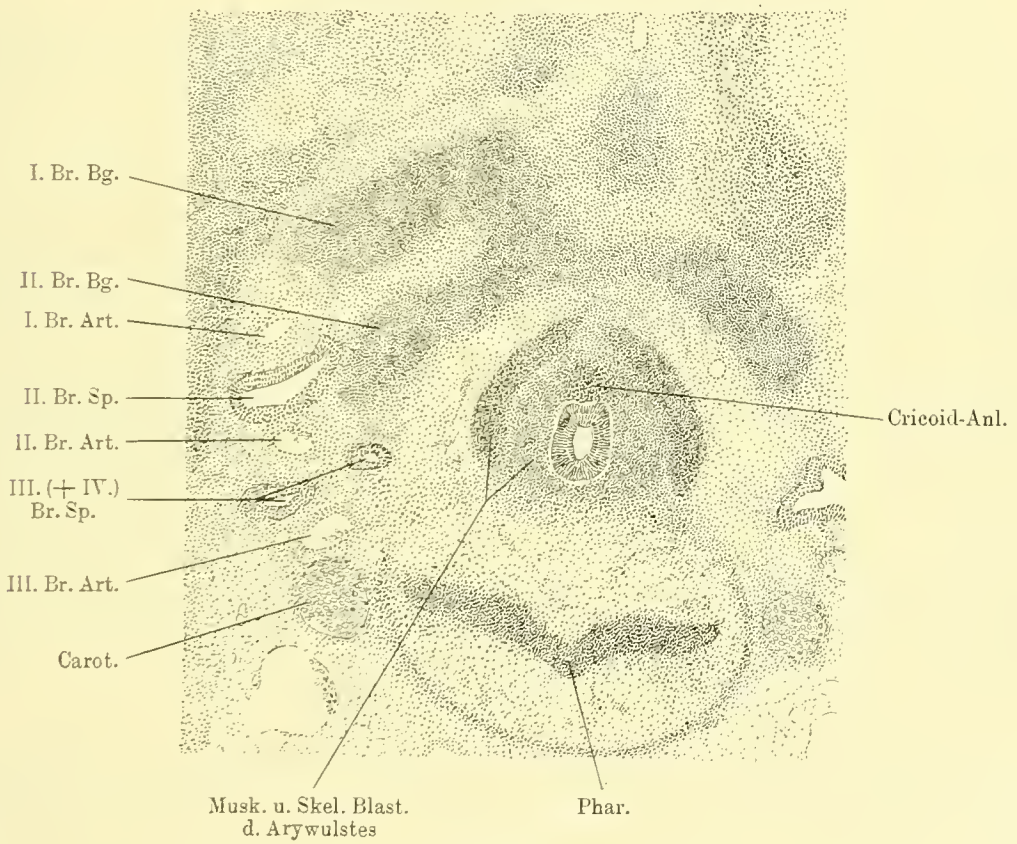

Fig. 10.

Embryo 89b, Horizontalschnitt, rechte Seite unvollständig, frühes Vorknorpelstadium. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Schließlich muß nochmals hervorgehoben werden, daß sich in dieser Gegend auch jetzt nicht die geringste Andeutung einer Epiglottisbildung auffinden läßt, die ja doch an dieser Stelle zu erwarten wäre. Es erscheint deshalb auch von vornherein nicht angebracht, für diesen zuerst sich bildenden ventralen Oralrand des Cricoides die Bezeichnung eines Processus epiglotticus anzuwenden. Zu einer Epiglottis hat diese Stelle niemals Beziehungen, sondern dient später mit ihrer Umgebung dem laryngealen Ansatz der Frenula glottidis als Befestigungsstelle.

Aboral vom Hyobranchialkörper nehmen die hier noch ganz undifferenzierten Arywülste schnell an Ausdehnung ab. Das Blastem der Arywülste geht noch ohne Grenze in die dünneren Zellmassen über, welche den Luftweg weiter pulmonal umfassen.

Gefäße und Nerven. Bezüglich des besonders berücksichtigten Branchialgefäßsystems ist der Schilderung im vorigen Kapitel nichts wesentliches hinzuzufügen. Die beiden ersten Branchialarterien verlaufen nach wie vor zwischen den persistierenden Spaltenresten in Begleitung der Branchialbögen und dienen später der Versorgung des Kehlkopfes und seiner Umgebung. Das dritte Branchialgefäß treffen wir wiederum aboral vom hintersten Taschenrest; es gewinnt später Beziehungen zur Trachea.

Auch im Verlauf und der Verteilung der Nerven zur Kehlkopfanlage hat sich nichts Wesentliches geändert, doch können die Befunde jetzt in einigen Punkten vervollständigt werden. Gleich dem starken Vagusast, welcher in Begleitung des zweiten Branchialbogens verläuft, zieht ein schwächerer Nerv mit dem ersten Branchialbogen und dem ersten Branchialgefäß ventralwärts, welcher bei jüngeren Stadien noch nicht beobachtet wurde. Dieser Ast kommt aus dem Ganglion nodosum des Glossopharyngeus, und strebt oral und medial zu dem ersten Bogen in die Gegend des Processus ant. lat. hyoidei, der Frenulaleiste und des hinteren Zungenbereiches. Zweifellos vereinigt er sich mit dem Vagusast; Klarheit hierüber erbringen aber erst die älteren Stadien und die Präparation, welche zeigen wird, daß dieser einem Ramus posttrematicus ventralis IX entsprechende Ast nicht mit dem Hauptstamm des analogen, aboral folgenden Vagusnerven, sondern nur mit einem Endzweig desselben anastomosiert. Dieser Glossopharyngeusast für Zunge und Kehlkopf konnte auf dieser Entwicklungsstufe nur bei einem Embryo (85c) genauer verfolgt werden.

Der schon früher beobachtete Hauptnerv für die Arywülste und ihre Umgebung kommt aus dem Ganglion radicis nervi vagi, welches mit dem Ganglion nodosum IX eng verbunden ist. Der Verlauf dieses starken Nerven in Begleitung des zweiten Branchialgefäßes, und weiter ventral auch des zweiten Branchialbogens, sowie seine Endausbreitung zur Seite des Arywulstes ist schon früher beschrieben worden. Ob dieser Truncus laryngopharyngeus IX + X, um welchen es sich bekanntlich handelt, auch über die ventrale Mittellinie der Arywülste hinaus bis zur anderen Seite reicht und so einen Ramus anastomoticus transversus bildet, wie ihn Ogushi[1]) bei Trionyx japonicus gefunden hat, ließ

[1]) Morphol. Jahrb., Bd. 46, 1913. Den Verlauf und die Endverzweigung der sensiblen Äste des Glossopharyngeus und Vagus der Schildkröten habe ich schon 1907 (l. c.) beschrieben. Die Schilderung Ogushis kann den Eindruck erwecken, als ob seine Resultate von 1913 gegen meine früheren stark differierten. Dieser Eindruck wird dadurch hervorgerufen, daß O. einmal andere Bezeichnungen verwendet und ferner meine damaligen Ergebnisse durchweg immer nur dann angeführt hat, wenn sich kleine Differenzen ergaben, dieselben aber im weitaus vorherrschenden Falle der Übereinstimmung unerwähnt gelassen hat. O.s Mitteilungen bestätigen also, soweit sie die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus bei Schildkröten betreffen, in der Hauptsache meine älteren Angaben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sich noch nicht mit Sicherheit nachweisen. Jedenfalls aber reichen Zweige dieses Nerven in den Spalt zwischen Hyobranchialkörper und Arywulst hinein bis in die Nähe der Mittellinie.

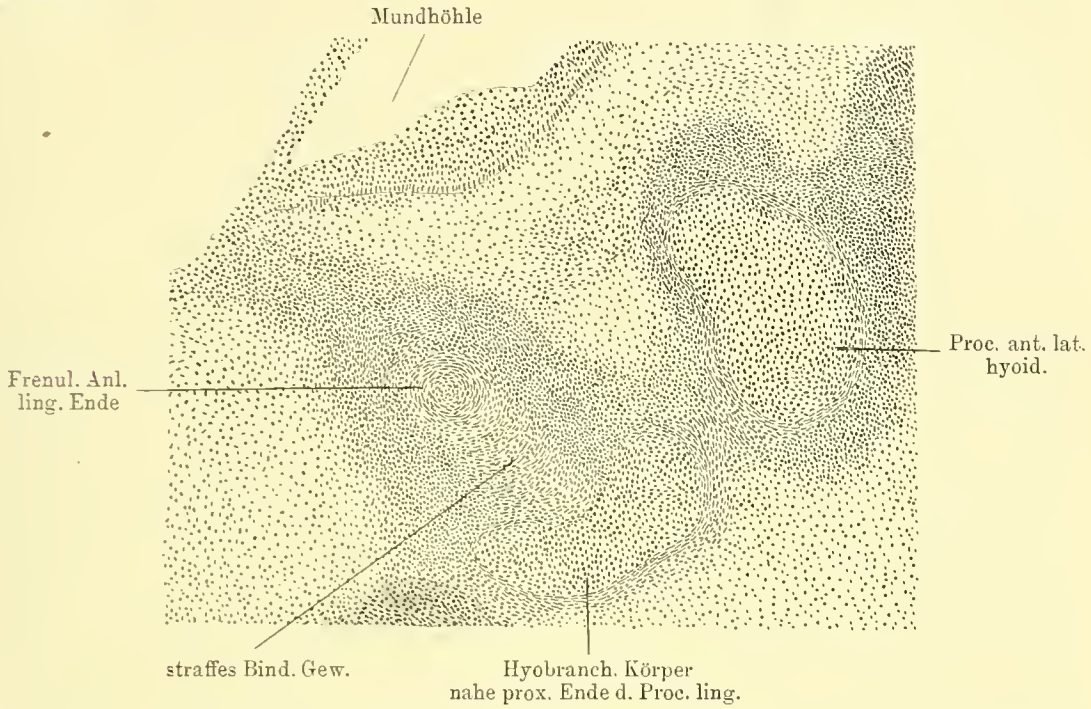

Fig. 11.

Embryo 89c, Schrägschnitt durch das linguale Ende der Frenula-Anlage, spätes Vorknorpelstadium mit Übergang zu Jungknorpel. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

Ein aboraler Endast dieses Truncus steht mit dem Ramus recurrens laryngei in Verbindung; die Anastomose ist regelmäßig zur Seite des Arywulstes dicht an dessen Muskelanlage zu finden. Der R. recurrens konnte meist längs der Ventralfläche der Trachea nahe der Mittellinie aboralwärts verfolgt werden. Allmählich rückt der sehr feine Nerv von der Trachea etwas ab und liegt weiter hinten mehr ventral, konnte aber nicht bis zu Ende im Auge behalten werden.

IV. Jungknorpelstadium des Hyobranchialskelettes, beginnendes Vorknorpelstadium des Kehlkopfskelettes.

6 Embryonen (Taff. II und III, Figg. 3—6, Textfigg. 12—17).

Betreffs der allgemeinen Körpermerkmale dieser Embryonen muß auf die Notizen von 1912 S. 27 verwiesen werden. Die Länge des Rückenschildes schwankt zwischen 7,9 und 10,6 mm. Die Embryonen haben schon ganz das Aussehen ausgebildeter Tiere. Alle Kiemenspaltenöffnungen sind verschwunden. Es heißt dort weiter: „ausgedehnte Teile des Craniums, wie die Basis, die Nasen- und die Ohrkapsel werden in verschiedenen Stadien der Jungknorpelbildung angetroffen. Der Kieferbogen, die Columella auris und die Branchialbögen sind jetzt fast völlig in Jungknorpel übergeführt".

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Das Gesamtbild des Kehlkopfes sieht folgendermaßen aus. Die Hinterlappen der Zunge sind von den Frenula glottidis und dem sich ihnen aboral anschließenden Kehlkopf durch zwei tiefe und breite Sulcus laryngei laterales getrennt, welche vom Lingualausatz der Frenula divergierend nach seitwärts und hinten verlaufen. Die Frenula glottidis springen jetzt als ein feiner, scharfrandiger Doppelstrang stark in die Rachenhöhle vor; hinten setzen sie sich, leicht divergierend, an das Oralende der Kehlkopfanlage an, welches sich im Bereich der Glottisöffnung als ein von allen Seiten freier, oral zugespitzter walzenförmiger Körper in den Pharynx vorwölbt und, ebenso wie die Frenula, nur in der ventralen Mittellinie mit dem Pharynxboden zusammenhängt. Weiter pulmonal aber wird die fast runde Walze flacher, sie sinkt noch am aboralen Ende der Arywülste gleichsam in den Pharynxboden zurück und liegt bald vollständig ventral vom Pharynx, von welchem sie durch Bindegewebe getrennt ist, um sich nunmehr als Trachea lungenwärts fortzusetzen. Dementsprechend sehen wir die anfangs tiefen Rinnen, welche die Frenula und den Kehlkopfeingang jederseits von der Zunge und weiterhin von den Seitenteilen des Pharynxbodens absetzen, alsbald flacher werden, bis sie nach dem ventralen Zurücktreten des Luftrohres mit diesem aus dem Relief des Pharynxbodens verschwinden. Die allgemeinen Oberflächenverhältnisse am Boden der Mundhöhle und des Pharynx haben sich gegenüber demjenigen im vorigen Stadium demnach nur insofern geändert, als sie ausgeprägter geworden sind.

Wir kommen zu einer Klasse von Embryonen ziemlich gleichen Alters, bei welchen der Unterschied im Entwicklungsgrade zwischen den beiden Abkömmlingen des Visceralskelettes seinen Höhepunkt erreicht hat. Der orale Abschnitt des Visceralskelettes, welcher als Hyobranchialapparat erhalten bleibt, ist vollständig in Jungknorpel übergeführt, während der aborale Abschnitt, welcher zum Aufbau des Kehlkopfskelettes Verwendung findet, sich noch auf der Grenze von blastematösem und vorknorpeligem Zustand befindet. Insbesondere das Cricoid hat gerade erst die Stufe der Vorknorpelbildung erreicht. Der histologische Unterschied innerhalb der visceralen Skelettstücke fällt schon bei flüchtiger Betrachtung der Schnitte auf. Das Agens, welches die Entwicklung des Kehlkopfskelettes hemmte, hat bis jetzt seine Wirkung ausgeübt; es ist noch immer in der nun erst beendeten Lageveränderung der Arywülste zu suchen.

Der ganze Hyobranchialapparat (vgl. Modell von Embryo 50a, Fig. 5 auf Taf. III) ist in Jungknorpel übergeführt. Der Körper des Skelettkomplexes hat im wesentlichen seine endgültige Gestalt angenommen; die Mitte des polyedrischen Körpers wird von dem Fenster eingenommen, während die lateralen Teile desselben eine beträchtliche Dicke aufweisen. Der Processus linguales ist länger geworden, läuft distal spitz zu und läßt jetzt als Jungknorpelstab an der Ventralfläche des proximalen Ende eine seichte sagittale Furche erkennen; wollte man diese Andeutung als eine verspätete Reminiszenz an eine frühere paarige Anlage auffassen, so bliebe das lediglich eine durch die bisherige Genese nicht gestützte Annahme. Der kleine Processus anterior lateralis steht beiderseits in fester Verbindung mit dem Körper; sein Knorpelgewebe geht ohne Grenze in dasjenige des Körpers über. Könnte man nicht die ganze Entwicklung dieses Processus übersehen, so wäre man geneigt, ihn jetzt für einen Fortsatz des Körpers, nicht für das ventrale Überbleibsel des zweiten Visceralbogens zu halten.

Das erste Brauchialbogenpaar ist länger geworden und mehr aboralwärts gerichtet; es übertrifft den zweiten Bogen bedeutend an Länge und stellt eine gleichmäßige runde

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Knorpelspange vor, welche überall durch ein Perichondrium abgegrenzt ist. Das Proximalende ist kolbenförmig verdickt und hat sich vom Körper des Skelettapparates abgegliedert; zwischeu Körper und Bogenende hat sich ein Gelenkspalt entwickelt. Die genauere Ausdehnung, Form und Lage des Bogens und sein Verhältuis zum übrigen Hyobranchialskelett und zum Kehlkopf sind aus dem Modell zu ersehen.

Das zweite Branchialbogenpaar ist mit dem Körper fest verbunden und ganz aboralwärts gerichtet, so daß es beiderseits parallel mit der Trachea verläuft, deren ventrolateraler Fläche es nahe benachbart liegt. Das Bogenpaar ist kaum halb so lang, wie das erste. Achtet man geuau auf den histologischen Zustand des Knorpelgewebes, so kann man feststellen. daß die Intercellularsubstanz innerhalb des zweiten Bogenpaares etwas geringer entwickelt ist, die Knorpelzellen hier noch etwas dichter liegen, wie im ersten Bogen. Die Entwicklung des zweiten Bogeupaares bleibt also um ein geringes hinter der des ersten zurück.

Die Anlagen des Kehlkopfes und der Frenula glottidis müssen gemeinsam betrachtet werden. Stellen wir vorerst wieder die Lage des Kehlkopfes zum Hyobranchialapparat fest. Die oralen Spitzen der Arywülste mit dem laryngealen Ansatz der Frenula stehen nun in gleicher Frontalebene mit den seitlich uud vorwärts gerichteten Enden des Processus ant. lat. des Hyobranchialapparates. Die Feststellung dieses einen topographischen Merkmals genügt schon zu der Einsicht, daß der Kehlkopf gegenüber dem vorigen Stadium noch etwas weiter oralwärts vorgerückt ist und nunmehr seinen endgültigen Platz erreicht hat. Erinnern wir uns, daß die Arywülste ursprünglich aboral vom gesamten Hyobranchialapparat in die Erscheinung traten, daß sie dann nacheinander in gleicher Frontalhöhe mit dem zweiten, dann mit dem ersten Branchialbogenpaar angetroffen wurden, und daß sie jetzt endlich in einer Linie mit dem auf den Hyoidbogen zurückgeführten Processus ant. lat. hyoidei stehen, so haben wir die ganze oral gerichtete Wanderung der Kehlkopfanlage in ihren einzelnen Phasen vor uns. Neben anderen morphologischen Kriterien aus der Ontogenese drängt vor allem der sichere Nachweis dieser Oralwanderung zu der Annahme, daß das Kehlkopfskelett nur auf den aboralen Abschnitt des Visceralskelettsystems zurückgeführt werden kann.

Daß die Kehlkopfanlage jetzt ihre endgültige Lage erreicht hat, dokumentiert sich auch darin, daß die kouvexe Ventralfläche der Arywülste jetzt großenteils in das Fenster des Hyobranchialapparates eingebettet und auf diese Weise dort fixiert ist. Wir werden demnächst sehen, daß die Entwicklung des Kehlkopfskelettes und seiner Muskulatur von dem Moment an, in welchem es seine definitive Lage erreicht hat, sofort ein beschleunigtes Tempo einschlägt und in kürzester Zeit vollendet ist.

Auch die Frenula glottidis sind jetzt in ganzer Ausdehnung entfaltet. Aus der anfangs unpaaren dicken Leiste sind, wie wir schon im vorigen Stadium gesehen haben, zwei schmale, parallel verlaufende. zellarme Bindegewebslamellen geworden, welche sich, dicht nebeneinanderliegend, vom Proximalende des Processus lingualis bis zum Oralende der Arywülste erstrecken. Da dieses Oralende jetzt fast dorsal vom Proximalende des Processus liegt, sind die Frenula ganz kurz geworden und haben eine mehr dorso-ventrale Richtung angenommen. Die Textfiguren 12—14 illustrieren das Verhalten der Frenulaleiste auf Querschnitten. welche durch den lingualen Teil (Textfig. 12), die Mitte (Textfig. 13)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

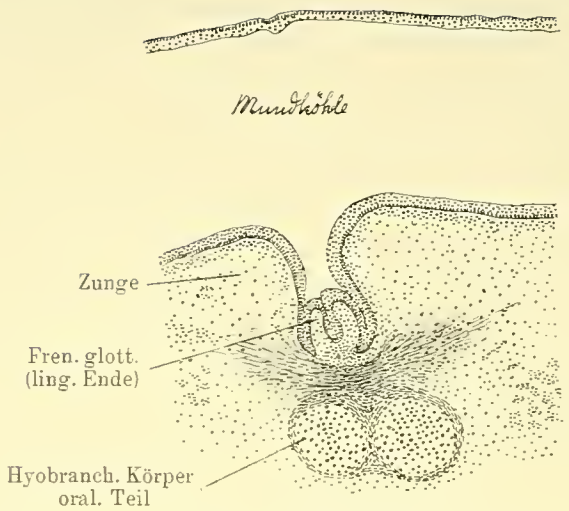

Fig. 12.

Embryo 50a, Jungknorpelstadium, Querschnitt durch oralen Teil der Frenula glottidis. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

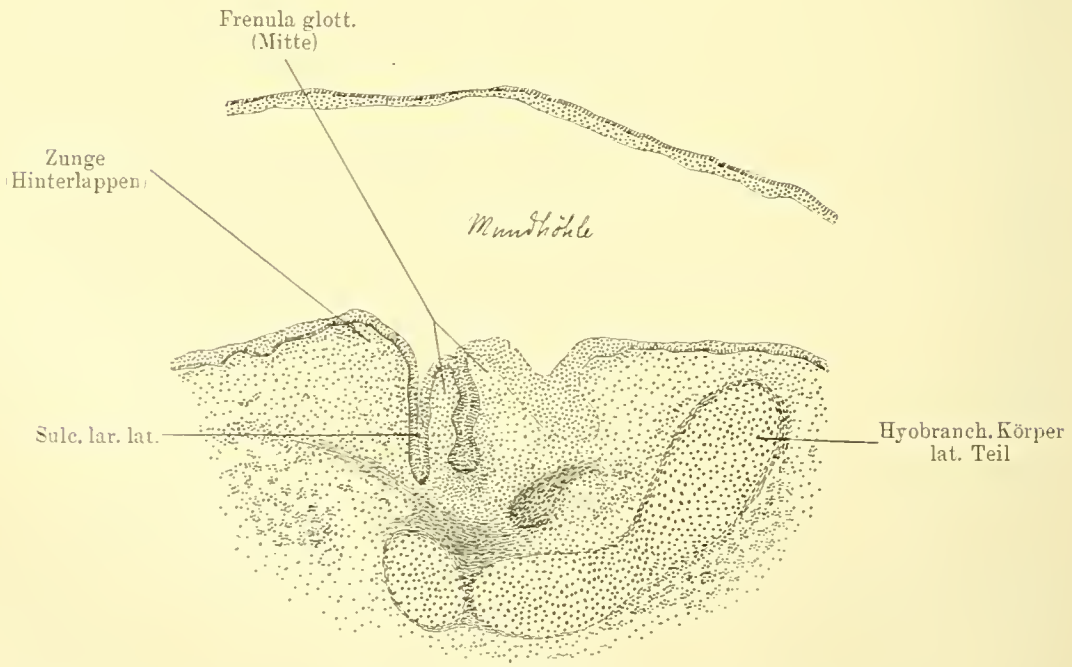

Fig. 13.

Embryo 50a. Querschnitt durch mittleren Teil der Frenula glottidis. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

und den Übergang in die Arywülste (Textfig. 14) gelegt sind. Die Schnitte zeigen, wie die oral niedrige Doppelleiste tief zwischen den hinteren Zungenlappen versteckt ist, wie die beiden Stränge dann in der Mitte höher werden und den Längsspalt erkennen lassen, in welchen sich die Mundschleimhaut hineinsenkt; zwischen Frenula und Zunge ist jederseits der Sulcus laryngeus lateralis zu sehen. Der Übergang in die Arywülste erfolgt ohne scharfe Grenze. Die scharfkantigen Stränge schwellen gleichsam beiderseits zum Arywulst an, welcher an dem Auftreten der Skelett- und Muskelblasteme mikroskopisch sofort zu erkennen ist. Der mit Schleimhaut ausgekleidete Spalt zwischen den Frenula setzt sich aboral direkt in den Glottisspalt fort, Verhältnisse, wie sie auch beim erwachsenen Tier zu sehen sind (Taf. VI, Fig. 9).

Die einzelnen Teile des Kehlkopfskelettes kann man zu dieser Zeit noch immer nicht klar unterscheiden. Im allgemeinen befindet sich das Material im Übergang vom blastematösen zum vorknorpeligen Zustand. Aus den Arywülsten gehen die Arytaenoide und das Cricoid hervor. Von den Arytaenoiden ist nun noch fast nichts zu bemerken; nur bei einigen Embryonen gewahrt man, wenn man die Arywülste auf etwas schrägen Horizontalschnitten von dorsal nach ventral durchmustert, im dorsalen Teil derselben zu beiden Seiten des oberen Winkels der Glottisspalte kleine dichtere Zellanhäufungen vorknorpeligen Charakters. Durch Vergleich mit älteren Embryonen kann man konstatieren, daß es sich um die dem Cricoid später auflagernden Dorsalenden der Arytaenoide (Textfig. 16) handeln muß. Sonst ist die Bildung der Gießbeckenknorpel über diese unsicheren Andeutungen noch nirgends hinaus.

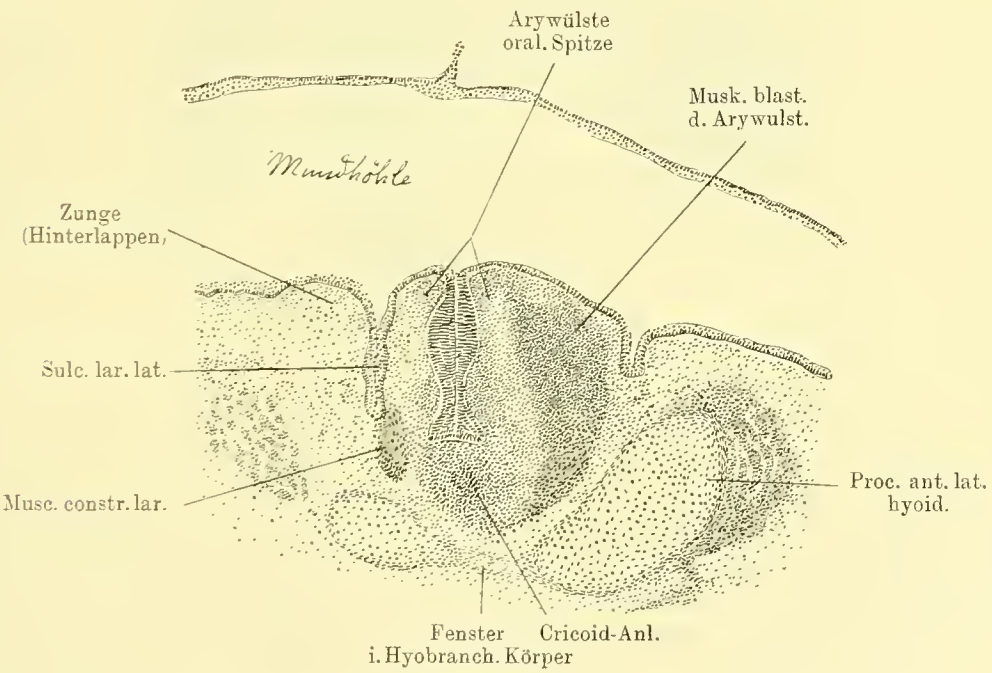

Fig. 14.

Embryo 50a, Querschnitt durch den Übergang der Frenula glottidis in die Arywülste. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

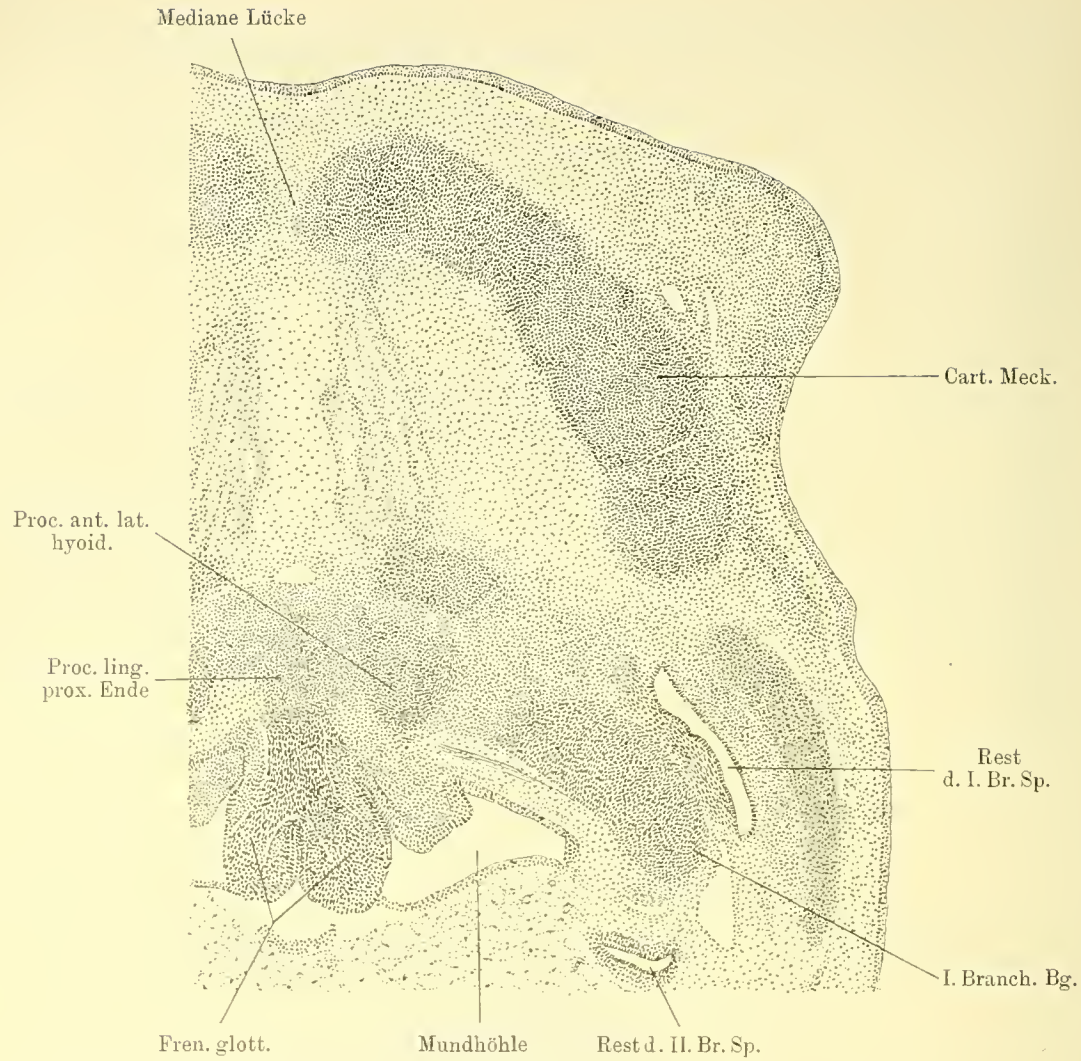

Fig. 15.

Embryo 8a, Horizontalschnitt, rechte Seite und Mitte, Vorknorpelstadium. Winkel 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 1 : 1.

Weit mehr macht sich das fortschreitende Heraustreten des Cricoides aus den sonst diffusen Zellmassen der Wülste bemerkbar (Textfigg. 9, 10, 14, 16, 17). Innerhalb der bislang ganz indifferenten Arywülste setzen jetzt intensive Differenzierungsvorgänge ein. Den Ausgangspunkt dieser Skelettbildungen haben wir bereits kennen gelernt, es ist die aus den zwiebelschalenförmig angeordneten Zellen bestehende Anlage in der ventralen Mittellinie. Diese Bildung hat sich weiter vergrößert und wölbt die Ventralwand des Kehlkopflumens immer mehr in dasselbe vor (Textfigg. 9 und 10). Gleichzeitig hat sich die vorknorpelige Konsolidierung des Skeletteiles auch auf die seitlichen Teile der Wülste ausgedehnt. Man sieht, wie die mediane vorknorpelige Anlage sich jederseits in dorsalwärts

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

gerichtete Vorknorpelspangen fortsetzt; es sind die Seitenteile des Cricoides, welche sich nunmehr aus der diffusen Umgebung herauslösen (Textfigg. 16 und 17). Gleichzeitig mit der Verdichtung zur Cricoidanlage hellen sich die sie umgebenden Teile der Wülste auf und werden allmählich in Bindegewebe übergeführt. So tritt die Cricoidanlage auf Querschnitten immer deutlicher als dorsal offner Halbring auf, welcher das Kehlkopflumen von ventral und lateral umfaßt (Textfig. 17). Das resultierende Skelettstück ist dabei im Durchmesser viel schmäler und weniger voluminös, wie der dicke undifferenzierte Zellmantel, welcher bisher das Lumen umlagert hat. Ähnliches wurde schon bei der Entwicklung des Quadrates und der Columella auris beobachtet und gibt einen weiteren Anhaltspunkt dafür ab, daß eben nicht alles Blastemmaterial in Vorknorpel resp. Knorpelgewebe umgewandelt wird. Im dorsalen Drittel, in welchem die Wandung der Kehlkopfanlage von vornherein sehr dünn war, regt sich noch nichts, was auf eine Skelettbildung schließen ließe. Die Cricoidanlage ist in aboraler Richtung bis zum zweiten Branchialbogenpaar zu verfolgen.

Pulmonalwärts folgt nun das gleichbleibende mikroskopische Bild eines kreisförmigen Lumens, umgeben von einem dünneren gleichmäßigen Zellmantel, innerhalb dessen sich noch keine Einzelheiten bemerken lassen. Wir sind danach im Bereich der Trachea angelangt, welche sich sonst noch in keiner Weise von der Kehlkopfanlage abgrenzen läßt.

Zuerst entwickelt sich also immer das Ventralteil des Cricoides, dann folgen die Seitenteile desselben, der Dorsalabschnitt kommt zuletzt an die Reihe. Die Entwicklung der Arywülste verzögert sich länger, sie bildet regelmäßig den Schluß der Kehlkopfgenese.

Die Kehlkopfmuskulatur (Textfigg. 10, 14, 16. 17) hat sich zu dieser Zeit klar von der Skelettanlage abgesetzt und läßt schon einzelne Züge unterscheiden, welche den Kehlkopf in vorwiegend spiralförmigen, sich überdeckenden Touren umfassen. Ein Muskelzug beginnt jederseits nahe der ventralen Mittellinie am Körper des Hyobranchialapparates und zwar am Oralrande des großen Fensters (Textfigg. 14 und 17) und breitet sich divergierend über die Seitenteile der Arywülste nach hinten und oben aus. Diese dünne Muskelplatte bedeckt die Ventralfläche und den aboralen Teil der Seitenflächen, sowie einen Teil des Dorsums der Arywülste, mithin vorwiegend die Anlage des Cricoides, und ist als Constrictor laryngis anzusprechen.

Ein zweites stärkeres Muskelbündel überlagert den vorherbeschriebenen Constrictor von außen. Es entspringt an der oral-lateralen Peripherie der Arywülste, von der Stelle, an welcher alsbald die Processus musculares der Arytaenoide hervortreten werden, und verläuft in mehr aboraler Richtung über die Seitenwand der Cricoidanlage, an deren aboral-dorsalem Ende es sich verliert. Der Ansatz an den noch nicht ausgebildeten Muskelfortsätzen der Arytaenoide wird erst später deutlich. Es handelt sich also um den Dilatator des Kehlkopfes.

Bezüglich der Gefäße und Nerven können wir uns wiederum kurz fassen, da keine erheblichen Veränderungen zu berichten sind. Gehen wir die Gegend des Visceralskelettes von oraler in aboraler Richtung durch, so treffen wir zuerst vor und medial vom ersten Branchialbogen auf den schon bekannten Glossopharyngeusast, den sog. Ramus lingualis oder R. pharyngeus communis, welcher in Begleitung der auf die erste Branchialarterie zurückgeführten Arteria hyoidea anterior zum Boden der Mundhöhle verläuft. Unterwegs entsendet er mehrere, von mir schon 1907 beschriebene Pharyngei dorsales zum Mundhöhlendach und den R. hyomandibularis zur Muskulatur des ersten Branchial-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

bogens. Seitlich und ventral von der Glottis, zwischen dem Processus ant. lat. hyoidei und der Glottis empfängt der Nerv einen Ast aus dem Truncus laryngo-pharyngeus und verzweigt sich dann zur Seite der Frenula, vorwiegend aber im hinteren Teil der Zunge. Dieser Glossopharyngeusast, welcher von R. pharyngeus ventralis posttrematicus IX abzuleiten ist, bewahrt also bei T. graeca eine größere Selbständigkeit, wie bei Trionyx (Ogushi 1913). Weiter aboral zeigt sich an der Innenseite der Truncus pharyngo-laryngeus des Vagus, welchem in Anbetracht der starken zentralen Anastomose zwischen den Ganglien zweifellos auch Glossopharyngeuselemente beigemischt sind. Der Nerv wird von der Arteria hyoidea posterior begleitet und ist mühelos bis zur Seite des Kehlkopfes

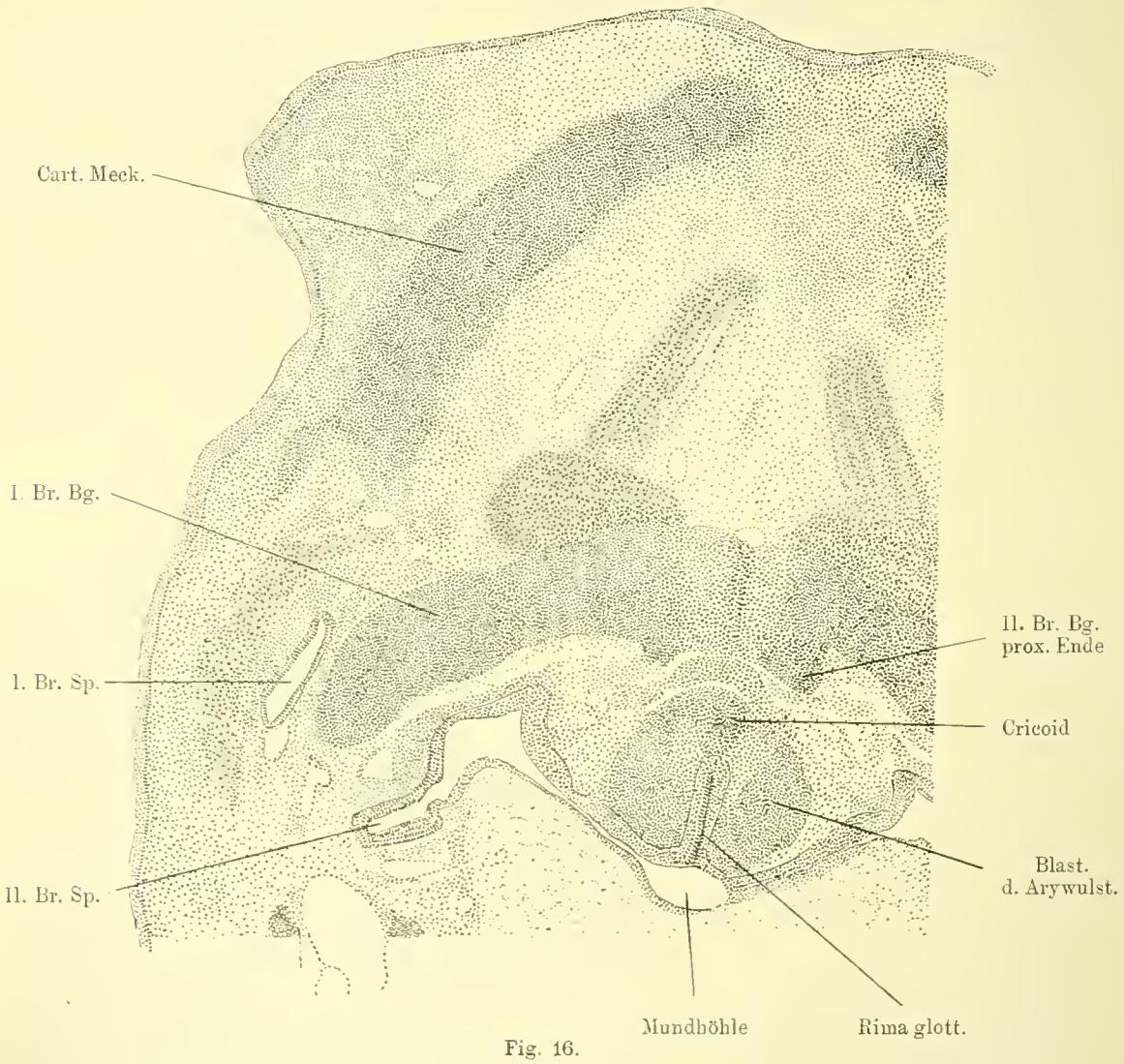

Fig. 16.

Embryo Sa, Horizontalschnitt, linke Seite vollständig, rechte unvollständig, Vorknorpelstadium. Winkel 2. Oc. 2. M. T. Vergr. 1 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zu verfolgen, den er unter leichter Wendung nach vorn über der Gelenkverbindung des ersten Branchialbogens mit dem Hyobranchialkörper erreicht. Wir haben es, wie nachgewiesen, in der Hauptsache mit dem Homologon des R. pharyngeus ventralis posttrematicus des ersten Branchialnerven des Vagus und mit der zweiten Brauchialarterie zu tun. Dicht an der Außenseite der Kehlkopfmuskulatur erfolgt die Endverzweigung des Truncus; einer dieser Endäste vereinigt sich, wie beschrieben, mit dem Glossopharyngeusast, die übrigen verteilen sich zur Muskulatur und Schleimhaut des Kehlkopfes. Im Bereich der Endverzweigung erfolgt dann auch die Verbindung mit dem R. recurrens laryngei. Dieser feine Nerv trifft an der Stelle, wo der Truncus den Kehlkopf erreicht, auf diesen Hauptnerven des Kehlkopfes, meist unter Bildung eines kleinen Ganglions. Von hier ist der R. recurrens in sagittaler Richtung pulmonalwärts zu verfolgen, und liegt hier immer genau in der Mitte der seitlichen Larynx- resp. Trachealwand. Durch die Einlagerung des Kehlkopfes in das Fenster des Hyobranchialapparates und die damit erfolgte Einklemmung der ventralen Cricoidfläche ist der Nerv offenbar etwas in dorsaler Richtung verschoben worden, wie der Vergleich mit jüngeren Stadien unschwer erkennen läßt. Die Einklemmung des Kehlkopfes in den Hyobranchialapparat wird ja immer enger und führt schließlich zu einer äußerst straffen und unbeweglichen Ineinanderfügung der beiden Skelettkomplexe.

Die der dritten Branchialarterie entsprechende Arteria hyoidea postrema verläuft in der Muskulatur zur Seite des Pharynx und ist bis in die Nähe der Gabelung der Trachea zu beobachten. Das Gefäß versorgt hauptsächlich die Pharynxmuskulatur.

V. Stadium des reifen Knorpels, Beginn der Ersatzknochenbildung.

5 Embryonen (Taff. II—V, Textfigg. 17—19).

Die Embryonen aus dieser Entwicklungsperiode sind um zwei Exemplare vermehrt worden, welche in Horizontalschnitte zerlegt wurden; auch wurden einige neue Modelle vom Hyobranchialapparat und vom Kehlkopf angefertigt, die aber nur zum Teil hier abgebildet worden sind. Die Embryonen stehen durchschnittlich kurz vor dem Ausschlüpfen und zeigen in allen Teilen schon die Verhältnisse des fertigen Tieres. Die Längen des Rückenschildes schwanken zwischen 11 und 30 mm, bei den neu hinzugekommenen Exemplaren beträgt sie 22 resp. 23 mm. Der Dottersack ist bei letzteren Exemplaren bis auf einen kaum kirschkerngroßen Rest resorbiert. Betreffs der sonstigen Angaben vergleiche man Teil I dieser Untersuchungen, Bd. 25, 1912, S. 35.

Das Gesamtbild des Mundhöhlenbodens, des Larynx und Pharynx gleicht schon völlig demjenigen beim ausgebildeten Tiere. Der breite flache Körper der Zunge nimmt den vorderen Abschnitt des Mundhöhlenbodens ein. In der Mittellinie des hinteren Zungenabschnittes ist der Processus lingualis und jetzt auch das Entoglossum eingebettet, dessen spätes Auftreten im ersten Teil der Untersuchungen beschrieben worden ist. Die Hinterenden der Zunge divergieren, zwischen ihnen klafft die mediane Einkerbung, welche bis auf die Basis des Processus lingualis reicht. Aus der Tiefe dieser Einkerbung tauchen die jetzt kurzen Frenula glottidis als zwei schmale scharfrandige Ligamente auf und steigen dorsal- und etwas aboralwärts gegen den Ventralrand der Schleimhautlippen empor, welche den Glottisspalt einfassen und gehen als breite, sagittal gestellte Membranen in diese über (vgl. hierfür auch Taf. VI, Fig. 9). Die Verlaufsrichtung der Frenula hat sich also gegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

früher sehr geändert, sie ist von einer oral-aboralen fast in eine ventral-dorsale umgewandelt; gleichzeitig haben sich die Frenula sehr verkürzt. Wie diese Veränderungen durch die Verlagerung des Kehlkopfes bedingt werden, ist ausführlich dargestellt worden. Der Kehlkopf und der sich anschließende proximale Abschnitt der Trachea bilden nun einen großen, stark in die Mundhöhle vorspringenden Körper von der bekannten Form einer dorso-ventral abgeplatteten Walze. Das Oralende des Kehlkopfes verjüngt sich im Bereich der Glottisspalte nach Art zweier Pfeifenlippen, an welchen eben die Lingualenden der Frenula ansetzen. Der Kehlkopfeingang ragt dabei bis zwischen die Zungenlappen hinein; beide Organe werden durch die tiefen seitlichen Kehlkopfrinnen voneinander getrennt. Mit dem aboralen Verflachen der Walze, d. h. mit deren Tieferlagerung und mit der Trennung der Trachea vom Pharynx verflachen auch die Rinnen in der beschriebenen Weise.

Schon gelegentlich der Untersuchungen über die Ontogenese des Kiefer- und des Zungenbeinbogens von Testudo graeca wurde festgestellt, daß sich die entscheidenden Entwicklungsvorgänge bereits vollzogen haben, wenn in den Visceralbogen reifer Knorpel auftritt. Diese Gewebsform bedeutet ein Definitivum in der Skelettbildung, welche nun keinem einschneidenden Formwechsel mehr unterliegen kann. Die hinzutretende Ersatzknochenbildung bedingt keine wesentlichen Veränderungen der Skeletteile in Form und Größe mehr. Das gleiche kann jetzt vom Hyobranchialapparat gesagt werden; dieser ist nunmehr fertig ausgebildet, das Kehlkopfskelett dagegen noch nicht. Das Skelettmaterial

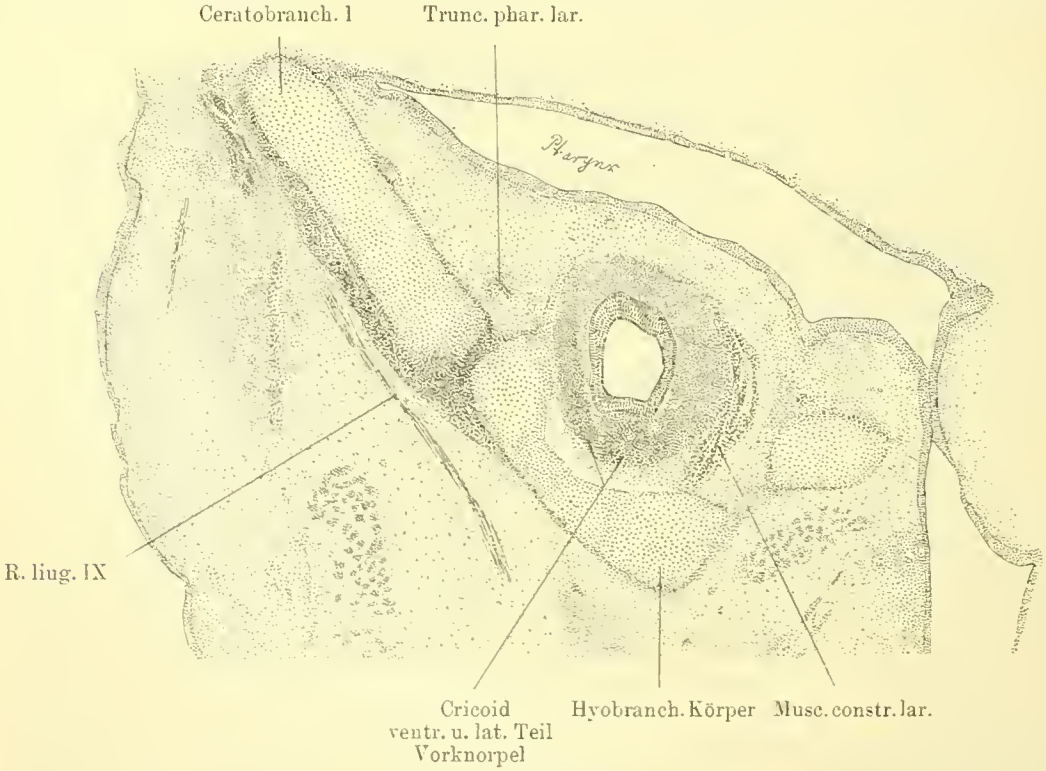

Fig. 17.

Embryo 113 e. Schräger Horizontalschnitt, Jungknorpelstadium. Winkel 2, Oc. 2. M. T. Vergr. 3/4.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

der Arywülste stand im vorigen Stadium noch auf früher Vorknorpelstufe und seine Formentwickluug war noch so zurückgeblieben, daß man noch nicht einmal von einer deutlichen Gliederung in Cricoid und Arytaenoide reden konnte. Jetzt endlich grenzen sich die Skelettstücke des Kehlkopfes gegen ihre Nachbarschaft als vorknorpelige Aulagen ab; wenn das nun zu besprechende Stadiuu als das des reifen Kuorpelgewebes bezeichnet worden ist, so hat das also nur für den Hyobranchialapparat Gültigkeit.

Die Lagebeziehungen zwischen Hyobranchialapparat und Kehlkopf werdeu am besten zunächst nochmals unter Zuhülfenahme des Modells des Embryo 50a besprochen, welches auf den Tafeln II und III abgebildet ist. Daran werden sich ergänzende Bemerkungen über die ältesten Embryonen dieser Kategorie mit Hülfe des Modells von Embryo 38c auf den Tafeln IV und V anschließen lassen. Bei Betrachtung des erstgenannten Modells fällt zunächst eine gewisse Asymmetrie der beiden Seiten des Hyobranchialapparates auf. Wenn man in diesem Falle auch etwas von dieser Unregelmäßigkeit als mechanische Folge der Einbettung ansehen kanu, so können derartige Gründe doch kauui dafür verantwortlich gemacht werden. daß der erste Branchialbogen auf der linken Seite schon gelenkig mit deu Zungenbeinkörper verbunden ist, rechts dagegen sich erst unvollständig gegen diesen abgesetzt hat, daß ferner der zweite Bogen links gegen den der rechten Seite offenbar im Längenwachstum etwas zurückgeblieben ist. Wir sehen hier ein Beispiel für die große Variabilität, welche innerhalb der Entwicklung des Visceralskelettes bei Schildkröten herrscht, wie sie schon Siebenrock 1898 für deu Ossificationsmodus beim Visceralskelett der Chelonier betont hat. Analoge Skeletteile befinden sich durchaus nicht immer genau auf der gleichen Entwicklungsstufe; später scheinen sich die Differenzen anscheinend vollständig auszugleichen. Im übrigen ist über das Visceralskelett dieses jüngeren Exemplares nicht viel neues zu sagen. Der ganze Apparat ist in hyalinen Knorpel übergeführt und nähert sich den definitiven Verhältnissen, welche wir bei Embryo 38c vor uns sehen. Der Hyobranchialkörper ist ventralwärts leicht konvex gewölbt und besteht eigentlich nur noch aus den ringförmigen Randpartien mit den kurzen Fortsätzen, welche dem Ansatz der Bögen dienen; die Mitte nimmt das große Fenster ein. Über den Processus lingualis und den Proc. ant. lat. hyoidei ist nichts neues zu berichteu. Die Richtung des ersten Branchialbogenpaares ist aus einer anfänglich latero-dorsalen jetzt in eine fast aborale umgewandelt, der Bogen ist in reifen Knorpel übergeführt. Die Unterschiede zwischen der rechten und linken Seite wurden schon angeführt. Neben diesem Bogenpaar erscheint das zweite kurz und unbedeutend: bei einigen Embryonen besteht es im Gegensatz zum ersten Paar noch aus Jungknorpel.

Der Kehlkopf. Weit bemerkenswerter sind die topographischen und histologischen Veränderungen, welche sich unterdeß am Kehlkopf vollzogen habeu. Das Oralende desselben steht jetzt, wie schon beschrieben, in derselbeu Frontalebene, wie der Processus ant. lat. Das aborale Ende schließt gleichzeitig mit dem Hinterende des Hyobranchialkörpers ab. Der Kehlkopf, welcher anfangs in ganzer Ausdehnung hinter dem Hyobranchialkörper orientiert war, liegt nun genau dorsal von demselben Skeletteil. Die Verbindung und Befestigung der beiden Skelettkomplexe untereinander wird durch die in ihrer jetzigen Gestalt und Lage schon geschilderten Frenula glottidis und die derbe Membran vermittelt, welche das Cricoid circulär am Rand des Fensters festheftet und ebenfalls aus den Blastemmassen der Arywülste hervorgeht. Zum Verständnis der Frenula sei nochmals auf die Textfig. 12—14 und auf die Fig. 3—5, 7 und 9 auf den Taf. II—IV und VI verwiesen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Das Kehlkopfskelett befindet sich auf einer Übergangsstufe vom Vorknorpel zum Jungknorpel und hat große Fortschritte gemacht. Jetzt, da die Verlagerung ihr Ende gefunden hat, erfolgt die Gestaltung der Skeletteile gleichsam mit einem Schlage. Es sei hierbei nochmals betont, daß sich zwischen dem Befund, welchen das Kehlkopfskelett der ältesten Embryos dieser Gruppe gegenüber demjenigen, welcher beispielsweise bei dem jüngsten Exemplar erhoben wurde, aufweist, nicht unwesentliche Unterschiede ergeben. Um jedoch allzu häufige Wiederholungen zu vermeiden, faßt die Beschreibung diese Vorgänge zusammen.

Bei allen Embryonen sind die Anlagen der Arytaenoide (vgl. Textfigg. 17 und 18, Taf. IV, Fig. 7) nun von derjenigen des Cricoides zu trennen. Die Arytaenoide stehen durchweg histologisch auf der jüngeren Altersstufe, sie sind vorknorpelig angelegt, während das Cricoid meist schon in Jungknorpel übergeht. Die Arytaenoide des jüngsten dieser Embryonen stellen flache, von oral und ventral nach aboral und dorsal gerichtete Spangen vor, welche dorsalwärts leicht konvex gebogen sind und den Glottiseingang zwingenförmig umfassen. Vorn und hinten lagern ihre Enden dem oralen und aboralen Rand der Lücke auf, welche die Dorsalwand der Cricoides unterbricht und bilden somit gleichsam deren Verschluß. Die Fortsätze der Arytaenoide sind erst bei den ältesten Embryonen deutlich zu erkennen. Bei diesen Exemplaren (vgl. Modell von Embryo 38 c, Taf. IV, Fig. 7) sind auch die Gießbeckenknorpel bereits in Knorpelgewebe umgewandelt. Die Spangenform der Knorpel. ihre verstärkte Krümmung sowie ihre Lagerung auf dem Cricoid treten dort gut hervor. Die abgerundeten Hinterenden der Spangen ragen jetzt von oben etwas in den vom Cricoid umschlossenen Raum hinein; sie liegen dabei in gleicher Horizontalebene mit der bei diesen Embryonen schon vorhandenen Dorsalwand des Cricoides, mit welcher sie durch Bindegewebe verbunden sind. Diese aboralen Enden der Arytaenoide tragen also wesentlich zur Verengerung und zum teilweisen Abschluß der im oralen Teil persistierenden Dorsalöffnung des Cricoides bei. Die Vorderenden der Knorpelspangen sind nun stark ventralwärts abgebogen, der Scheitel der konvex gekrümmten Spangen ist nach dorsal und oral gerichtet. Diesem Scheitel sitzt beiderseits ein erst spät differenzierter Fortsatz auf, welcher hackenförmig gekrümmt, sich erst nach oral und medial, dann nach dorsal und etwas lateral wendet. Dort, wo dieser orale Fortsatz, welchen wir als Apex bezeichnen wollen, der konvexen Krümmung der Knorpel aufsitzt, erhebt sich an seiner Außenseite beiderseits der lateral gerichtete, kurze aber starke Processus muscularis, welcher ebenfalls schnell in Knorpel übergeht. Die peripheren Spitzen der Apices dagegen, welche nur bei den ältesten Embryonen 38 c und 39 b zu erkennen sind, bilden denjenigen Teil des Kehlkopfskelettes, welcher erst zu allerletzt in Knorpelgewebe umgewandelt wird. Meine Serien zeigen die Apices durchschnittlich als vorknorpelige Anlagen; dieselben überdecken nach völliger Entwicklung von oben her die laryngealen Enden der Frenula glottidis, dienen diesen jedoch nicht als Ansatz, sondern bilden mit ihrem Schleimhautüberzug die seitlichen Lippen, welche den Glottiseingang einfassen. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man sie mit den Santorinschen Knorpeln des menschlichen Kehlkopfes vergleicht.

Die Entwicklung des Cricoides, welche schon früher eingesetzt hat, wie aus dem vorigen Stadium bekannt ist, hat bedeutende Fortschritte gemacht, die wir ebenfalls erst an dem jüngsten, dann an dem ältesten Embryo vorliegender Gruppe betrachten wollen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

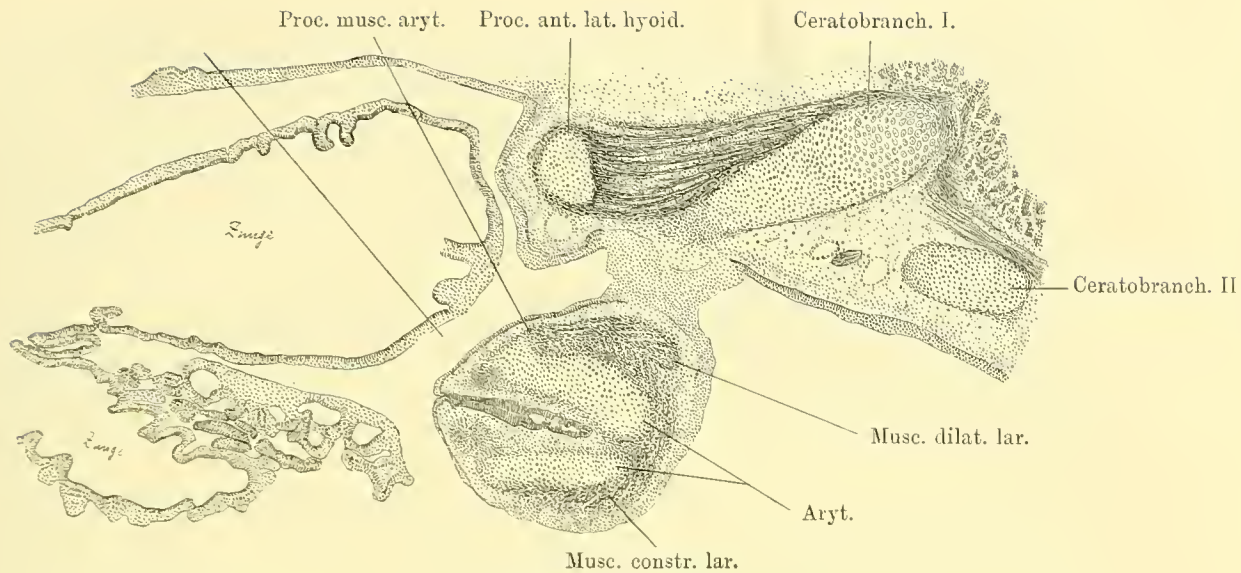

Fig. 18.

Embryo 39 b. Horizontalschnitt, nur rechte Seite und Mitte. Stadium des reifen Knorpels. Leitz 2, Oc. 2, M. T. Vergr. 2/3.

Die bis dahin nur zu zwei Drittel, nämlich ventral und lateral vollständige vorknorpelige Anlage dieses Skeletteiles hat sich nunmehr nahezu oder vollständig zum Ring geschlossen, doch findet die dorsale Vereinigung nur im aboralen Teil statt, während im oralen die schon erwähnte, durch die Arytaenoide verschlossene, breite Lücke in der Dorsalwand des Cricoides bestehen bleibt. Ebenso wie die vorknorpelige Differenzierung, beginnt jetzt auch der Übergang des Skelettstückes in Knorpelgewebe in der ventralen Mittellinie und setzt sich von dort über die Seitenwände auf das Dorsum fort. Wir begegnen zu dieser Zeit ventral vom Kehlkopflumen einer median gelegenen, zuweilen scharf umschriebenen, runden jungknorpeligen Partie: man könnte dieselbe als Knorpelkern bezeichnen, ohne daß damit in morphologischer Hinsicht viel gesagt wäre. Es handelt sich um die Ventralwand des Cricoides, welche den übrigen Teilen dieses Skelettstückes von Anfang an voraus war. Diese Knorpelanlage tritt von vornherein und immer einheitlich auf; Abgliederungen oder selbständig sich entwickelnde Teile, welche man als Procricoide ansprechen könnte, gelangten niemals zur Beobachtung. Desgleichen fehlt jede Andeutung einer Epiglottisanlage, welche am Oralrand dieser ventralen Cricoidwand zu erwarten wäre, worauf schon wiederholt bei Besprechung der jüngeren Stadien hingewiesen worden ist. Die Jungknorpelbildung in der Ventralwand des Cricoides reicht bei dem jüngsten hier erörterten Embryo vom vorderen Rand des Fensters im Hyobranchialkörper bis zur Höhe des Abganges des ersten Branchialbogens. Noch im Bereich des Fensters findet die Knorpelmasse ihr Ende, der aborale Teil der Ventralwand der Cricoides wird dann sehr dünn und kann sogar durchbrochen sein, so daß die ventrale Kehlkopfwand hier zwischen Cricoid und ersten Trachealring nur von Bindegewebe gebildet wird. Die Verknorpelung schreitet, von dieser Knorpelanlage ausgehend, in den Seitenwänden des Cricoides dorsalwärts vor, wie man durch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Vergleich verschiedener Serien feststellen kann. Die nur im aboralen Teil zustande kommende Dorsalwand des Ringknorpels besteht dagegen, mit Ausnahme der beiden ältesten Embryonen, noch aus Vorknorpel. Die ganze Cricoidanlage erscheint auf Querschnitten schlanker, die Wände des Knorpels beim Vergleich mit jüngeren Stadien dünner; das Lumen des Kehlkopfes dagegen ist demgemäß geräumiger geworden und hat eine mehr runde Form angenommen. Diese Erweiterung des Lumens erfolgt, ähnlich wie wir es früher bei der Entfaltung der Paukenhöhle innerhalb des Quadrats gesehen haben, auf Kosten der Wanddicke des Cricoides.

Die Grenze des Cricoides gegen die Trachea läßt an Deutlichkeit noch zu wünschen übrig. Nur in der fortgeschritteneren Ventralwand ist eine Abgrenzung des Ringknorpels von der Luftröhre möglich. Seitlich und dorsal setzen sich die Vorknorpelmassen des Cricoides noch fortlaufend in die dünnere, aber sonst noch auf gleicher Stufe stehende Trachealwandung fort. Zur Bildung distinkter Knorpelringe ist es dort noch nirgends gekommen.

Die ältesten Embryonen 38c und 39b zeigen uns ein Cricoid, welches völlig aus hyalinem Knorpel besteht und (Taf. IV und V) fertig entwickelt ist. Das ganze Cricoid besteht aus einem Stück: es findet sich kein abgegliedertes Procricoid, wie bei anderen Cheloniern, ferner keine Unterbrechung der Ventralwand durch quere Spalten. Auf die mikroskopisch kleinen Durchlässe für die Endäste der Nerven wurde bei der Anfertigung des Modells nicht besonders geachtet. Das fertige Cricoid läßt sich am besten mit einer Sturmhaube vergleichen. Der Hinterkopf der Haube ruht im Fenster des Hyoidkörpers, in dessen Lichtung er genau hineinpaßt. Der Scheitel ist oralwärts gerichtet. Der Gesichtsteil, dargestellt durch die große Dorsalöffnung, sieht nach oben und wird durch die vorgelagerten Arytaenoide visierartig verengert. Der Halsteil der Haube endlich sitzt dem Trachealrohr auf, in dessen Wandung nun auch die einzelnen, schon knorpeligen Ringe zu erkennen sind (Textfig. 19). Die Wandung des Skelettstückes ist mit der Überführung in Knorpel noch dünner, das Lumen dementsprechend im Bereich des Ringknorpels weiter geworden, und buchtet sich bis in das Hyoidfenster ventralwärts vor. Die Dorsalwand bleibt im oralen Teil offen: hier vermitteln die Gießbeckenknorpel in der geschilderten Weise den Abschluß des Lumens bis auf den schmalen Glottisspalt. Im aboralen Teil hat sich dagegen durch Zusammenwachsen der Seitenteile eine Dorsalwand gebildet; nur eine schmale Längsrinne deutet noch an, daß der Zusammenschluß dort erst vor kurzem erfolgt ist. Diese dorsale Längsrinne dehnt sich auch auf die obersten Trachealringe aus und bleibt noch eine Zeitlang erhalten. Bei der ausgebildeten Testudo graeca, bei welcher Siebenrock (1899, Taf. II, Fig. 19) die Längsrinne beobachtet und abgebildet hat, habe ich dieselbe nicht mehr gefunden. Damit hat die Verknorpelung des Cricoides, welche ebenso wie die vorknorpelige Differenzierung regelmäßig ventral beginnt und dann über die lateralen Teile fortschreitend dorsal endigt, ihren Abschluß gefunden.

Die endgültige Ansatzstelle der Frenula glottidis am Kehlkopf wird erst mit der fertigen Ausgestaltung der einzelnen Skeletteile, speziell auch der Gießbeckenknorpel, klar. Die Frenula bilden jetzt zwei dicht bei einander liegende, stark vom Mundhöhlenboden vorspringende Stränge, welche aus dem Grund der medianen Einkerbung im hinteren Zungenrand steil nach oben und etwas nach hinten zum Ventralraud der Glottis verlaufen. Oral beginnen die Frenula an dem straffen Bindegewebe über dem Proximalteil des Pro-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

cessus lingualis, an welchem auch der Constrictor laryngis seinen Ursprung nimmt. Der aborale Ansatz wird erst jetzt deutlich. Schienen die Frenula bisher, ganz allgemein ausgedrückt, an den Oralenden der Arywülste zu endigen, so zeigt sich jetzt, daß sie nicht etwa an den Apices der Arytaenoide ansetzen. Bei äußerer Betrachtung scheinen die Frenula allerdings bis zu den Apices zu reicheu; es handelt sich aber nur um zwei Schleimhautduplikaturen, welche sich von den Frenula auf die kammartigen Dorsalränder der Apices hinaufziehen und in deren Schleimhautüberkleiduug übergehen. Gleich den Apices entstehen diese Schleimhautfalten erst gegeu Ende der Ontogenese. Der den Frenula von Anfang zu Grunde liegende straffe Bindegewebsstrang endigt dagegen schon weiter ventral, vorwiegend am oralen Raud der dorsalen Cricoidöffnung (vgl. Modell 38 c) und greift nur wenig auf die benachbarten, ventral abgebogeuen vorderen Enden der Arytaenoidspangen über. Eine Befestigung der Frenula glottidis an den Apices würde diese unbeweglich und damit die Wirkung des Dilatator laryngis unmöglich machen.

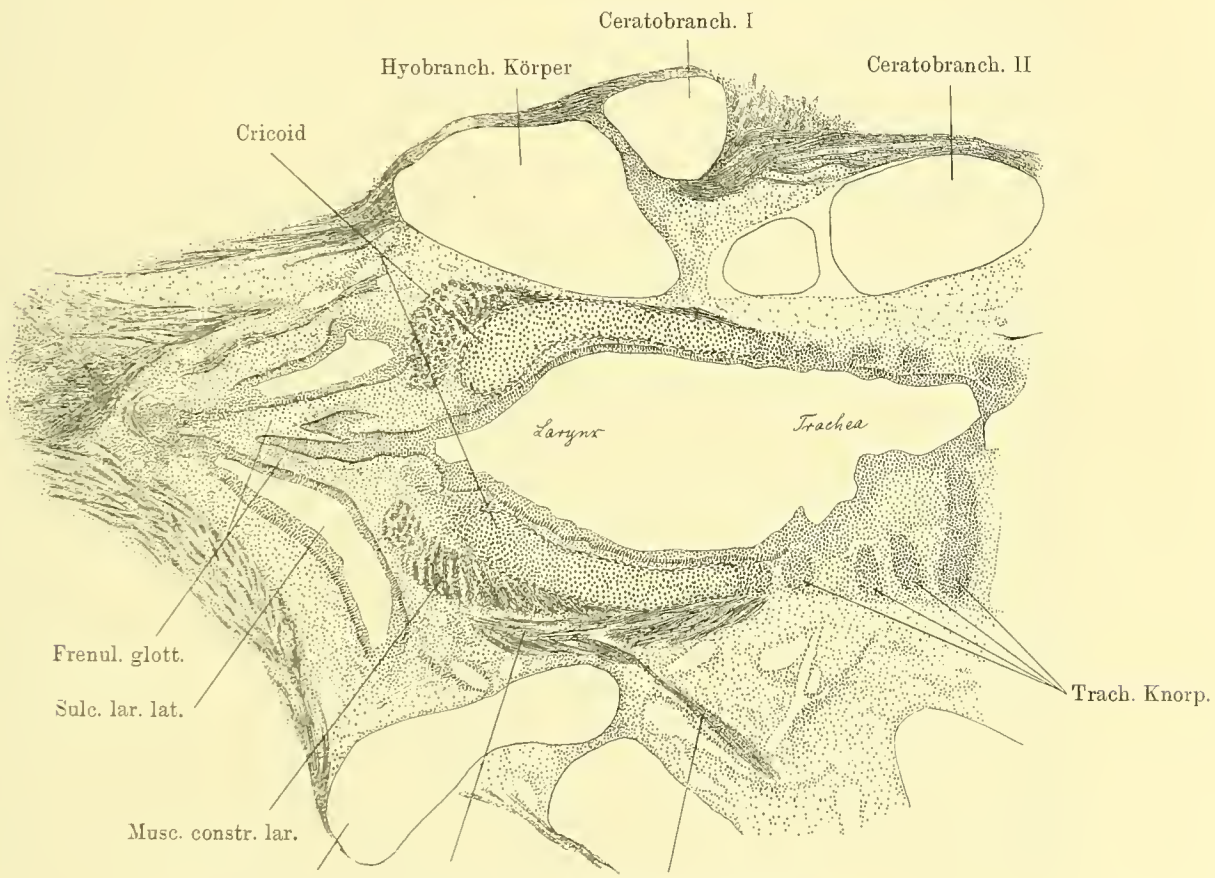

Fig. 19.

Embryo 39 b, Horizontalschnitt. Die Teile des Hyobranchialskelettes sind nur kontouriert angegeben. Stadium des reifen Knorpels. L. 2, Oc. 1, M. T. Vergr. 3/4.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Über die Kehlkopfmuskulatur (Textfigg. 17—19) wäre zu dem letztgeschilderten Befund so wenig neues hinzuzufügen, daß es genügen wird, wenn derselben nochmals anläßlich der Beschreibung des Kehlkopfes des erwachsenen Tieres gedacht wird.

Ebenso weisen die Gefäße und Nerven gegenüber den letzthin besprochenen Verhältnissen keine uennenswerten Veränderungen auf und werden nur noch am Schluß zur Sprache kommen.

VI. Hyobranchialapparat und Kehlkopf des erwachsenen Tieres.

Den Abschluß der Schilderung der Genese möge eine kurzgefaßte Darstellung des Visceralskelettes und seiner Abkömmlinge bei der erwachsenen T. graeca bilden, die sich auf die Präparation mehrerer besonders großer Exemplare mit Hülfe der binocularen Lupe und auf die Betrachtung herauspräparierter, mit Methylgrün gefärbter uud nach Lundvall und Spalteholz aufgehellter Kehlköpfe stützt. Die Schilderung bestätigt die Befunde Siebenrocks in allen wesentlichen Punkten und wird zahlreiche Übereinstimmungen mit der Mitteilung Ogushis über den Kehlkopf im Trionyx japonicus ergeben, welche nach Abschluß vorliegender Untersuchungen erschieu. Die Abbildungen des Kehlkopfes in situ und des herauspräparierten Kehlkopfes nebst Hyobranchialapparat auf Taf. VI, Fig. 9 und 10 veranschaulichen diese Verhältnisse.

Den besten Überblick über Pharynx und Larynx erhält man, wenn man den Schädel bis zur Mundhöhle spaltet (Taf. VI, Fig. 9). Fast der gauze Mundhöhlenboden wird von der Zunge eingenommeu, von welcher hier nur flüchtig die Rede sein soll. Das Organ ist von dreieckiger Gestalt und fast in ganzer Ausdehnung am Boden festgewachsen, so daß es fast uubeweglich ist. Die hintere Hälfte der Zunge läuft in die beiden breiten Zipfel aus, welche durch die tiefe mediane Einkerbung voneinander getrennt sind. Von den beiden hinteren Zipfeln ziehen zwei Längsfalten zur Seite des Kehlkopfes herab, ohne aber zu ihm in Beziehung zu treten. Der Kehlkopf ragt mit seiner Mündung bis zwischen die beiden Zungenlappen hinein, füllt also den hinteren Abschnitt der Einkerbung aus, aus deren vorderem Teil die Frenula in der beschriebenen Weise schräg nach hinten oben gegen die Glottis ansteigen, in deren Seitenwandung sie sich beiderseits durch die erörterten Schleimhautduplikaturen fortsetzen. Der Kehlkopf bildet mit dem Anfang der Trachea zusammen eine dorso-ventral etwas abgeplattete Röhre, welche weiter aboral allmählich durch Einlagerung in das Gewebe ventral vom Pharynx verflacht. Die Glottis ähnelt dem Mundstück eines Pfeifchens, welches sich nach oral und dorsal öffnet. Die Lippen des Mundstückes sind mit ihrer Längsachse von ventral und oral nach dorsal und aboral gerichtet und bilden so die Seitenwände des Spaltes. Auf den Rändern der Lippen erheben sich zwei spitze Kanten, denen die Apices der Arytaenoide zu Grunde liegeu. Der Glottisspalt setzt sich oralwärts noch ein Stück zwischen den Schleimhautduplikaturen fort, welche auf die Frenula glottidis übergehen. Letztere gewinnen hierdurch eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit Stimmbändern, und zweifellos werden auch die Frenula bei dem feinen fiependen Ton, welchen die männliche Schildkröte namentlich bei der Begattung unablässig hören läßt, gleichzeitig mit den Lippen der Glottis in Mitschwinguug ersetzt. Die Frenula glottidis haben keine Beziehung zur Zunge, sondern befestigen sich oral in der Tiefe der genannten Einkerbung an dem Bindegewebe über dem Processus lingualis.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Von einer Epiglottis endlich ist weder während der Entwicklung noch beim fertigen Tier etwas zu bemerken.

Die Präparation des Kehlkopfskelettes und des Hyobranchialapparates ergibt zunächst, daß beide Skelettkomplexe im ganzen Bereich ihrer gegenseitigen Berührung, vor allem längs des Fensterrandes, durch sehr straffes Gewebe miteinander verbunden sind. Der Kehlkopf ist völlig unbeweglich am Hyobranchialkörper fixiert.

Der Hyobranchialapparat (Taf. VI, Fig. 10) besteht aus einem trapezförmigen Körper, welcher im Gegensatz zu demjenigen der meisten anderen Schildkrötenarten rein knorpelig ist. Auch bei sehr alten Exemplaren von T. graeca, welche ich in großer Zahl untersuchen konnte, fand sich keine Verknöcherung des Körpers. Die Mitte des Körpers wird von dem unregelmäßig gestalteten, meist quer-ovalen Fenster eingenommen, welches durch eine Bindegewebsmembran abgeschlossen ist. Entfernt man diese Membran, so trifft man auf die konvex gewölbte Ventralwand des Ringknorpels, welcher in das Fenster eingebettet und mittelst der Membran straff an seinem Rand befestigt ist. An der Peripherie des Körpers sind im ganzen sieben Fortsätze zu unterscheiden, welche alle aus Knorpel bestehen. Der Processus lingualis zunächst erstreckt sich vorwärts in die Zungenmuskulatur hinein; er beginnt an der Oralspitze des Körpers, in den er kontinuierlich übergeht, mit breiterer Basis und läuft, sich stetig verjüngend, spitz zu; dabei ist er nach Art eines Schiffskiels dorsalwärts abgebogen. Ventral vom Distalende des Processus liegt das knöcherne Entoglossum. Die übrigen Fortsätze am Hyoidkörper sind kurz und entsprechen den Ansatzstellen des zweiten bis vierten Visceralbogenpaares. Die Reste des Ventralstückes des Zungenbeinbogens, die kurzen Processus anteriores laterales hyoidei sind mit dem Körper kontinuierlich verbunden; sie sind nach lateral und oral gerichtet, ganz kurz und peripher zugespitzt. Aboral folgen dann beiderseits die kurzen, aboral und etwas lateral gerichteten, breiten Fortsätze, welche der gelenkigen Verbindung der ersten Branchialbögen (Ceratobranchialia I) mit dem Körper dienen und zu diesem Zweck an ihrem peripheren Ende eine flache Gelenkpfanne tragen. Von der aboral-lateralen Ecke des Körpers springen endlich noch die beiden Fortsätze vor, welche das zweite Branchialbogenpaar (Ceratobranchialia II) tragen. Diese sind schmäler und länger, wie die vorhergehenden, fast ganz pulmonal gerichtet und dabei dem Oralabschnitt der Trachea latero-ventral dicht angelagert.

Die Ceratobranchialia I, wie wir das erste Branchialbogenpaar jetzt nennen, sind die einzigen Skelettstücke innerhalb des Hyobranchialapparates, welche in Knochen übergeführt werden. Diese Bögen stellen seitlich etwas abgeplattete, auf dem Querschnitt ovale Knochenspangen dar, welche in der Mitte stumpfwinklig abgeknickt sind; ihr proximaler Abschnitt ist lateral-aboralwärts gerichtet, der distale dorsal-aboralwärts. Das proximale Ende des ersteren verbreitert sich und bildet einen Gelenkkopf von geringer Wölbung, welcher in der ebenfalls flachen Pfanne des zweiten Fortsatzpaares des Körpers artikuliert. Kopf und Pfanne sind von einer Gelenkkapsel umgeben. Die Beweglichkeit innerhalb dieses Gelenkes ist nur gering. Das distale Ende des Bogens trägt ein kleines, rein knorpeliges Epibranchiale, welches die Form einer bilateral zusammengepreßten Linse hat und mit dem distalen knöchernen Bogenende bindegewebig verbunden ist.

Die Ceratobranchialia II bleiben im Gegensatz zum vorigen Bogenpaar ganz knorpelig und sind viel kürzer wie diese. Diese Knorpelspangen sind mit den aboral gerichteten Fortsätzen des Körpers syndesmotisch verbunden und zeigen nur sehr geringe Beweg-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

lichkeit. Die Proximalenden dieser Bögen verlaufen zuerst parallel mit der Trachea an deren latero-ventraler Kante, dann schweifen die Bögen etwas lateralwärts ab, entfernen sich also von der Trachea, während ihre Distalspitzen sich der Luftröhre wieder hakenförmig zuwenden. Die Ceratobranchialia II haben nur etwa ein Drittel der Länge der vorhergeheuden Bögen und reichen pulmonalwärts etwa bis zur halben Länge der Trachea. Während die Ceratobranchialia I infolge ihrer distalen Abknickung und ihrer Länge weit dorsalwärts bis in die Ohrgegend hinaufreichen, bleibt das zweite Bogenpaar ganz an der Ventralseite der Halsgegend.

Diese Befunde weichen von denjenigen anderer Autoren nur darin ab, daß der Körper des Hyobranchialapparates bei Testudo graeca zeitlebens knorpelig bleibt. Die kurzen Stummel, welche als Processus ant. lat. hyoidei bezeichnet werden, können nach Kenntnisnahme der ganzen Genese nicht als Fortsätze des Zungenbeinkörpers aufgefaßt werden, sondern sind als sekundär mit dem Körper verschmolzene ventrale Reste des Zungenbeinbogens nachgewiesen worden. Die geläufige Bezeichnung dieser Fortsätze trifft also nur den sekundären Endzustand, nicht die Herkunft derselben. Der Endzustand ist aber gerade hier für die genetische Beurteilung der Fortsätze nicht maßgebend.

Das Entoglossum gehört seiner ganzen Entwicklung nach nicht zum Visceralskelett, wie schon 1912 nachgewiesen wurde, scheidet also streng genommen aus dieser Besprechung aus; wegen seiner engen Beziehungen zum Processus lingualis sei hier nochmals mit wenigen Worten darauf eingegaugen. Die spät einsetzende Entwicklung dieses Bindegewebsknochens führt zur Bildung eines ovalen Knochenkörpers, welcher dorso-ventral abgeflacht ist und nach vorn und hinten je einen ebenfalls knöchernen Fortsatz entsendet. Der nach vorn ziehende Fortsatz ist länger und überragt noch das Oralende des Processus lingualis, an dessen Ventralfläche das Entoglossum durch Bindegewebe und Muskelzüge befestigt ist. Der aboral gerichtete Fortsatz ist ventralwärts abgebogen und erheblich dünner und kürzer, wie der vorige; er reicht nach hinten fast bis zum Vorderrand des Fensters im Hyoidkörper.

Das Kehlkopfskelett (Taf. IV, Fig. 7 und VI, Fig. 10) setzt sich aus drei Knorpeln, dem Cricoid und den Arytaenoideu, zusammen. Um einen sicheren Einblick in die Gestaltung der Kehlkopfknorpel zu gewinnen, mußte neben der Präparation noch die Aufhellung des herauspräparierten Kehlkopfes angewendet werden. Das Knorpelskelett wurde zuerst mit Methylgrün gefärbt, dann mit Benzol aufgehellt und sodann einer Lupenbesichtigung unterzogen.

Das Cricoid kann nur mit einer gewissen Einschränkung als Ringknorpel bezeichnet werden. Ringförmig ist nur der an die Trachea angrenzeude Teil. Die seichte mediane Furche, welche sich hier kurz nach dem Zusammenschluß in der Dorsalwand zeigte, hat sich ausgeglichen. Der orale Rand der Dorsalwand, welchem die aboralen Enden der Arytaenoide auflagern, ist leicht wulstartig verdickt. Der orale Abschnitt des Cricoides erinnert dagegen auch jetzt noch iu seiner ganzen Formation an eine Sturmhaube, wie schon erwähnt wurde. Die ganze Haube ist bis auf die dorsal gerichtete, dem Gesichtsteil vergleichbare Öffnung in sich geschlossen und einheitlich und geht ventral und lateral kontinuierlich in den ringförmigen Abschnitt, den Halsteil der Haube, über. Der für den Hinterkopf bestimmte Teil der Haube ist im Hyoidfenster fixiert; am Scheitel, nahe dem oberen Rand der Visieröffnung, befestigen sich die Frenula glottidis. Sonstige mit der Lupe auffindbare Unter-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

brechungeu, z. B. quere Spalten in der Ventralwand fehlen; desgleichen werden selbstständige abgegliederte Knorpelteile, wie sie sich als Procricoide bei anderen Cheloniern und vielen anderen Reptilien fiuden, vermißt.

Die Arytaenoide haben in der Hauptsache die Spangenform beibehalten. Bleiben wir bei dem Vergleich des Cricoides mit einer flachliegenden, nach dorsal offenen Sturmhaube, so bilden die Gießbeckenknorpel gleichsam das Visier, welches die Visieröffnung der Haube in Verbindung mit Teilen der Membran, durch welche die Arytaenoide am Cricoid befestigt sind, größtenteils verschließt resp. zum Glottisspalt einengt. Die aboralen Enden sind abgerundet und liegen, durch Bindegewebe und die Kehlkopfmuskulatur fixiert, in gleicher Horizontalebene mit der Dorsalwand des Cricoides. Die Spangen sind dorsoventral abgeplattet und dorsalwärts leicht konvex gekrümmt; demgemäß sind die Oralenden der Spangen ventralwärts gerichtet und greifen über den Dorsalrand der Cricoidöffnung hinweg bis auf den Scheitel der Haube, wo sie seitlich des Frenula-Ansatzes endigen. Diesem spangenförmigen Abschnitt sitzen die Apices, an deren Basis die flachen breiten Muskelfortsätze hervortreten, als oral gerichtete Fortsätze auf. Ihre früher beschriebene Hackeuform hat sich erhalten; ihre medial und wieder aboral gerichteten äußersten Enden wölben den Schleimhautüberzug der Lippen, welche den Glottisspalt seitlich begrenzen, firstartig vor. Diese firstartigeu Vorsprünge sind also auch am unpräparierten Kehlkopfeingang von T. graeca sofort zu erkeunen. Die Apices überlagern einen Teil der Frenula glottidis von oben her.

Die Glottis öffnet sich demnach nach dorsal und oral. Der Glottisspalt ist sagittal gestellt und reicht vom laryngealen Ansatz der Frenula zwischen den von den Apices gestützten Glottislippen und den sich anschließenden aboralen Teil der Arytaenoidspangen hindurch fast bis an den Hinterrand der Cricoidlücke. Durch den Spalt gelangt man in das sich erweiternde Kehlkopflumen innerhalb des Cricoides, das sich in gleichbleibender Weite in das Lumen der Trachea fortsetzt.

Der oberste Trachealring ist durch einen membranösen Bindegewebsstreifen vom aboralen Cricoidrand getrennt. Die knorpeligen Trachealringe umfassen teils ganz, teils nur teilweise das Lumen der Trachea; Gabelungen einzelner Ringe, sowie Zusammenhänge zweier Ringe untereinander sind häufig und anscheinend ganz unregelmäßig, wie das schon Siebenrock beschrieben hat.

Die Muskulatur des Kehlkopfes, welche ebenfalls an mehreren alten Exemplaren mit Hülfe der Lupe auspräpariert wurde, läßt die schon bekannten beiden Züge, den Constrictor und den Dilatator erkennen; meine Resultate decken sich hierin völlig mit den kürzlich erschienenen Mitteilungen Ogushis über Trionyx japonicus. Entfernt man den Schleimhautüberzug des Kehlkopfes, so erscheint zuerst der Dilatator laryugis. Der Muskel bedeckt als ein kräftiges, oral-aboral verlaufendes Bündel die Seitenwand des Kehlkopfes: er entspringt beiderseits von den Seitenflächen des Cricoides bis zu dessen aboralem Rand und zieht über den darunter liegenden Constrictor hinweg ziemlich gerade oralwärts, um jederseits an dem kräftigen Processus muscularis der Arytaenoide zu inserieren (Textfigg. 18 und 19). Die Apices der Arytaenoide bleiben also frei von Muskulatur. Der Constrictor wird vom Dilatator teilweise überlagert, ist flächenhafter entwickelt und unbedeutender, wie dieser. Der Muskel kommt von dem straffen Bindegewebe oberhalb der Basis des Processus lingualis, an welchem auch das linguale Ende der Frenula

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

glottidis befestigt ist, und verläuft hinter dem Processus muscularis schräg nach hinten und oben zur Dorsalfläche des Cricoides. Der Constrictor bedeckt fast die ganze Lateral- und Dorsalwand des Ringknorpels und überlagert auch den beiderseits schräg nach hinten oben verlaufenden, durch membranöses Bindegewebe verschlossenen Spalt zwischen dem Cricoid und den Arytaenoiden. Oralwärts dehnt sich der Muskel, wie auch Ogushi bei Trionyx geschildert hat, bis an die Basis des Processus muscularis aus. Die Muskelfasern erreichen nur zum geringsten Teil die dorsale Mittellinie; die meisten endigen an der Seitenfläche des Cricoides.

Die Wirkung der beiden Muskeln ist aus ihrem Verlauf ohne weiteres zu verstehen. Die Dilatatoren drehen die Arytaenoide um eine Achse, welche dorso-ventral durch die aboralen Enden der Knorpelspangen geht, und entfernen dabei die Oralenden der Arytaenoide, besonders die Apices mit ihren Schleimhautfalten voneinander; das Muskelpaar erweitert also die Glottis. Die Constrictoren dagegen üben vom Cricoid als festem Punkt aus eine schnürende Wirkung auf die Arytaenoide aus und wirken so verengernd auf die Glottis; zugleich versetzen sie die Frenula glottidis in erhöhte Spannung.

Gefäße und Nerven wurden ebenfalls an mehreren großen Exemplaren mit Hülfe der Lupe auspräpariert; auf diese Weise wurde zugleich eine Nachprüfung der mikroskopischen Untersuchung durch die makroskopische Präparation ermöglicht. Es wurde vorwiegend auf die arteriellen Gefäße geachtet, weil diese mit aller Sicherheit von den ersten drei Brauchialarterien abgeleitet werden konnten. Diese Arterien in ihrer zu Beginn der Ontogenese noch ursprünglichen segmentalen Anordnung können in Verbindung mit den Nerven, welche ebenfalls von bestimmten Branchialsegmenten abgeleitet werden konnten, sicher als Zeugen für die Homologie bestimmter visceraler Skeletteile herangezogen werden.

Die drei in Frage kommenden Carotisäste sind als Arteria hyoidea anterior, posterior und postrema bezeichnet worden. Die erste dieser Arterien wurde hier auf die erste Branchialarterie zurückgeführt. Das Gefäß folgt im wesentlichen der Vorderkante des Ceratobranchiale I und wird stets von R. lingualis des Glossopharyngeus bis zur Glottisgegend begleitet, wo es sich verzweigt. Die Arteria hyoidea posterior, der Abkömmling der zweiten Branchialarterie, verläuft mit dem Truncus pharyngo-laryngeus aus Glossopharyngeus und Vagus längs der Medialseite des Ceratobranchiale II und ist gleichfalls für den Kehlkopf bestimmt. Der dritte Carotisast, der hier in Frage kommt, die Arteria hyoidea postrema, ursprünglich wohl zum dritten Branchialbogen gehörig, welcher nicht mehr angelegt wird, gewinnt anscheinend durch die orale Verlagerung der Arywülste Beziehungen zu diesen und verzweigt sich beim ausgebildeten Tier an den Seiten der Trachea.

Die Präparation der Nerven beschränkte sich ebenfalls auf diejenigen Äste, welche zum Kehlkopf und seiner Umgebung in Beziehung stehen. Der Glossopharyngeus wurde vom Ganglion petrosum, der Vagus vom Ganglion radicis n. vagi an peripherwärts verfolgt. Auf die starke Anastomose zwischen den beiden Ganglien, auf die feinen Anastomosen zwischen dem N. palatinus des Facialis einerseits, dem Ganglion petrosum resp. dem Glossopharyngeus andererseits, aus welchen sich auch ein zarter R. pharyngeus dorsalis sowie der R. tubae ablösen, soll hier nicht eingegangen werden. Diese Nervenäste sind von mir schon 1907, S. 388 und 389 bei Schildkröten beschrieben und durch Ogushi jetzt für

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Trionyx japonicus im wesentlichen nur bestätigt worden. Es sei nochmals betont, daß unsere neurologischen Ergebnisse keineswegs differieren, nur ist die Benennung der einzelnen Äste verschieden. Ogushi hat aber da, wo er nur Bekanntes bestätigte, dieses nicht erwähnt.

Der Kehlkopf erhält im ganzen drei Nervenäste, einen vom Glossopharyngeus, einen vom Vagus und den mittleren stärksten Ast aus Elementen beider Nerven zusammen. Der erste Ast, der R. lingualis des Glossopharyngeus (R. pharyngeus communis) besitzt bei Testudo graeca offenbar nicht die Stärke, wie nach der Beschreibung Ogushis bei Trionyx japonicus. Der Nerv verläuft parallel mit der A. hyoidea anterior an der Innenseite des Ceratobranchiale I und nähert sich peripher immer mehr dem in Begleitung des Ceratobranchiale II ziehenden Truncus pharyngo-laryngeus. Auf halbem Wege entläßt der R. lingualis den R. hyomandibularis nach außen zur Muskulatur des ersteren Bogens. Die Anastomose des Glossopharyngeusastes mit dem Truncus erfolgt erst über dem Proximalende des Ceratobranchiale I zur Seite des Cricoides, und zwar vereinigt sich der R. lingualis nicht mit dem Truncus selbst, wie es für Trionyx jap. angegeben worden ist, sondern mit dem oralsten der vier Endäste, in welche der Truncus ausstrahlt.

Weit ansehnlicher ist der starke Truncus pharyngo-laryngeus, welcher in Anbetracht der zentralen Anastomose wohl als ein Gemisch von Glossopharyngeus- und Vaguselementen anzusehen ist; der Ramus visceralis des Vagus und der Hypoglossus bleiben außer acht. Dieser Hauptnerv des Kehlkopfes also ist zwar für Trionyx japonicus schon genau beschrieben worden, so daß es nur weniger Worte bedarf; bei T. graeca liegen jedoch in einigen Punkten hiervon abweichende Verhältnisse vor. Der Truncus zieht gemeinsam mit der Arteria hyoidea posterior dicht unter der Schleimhaut der seitlichen Pharynxwand ventralwärts, verläuft also parallel mit dem vor ihm liegenden R. lingualis des Glossopharyngeus. Auf dieser Strecke entläßt der Nerv den von mir bei Trionyx ferox und Clemmys caspica 1907 beschriebenen R. pharyngeus dorsalis X, welchen auch Ogushi jetzt bei Trionyx japonicus gefunden hat; einen zweiten Schleimhautast konnte ich bis zum proximalen Ende des Oesophagus verfolgen. Der Stamm des Truncus erreicht dann die Oralkante des, wie erinnerlich, ganz ventral gelegenen Ceratobranchiale II und weiterhin den Raum zwischen den Ventralenden der beiden Ceratobranchialia, um sich hier zur Seite des Cricoides in seine vier Endäste aufzulösen, welche divergierend auf den engen Spalt zwischen der Dorsalfläche des Hyobranchialkörpers und der Ventralfläche des Cricoides zulaufen. Der oralste dieser Zweige ist es, welcher jetzt erst den R. lingualis IX aufnimmt. Dieser kombinierte Ast zieht dann über die Basis des kleinen Processus ant. lat. hyoidei schräg vor- und medialwärts, folgt also dem lateral-oralen Rand des Hyobranchialkörpers bis zur Abgangsstelle des Processus lingualis, um dann lateral und dorsal von diesem Fortsatz sich in der Zungenschleimhaut und in dem Sulcus laryngeus lateralis zur Seite der Frenula glottidis zu verzweigen. Ob man diesen vorwiegend dem Glossopharyngeus zugehörigen Nerven als R. lingualis oder als R. pharyngeus communis benennen will, ist von untergeordneter Bedeutung; seiner phyletischen Ableitung nach ist er in erster Linie als ein Pharyngeus ventralis des Glossopharyngeus anzusehen. — Der zweite etwas bedeutendere Endast des Truncus, wie auch die aboral folgenden gehen keine periphere Verbindung mit dem Glossopharyngeus mehr ein. Dieser Ast wendet sich mehr medialwärts gegen den Kehlkopf zu und endigt in der Kehlkopfmuskulatur vor und seitlich vom

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Cricoid; ob feine Ausläufer auch durch den Knorpel hindurch zur Schleimhaut des Kehlkopfes gelangen, war präparatorisch nicht nachzuweisen, ist aber anzunehmen. Der dritte Endast des Truncus ist der bedeutendste. Er dringt dorsal von dem Proximalende des Ceratobranchialia II zwischen Hyoidkörper und Cricoid ein und teilt sich dann wieder; ein Ast erreicht am aboralen Rande des Ringknorpels die Kehlkopfschleimhaut, ein anderer durchdringt die Kehlkopfmuskulatur, um an der Ventralfläche des Cricoides mit dem analogen Ast der andern Seite zu anastomosieren. Dieser Befund wurde an zahlreichen Schnittbildern auch mikroskopisch bestätigt. Auch bei T. graeca findet sich also der bei Trionyx japonicus gefundene Ramus anastomoticus tranversus laryngei. Dieser Ast ist es auch, welcher sich dicht an der Seite des Ringknorpels mit dem R. recurreus verbindet. — Der vierte und aboralste Endast aus dem Truncus wendet sich am trachealen Rande des Cricoides dorsalwärts und verzweigt sich zur Seite der Trachea und des Oesophagus.

Der Ramus recurrens laryngei ist ein sehr zarter Nerv, welcher durch Präparation niemals vollständig darzustellen war; dieselben Schwierigkeiten hat auch Ogushi konstatiert. Das Vorhandensein und die Anastomose des Nerven mit einem Endast des Truncus wurde an Schnitten wiederholt nachgewiesen; auch das Modell von Embryo 5 a zeigt den Nerven im Querschnitt, dort noch mehr an der Ventralseite der Trachea. Ebenso konnte der Abgang des R. recurreus vom R. visceralis des Vagus und sein Verlauf zur Seite der Trachea bis in die Nähe des Kehlkopfes präpariert werden.

Zusammenfassung und Vergleichung.

Nachdem die Entwicklung des Hyobranchialapparates und des Kehlkopfes vom Beginn der Blastembildung bis zum fertigen Zustand an der Hand einzelner Stadien durchgesprochen worden ist, ergibt sich die Notwendigkeit, sich nochmals eine kurze Übersicht zu verschaffen und die gewonnenen Gesichtspunkte von allgemeinerer Bedeutung, welche sich in den einzelnen Kapiteln verstreut finden, zusammenzustellen. Dabei soll dann in ähnlicher Weise, wie es in der an dieser Stelle veröffentlichten Abhandlung aus dem Jahre 1912 geschehen ist, auch die Vergleichung mit den entsprechenden ontogenetischen Vorgängen bei anderen Reptilienarten und bei Säugern in beschränktem Maße zu Wort kommen. Den Schluß werden weitere Betrachtungen über die Knorpelgenese im allgemeinen bilden.

I. Der Hyobranchialapparat.

Der Körper dieses Skelettkomplexes entspricht den Copulae mindestens dreier primitiver Visceralbogenpaare, des Zungenbein- und der ersten beiden Branchialbogenpaare. Das Verhalten des Körpers auf früher Entwicklungsstufe scheint anzudeuten, daß früher noch ein viertes Bogenpaar, das fünfte Visceralbogenpaar also, mit diesem Körper in Verbindung stand, welches jedoch nicht mehr zur Entwicklung kommt, nicht einmal mehr angelegt wird. Für diese Annahme spricht die spitz zulaufende aborale Fortsetzung des Körperblastems über den zweiten Branchialbogen hinaus, ferner die große Lücke, welche sich zu Beginn der Ontogenese zwischen den Anlagen des genannten Bogens und den aboral folgenden Arywülsten findet; endlich der bekannte Nachweis der Anlage eines fünften Bogens bei anderen Reptilien, z. B. Lacerta.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Der Hyobranchialkörper tritt von Anfang an als einheitliche Blastemmasse auf; niemals war ein medianer Längsspalt, welcher auf eine Entstehung des Körpers aus zwei Hälften schließen ließe, wie ihn Fuchs für Emys beschrieben hat, bei Testudo graeca zu beobachten, wie auch aus mehreren Abbildungen dieses Skelettstückes aus dem Blastem- und Vorknorpelstadium zu ersehen ist. Erst beim Übergang zu Vorknorpel hellt sich das Zentrum im ganzen auf, während sich die peripheren Teile zusehends verdicken. Im weiteren Verlauf dieses Prozesses resultiert ein seitlich verdickter, zentral perforierter polygonaler Körper. Es wurde immer nur ein, meist oval geformtes, quer gestelltes Fenster beobachtet, niemals andere Lücken. Der Hyobranchialkörper bleibt im Gegensatz zu demjenigen anderer Schildkrötenarten zeitlebens knorpelig; auch bei alten Exemplaren fand sich keine Verknöcherung.

Der Hyobranchialkörper zeigt sieben Fortsätze: den unpaaren Processus lingualis, die paarigen Processus anteriores laterales und die ebenfalls paarigen Gelenkfortsätze für das erste und zweite Branchialbogenpaar.

Der Processus lingualis ist ein echter Fortsatz am Oralende des Körpers, welcher stets im Zusammenhang mit letzterem entsteht und mit ihm organisch verbunden bleibt. Der Processus entsteht einheitlich, nicht aus zwei seitlichen, später miteinander verschmelzenden Hälften und bleibt ebenfalls knorpelig. Die seichte mediane Mulde, welche erst im Knorpelstadium an der Ventralseite der Basis des Fortsatzes zuweilen angedeutet ist, kann morphologisch kaum verwertet werden, weil sie erst so spät erscheint und auch als eine sekundäre Anpassung der Basis an den oralen Rand des Körpers aufgefaßt werden kann. Von besonderer Wichtigkeit sind die Beziehungen des proximalen Endes des Fortsatzes zu den Frenula glottidis und damit zum Kehlkopf, wovon weiter unten nochmals die Rede sein wird.

Die Processus anteriores laterales sind ganz anders zu beurteilen, wie die übrigen Fortsätze des Hyobranchialkörpers; sie sind die Reste der Ventralstücke der Zungenbeinbögen, welche erst sekundär mit dem Körper verschmolzen sind.

Die übrigen beiden kurzen Fortsatzpaare dienen beiderseits der gelenkigen Verbindung mit dem ersten, der syndesmotischen mit dem zweiten Branchialbogenpaar.

Beide Branchialbogenpaare werden als kontinuierliche Blasteme und im Zusammenhang mit dem Körper angelegt; auch der Übergang in Vorknorpel und in Knorpelgewebe erfolgt gleichmäßig und mit einem Male. Niemals wurden besondere Knorpelkerne bemerkt, von welchen die Verknorpelung ihren Ausgang nähme. Mit dem Auftreten von Jungknorpel gliedern sich die Bögen vom Körper ab. Das erste Branchialbogenpaar, die Ceratobranchialia I sind dem zweiten Paar stets etwas voraus, und erreichen eine vollkommenere Ausbildung. Diese Bögen sind viel länger, mehr von ventral nach dorsal gerichtet, und werden später in Knochengewebe übergeführt. Schon früher hat sich zwischen den Proximalenden der Bögen und den betreffenden Fortsätzen des Hyobranchialkörpers jederseits ein Gelenk ausgebildet. Die Dorsalenden der Bögen bleiben knorpelig und gliedern sich als Epibranchialia ab. Das zweite Branchialbogenpaar, die Ceratobranchialia II, bleiben viel kürzer und sind im wesentlichen von oral nach aboral gerichtet, liegen dementsprechend stets an der ventral-lateralen Seite der Luftröhre, mit welcher sie annähernd parallel verlaufen. Dieses Bogenpaar bleibt knorpelig und ist zuletzt, wenn

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

es sich von den ihnen zum Ansatz dienenden Fortsätzen des Körpers abgesetzt hat, mit diesen durch Syndesmosen verbunden.

Der Umstand, daß die dem vierten Visceralbogenpaar entsprechenden Ceratobranchialia II dauernd als Bestandteile des Hyobranchialapparates, d. h. in annähernd primitiver Verfassung erhalten bleiben, ist für die Ableitung des Kehlkopfskelettes, besonders zur Entscheidung der Frage, ob im Kehlkopfskelett der Schildkröten ein Thyreoid enthalten sei, von ausschlaggebender Bedeutung.

2. Die Herkunft und die Oralwanderung des Kehlkopfes.

In den folgenden Darlegungen sollen zunächst alle diejenigen Beobachtungen zusammengestellt werden, welche geeignet erscheinen, über die Herkunft des Kehlkopfes der Schildkröten im allgemeinen und seines Skelettes im besonderen, einiges Licht zu verbreiten. Als untrennbar von dieser Frage werden sich Erörterungen über die oralwärts gerichtete Wanderung des Kehlkopfes während der Ontogenese anschließen, während die Genese der einzelnen Skelettteile und der Muskulatur in einem besonderen Kapitel abgehandelt werden soll. Die Ausführungen sind unter all den Vorbehalten zu verstehen, welche bereits in den Einzelbeschreibungen gemacht worden sind; denn wie immer, ziehen die Entwicklungsvorgänge nur mit Unterbrechungen an unserem Auge vorüber. Manche Momente der Genese sind anscheinend ganz unterdrückt oder kommen nur unvollständig zum Ausdruck, andere sind vielleicht selbst bei einem so umfangreichen Material zufällig nicht zur Beobachtung gelangt. Durch Ausschluß anderer Möglichkeiten und durch die vergleichende Heranziehung der Kehlkopfgenese anderer Reptilien und der Säuger lassen sich die Lücken jedoch so weit überbrücken, daß man zu einer sicheren Vorstellung dieser Entwicklungsvorgänge gelangen kann.

Die Herkunft des Kehlkopfskelettes. Eins hat die Untersuchung jugendlicher Stadien des Visceralskelettes von Testudo graeca mit aller Sicherheit ergeben: der Kehlkopf stammt aus dem aboralen Abschnitt der Anlage des Visceralskelettes. Wenn diese Herkunft auch bereits für den Kehlkopf anderer Reptilien und der Säuger angenommen worden ist, so hat sich bisher doch kein so sicherer Nachweis für diese Annahme führen lassen, weil zunächst die Säugerverhältnisse schon höhere Differenzierungen aufweisen und nur mit großer Vorsicht für phylogenetische Ableitungen zu gebrauchen sind, wie Kallius schon hervorgehoben hat, und weil ferner das Visceralspaltensystem bei Schildkröten im Vergleich mit den bisher vorliegenden Untersuchungen an anderen Reptilien anscheinend besonders gut ausgebildet ist und auffallend lange erhalten bleibt. Das Stadium in welchem das Spaltensystem möglichst vollkommen entfaltet ist, ist aber naturgemäß für die Ableitung und weitere Verfolgung der Kehlkopfelemente von ebenso großer Bedeutung, wie es sich für die morphologische Beurteilung der Columella auris und der Paukenhöhle als ausschlaggebend erwiesen hat.

Der Beginn der ganzen Kehlkopfanlage konzentriert sich in dem Auftreten der Arywülste. Dieser Bezeichnung liegt jedoch ein Sammelbegriff zu Grunde. Die Arywülste enthalten zwar das einem Visceralbogen homologe Bildungsmaterial für das ganze Kehlkopfskelett, außerdem aber auch die Anlagen der Muskulatur und eines ausgedehnten Bandapparates. Tatsächlich liegen nun die Arywülste, welche zweifellos die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ganze Kehlkopfanlage enthalten, bei ihrem ersten Erscheinen im Stadium der Skelettblasteme bei gleichzeitigem Bestehen des Visceralspaltensystemes völlig aboral von der Anlage des Hyobranchialapparates, ein Zustand, welcher in allgemeinen Umrissen auch modelliert werden konnte. Mit Hülfe der bestehenden Visceralspalten, der Bogenblasteme und der zugehörigen Brauchialnerven und -gefäße läßt sich mit aller wünschenswerten Zuverläßigkeit feststellen, daß sich hinter dem Blastem des zweiten Branchialbogens (IV. Visceralbogens) zunächst ein stets mehrzipfliger Rest der dritten und vierten Branchialspalte (IV. und V. Visceralspalte) findet. Greift man auf jüngste Stadien dieser Entwicklungsperiode zurück, so erkennt man hier zwei Spalten oder Taschen, deren Reste zusammengeflossen sind. Als weitere Stütze für diese Annahme dient die von Skelettanlagen freie Lücke zwischen dem zweiten Branchialbogen und den Arywülsten, sie deutet an, daß der diese Taschenreste ehemals trennende Bogen, der fünfte Visceralbogen, fehlt. Der diesem Bogen entsprechende Skeletteil kommt nach meinem Material niemals auch nur zur Anlage. Die Aunahme, daß der fünfte Visceralbogen bei Testudo graeca ausgefallen ist, findet also ihre Stütze in dem Nachweis der Lücke, in der Vereinigung der vorher getrennten Reste der IV. und V. Visceraltasche und endlich in der Tatsache, daß dieses Bogenpaar auch bei anderen Reptilien (Lacerta, Anguis) a priori sehr klein ist und sehr bald ganz verschwindet. Hier ist hinzuzufügen, daß Kallius, welchem wir letzteren Nachweis verdanken, unter „Visceralbogen" zunächst nur den in die Rachenhöhle vorspringenden Wust versteht, nicht die Anlage des stützenden Skeletteiles; dieser, der eigentliche fünfte Visceralbogen in dem in vorliegender Abhandlung gebrauchten Sinne kommt aber auch bei den genannten anderen Reptilien überhaupt nicht zur Ausbildung. Hieraus folgt, daß die Skelettelemente des Kehlkopfes der Schildkröten, welche in den Arywülsten enthalten sind, von einem noch weiter aboral gelegenen, vielleicht von dem sechsten Visceralbogenpaar abzuleiten sind, wie das Kallius bereits für Lacerta wahrscheinlich gemacht hat.

So muß der Schluß lauten, wenn man sich an die hier zusammengetragenen Tatsachen aus der Ontogenese von Testudo graeca hält. Damit soll aber nicht bestritten werden, daß möglicher Weise in früheren Zeiten außer diesem fünften Visceralbogenpaar noch weitere unterdrückt worden sind, und daß man in Übereinstimmung mit den Resultaten, welche Drüner[1]) bei Urodelen gewann, das in den Arywülsten angelegte Kehlkopfskelett auf noch weiter aboralwärts liegende primitive viscerale Skeletteile zurückführen könnte. Das ließe sich jedoch aus der Ontogenese von T. graeca weder beweisen, noch widerlegen.

Die Arywülste, welche also im Blastemstadium aboral vom Hyobranchialapparat liegen, erschienen nach allen bisherigen Untersuchungen als völlig ungeformte Blastemmassen, welche das orale Luftröhrenende ringförmig, vorwiegend aber ventral und lateral umgeben. Der dorsale Abschluß des Ringes wird nur durch einen äußerst dünnen Zellstreifen vermittelt. Das Bemerkenswerteste an den vorliegenden Ergebnissen über die Kehlkopfgenese sind die meines Wissens noch nicht beobachteten kurzen Fortsätze, welche zu Beginn der Skelettentwicklung an den Außen-

[1]) L. Drüner, Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen, I. Teil. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Jena 1902.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

seiten der Arywülste und im Zusammenhang mit diesen auftreten. Die Form und Lage dieser an Visceralbögen erinnernden Fortsätze, welche sich von den Seitenrändern der Arywülste resp. der Kehlkopfanlage in fast sagittaler Richtung pulmonalwärts erstrecken, ihre Lage zu den Resten der vierten Branchialtasche und ihr den zweiten Branchialbögen fast paralleler Verlauf lassen kaum eine andere Auffassung zu, als daß wir es hier mit der Andeutung eines weiteren Visceralbogenpaares, vermutlich des sechsten zu tun haben. Das in den Arywülsten lagernde Zellenmaterial erscheint in diesem Moment der Entwicklung, wenn auch nur andeutungsweise und vorübergehend, in primitiver Form. Gleich dem Hyoidbogen zeigt uns auch dieser aborale Visceralbogen in der Frühperiode der Skelettentwicklung einen flüchtigen Anklang au ursprüngliche Verhältnisse, um dann ebenso, wie der Ventralteil jenes Bogens, in Anpassung an einen phyletisch längst vollzogenen Funktionswechsel, welcher die Bildung eines Kehlkopfes bedingt hat, baldigst wieder zu verdämmeru. Schon vor der Entstehuug von Vorknorpel sind diese Bogenansätze verschwunden.

Selbstverständlich würde das während der Ontogenese vorübergehende Auftreten dieser Bildung zu ihrer morphologischen Beurteilung nicht genügen. Zieht man aber die ganze Topographie der Umgebung mit in Frage, wie es hier geschehen ist, und berücksichtigt man auch die Vergleichung mit niederen Formen, welche an dieser Stelle entweder tatsächlich einen Visceralbogen (Notidaniden) oder eine von einem solchen abzuleitende Cartilago lateralis (Amphibien) aufweisen, so gewinnt dieser zunächst rein ontogenetische Befund an weitergehender Bedeutung.

Die nun folgende Sonderuug des Materials der Arywülste in Skelett- und Muskelblasteme, der sehr spät erfolgende Übergaug in Vorknorpel und fertigen Knorpel, welcher dann erst die einzelnen Skelettstücke erkennen läßt, erfordert eine besondere Besprechung (s. Kapitel 3).

Die Oralwanderung der Kehlkopfanlage. Einen weiteren Beleg für die Herkunft des Kehlkopfes aus dem aboralen Bereich des Visceralskelettes erbringt die orale Wanderung der die Kehlkopfanlage enthaltenden Arywülste in den oralen Abschnitt dieses Skelettsystems, in den Hyobranchialapparat hinein. Diese Wanderung der Kehlkopfanlage ist im Verlauf der Ontogenese bisher wohl noch nicht so deutlich und zusammenhängend beobachtet worden. Wäre der Kehlkopf als eine sekundäre, nur den terrestren Wirbeltieren eigene Neubildung zu betrachten, welche mit dem Visceralskelett nichts zu tun hätte, so wäre nicht einzusehen, weshalb er sich dann nicht von vornhereiu am Ort seiner endgültigen Lageruug entwickelte; für die in allen ihren Etappen unzweifelhaft nachgewiesene orale Verschiebung wäre gar kein Grund zu finden. Die Wanderung wird eben dadurch notwendig, daß der Kehlkopf im aboralen Abschnitt des Visceralskelettes entsteht, aber im oralen gebraucht wird, sie bestätigt demnach ihrerseits nochmals die oben besprochene Herkunft des Kehlkopfes. Die aborale Herkunft und die orale Verschiebuug sind nur eins aus dem andereu zu versteheu und bilden die wichtigsten Merkmale aus der Genese des Kehlkopfes.

Das Sichherausheben der Kehlkopfanlage über das Niveau des Pharynxbodens und des darin sich entwickelnden Hyobranchialapparates, ferner das Verharren der Skelettanlage im ungeformten. leichter verschiebbaren Zustand sind die Vorbedingungen für die Oralwanderung. Wenn sich der Luftweg allmählich vom Speiseweg abgeschnürt hat. wie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

das V. Schmidt letzthin eingehend geschildert hat, hängen beide Kanäle nur noch am proximalen Ende des erstereu miteiuander zusammen. Der vor der vierten Branchialspalte gelegene Teil des Luftweges wird anfangs nur „durch eine an Ausdehnung zunehmende Wucherung des Epithels der ventralen Pharynxwand in der Medianebene dargestellt, welche sich als direkte Fortsetzung der Trachealrinne bis au den Zungenwulst erstreckt" (V. Schmidt). Diese Epithelplatte bildet sich nach demselben Autor erst danu, wenn sie ganz vom Darm abgetrennt ist, zum Trachealrohr um. „Das obere Ende der Epithelplatte liegt alsdann in einem Vorsprung der ventralen Pharynxwand." Hier setzt nun die von mir beobachtete Weiterentwicklung ein. Diesem Vorsprung liegen die Arywülste zu Grunde, aus dem oralen Ende der Epithelplatte entwickelt sich die sagittal gestellte mediane Leiste, aus welcher die Frenula glottidis hervorgehen. Mit dem Anwachsen der Arywülste drängt sich der Vorsprung immer mehr in die Rachenhöhle hiuein vor; die Wülste umfassen, sobald die Trennung des Luftweges vom Speiseweg vollzogeu ist und der erstere selbständig in die Mundhöhle mündet. diese Mündung von allen Seiten. Demgemäß kommt zwischen der sich vorwölbenden, alsbald walzenförmig gestalteten Kehlkopfanlage mit der Frenulaleiste und den hinteren Zungenlappen beiderseits der stetig sich vertiefende Sulcus laryngeus lateralis zustande.

Nachdem sich so die ursprünglich ganz im Niveau des Pharynxbodens gelegene Kehlkopfanlage über dieses Niveau und den darin oral gelegenen Hyobranchialapparat hinaus erhoben hat, beginnt die orale Vorwauderung der durch die Arywülste repräsentierten Anlage. Die Oralwanderung kann nun durch die Ontogenese lückenlos verfolgt, und ihr Fortschritt an mehreren ganz bestimmten Marken abgelesen werden. Diese Marken sind durch die wechselnde Lage der Arywülste zu den Teilen des Hyobranchialapparates und durch die fortgesetzte Verkürzung der Frenulaleiste gegeben. Als weiteres Kriterium für die orale Verlagerung des Kehlkopfes kann das Zustandekommen eines ventralen Sammelnerven aus Branchialästen des Glossopharyugeus und Vagus angesehen werden.

Sobald sich die Arywülste so weit dorsalwärts herausgehoben haben, daß sie sich über den Körper des Hyobranchialapparates, hinter welchem sie bisher lagen, hinwegschieben können, rücken dieselben oralwärts vor. Bald treffen wir die Arywülste in Höhe des zweiten, daun des ersten Branchialbogenpaares, bis schließlich das Vorderende der Kehlkopfanlage in gleicher Frontalebene mit den vom Hyoidbogen stammenden Processus anteriores laterales steht und der Ventralabschnitt der Wülste seine endgültige Lagerung im Fenster des Hyobranchialkörpers gefunden hat. Es wachsen also nicht nur die Arywülste oralwärts. sondern die ganze Anlage wird in dieser Richtung verlagert.

Im gleichen Schritt mit dem Vorrückeu der Kehlkopfanlage verkürzt sich die Leiste, aus welcher die Frenula glottidis hervorgehen. Ihr oraler resp. lingualer Ansatz am Proximalende des Processus lingualis bleibt stabil, das aborale resp. laryngeale Ende dagegen, welches jetzt noch an der vorderen Spitze der Arywülste zu haften scheint, nach Differenzierung des Cricoides aber an dessen Vorderrand ansetzt, wird andauernd oralwärts verschoben, nähert sich also dem oralen Ansatz und rückt schließlich dorsal über ihn. So verkürzt sich die Frenula-Anlage und wird zugleich aus einer anfangs oral-aboralen Richtung in eine mehr dorso-ventrale gebracht. Wir sehen ferner, daß sich die definitive Ausbildung der Frenula glottidis in Form der beiden dünnen Stränge so lange verzögert, bis die Verkürzung und Richtungsänderung der Leiste ein Ende gefunden hat. Die Ausbildung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

der Frenula wird also aus demselben Grund und bis zu dem gleichen Termin zurückgehalten, wie die Gestaltung der einzelnen Skelettstücke des Kehlkopfes. Morphologisch können die Frenula glottidis der Schildkröten nach ihren Ansätzen mit dem Ligamentum crico-hyoideum vieler Saurier und der Krokodile (Göppert) verglichen werden; auch der Ursprung des Constrictor laryngis vom Ligament (Lacerta, Anguis), resp. vom lingualen Frenula-Ansatz (T. graeca) spricht für diese Parallele.

Ist auch die Oralwanderung der Kehlkopfanlage mit Hülfe dieser beiden Gradmesser hinreichend erwiesen, so läßt sich außerdem doch noch ein weiteres Argument für diese Verschiebung heranziehen; es ist die anscheinend erst in späteren Stadien der Ontogenese voll zur Geltung kommende Anastomosenbildung der ventralen Pharyngei mehrerer Branchialnerven. Der Kehlkopf der Amphibien wird bekanntlich motorisch und sensibel ausschließlich vom Ramus recurreus laryugei, dem Homologon mehrerer aboraler Branchialäste des Vagus versorgt. Demgegenüber sind bei den Reptilien, speziell auch bei den Schildkröten auch die ventralen Pharyngei aus dem zweiten Branchialnerven (erster Branchialnerv des Vagus oder Nervus laryngeus superior) und dem ersten Branchialnerven (R. lingualis des Glossopharyngeus) in die Kehlkopfinnervation einbezogen worden. Letztere beiden Branchialnerven vereinigen sich bei Schildkröten untereinander zum sogenannten Truncus laryngopharyngeus, welcher seinerseits wieder eine Anastomose mit dem Repräsentaten weiterer aboraler Branchialnerven des Vagus, dem R. recurrens eingeht. Wenn man auch keinen ins einzelne gehenden Vergleich anstellen wird, so wird man die Vorstellung doch nicht von der Hand weisen können, daß diese Nervenvereinigungen in ihrer Gesamtheit mit der Oralwanderung der Kehlkopfanlage, oder mit anderen Worten, mit der Hineinstülpung des aboralen Abschnittes des Visceralskelettes in den oralen in Verbindung zu bringen sind.

3. Die Entwicklung des Kehlkopfskelettes.

Kurz zusammengefaßt, vollzieht sich die Genese der einzelnen Skeletteile des Kehlkopfes in folgender Weise. Nachdem das in den Arywülsten ruhende Anlagematerial für Cricoid und Arytaenoide einmal kurz, aber unzweideutig die Tendenz zur Formierung eines Visceralbogenpaares hat erkennen lassen, bleibt dasselbe als ungeformte Blastemmasse so lange liegen, bis sich die Oralwanderung der ganzen Kehlkopfanlage ihrem Ende nähert. Dann erst, zu einer Zeit, in welcher der orale Abschnitt des Visceralskelettes, der Kieferbogen und der Hyobranchialapparat, bereits Übergänge in Jungknorpel zeigt, setzt eine rapide Entwicklung des Kehlkopfskelettes ein, welches sich nun auch gegen das Proximalende der Trachea abgrenzt. Zunächst sieht man, wie bei anderen Reptilien und bei Säugern, eine zusammenhängende Anlage für das Cricoid und die Arytaenoide. Diese bildet um den Glottisspalt einen ventral und lateral sehr dickwandigen Ring; dorsal dagegen sind die Blastemmassen sehr dünn und vervollständigen den Ring nur im aboralen Teil hinter der Glottisspalte. Die Differenzierung zu Vorknorpel beginnt immer im Bereich des Cricoides und, im Gegensatz zu den Cricoiden anderer Reptilien, stets in der ventralen Mittellinie und breitet sich von hier in den Seitenteilen der Wülste dorsalwärts fortschreitend aus. Nach der Bildung abgegliederter sogenannter Procricoide am ventralen oder dorsaleu Vorderrand des Cricoides habe ich vergeblich gefahndet; ebensowenig scheinen quere Spaltbildungen in der Ventralwand, wie bei anderen Schildkröten, aufzutreten. Erst beim Über-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

gang des vorknorpeligen Materials in Knorpelgewebe erfolgt die deutliche Abtrennung und Differenzierung der Arytaenoide vom Cricoid, welch letzteres den ersteren immer in der Entwicklung voraus ist. Die Dorsalwand des Cricoides schließt sich zuletzt durch Zusammenwachsen der beiden Seitenteile, jedoch nur im aboralen Abschnitt; der orale bleibt dorsal offen. Auf dieser Lücke in der Dorsalwand des Cricoides liegen die von oral und ventral nach aboral und dorsal gerichteten Arytaenoide und verschließen dieselbe bis auf den Glottisspalt. Anfangs bilden die Arytaenoide einfache Spangen in oben genannter Lagerung. erst später zeigen sie eine stärkere, nach dorsal und oral konvexe Krümmung, durch welche die oralen Enden allmählich über den vorderen Cricoidrand hinweg in eine ventrale Richtung gedrängt werden. Erst beim Übergang in Jungknorpel treten die Processus musculares an den Arytaenoiden auf und ganz zuletzt erst die sogenannten Apices, welche noch bei dem Ausschlüpfen nahen Embryonen aus Vorknorpel bestehen. Diese Apices bilden nun die eigentlichen Oralenden der Arytaenoide; ihrer eigentümlichen Hakenform und ihrer Lage in den den Glottiseingang begrenzenden Schleimhautfalten ist gedacht worden. Da keine Stimmbänder im eigentlichen Sinne existieren, und da auch die Frenula glottidis, welche durch Vermittlung der von den Apices kommenden Schleimhautfalten bei der Stimmgebung der Schildkröten vielleicht mitwirken, nicht an den Apices, sondern am vorderen dorsalen Cricoidrand ansetzen, so können die Apices nicht ohne weiteres mit den Processus vocales der Säuger verglichen werden.

Das fertige Kehlkopfskelett[1]) ließ sich am besten mit Hülfe eines Vergleiches beschreiben. in welchem das Cricoid mit einer auf dem Hinterkopf ruhenden, nach dorsal visierartig sich öffnenden Sturmhaube, die Arytaenoide als Teile des Visiers angesehen wurden. Die ausgebildete Form der Kehlkopfknorpel von Testudo graeca läßt erkennen, daß sich hier trotz gleicher primitiver Herkunft ganz andere, eigenartige Skelettformen herausgebildet haben, welche von denjenigen anderer Reptilien und der Säuger erheblich abweichen.

Eine Epiglottis kommt nie, auch nicht vorübergehend, zur Anlage; man kann deshalb auch nicht von einem Processus epiglotticus des Cricoides sprechen, wie die orale Vorwölbung dieses Knorpels bei Schildkröten zuweilen bezeichnet worden ist.

Ebenso fehlt Testudo graeca und wohl allen Schildkröten ein Thyreoid. Forschen wir nach der Ursache dieses Fehlens und vergleichen die vorstehende Entwicklung mit den analogen Vorgängeu bei anderen Reptilien und bei Säugern, welche einen Schildknorpel besitzen, so ergibt sich, daß das Material zur Bildung des vierten und fünften Visceralbogenpaares, welches das Thyreoid der Säuger nach Dubois,[2]) Kallius,[3]) Göppert[4]) u. a. liefert, bei den Schildkröten nicht in die Kehlkopfanlage einbezogen wird. Das Material für diese Bögen bleibt vielmehr teils in primitiverer Weise als zweiter Branchialbogen zeitlebens erhalten, teils verschwindet es, wie das fünfte Bogenpaar frühzeitig resp.

[1]) Die Abhandlung Ogushis über den ausgebildeten Kehlkopf von Trionyx japonicus. Anat. Anz., Bd. 45, 1913, erschien erst nach Abschluß dieser Untersuchungen. Darnach weisen die Kehlköpfe von Trionyx jap. und Testudo gr. eine weitgehende Übereinstimmung auf.

[2]) E. Dubois, Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anz., Bd. I, 1886.

[3]) E. Kallius, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kehlkopfes. Anat. Hefte, Bd. 9, 1897.

[4]) l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

kommt als Skeletteil gar nicht mehr zur Anlage. Beides ließ sich bei T. graeca nachweisen. Die große unpaare Knorpel am Kehlkopf der Schildkröten ist also kein Thyreocricoid, wie er früher öfter genannt worden ist, sondern stellt lediglich ein Cricoid vor.

Die Differenzierung der Trachealringe und damit die Trennung der Trachealanlage von derjenigen des Cricoides erfolgt ebenfalls erst mit dem Auftreten von Juugknorpel. Das Skelett der Trachea nimmt denselben Entwicklungsgang, wie das des Kehlkopfes. Lauge Zeit umfassen zusammenhängende undifferenzierbare Blastemmasseu ringförmig das ganze Luftrohr bis zur Teilung, nur ist dieser Blastemmantel auf dem Querschnitt etwas dünner, wie im Bereich des Kehlkopfes. Mit dem frühesteu Knorpelstadium treten dann die einzelnen Ringe hervor; die obersten weiseu anfangs dorsal eine Lücke auf, welche durch Bandapparat geschlossen ist, die folgenden lasseu allgemeiu unregelmäßigere Unterbrechungen, Gabelungen und Verbindungsbrücken erkennen.

4. Die Entwicklung der Kehlkopfmuskulatur.

Die Muskulatur des Kehlkopfes von Testudo graeca gliedert sich, wie bei anderen Reptilien, in eineu Dilatator und einen Constrictor. Die übrige Muskulatur der Halsgegend gewinnt keine Beziehungen zum Kehlkopf, teilweise aber zum Hyobranchialapparat; sie ist von anderer Seite beschrieben wordeu und hier uuberücksichtigt geblieben. Die ersten Anfänge einer Muskelanlage treten als einheitliche Zellmassen in engster Verbindung mit dem Skelettblastem innerhalb der Arywülste auf. Das Muskelblastem umfaßt, wie sich bald zeigt, die Außenseite des Skelettblastems von ventral und lateral und ist zunächst von letzterem kaum zu unterscheiden. Erst mit dem Erscheinen von Vorknorpel innerhalb der Skelettanlage setzt sich der Muskelbelag schon durch intensivere Färbung der Zellprotoplasmas von den matter gefärbten Zellkörpern der Chondroblasten deutlicher ab. Das Muskelblastem dehnt sich beiderseits auch auf die flüchtig augedeutete Anlage eiues Visceralbogens innerhalb der Arywülste aus. Das kann als Zeichen dafür gelten, daß die Kehlkopfmuskulatur von der diesem primitiven Bogenrudiment ursprüuglich zugehörigen Muskulatur abgeleitet werden darf, wie ja auch „die der Cartilago lateralis der Amphibien zugehörigen Kehlkopfmuskeln sich als Wiederholungen typischer Kiemenmuskelu erweisen lassen“ (Göppert 1906). Was dort die Vergleichung lehrte, wird hier wiederum durch den Verlauf der Ontogenese wenigstens andeutungsweise bestätigt. Damit wäre demnach auch bei Amnioten eine Wiederholung früher phylogenetischer Zustände dieser Muskulatur während der Ontogenese gefunden.

Mit dem Auftreten deutlicher Muskelfasern ist schon der fertige Zustand erreicht. Derselbe zeigt uns einen dünnen flächenhaften Constrictor, welcher den Kehlkopfknorpeln außen dicht anliegt; den Ansatz am Perichondrium der Basis des Processus lingualis wird man als Ursprung, die Befestigung an den Lateral- und Dorsalflächen des Cricoides als Insertiou auffassen. Bei seiner Kontraktion wird der Muskel besonders den Ventralteil der Glottisspalte durch Zusammenschnüren der Ventralenden der Arytaenoide verengern.

Der außen liegende kräftigere Dilatator überdeckt den Constrictor zum Teil; sein Ursprung wurde an den Seitenflächen des Cricoides bis zu dessen aboralem Rand, seine Insertion an dem Processus muscularis jederseits festgestellt. Der Muskel erweitert die Glottis durch Auseinanderziehen der Arytaenoide. — Ein interarytaenoider Muskelzug, welcher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

dem dorsalen Segment der Schließmuskeln der Säuger[1]) entsprechen würde, wird vermißt; er fehlt in Übereinstimmung mit der engen Aneinanderlagerung der hinteren Arytaenoidenden und deren straffer Fixieruug am Hinterraud der dorsalen Cricoidlücke.

5. Gefässe und Nerven.

Es wurde nur auf die Arterien des Kehlkopfes geachtet, da sich diese von bestimmten Branchialgefäßen ableiten und somit als weitere Zeugen für die Geschehnisse innerhalb des Visceralskelettes verwenden ließen. Die drei Arterien, welche den Larynx der Schildkröten versorgen und als Arteria hyoidea anterior, posterior und postrema bezeichnet worden sind, konnten ohne Schwierigkeit von den ersten drei Branchialarterien abgeleitet werden. Die beiden ersten Gefäße gehören zu den ersten beiden Branchialbögen, welche als solche zeitlebens bestehen bleiben. Die dritte, aboralste Arterie wäre als Abkömmling desjenigen Branchialgefäßes anzusehen, welches ursprüuglich zu dem ausgefallenen fünften Visceralbogen gehörte. Ursprünglich versorgen diese drei Arterien also als Kiemengefäße diejenige Branchialregion, aus welcher der Hyobranchialapparat hervorgeht und zu Beginn der Ontogenese finden wir sie auch noch bei Testudo graeca in dieser metameren Anordnung. Mit der Obliteration der Visceralspalteu und der Verlagerung des aboralen Abschnittes des Visceralskelettes, des Kehlkopfes, in den oralen, den Hyobranchialapparat erhalten beide Teile auch gemeinsame Gefäßversorguug.

Analog ist die Innervation des Kehlkopfes zu beurteilen. Auch die periphere Anastomosen- und Truncusbildung mehrerer der hier in Betracht kommenden Branchialnerven ist als eine Folge der Ineinanderschiebung der beiden Abschnitte des Visceralskelettes zu betrachten, wie schon gesagt wurde. Es handelt sich bei der Innervation des Kehlkopfes zunächst auch wieder um diejenigen Nerven, welche ursprünglich nur dem vorderen Abschnitt des Visceralskelettes, dem Hyobranchialapparat angehören, nämlich um die ventralen Pharyngei des ersten und des zweiten Branchialnerven, des Ramus lingualis des Glossopharyngeus und des meist als R. laryngeus superior bezeichneten ersten Vagusastes für die Branchialregion. Nach Vorwanderung des Kehlkopfes aber greifen diese Nerven, gleich den ihnen entsprechenden Branchialgefäßen, auch auf das eingewanderte Kehlkopfgebiet über. Als weitere Komponente für die Kehlkopfinnervation kommt der R. recurrens laryngei hinzu, ebenfalls ein Derivat aboraler Branchialnerven, dessen rückläufiger Verlauf seit langem mit der oralen Verschiebung des Kehlkopfes in Verbindung gebracht wird. Die Art der Verbindung und Endverzweigung dieser Äste der Vagusgruppe scheint mit kleinen Abweichungen bei allen Schildkröten in der geschilderten Weise zu erfolgen.

Die Art der Nervenversorgung, wie wir sie am Kehlkopf von Testudo graeca beobachtet haben, und das Zustandekommen dieser Innervationsverhältnisse, wie es die Vergleichung und im vorliegenden Falle auch die Ontogenese lehrt, bestätigen von neuem die

[1]) Vgl. hierüber: M. Fürbringer, Beitrag zur Kenntnis der Kehlkopfmuskulatur. Inaug.-Diss., Jena 1875. — E. Dubois, l. c. — M. L. Walker, On the larynx of Monotremata. Stud. Mus. Zool. Univ. Coll. Dundee, Vol. I, 1889. — E. Göppert, l. c., 1900. — O. Bender, Die Halsorgane von Orycteropus capensis und Tamandua Tetradactyla, L. in L. Schultze, Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika. G. Fischer, Jena 1909, u. a.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Anschauungen über die festen Beziehungen der Nerven zu ihren Endgebieten und zu primordialen Skeletteilen, zu welchen ich gelegentlich früherer Untersuchungen gelangt war. Der zum aboralen Abschnitt des visceralen Skelettsystems gehörige R. recurrens wandert mit seinem Endgebiet, der Kehlkopfanlage oralwärts, er bleibt also bei diesem Gebiet, obgleich es weitgehende Verschiebungen und Umformungen erleidet. Erst nach der Ineinanderschiebung, infolge deren sich nun das eingewanderte und das schon vorher dort befindliche Gebiet überlagern und vermischen, kann die Verbindung des R. recurrens laryngei mit den ortseigentümlichen Nerven, den Ästen des Glossopharyngeus und des ersten Branchialastes des Vagus zustande gekommen sein. Wir sehen hierin wieder einen Beleg für die Anschauung, daß motorische wie sensible Nervenäste immer mit ihrem ursprünglichen Endgebiet verschoben werden und erst innerhalb der neu erlangten Lagerung des Endgebietes secundäre Verbindungen eingehen. Die Nerven werden damit eben gleichfalls zu Hauptzeugen dieser Verlagerungen und Umformungen, wie ich das für die Entstehung der Anastomosen zwischen dem Ramus palatinus des Facialis und der Chorda tympani mit Ästen des zweiten resp. dritten Trigeminusastes, für die Bildung des Plexus tympanicus u. a. m. früher nachweisen konnte. Wie in jenen Fällen das Zustandekommen bestimmter Anastomosen Schlüsse auf das Verhalten des primären zum sekundären Gaumen, des primären knorpeligen Kieferbogens zum sekundären knöchernen, des Hyoidbogens zu der Columella auris, des Spritzloches und der Paukenhöhlen zueinander zuließ, so hat hier die Art der Anastomosenbildung zwischen Nerven, welche ursprünglich eine isolierte metamere Anordnung zeigen, zur Klärung der Herkunft und der Wanderung des Kehlkopfes in den Hyobranchialapparat hinein beigetragen.

6. Bau und Funktion des Kehlkopfes.

Im ganzen genommen, ist der ausgebildete Kehlkopf von Testudo graeca sehr einfach gebaut. Wenn man berücksichtigt, zu wie viel komplizierteren Skelettbildungen das gleiche viscerale Material bei Säugern und auch bei anderen Reptilien verwendet wird, so wird man neben den primitiven Zügen vor allem auch den geringen Grad der Differenzierung feststellen. Primitiv gegenüber dem Säugerlarynx ist vor allem das Verbleiben des vierten Visceralbogenpaares als zweitem Branchialbogen im Hyobranchialapparat. Dieser sowie der aboral folgende, bei T. graeca verschwindende Bogen werden bekanntlich erst bei Säugern als Thyreoid in den Kehlkopf einbezogen. Der Kehlkopf der Schildkröten besteht also nur aus dem Cricoid und den Arytaenoiden. Ersteres wiederholt, abgesehen von der oralen Haubenbildung, nur in größerem Maßstabe die Form eines Trachealringes. Das Cricoid besitzt keine bemerkenswerten Vorsprünge oder selbständige Abgliederungen, wie die Procricoide anderer Reptilien. Auch die Arytaenoide sind in ihrer Form weniger differenziert, wie bei Säugern, hier fehlen Bildungen, welche mit den Cartilagines corniculatae verglichen werden könnten. Es fehlen ferner eine Epiglottis und im Zusammenhang damit die Cartilagines cuneiformes.

Als einzige Besonderheit wären die eigentümlich geformten Apices der Arytaenoide aufzufassen. Diese Vorsprünge sind wohl unter dem Einfluß der Tongebung am Kehlkopf der Schildkröten entstanden zu denken. Diese Tongebung ist denkbar einfach, und eben dieser Einfachheit der Funktion entspricht der unkomplizierte Bau des ausgebildeten Kehlkopfes. Bekanntlich läßt die männliche Schildkröte während der Paarungszeit im Mai und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Juni häufig einen feinen fiependen Laut hören, wie er etwa auf einer kleinen Pfeife zu erzielen ist. Der Glottiseingang des Schildkröten-Kehlkopfes ist denn auch, wie beschrieben, ganz nach Art einer einfachen Pfeife gebaut, deren lippenartiges Mundstück durch die von den Apices gestützten Schleimhautduplikaturen zu beiden Seiten des Glottisspaltes gebildet wird. Bei der Tongebung werden die Arytaenoide offenbar mit Hülfe der Constrictoren einander genähert, so daß der Glottisspalt enger wird; die durch die Spalte stoßweise hindurch getriebene Luft erzeugt dann jenen peifenden Ton. Das Mitschwingen der Schleimhautfasten, welche von den Apices zu den Frenula glottidis herabziehen, wird bei der Tonbildung mitwirken.

7. Allgemeines über die Knorpelgenese.

Schon im ersten Teil dieser Untersuchungen über die Entwicklung des Visceralskelettes bei Schildkröten ließen sich über die Knorpelgenese und ihre allgemeinere morphologische Beurteilung einige bestimmte Sätze aufstellen. Im Anschluß an diese Resultate und an die jüngsten Ausführungen Gaupps,[1]) welche inzwischen eine Zusammenstellung und kritische Sichtung der zahlreichen Arbeiten über dieses Thema brachten, sollen auch vorstehende Ergebnisse, soweit sie ein allgemeineres Urteil über die morphologische Bewertung des Knorpelgewebes zulassen, kurz herangezogen werden.

Bereits die Entwicklung des Kiefer- und des Zungenbeinbogens, besonders auch der Columella auris hatte auch mir gleich allen früheren Untersuchern, welche sich nicht auf einseitige ontogenetische Betrachtungsweise beschränkten, gezeigt, daß das Auftreten von Knorpelgewebe, insbesondere auch seiner Vorstufen, durchaus nicht in jedem Fall als morphologisch gleichwertig zu betrachten ist. Es sollen deshalb zum Schluß nochmals diejenigen Momente aus der Knorpelgenese des Visceralskelettes der Schildkröten, welchen eine allgemeine morphologische Bedeutung zukommt, herausgehoben und, immer an der Hand meiner speziellen Ergebnisse, denjenigen Einzelheiten aus der Entwicklung dieses Skelettsystems, welche sich als lokale Erscheinungen der betreffenden Ontogenese ohne phyletische Bedeutung erweisen ließen, gegenübergestellt werden.

Das Studium der Entwicklung des Visceralskelettes war für die Beurteilung auch dieser Fragen besonders lehrreich, denn wir haben es hier mit einem Skelettsystem zu tun, welches von Alters her in der Wirbeltierreihe besteht und immer wieder im Beginn der Ontogenese angelegt wird, also mit einem zweifellos in allen seinen Teilen primordialen Skelettsystem. Die Ontogenese dieses Skelettsystems bei Schildkröten hat nun gezeigt, daß einmal Teile dieses primären Skelettes gar nicht oder nur unvollkommen und vorübergehend zur Anlage kommen, daß dagegen andere sekundäre Skelettbildungen daneben auftreten können, welche sich als Anpassungen an die Bedürfnisse der speziellen Ontogenese herausstellen. Durchaus nicht alle auftretenden Blasteme, Vorknorpelmassen und Knorpelelemente sind also als morphologisch gleichwertig anzusehen, es ist vielmehr zwischen primordialen und sekundär hinzugekommenen Skelettanlagen oder -teilen zu unterscheiden.

---

[1]) E. Gaupp, Die Reichertsche Theorie, Hammer-, Amboß- und Kieferfrage. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Jahrg. 1912, Suppl.-Bd., 1913.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Als einziges zuverlässiges Merkmal für diese Beurteilung hat sich immer wieder die genaue topographische Lagebestimmuug der sich entwickelnden Skelettelemente an der Hand der Vergleichung mit den primitiven Zuständen, die in diesem Falle ja besonders gut bekannt sind, herausgestellt. Keineswegs entscheidend dagegen siud die Art und der Zeitpunkt des ersten, vielleicht unklaren und vorübergehenden Auftretens oder etwa die Form der Skelettanlagen an sich. Die letztereu Momente gewinnen stets nur unter Berücksichtigung der Lokalisatiou und Vergleichung als morphologische Kriterien eine Bedeutung. Andererseits ist zur Homologisierung einer Skelettanlage mit primordialen Skelettstücken nicht erforderlich, daß diese Anlage auch in der ursprünglichen Gestalt in die Erscheinung tritt.

Zur Erhärtung dieser letzthin wieder von Schaffer[1]) und Gaupp[2]) begründeten Anschauung haben beide Teile vorliegender Untersuchung einiges Beweismaterial herbeigebracht, aus welchem hier einige Beispiele angeführt werden sollen. Diese stellen teils positive Belege für diese Ansicht dar, teils sind sie negativer Art insofern, als man an ihnen zeigen kann, daß es innerhalb der Knorpelgenese auch sehr viele Erscheinungen gibt, welche nur sekundärer oder rein lokaler, variabler Natur sind, kurz, welchen eine Parallele bei niederen Formen fehlt, und daß diese unter sich wieder stark variieren.

Als positiver Beleg kann vor allem die Genese der ersten vier Visceralbögen angeführt werden, mit demselben Recht aber auch, trotz des Mangels einer primitiven Form, diejenige der Arywülste resp. des Kehlkopfskelettes. Alle diese Skelettanlagen, welche in der Ventral- und Lateralwand des Pharynx auftreten, können doch nur deshalb während der ganzen Ontogenese als Teile des primordialen Visceralskelettes bestimmt werden, weil an dieser Stelle, zwischen diesen Visceralspalten und in dieser Lage zu Gefäßen und Nerven immer und überall in der Wirbeltierreihe ein Visceralskelett vorhauden ist. Hält man an dieser Tatsache fest, so wird man leicht sekundäre Anpassungen, ontogenetische Besonderheiten und iu der Phylogenie nicht begründete Varietäten der Knorpelgenese von deren primordialen Grundzügen trennen können. So wird man die Homologisierung des Kieferbogens nicht deshalb beanstanden, weil derselbe anfangs als einheitliches, nicht gegliedertes Blastem auftritt, soudern man wird dieses Blastem aus topographischen und vergleichenden Grüudeu als die Anlage des Kieferbogens anerkennen müssen. Man wird ferner die inuerhalb eines Bogenbereiches auftretenden Blasteme, den vorübergehend angelegten Ventralteil, das Interhyale und die Columella auris nicht nur deshalb als Teile eines Hyoidbogens auffassen müssen, weil sie iu einem frühen Stadium tatsächlich fast in Bogenkontinuität nachgewiesen wurden, sondern weil ein Hyoidbogen an dieser Stelle, d. h. in dieser Orientierung zu seiner ganzen Umgebung bei allen Wirbeltieren angelegt wird. Neben diesem Nachweis treten die Einzelheiten der Skelettgenese, ein nur flüchtiges Erscheinen, die eine oder andere Form, die Zeit des Auftretens oder Verschwindens, zeitweise Verschmelzungen oder Abgliederungen ganz zurück. Diese Umstände könneu für die morphologische Deutung nur dann ins Gewicht fallen, wenn vorher nachgewieseu werden konnte, daß sie als Wiederholungen oder Anklänge au primordiale Verhältnisse anzusehen sind. Andernfalls handelt es sich um Erscheinungen, welche auf die Ontogenese der speziellen Tierform beschränkt sind.

[1]) cf. hierüber die Literaturübersicht in Gaupp, Die Reichertsche Lehre, 1913.

[2]) l. c. 1913.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Untersuchen wir unter denselben Gesichtspunkten die in den Arywülsten lagernde Kehlkopfanlage. Für sich allein betrachtet, könnten diese Blastemmassen kaum als das Bildungsmaterial für ein Visceralbogenpaar, also als primordiale Skelettanlage angesprochen werden. Der Ansatz zu einer Bogenformation ist gewiß bemerkenswert, bleibt aber auf so rudimentärer Stufe und verschwindet so frühzeitig wieder, daß mit ihm allein nichts anzufangen wäre, wenn sich nicht triftigere Gründe für die Ableitung dieser Blasteme von primitivem Skelettmaterial finden ließen. Das gesamte Material der Arywülste bleibt vielmehr weiterhin bis zur vollzogenen Verlagerung, d. h. bis in eine ganz späte Periode der Ontogenese, völlig ungeformt. In diesem Falle läßt also alles im Stich, worauf bei einer oberflächlichen und nur von der Ontogenese ausgehenden Deutung derartiger blastematöser oder vorknorpeliger Skelettanlagen häufig der Hauptnachdruck gelegt worden ist: die Genese dieser Skelettanlage hält während langer Zeit weder bestimmte Termine ein, wie diejenige des Hyobranchialapparates, noch nimmt sie irgend eine bestimmte Form an, noch läßt sie in ihrer histologischen Differenz irgend welche Schlüsse auf ihre Natur und Herkunft zu. Erst die Prüfung der Lage dieses nur vorübergehend zu einem Bogenrudiment sich formenden Zellmaterials zu den letzteu Visceraltaschen und -bögen mit ihren Gefäßen und Nerven, sodann der Vergleich mit den aboralsten Visceralbögen, welche bei Fischen mit knorpeligem Skelett in dieser Gegend tatsächlich vorhanden sind, verweist auf die Ableitung dieser Blasteme der Arywülste von jenem visceralen Skelettmaterial als einzige Möglichkeit. Die folgende Oralwanderung dieser ganzen Anlage, welche sich in allen ihren Phasen nachweisen ließ, die Art der Gefäß- und Nervenversorgung (R. recurrens, Truncusbildung) bilden dann noch weitere Fingerzeige dafür, daß wir die Bildungsstätte des Kehlkopfskelettes nur im aboralen Abschnitt des Visceralskelettes suchen können, daß also die Blastemmassen der Arywülste primordialer Natur sind.

Konnte mit Hülfe dieser Beispiele gezeigt werden, daß nur die topographische Lagebestimmung und die Vergleichung die entscheidenden Kriterien zur Beurteilung von Skelettelementen jeder Entwicklungsstufe bilden, so lassen sich andererseits aus vorstehenden Ergebnissen auch eine ganze Reihe von Belegen dafür zusammenstellen, daß weder das bloße Erscheinen eines Blastems, Vorknorpels oder Korpels, noch der Zeitpunkt, noch die besondere Form allein, welche das Skelettmaterial im Laufe der Ontogenese annehmen kann, noch histologische Einzelheiten an sich genügen, um über den morphologischen Wert eines auftretenden Stützgewebes ins Klare zu kommen. Schon in der ersten Abhandlung über dieses Thema konnte ich in Übereinstimmung mit Lubosch[1]) u. a. nachweisen, daß durchaus nicht alles, was als sogenanntes Chondroblastem oder Vorknorpel angelegt wird, auch zu Skelett wird. Ich erinnere nur an die anfangs einheitliche Kieferbogenanlage, in welcher doch später ein Gelenk entsteht, an das zuerst unförmige, massige Quadrat, in welchem doch alsbald jene große Mulde für die Paukenhöhle ausgespart wird, an den zeitweilig untrennbaren Zusammenhang zwischen dem Insertionsteil der Extracolumella und dem Quadrat, zwischen welchen Skeletteilen sich doch später das eben auch aus diesen Skelettblastemen hervorgehende Trommelfell ausspannt, endlich an den Ventralteil des Hyoidbogens, welcher nur zum

[1]) W. Lubosch, Die embryonale Entwicklung des Knorpelgewebes und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. Biol. Centralbl., Bd. 29, 1909.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

geringsten Teil die Knorpelstufe erreicht. Aus vorliegender Untersuchung könnte man dann noch auf die Frenula glottidis verweisen, welche in fester und lange Zeit nicht abgrenzbarer Verbindung mit dem Blastem der Arywülste entstehen, und sich erst beim Übergang der Skelettanlage in Knorpelgewebe zum doppelten Strang umwandeln. Ferner ist das Bildungsmaterial für die ganze Bindegewebsmembran, welche später die Kehlkopfknorpel verbindet, in dem Blastem der Arywülste mitenthalten und geht aus ihm hervor.

Schon die bekannte Tatsache, daß embryonale Skelettanlagen anfangs durchschnittlich ein relativ viel größeres Volumen im Verhältnis zu ihrer Umgebung einnehmen, wie späterhin, daß also das Skelettmaterial immer relativ viel größer ist, wie das aus ihm hervorgehende Skelettstück, läßt ja schon vermuten, daß nicht alles Material zur Bildung desselben Stützgewebes, in diesem Falle zunächst des Knorpelgewebes verwendet wird. Es sei hier an die Entwicklung des Quadrates, der Columella auris und Extracolumella und des Cricoides erinnert. Nicht jedes Skelettblastem wird also auch zum Skelettstück, sondern dient auch zur Bildung von Gelenken und von Bandapparat oder verfällt auch der Rückbildung.

Daß umgekehrt während der Ontogenese auch Knorpelgewebe an Stellen auftreten kann, wo es sich bei primitiven Formen nicht findet, daß es demnach auch ein Knorpel- oder auch Knochengewebe ohne phyletische Tradition gibt, ist ja bekannt. Als Beispiele hierfür wären aus vorliegenden Untersuchungen die Entwicklung der Extracolumella und des Entoglossums anzuführen. Von beiden Elementen war bereits 1912 in diesem Sinne die Rede. Das Blastem der Extracolumella steht zwar mit dem zweifellos primordialen der Columella auris in Verbindung; in der entscheidenden Phase bestehender Visceralspalten und einer fast vollständigen Hyoidbogenanlage aber liegt das Blastem der Extracolumella außerhalb des Bogeubereiches und erscheint somit als sekundärer Zuwachs, wie auch die weiterhin vielfach abweicheude Entwicklung bestätigt. Das lange Verharren der Extracolumella im indifferenten Zustand und auch die endgültige Ausbildung zeigen au, daß beides unter dem Einfluß von allerhand sekuudären Anpassungen an die speziellen Bedürfnisse dieses Organismus vor sich gegangen ist. Die Entwicklung des knöchernen Entoglossums zeigt ferner, daß auch unvermittelt Skelettstücke angelegt werden können, welchen kein Blastem, keiu Vorknorpel und kein Knorpelgewebe vorausgegangen ist, welche also vorher gar nicht als Material histologisch sichtbar waren und welchen jede primitive Beziehung abgeht. Hier kommt also ein Skelettstück zustande, welches mit primordialen Skelettanlagen, in diesem Falle mit dem Visceralskelett und seinen Derivaten nicht das Mindeste zu tun hat.

Endlich noch einige Bemerkungen über die Histogenese des Knorpelgewebes, welche zeigen sollen, daß auch deren Einzelheiten durchaus keiue allgemeinere Bedeutung zukommt, daß die Histogenese vielmehr den verschiedensten lokalen Anpassungen unterworfen, mithin sehr variabel ist. Da haben wir zunächst überall dort, wo noch Umformungen und Verlagerungen erfolgen müssen, die ganz auffallenden Verzögerungen innerhalb der Skelettentwicklung. Die Zellmassen bleiben dort auf der Blastemstufe stehen, sie befinden sich unter Umständen noch in diesem Zustand, wenn andere Skelettanlagen bereits in Kuorpel übergeführt sind. Es wird also nicht nur die formale, sondern auch die histogeuetische Weitereutwicklung dieses Materials zurückgehalten und zwar, wie besonders hervorgehoben werden muß, sowohl bei nachweisbar primordialen, wie auch bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sekundären Skelettanlagen. So ließ sich diese Verzögerung der Knorpelgenese schon beim Quadrat als primordialem, bei der Extracolumella und dem Trommelfell als sekundären Stützgewebselementen demonstrieren. Aus vorliegender Untersuchung reiht sich nun das den Arywülsten zu Grunde liegende, wiederum primordiale Skelettmaterial hier an, welches bis zur vollzogenen Verschiebung der ganzen Anlage morphologisch und histologisch fast vollständig stehen bleibt.

Aus diesem verschiedenen Verhalten der Skelettanlagen, seien sie nun primordialer oder sekundärer Natur, geht demnach hervor, daß auch die Histogenese des Knorpelgewebes infolge allerhand sekundärer und rein lokaler resp. individueller Anpassungen großen Schwankungen unterworfen ist.

Von ebenso untergeordneter Bedeutung ist eine andere Besonderheit der Histogenese des Knorpelgewebes: das Auftreten oder Fehlen von sogenannten Knorpelkernen. Dieser Erscheinung ist von einigen Autoren ein großer Wert beigelegt worden, und man hat auf Grund des Nachweises solcher Knorpelkerne nicht nur innerhalb von Vorknorpel, sondern auch innerhalb von den sekundär erscheinenden Deckknochen weitgehende Vergleiche anstellen wollen. Ohne auf die zahlreichen sonstigen Schwächen dieser Anschauung näher eingehen zu wollen. die gleichfalls in dem letzten Werke Gaupps eingehend dargelegt worden sind, soll nur, wie schon 1912, nochmals betont werden, daß das Studium der Entwicklung des Visceralskelettes und seiner Derivate bei Schildkröten lehrt, daß das Auftreten von sogenannten Knorpelkernen keineswegs als eine regelmäßige Erscheinung der Knorpelgenese anzusehen ist. Die hier untersuchte Ontogenese geht überhaupt ohne Bildung derartiger Knorpelkerne vor sich. Der Übergang in Vorknorpel und dann in hyalinen Knorpel erfolgt fast immer mit einem Mal, nicht von bestimmten Zentren aus. Ich habe an 28 Embryonen vergeblich nach deutlichen Knorpelkernen gesucht — man könnte höchstens bei manchen Embryonen in der Ventralwand des Cricoides einen solchen sehen — und muß deshalb annehmen, daß ihr Zustandekommen gar keine integrierende Erscheinung der Knorpelgenese darstellt, sondern ebenfalls nur von Zufälligkeiten abhängt, daß ihr demnach gewiß keine allgemeine morphologische Bedeutung, sondern nur eine sekundäre und funktionelle zukommen kann. Weiter muß gesagt werden, daß wenn die Durchforschung eines ausgedehnten primordialen Skelettkomplexes an einem so großen Untersuchungsmaterial derselben Spezies die Bildung solcher Knorpelkerne so gut wie völlig vermissen läßt, das Erscheinen solcher Knorpelzentren in Deckknochen, also in sekundären Formen des Stützgewebes, erst recht an weitergehender Bedeutung verliert. Und insofern scheinen mir meine Ergebnisse von 1912 und jetzt eine neue und wesentliche Bestätigung der Ansichten über die Beurteilung der Knorpelgenese im allgemeinen und in Deckknochen im besonderen zu erbringen, welche Gaupp in Übereinstimmung mit früheren Äußerungen Schaffers, v. Ebners, Rouxs[1]) und vieler anderer letzthin zum Ausdruck gebracht hat.

[1]) Zit. nach Gaupp, Die Reichertsche Theorie, 1913.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Analog dem Abschluß der vorhergehendeu Abhandlung über vorliegendes Thema fasse ich die Hauptergebnisse nochmals in folgende Sätze zusammen:

1. Der Hyobranchialapparat von Testudo graeca wird von dem auf den Kieferbogen folgenden oralen Abschnitt des Visceralskelettes gebildet; er bleibt zeitlebens knorpelig, nur das Ceratobranchiale I wandelt sich später in Knochen um. Die Entwicklung kann in Einzelheiten variieren.

2. Der dritte Branchialbogen (V. Visceralbogen), welcher aboral vom Hyobranchialapparat folgen würde, ist jedenfalls ausgefallen; er gelangt auch nicht mehr zur Anlage. Ob außer diesem noch ein weiteres Visceralbogenpaar zwischen dem oralen Abschnitt des Visceralskelettes, dem Hyobranchialapparat und dem aboralen Teil desselben, der Kehlkopfanlage, in Wegfall gekommen ist, läßt die Ontogenese nicht erkennen.

3. Der aborale Abschnitt des Visceralskelettes tritt, wie bei anderen Reptilien und bei Säugern in Form der sogenannten Arywülste auf, in welchen das Bildungsmaterial lange Zeit ungeformt liegen bleibt. Aus den Blastemmassen der Arywülste gehen alle Teile des Kehlkopfes, Skelett, Muskulatur und Bandapparat hervor. Die Kehlkopfanlage liegt im Blastemstadium also völlig aboral vom Hyobranchialapparat.

4. Im Zusammenhang mit deu Arywülsten tritt vorübergehend ein rudimentäres Bogenpaar auf; dieses kann als ontogenetische Wiederholung niederer Zustände aufgefaßt werden. Die Frage, auf welches Bogenpaar das Material der Arywülste zurückzuführen ist, muß offen bleiben; es können nur die Bögen vom sechsten Visceralbogen an aboralwärts in Betracht kommen.

5. Die Oralwanderung der Kehlkopfanlage (aborales Visceralbogenmaterial) in den Hyobranchialapparat (orales Visceralbogenmaterial) läßt sich in allen ihren Etappen während der Entwicklung verfolgen.

6. Das fertige Kehlkopfskelett besteht nur aus den Arytaenoiden und dem Cricoid: es differenziert sich erst nach Beendigung der Verlagerung. Der Hyobranchialapparat besteht zu dieser Zeit bereits aus Jungknorpel. Procricoide kommen nicht zur Anlage. Es fehlt ferner von Anfaug an jede Andeutuug einer Epiglottis. Der Mangel eines Thyreoides endlich erklärt sich daraus, daß die diesem Skelettstück zu Grunde liegenden Visceralbögen in anderweitiger Verwendung nachgewiesen wurden: das vierte Paar verbleibt im Hyobranchialapparat als Ceratobranchialia II, das fünfte ist ausgefallen.

7. Die Arterien des Kehlkopfes, die A. hyoidea anterior und posterior, lassen sich auf die ersten beiden Branchialarterien zurückführen; die A. hyoidea postrema stammt von einem aboralen Branchialgefäß und versorgt die Trachea. Die periphere Anastomosenbilduug der beiden ersten Branchialnerven, des Ramus lingualis des Glossopharyngeus und des R. laryngeus superior des Vagus in Verbindung mit dem mehreren aboralen Branchialnerven entsprechenden R. recurrens laryngei bilden einen weiteren Beleg für die Ineinanderschiebung der beiden Abschnitte des Visceralskelettes und damit zugleich wiederum für die geschilderte Herkunft des Kehlkopfskelettes.

8. Die Muskulatur des Kehlkopfes, welche aus Constrictoren und Dilatatoren besteht, kann nur von den Kiemenmuskeln abgeleitet werden, welche ursprünglich zu dem in den Arywülsten lagernden visceralen Skelettmaterial gehören.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

9. Zur morphologischen Beurteilung einer blastematösen, vorknorpeligen oder knorpeligen Skelettanlage ist vor allem zu bestimmen, ob die Anlage primordialer Natur ist, also eine Stammesgeschichte besitzt, oder ob sie lediglich sekundärer Art ist. Die Entscheidung hierüber erbringt allein die topographische Lagebeziehung, und zwar während eines Stadiums, welches eine klare Wiederholung primitiver Verhältnisse bildet, und die Vergleichung mit ursprünglichen Zuständen. Nicht maßgebend sind dagegen der Zeitpunkt des ersten Auftretens allein, die Form und Einzelheiten der Histogenese an sich, wie z. B. die Anlage von Knorpelkernen.

München, den 26. Mai 1914.

Literaturverzeichnis.

(Betreffs der älteren Literatur vgl. die Verzeichnisse bei Göppert in Hertwigs Handbuch II, 1.)

1. O. Bender, Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Studien zur Morphologie des Mittelohres und der benachbarten Kopfregion der Wirbeltiere. Semon, Zoolog. Forschungsreisen, Bd. IV, 1907.
2. —, Die Halsorgane von Orycteropus afer-capensis (Pallas) und Tamandua tetradactyla L. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Schlund- und Kehlkopfes der Säugetiere in L. Schultze, Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika. G. Fischer, Jena 1909.
3. —, Über Herkunft und Entwicklung der Columella auris bei Testudo graeca. Anat. Anz., Bd. 40, 1911.
4. —, Über die Entwicklung des Visceralskelettes bei Testudo graeca. I. Die Entwicklung des Kiefer- und des Zungenbeinbogens (Columella auris) und der Paukenhöhle. Abhandl. d. K. B. Akad. d. Wiss., mathem.-phys. Kl., Bd. 25, Abh. 10, 1912.
5. L. Drüner, Studien znr Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen, I. Teil. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., 1902.
6. —, Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anat. Anz., Bd. 24, 1904.
7. H. Fürbringer, Beitrag zur Kenntnis der Kehlkopfmuskulatur. Inaug.-Diss., Jena 1875.
8. H. Fuchs, Bemerkungen über die Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen bei Kaninchen-Embryonen. Arch. f. Anat. und Physiol., anat. Abt., Suppl.-Bd., 1905.
9. —, Über das Hyobranchialskelett von Emys lutaria und seine Entwicklung. Anat. Anz., Bd. 31, 1907.
10. E. Gaupp, Die Reicbertsche Theorie (Hammer-, Ambos- und Kieferfrage). Arch. f. Anat. u. Entwicklnngsgesch., Jahrg. 1912, Suppl.-Bd., 1913.
11. C. Gegenbaur, Die Epiglottis. Eine vergleicbend anatomische Studie. Leipzig 1892.
12. E. Göppert, Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien, I. Morphol. Jahrb., Bd. 26, 1898.
13. —, Ebenso II. Teil. Morphol. Jabrb., Bd. 28, 1900.
14. —, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. Semon, Zoolog. Forschungsreisen, Bd. III, 1901.
15. —, Die Entwicklung des Mundes und der Mundhöhle mit Drüsen und Zunge; die Entwicklung der Schwimmblase, der Lunge und des Kehlkopfes bei den Wirbeltieren. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. II, 1, 1906, spez. S. 84–96. (Vgl. daselbst auch die ältere Literatur, welche hier nicht angeführt wird.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

16. D. J. Henle, Vergleichend anatomische Beschreibung des Kehlkopfes mit besonderer Berücksichtigung des Kehlkopfes der Reptilien. Leipzig 1839.
17. E. Kallius, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kehlkopfes. Anat. Hefte, Bd. 9, 1897.
18. —, Beiträge zur Entwicklung der Zunge. I. Amphibien und Reptilien. Anat. Hefte, Bd. 16, 1901.
19. —, Ebenso II. Teil, Vögel. Ebenda, Bd. 28, 1905.
20. —, Ebenso III. Teil, Säugetiere. Ebenda, Bd. 41, 1910.
21. B. W. Kunkel, The Development of the Skull of Emys lutaria. Journ. of Morphol., Bd. 23, 1912.
22. W. Lubosch, Die embryonale Entwicklung des Knorpelgewebes und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. Biol. Zentralbl., Bd. 29, 1909.
23. H. Lundvall, Über Demonstration embryonaler Knorpelskelette. Anat. Anz., Bd. 25, 1904 und Bd. 27, 1905.
24. K. Ogushi, Anatomische Studien an der japanischen dreikralligen Lippenschildkröte (Trionyx japonicus), I. Mitteilung. Morphol. Jahrb., Bd. 43, 1911.
25. —, Ebenso II. Mitteilung: Muskel- und peripheres Nervensystem. Ebenda Bd. 46, 1913.
26. —, Zur Anatomie der Hirnnerven und des Kopfsympathicus von Trionyx japonicus nebst einigen kritischen Bemerkungen. Ebenda Bd. 45, 1913.
27. —, Der Kehlkopf von Trionyx japonicus. Anat. Anz., Bd. 45, 1914.
28. K. Shiino, Beitrag zur Kenntnis der Gehirnnerven der Schildkröten. Anat. Hefte, Bd. 47, 1912.
29. F. Siehenrock, Über den Kehlkopf und die Luftröhre der Schildkröten. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Jahrg. 1899, Bd. 108, I.
30. —, Der Zungenbeinapparat und Kehlkopf samt Luftröhre von Testudo colcarata Schneid. Ebenda, Bd. 109, 1900.
31. —, Schildkröten aus Syrien und Mesopotamien. Annalen d. K. K. Naturhistor. Hofmuseums, Bd. 27. Nur Titel, weil nicht zugänglich.
32. V. Schmidt, Über die Entwicklung des Kehlkopfes und der Luftröhre bei Reptilien. Anat. Hefte, Bd. 48, 1913.
33. W. Spalteholz, Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten. Leipzig, S. Hirzel, 1911.
34. M. L. Walker, On the larynx of Monotremata. Stud. Mus. Zool. Univ. Coll. Dundee, vol. I, 1889.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel I.

Fig. 1. Modell des Hyobranchialskelettes und des Arywulstes im Chondrohlastemstadium. Rechte Seite. Ventralansicht. 100fache Vergr. Nat. Gr. Ektoderm im Bereich des Hyoidbogens und der VII. Muskulatur abgetragen. Quadratblastem nur teilweise dargestellt. Zeigt den Arywulst aboral vom Hyobranchialapparat, die skelettfreie Lücke zwischen beiden, darin die Reste der III. und IV. Branchialtasche und das Bogenrudiment am Arywulst.

Fig. 2. Modell des Hyobranchialapparates und der Kehlkopfanlage mit den Resten der Branchialtaschen von Embryo 5a. Vergr. 100 : 1, auf 3/4 verkleinert. Ventralansicht. Übergangsstadium zu Vorknorpel. Links sind Gefäße und Nerven entfernt, um die Reste der I. bis IV. Branchialtasche und ihrer Verhindungen mit dem Pharynx zu zeigen. Der Hyohranchialkörper ist nur bis zu den Processus anteriores laterales dargestellt; der Processus lingualis ist fortgelassen. Die Kehlkopfanlage ist im Vergleich mit Fig. 1 bereits bis über den ersten Branchialhogen hinaus oralwärts verschoben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel II.

Fig. 3. Modell der Arywülste, des Pharynxbodens und des Hyobranchialapparates von Embryo 50 a. Vergr. 50 : 1. Nat. Gr. Ansicht von oral und etwas von der rechten Seite. Vorknorpelstadium. Die dorsale und laterale Pharynxwand ist rechts entfernt, um die Lage der vorrückenden Arywülste am Pharynxboden zu zeigen.

Fig. 4. Dasselbe Modell von dorsal gesehen in gleicher Vergrößerung. Die Pharynxwand ist verdickt angegeben.

Tafel III.

Fig. 5. Modell des Hyobranchialapparates, der Anlagen des Kehlkopfes und der Trachea von Embryo 50 a. Vergr. 50 : 1. Auf $^3/_4$ verkleinert. Ventralansicht. Vorknorpelstadium. Zeigt erhebliche Asymmetrie an beiden Seiten und den ersten Branchialbogen der linken Seite bereits abgegliedert, den der rechten Seite noch im Zusammenhang mit dem Hyobranchialkörper.

Fig. 6. Dasselbe Modell nach Entfernung des Hyobranchialapparates. Nat. Gr. Zeigt die Kehlkopfanlage und die Trachea bis zur Gabelung von der Ventralseite.

Tafel IV.

Fig. 7. Modell des Hyobranchialapparates und des Kehlkopfes von Embryo 38 c. Ansicht von oral, dorsal und etwas von rechts. Vergr. 40 : 1, auf $^2/_3$ verkleinert. Zeigt alle Teile des Visceralskelettes. Hyobranchialapparat im Stadium des reifen Knorpels, Kehlkopfskelett im Übergang zu Jungknorpel. Die Dorsalwand des Cricoides ist median noch nicht ganz geschlossen.

Tafel V.

Fig. 8. Dasselbe Modell in schräger Ventralansicht.

Tafel VI.

Fig. 9. Mundhöhlenboden mit Zunge und Kehlkopf einer erwachsenen Testudo graeca, ca. 3fache Vergr. Besonders deutlich beiderseits der Sulcus laryngeus lateralis, die Frenula glottidis und die durch die Apices gestützten Seitenwände der Glottis.

Fig. 10. Hyobranchialapparat und Kehlkopf einer erwachsenen Testudo graeca, herauspräpariert und nach Aufhellung in ca. 6facher Vergrößerung gezeichnet. Auf $^3/_4$ verkleinert. Ansicht von vorn, etwas von oben und von rechts.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

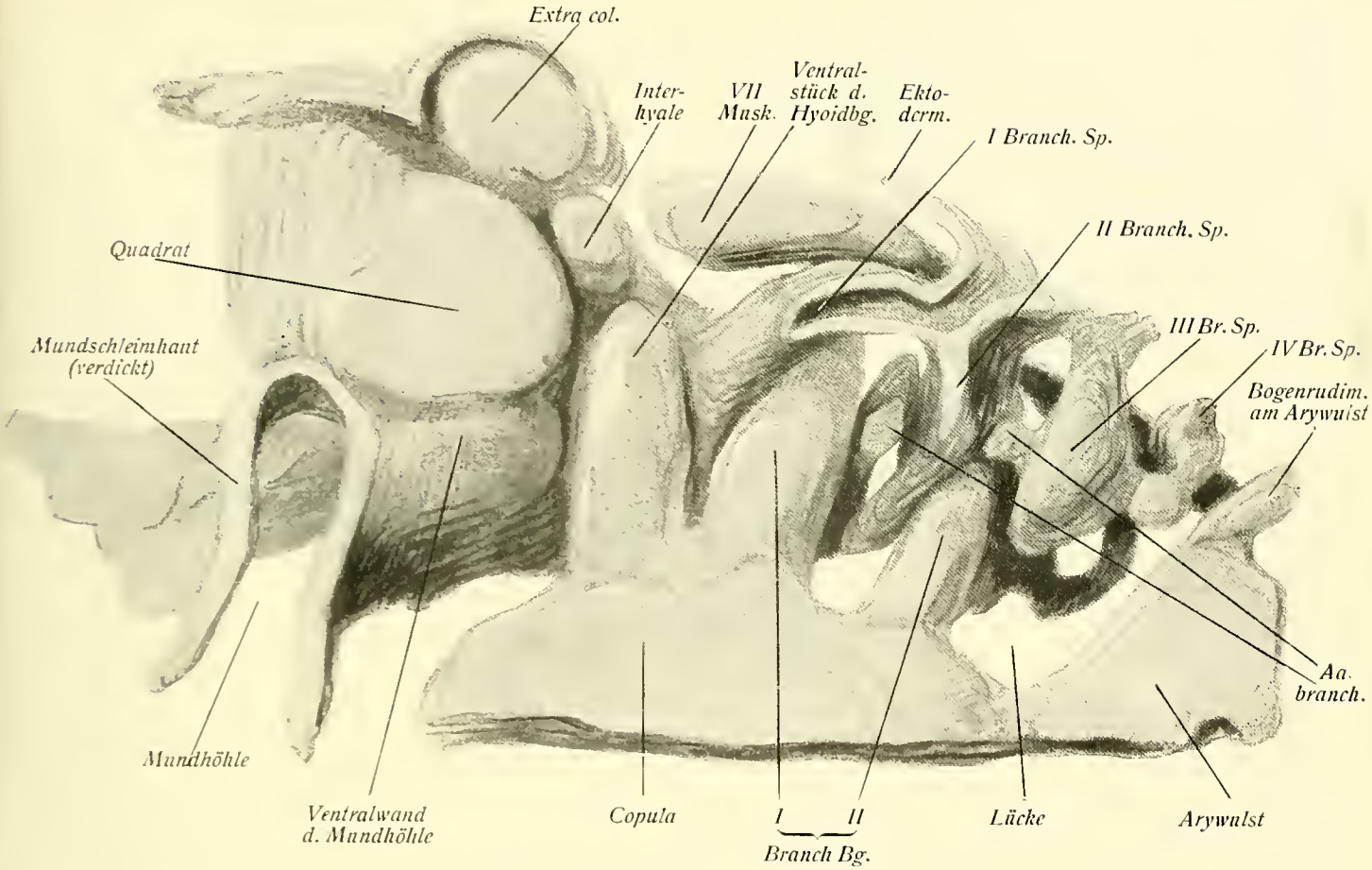

Fig. 1

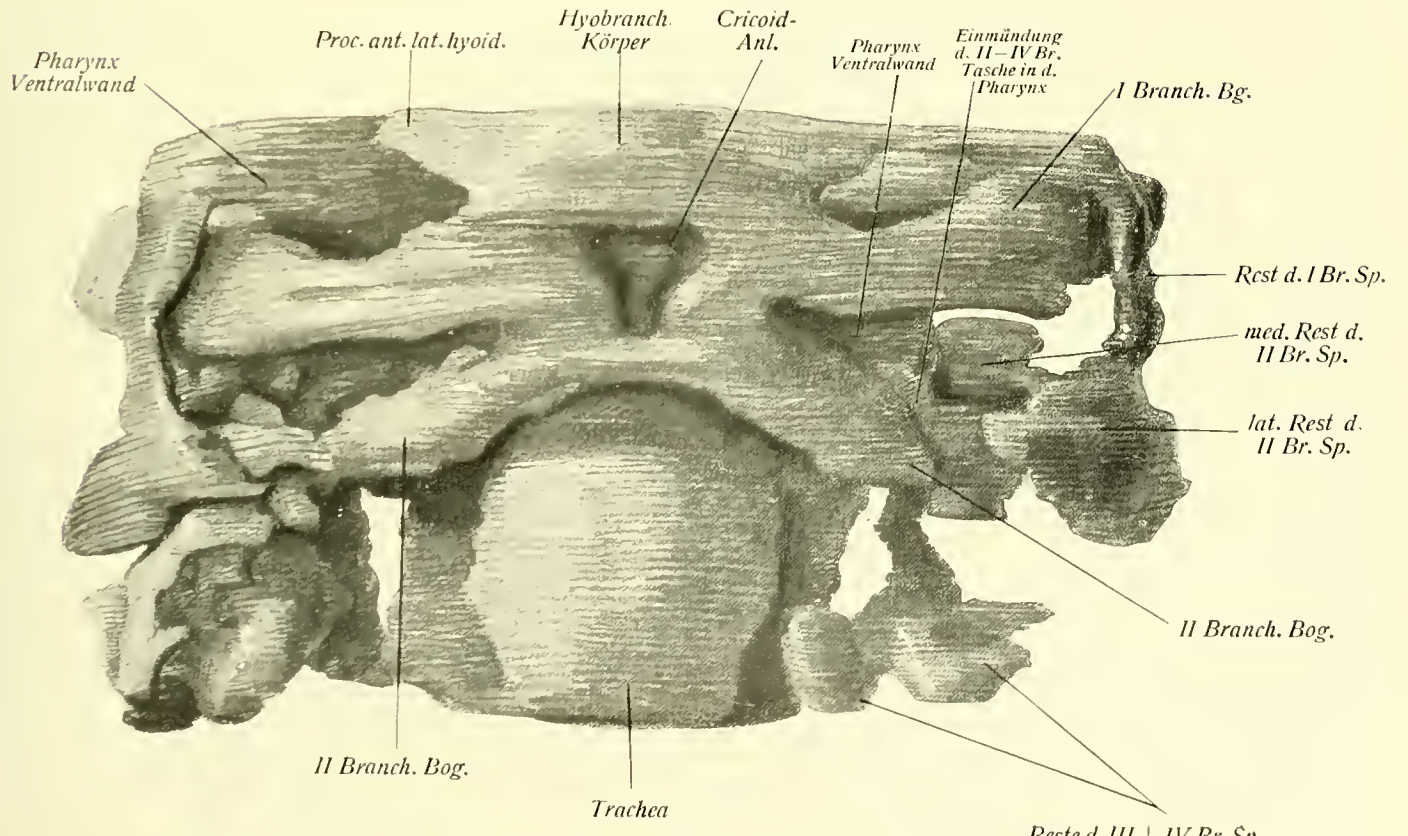

Fig. 2

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

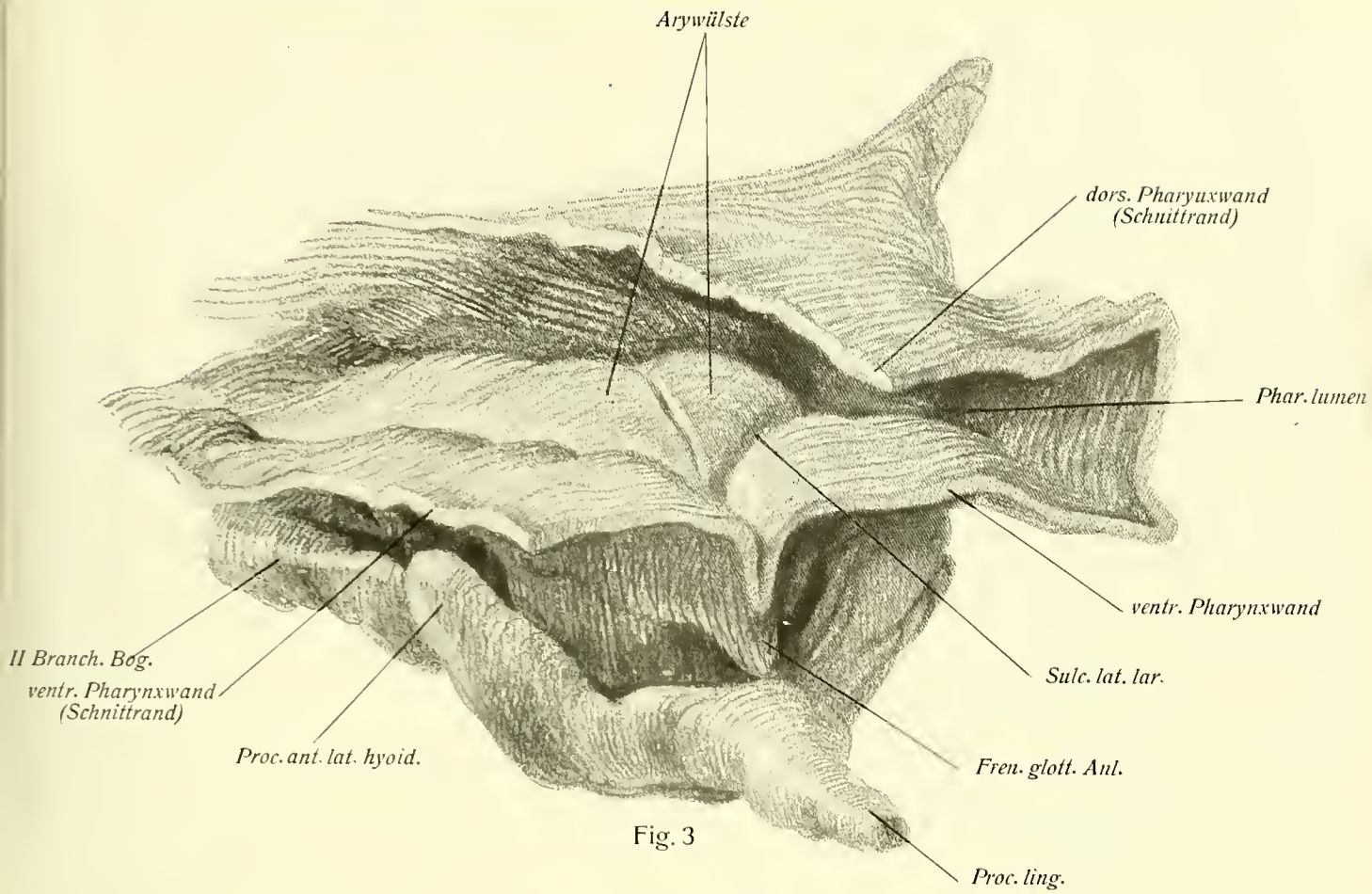

Fig. 3

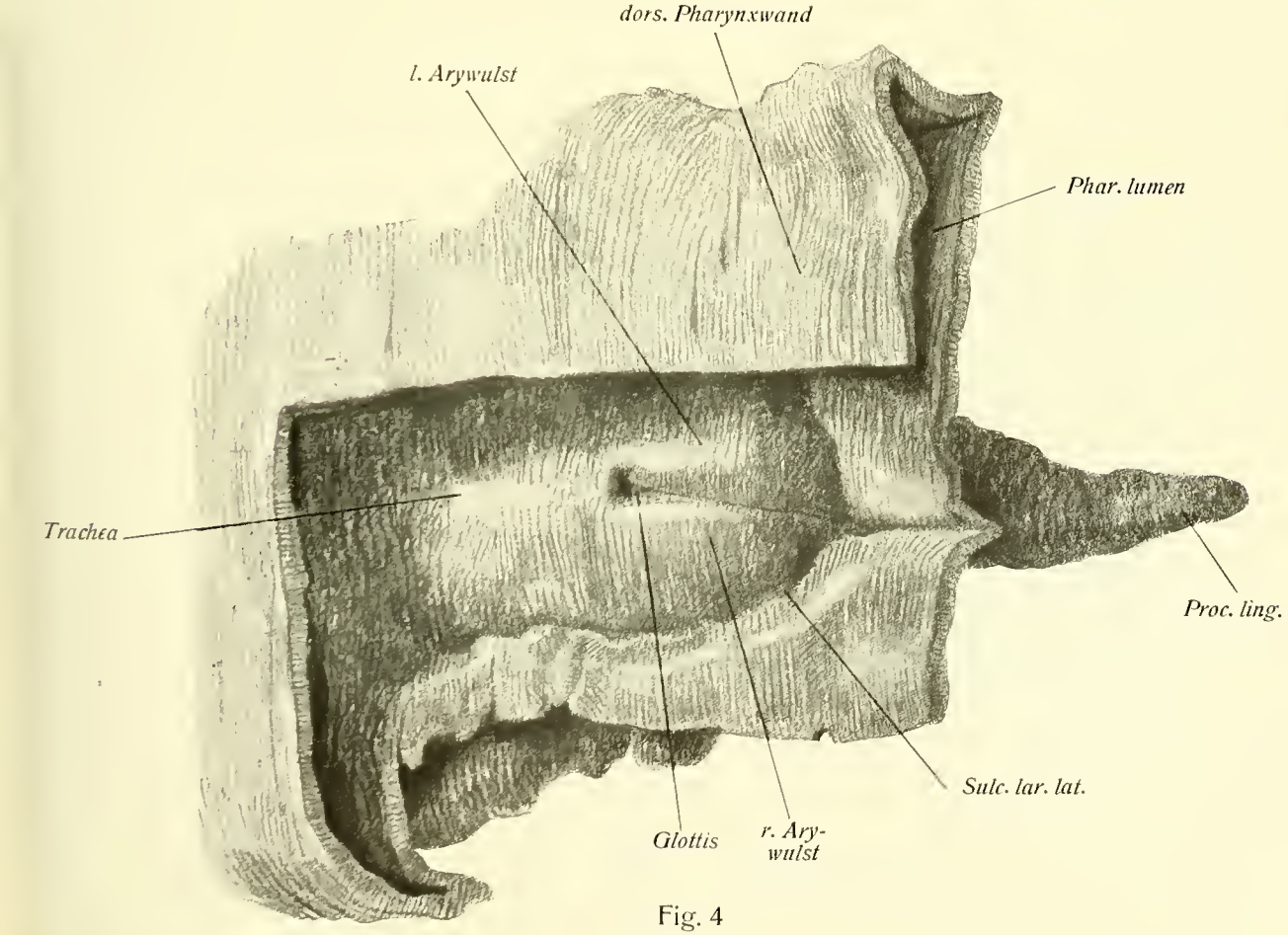

Fig. 4

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

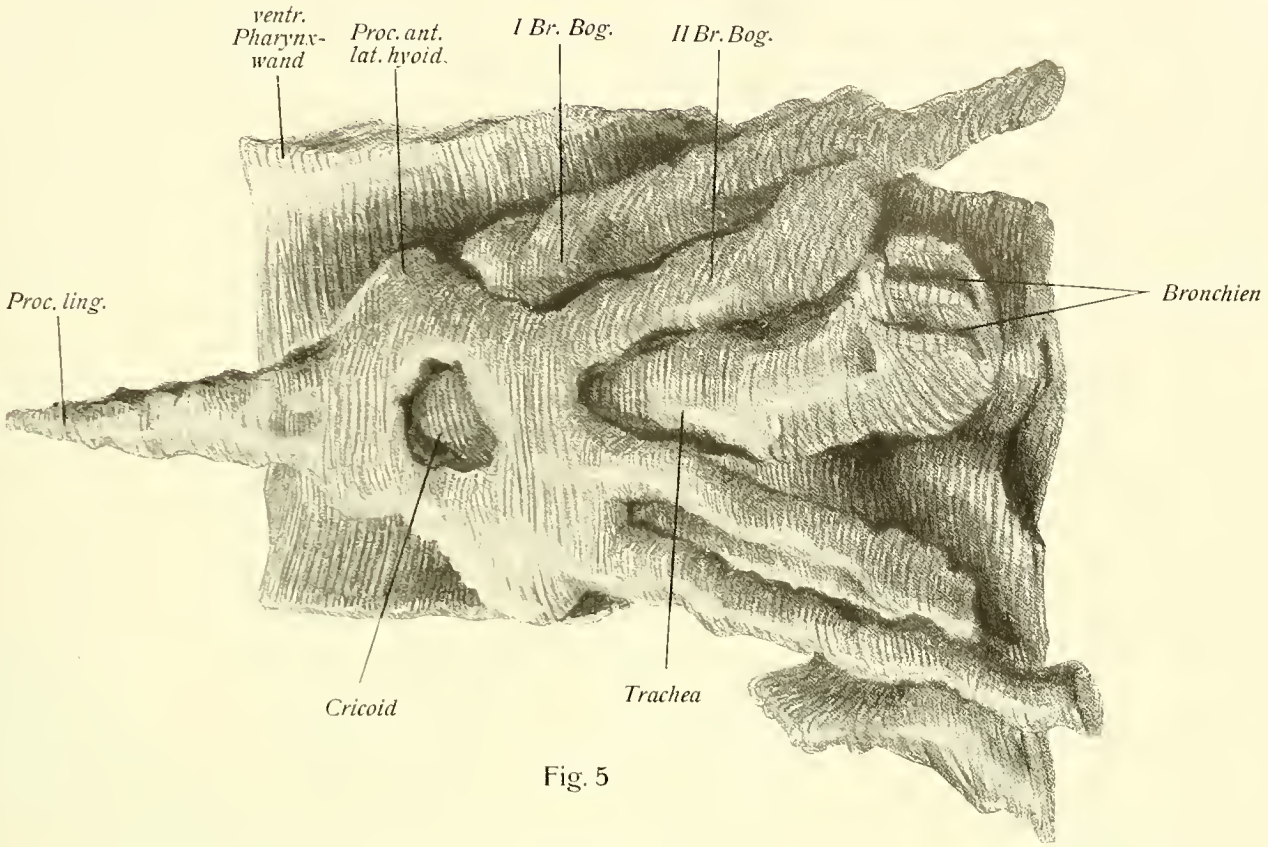

Fig. 5

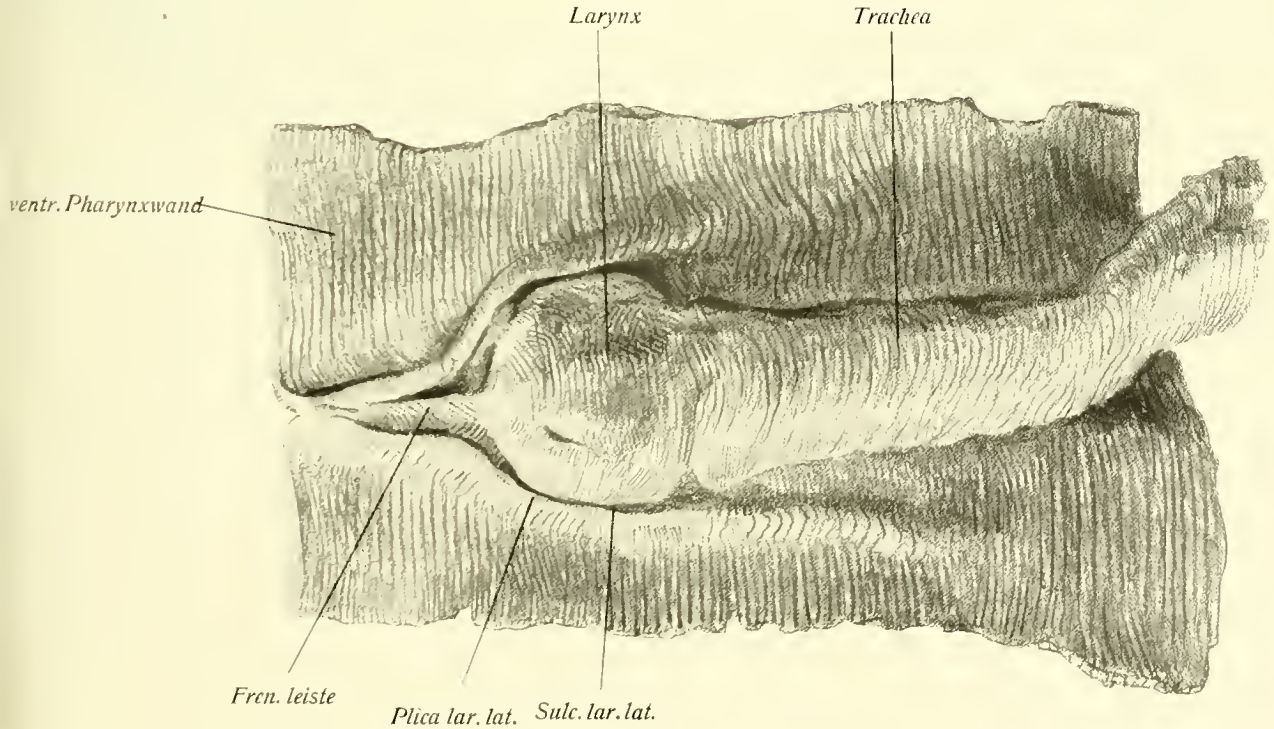

Fig. 6

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

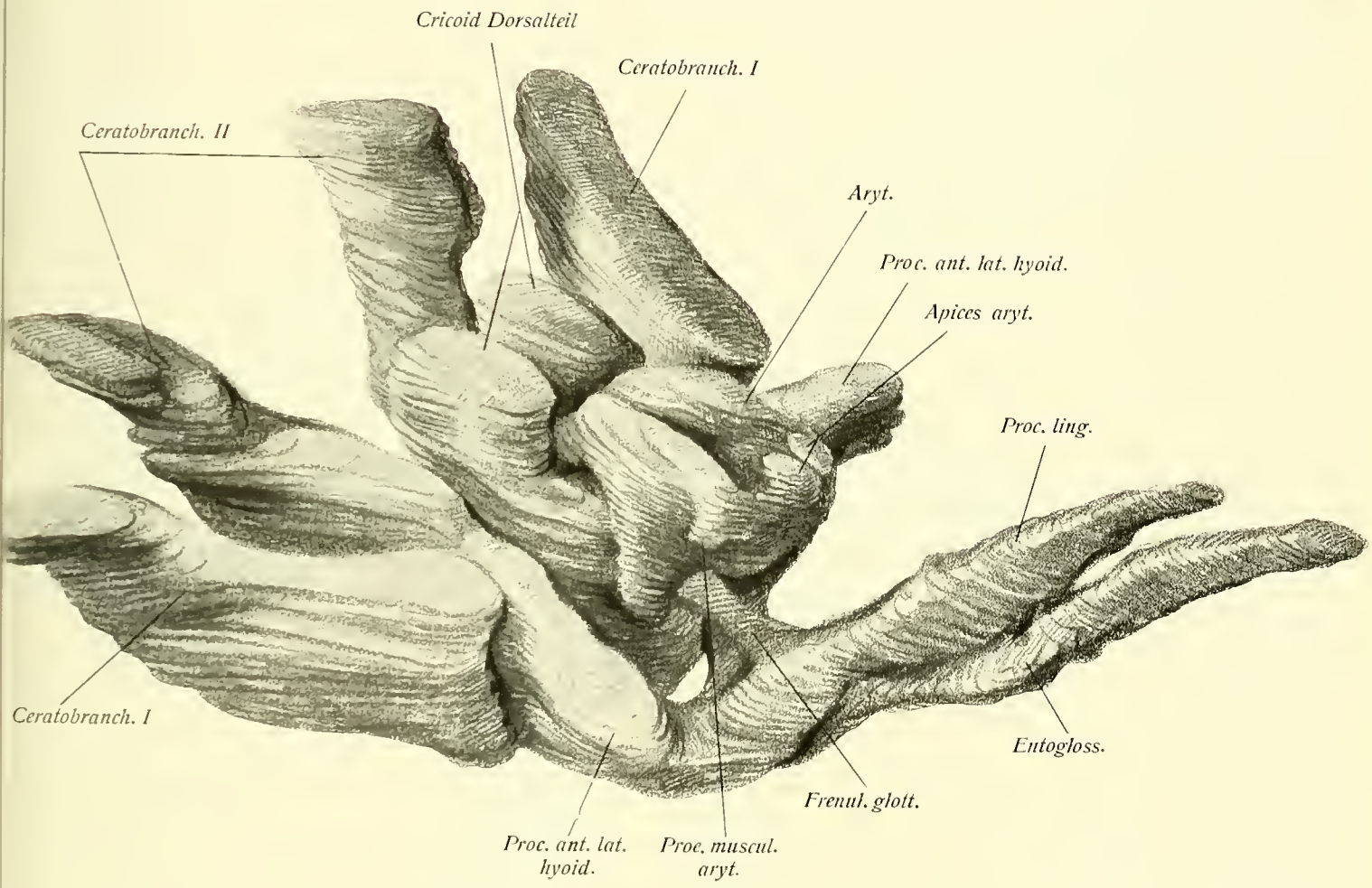

Fig. 7.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

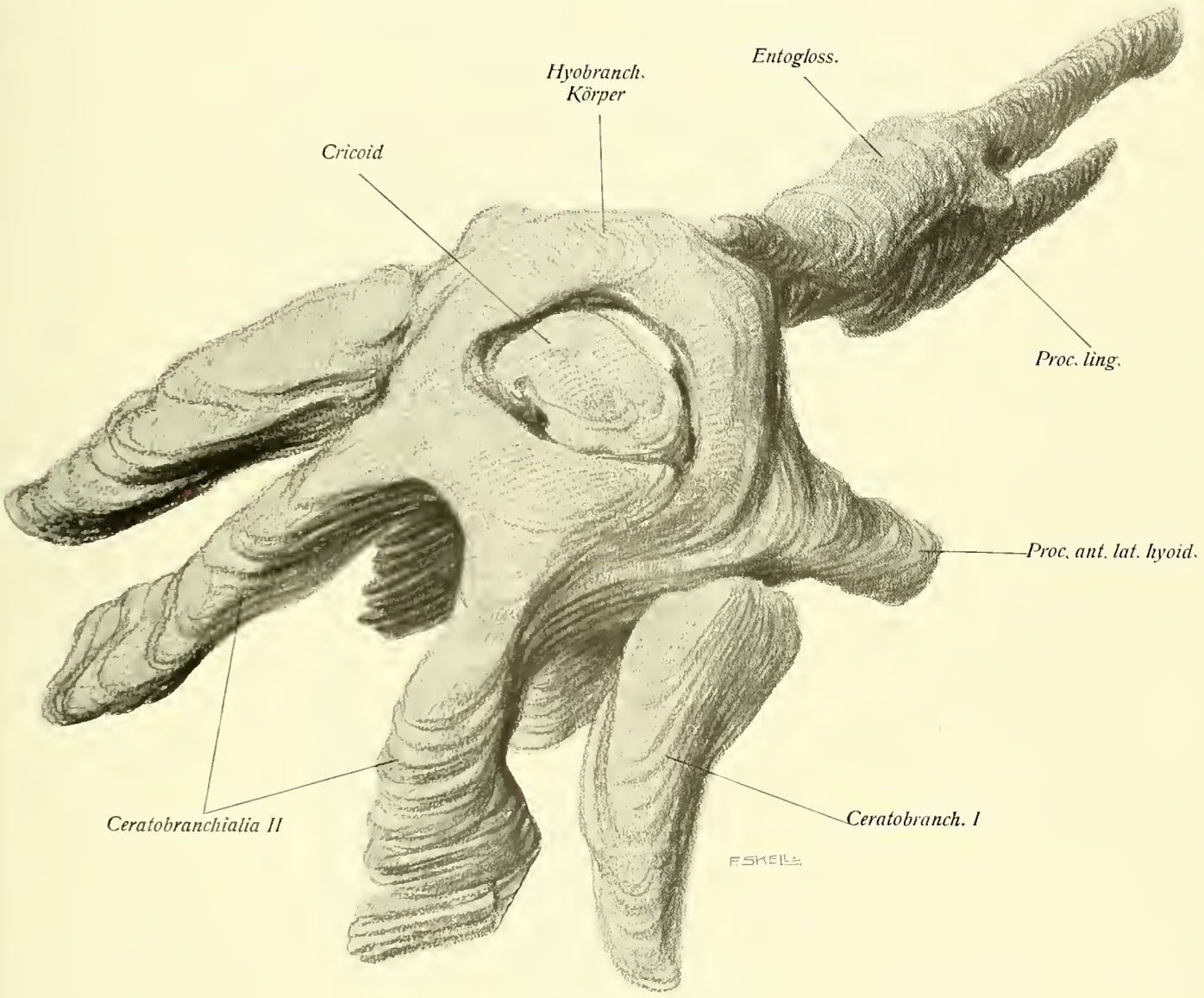

Fig. 8

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

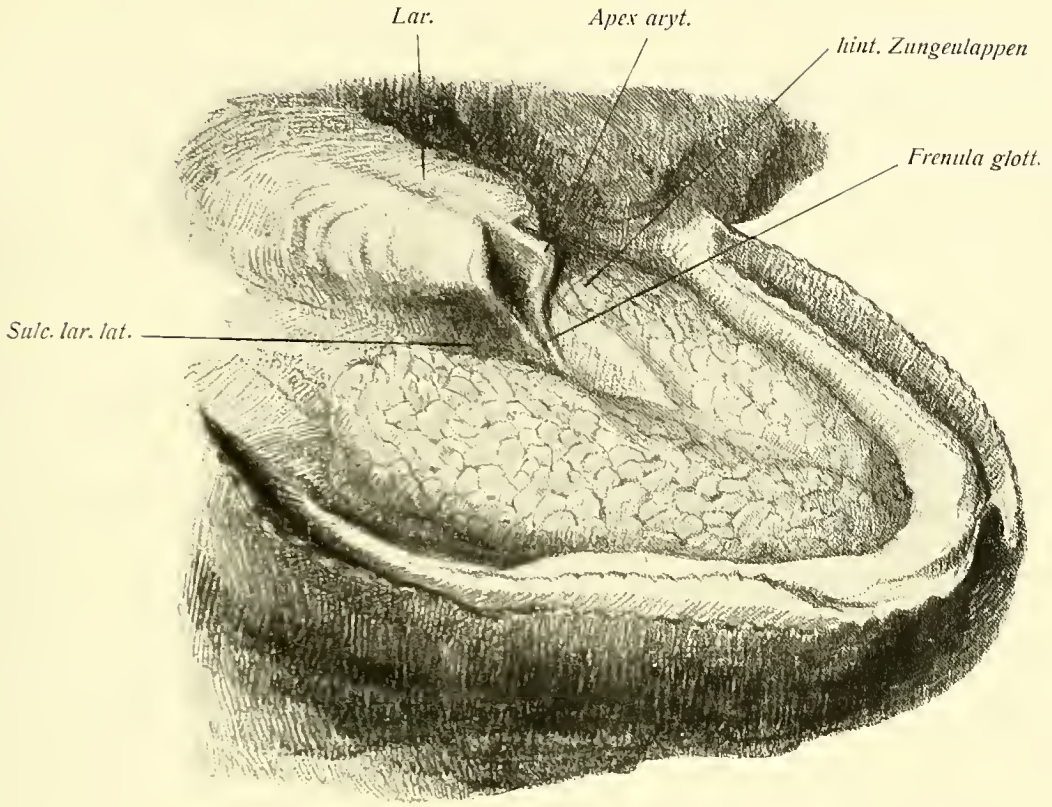

Fig. 9

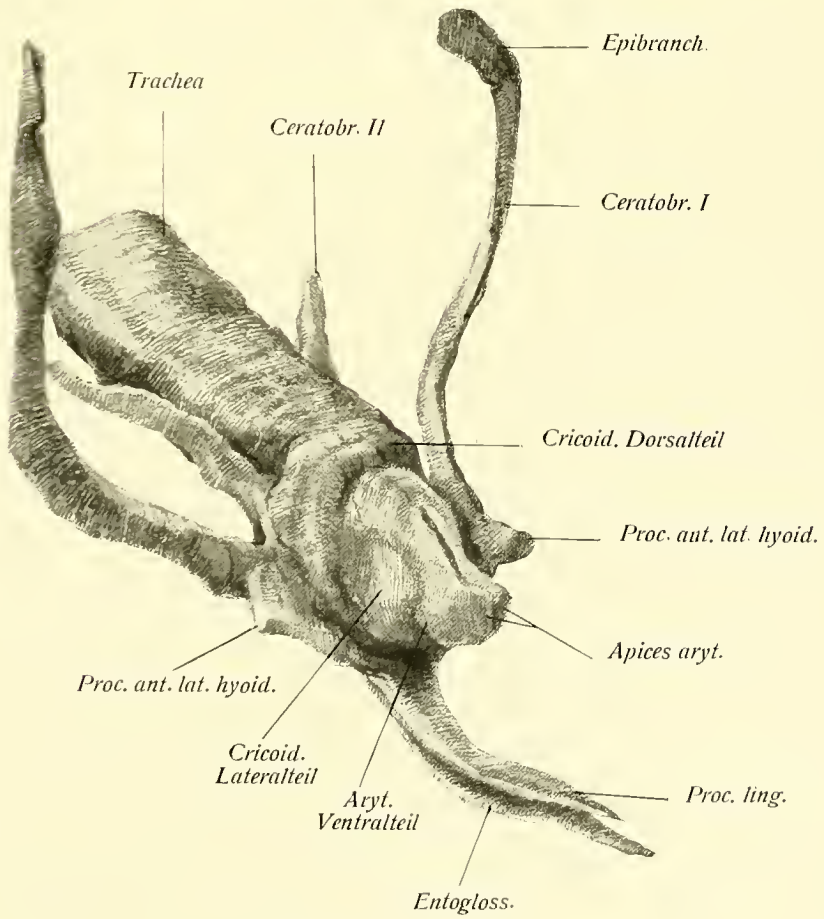

Fig. 10

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften - Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: 27

Autor(en)/Author(s): Bender Otto

Artikel/Article: Die Entwicklung des Visceralskelettes bei Testudo graeca. II. Die Entwicklung des Hyobranchialapparates und des Kehlkopfes 1-71