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

Der Kehlkopf von Protopterus annectens (Owen).

Anatomische Untersuchung.

Von

E. Göppert,
Heidelberg.

Mit Tafel VII und 5 Figuren im Text.

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

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

In den letzten Jahren ist durch eine lange Reihe von Arbeiten unsere Kenntnis vom Bau des Kehlkopfes der Amphibien und Amnioten wesentlich gefördert worden. Ein allgemeineres Ergebnis dieser Forschungen bildet die Gewinnung eines Einblickes in die stammesgeschichtliche Entwickelung des Kehlkopfes und seiner mit ihm in Korrelation stehenden Nachbarschaft. Es gelang, um damit einen der wesentlichsten Punkte zu bezeichnen, die Skelettteile, Muskeln und Nerven des Larynx auf Bestandteile des Kiemenapparates zurückzuführen.

Demgegenüber bedeutet es eine erhebliche Lücke unseres Wissens, daß bisher eine eingehende Prüfung des Einganges zum Luftweg der Dipnoër und namentlich eine Vergleichung seines Aufbaues mit dem des Kehlkopfes höherer Formen noch aussteht.

Diesen längst empfundenen Mangel habe ich durch Untersuchung von Protopterus annectens (Owen) teilweise zu beseitigen gesucht[1]). Eine kurze Angabe meiner Ergebnisse findet sich im Hertwigschen Handbuche der Entwickelungsgeschichte (Bd. II, S. 87 und 93, 1902); ihre eingehende Schilderung möge in dieser Festschrift einen Platz finden und als ein Zeichen meiner dankbaren Erinnerung an die Zeit gelten, welche ich am Zoologischen Institut zu Jena als Assistent Ernst Haeckels verleben durfte.

Seit der Entdeckung von Lepidosiren paradoxa, von welcher Form 1836 durch J. Natterer die erste Kunde kam, und dem Bekanntwerden des nahe verwandten Protopterus annectens durch R. Owens Beschreibung (1841) haben sämtliche Untersucher dieser so großes Aufsehen in der zoologischen Welt erregenden Tiere ihr Augenmerk mit Vorliebe auf die Respirationsorgane gerichtet. Wenn wir von den Lungen selbst absehen und uns gleich auf den Teil des Apparates konzentrieren, der uns hier besonders beschäftigen soll, so wurde bald festgestellt, daß ein unpaarer Kanal die Luft der Lunge zuführt, ein Ductus pneumaticus (Vestibulum pulmonum, Fig. 2, Taf. VII, *D. pn.*) Die Mündung dieses Ganges, vielfach als Glottis bezeichnet, liegt als ein longitudinal gestellter Schlitz ein Stück hinter dem Bereich des Kiemendarmes ventral und median am Anfang des Vorderdarmes. (Fig. 1 *Ad.*). Nur Hyrtl (1845) gibt für Lepidosiren an, daß der Aditus ductus pneumatici etwas nach rechts von der Medianebene abweiche. Die Grenze zwischen dem weiten Kiemendarm und dem engen Anfangsstück des Vorderdarmes, an dem eine Sonderung von Oesophagus und Magen noch nicht besteht, ist durch eine ventral gelegene, wulstige Falte ausgezeichnet (Fig. 1 *v.*), welche bereits Owen (1841) schildert und abbildet.

---

1) Vor dem Abschluß dieser Veröffentlichung erschien die vorläufige Mitteilung der Untersuchungen R. Wiedersheims über den Kehlkopf der Ganoiden und Dipnoër. Da wesentliche Verschiedenheiten in den Resultaten zwischen Wiedersheim und mir bestehen, scheint mir trotzdem die Darlegung meiner Ergebnisse nötig zu sein.

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

Die sog. Glottis, die wir besser Aditus laryngis nennen wollen, führt zunächst in einen niedrigen, schmalen und kurzen Gang, dessen Wand die Insertionen von Muskelbündeln des Dilatator aufnimmt (Fig. 5 *Ad.*, *M. ins*). Wir bezeichnen dieses Anfangsstück des Luftweges als Larynx. Dicht hinter dem Kaudalende des Aditus erweitert sich der Larynx und geht damit in den längeren, die Trachea vorstellenden Teil des Ductus pneumaticus über. Diese liegt anfänglich an der Ventralseite des Vorderdarmes, zieht dann an die rechte Seite des Darmes und mündet in den paarigen, den dorsalen Teil des Cöloms einnehmenden Lungensack (Fig. 2 *Pulm.*).

Allen Untersuchern fiel eine aus einem weißlichen festen Gewebe bestehende Platte auf (Fig. 1 *St. Pl.*), die vor dem Aditus laryngis in die ventrale Wand des Vorderdarmes eingelassen ist. Sie wurde für Lepidosiren durch J. Henle (1839), Th. Bischoff (1840) und J. Hyrtl (1845) beschrieben. Bei Protopterus kannte sie bereits R. Owen (1841) und W. Peters (1845), ferner R. Wiedersheim (1886) und W. N. Parker (1892). In neuester Zeit findet sie in einer vorläufigen Mitteilung R. Wiedersheims (1903) von neuem Berücksichtigung.

Diese **Stützplatte** wird allgemein als Faserknorpel bezeichnet; nur Hyrtl spricht von elastischem Knorpel. Von einer histologischen Untersuchung des Gewebes ist aber nirgends die Rede.

Wie aus dem bisher Bemerkten hervorgeht, hat die Stützplatte mit dem Ductus pneumaticus offenbar direkt nichts zu tun, sie liegt vor dessen Bereich. Der Ductus selbst entbehrt nach W. N. Parker (Protopterus, 1892) besonderer Stützelemente und bekundet dadurch ein wesentlich einfacheres Verhalten als der unpaare Teil des Luftweges der Tetrapoden. Im unvermittelten Gegensatz hierzu stehen aber die Angaben R. Wiedersheims (1903). Er beschreibt unter Beigabe von Abbildungen, gleichfalls für Protopterus, daß außer der Stützplatte auch Faserknorpelmassen in den Glottisrändern liegen. Das faserknorpelige Stützskelett erinnert „in seiner Anordnung an die Lateralknorpel der Amphibien und setzt sich auch noch in das Vestibulum pulmonis fort, welches dadurch eine gewisse Aehnlichkeit mit einer kurzen, durch Skelettelemente gestützten Trachea gewinnt“ (S. 522, 523). Am Schluß seiner Mitteilung fährt dann Wiedersheim (S. 533) fort: „Die in die faserige Grundmasse eingestreuten Knorpelkapseln liegen hier an vielen Stellen so dicht, daß die Zwischenmasse oft ganz verschwindet und fast der Eindruck von hyalinen Aryknorpeln hervorgerufen wird“[1]).

Während hier auf Aehnlichkeiten zwischen einem bei Protopterus angenommenen Skelett mit den Arytanoiden der höheren Formen hingewiesen wird, hat anderseits das Verhalten der Stützplatte zu einer Vergleichung mit der Epiglottis, eigentlich wohl nur mit dem Epiglottisknorpel herausgefordert, wie wir schon bei Th. Bischoff (1840) lesen. In neuester Zeit hat G. B. Howes (1887) die Möglichkeit direkter Beziehungen zwischen beiden Bildungen durchblicken lassen.

Die eigene Untersuchung der Stützplatte von Protopterus ergab folgendes[2]): Die Platte liegt median in der ventralen Wand des Anfangsteiles des Vorderdarmes (Fig. 1 und 3 *St. Pl.*). Sie beginnt dicht an der den Kiemendarm gegen den Vorderdarm abgrenzenden Schleimhautfalte (*v.*) und zieht von hier bis in die Nachbarschaft des Aditus laryngis, ohne ihn aber selbst zu erreichen. Sie bleibt um den Betrag der Dicke des aus glatten Muskelzellen bestehenden Sphincter laryngis vom Kehlkopf-

1) R. Wiedersheim gab in seinem Lehrbuch 1886 eine andere Schilderung (l. c. S. 622, 623). Nach der Beschreibung der Stützplatte sagt er, daß seitlich vom Aditus ductus pneumatici sich keine Spur von Knorpel findet, und daß dem Protopterus ein tracheales oder gar laryngeales Knorpelgerüst gänzlich abgeht.

2) Mein Material bestand in 5 Exemplaren von Protopterus. Von diesen diente das größte (35 cm lange) Tier der makroskopischen Präparation. Die Befunde liegen den Figuren 2 und 3 zu Grunde. Von den übrigen, nur wenig kleineren Exemplaren wurde die Gegend des Aditus laryngis in Serienschnitte zerlegt (2 Quer-, eine Sagittal- und eine Horizontalschnittserie).

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

lumen entfernte (Textfig. 2). Bei einem 35 cm langem Exemplar betrug die Länge der Platte 7 mm, ihre Breite vorn 4 mm, kaudalwärts verschmälert sie sich etwas. Sie bildet eine flache Rinne, der die Schleimhaut glatt anliegt, ohne, wie es in der ganzen Nachbarschaft der Fall ist, Längsfalten zu bilden (Fig. 4 *St. Pl.*). Die freigelegte Platte erscheint weißlich, undurchsichtig, bei Lupenbetrachtung nimmt man eine faserige Längsstreifung in ihr wahr, die wie wir sehen werden, auf ihrem feineren Gefüge beruht.

Die Stützplatte ist von einer Bindegewebsschicht umhüllt, welche oral zunächst nur an der Ventralseite, weiterhin aber auch dorsal eine derbe sehnige Beschaffenheit annimmt (Fig. 4 und Textfig. 1). Die Hüllschicht besteht aus Bündeln kollagener Fibrillen mit zahlreichen elastischen Fasern (s. u.), die zum großen Teil longitudinalen Verlauf einschlagen und von quer und schräg verlaufenden Zügen gekreuzt werden. Sie ist an der Dorsalseite der Platte identisch mit der Tunica propria der Schleimhaut des Vorderdarmes. So steht die Platte in inniger Verbindung mit dem bindewebigen Anteil der Mucosa.

Es ergaben sich ferner mehrfache Beziehungen der Stützplatte zur Muskulatur. An den Rändern des Vorderendes der Platte entspringt jederseits ein dickes Bündel glatter Muskelzellen, das an der Kiemen-Vorderdarmgrenze unter der Schleimhaut dorsalwärts zieht und, soweit es aus meinen Schnittserien festzustellen war, einen Sphincter der Uebergangsstelle bildet. Ferner inseriert, wie bereits J. Henle (1839) bekannt war, der (quergestreifte) sogenannte Dilatator laryngis mit einem großen Teil seiner Fasern an den kaudalen Teilen der Platte (Fig. 3 *M.*), ein Verhalten, das auch von R. Wiedersheim (1886, 1903) geschildert wurde. Endlich entspringen einzelne Bündel des aus glatten Muskelzellen sich aufbauenden Sphincter laryngis von ihrem Hinterrand.

Untersuchen wir eine Serie von Querschnitten durch die Stützplatte, so beobachten wir Verschiedenheiten ihrer Gestalt. Vorn stellt sie sich im Querschnitt als ein schmales Band dar, das in ganzer Breite annähernd gleiche Dicke besitzt. In ihrem kaudalen Teil erfolgt eine Verstärkung des medianen Gebiets, während die Ränder zugeschärft auslaufen (Fig. 4 *St. Pl.*). Eine Verdickung der Hüllschicht an der ventralen Seite bildet einen medianen Kiel, der mit der Raphe zwischen den beiden Hälften des Constrictor pharyngis (*C.*) in Verbindung tritt. Es besteht hier ein ungemein fester Zusammenhang zwischen der Platte und jener Naht, der, wie wir gleich sehen werden, auch die innere Struktur der ersteren beeinflußt, und so kommt hier noch eine weitere Beziehung des Stützgebildes zur Muskulatur der Nachbarschaft zur Beobachtung.

Es wird nun vor allem die Frage zu erörtern sein, welchen histologischen Bau denn eigentlich die Stützplatte besitzt. Mit Delafieldschem Hämatoxylin und Eosin gefärbte Schnitte meines leidlich gut konservierten Materials geben uns hier Aufschluß. Es wurden ferner Färbungen mit Orceïn, Resorcin-Fuchsin und Bleu de Lyon vorgenommen.

Wir stellen zunächst fest, daß die aus Bindegewebe bestehende Hülle nach innen zu kontinuierlich in das Gewebe der Stützplatte selbst übergeht. Die zelligen Elemente beider sind gleichartig. Es handelt sich um verästelte Zellen (Fig. 6). Den großen, chromatinreichen Kern umlagert eine Schicht von Protoplasma, von welcher aus sich Fortsätze weit in die Intercellularsubstanz hinein erstrecken und sich hier verzweigen.

In meinen Präparaten liegen die Zellen in weiteren oder engeren Hohlräumen, füllen also den sich ihnen bietenden Raum innerhalb der Intercellularsubstanz nicht aus. Das Gleiche gilt von einzelnen der Fortsätze des Zellleibes (Fig. 6). Von der Oberfläche des Zellleibes gehen zur Grenze der Hohlräume vielfach dünne Züge von Protoplasma, so daß die Zelle auf dem Schnitt die Gestalt von

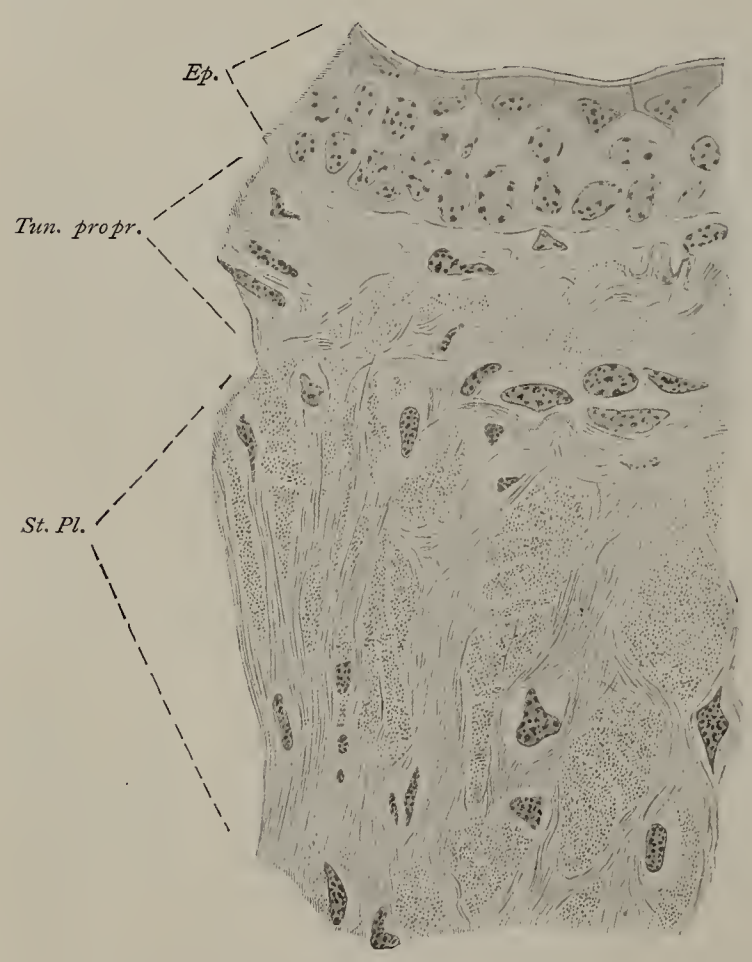
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sternen aufweist. Ein ganz entsprechendes Verhalten zeigen viele Zellen der Hülle der Stützplatte; aber ebenso auch die von dichtgewebten Bindegewebszügen umgebenen Zellen des Stratum proprium der Mucosa. So liegt es nahe, die pericellulären Räume als Kunstprodukte aufzufassen, entstanden durch eine Schrumpfung des Zellprotoplasmas und vielleicht auch der Intercellularsubstanz. Die Annahme wird dadurch gestützt, daß es nicht gelingt, durch Färbung irgend eine die pericellularen Räume einnehmende Substanz nachzuweisen. Es besteht keine den Knorpelkapseln vergleichbare Bildung.

Die Intercellularsubstanz hat nirgends homogene Beschaffenheit, so daß sie etwa im mikroskopischen Bild an die des hyalinen Knorpels erinnern könnte. Sie hat überall einen fibrillären Aufbau. Zwischen den Fibrillen ist eine besondere Kittsubstanz nicht nachweisbar. Am vollkommensten treten die Fibrillen an ungefärbten, in Wasser oder Alkohol untersuchten Schnitten hervor.

Die Fibrillen sind überwiegend kollagener Natur. Mit Orceïn und Resorcin-Fuchsin gefärbte Schnitte weisen aber auch elastische Fasern auf. In größerer Menge liegen sie in den Fibrillenbündeln der Hüllschicht, einzelne verstreut im Innern der Platte. In der Mehrzahl ziehen sie in longitudinaler Richtung.

Der Aufbau der Intercellularsubstanz ist nun keineswegs gleichartig. An manchen Stellen, wie eine solche in Fig. 6 abgebildet ist, bilden die Fibrillen ein ungemein feines Filzwerk. Die einzelnen äußerst dünnen Fibrillen laufen isoliert voneinander, ohne Bündel zu bilden, und durchflechten sich in verschiedenster Richtung. Es besteht an solchen Stellen keine bestimmte Zugrichtung der Fasern.



In dem größten Teil des Gewebes der Stützplatte liegen die Dinge aber anders (Textfig. 1); die Fibrillen legen sich hier zu Bündeln verschiedener Stärke zusammen, kleinere Bündel vereinen sich zu größeren Komplexen. In diesen Bündeln, in denen auch elastische Fasern laufen, scheinen manchmal die Fibrillen etwas verdickt zu sein, vielleicht handelt es sich dabei um einen dichten Aneinanderschluß mehrerer Primitivfibrillen. Zwischen den Bündeln lagern die Zellen.

In dem Verlauf der Fibrillenbündel besteht Gesetzmäßigkeit (Textfig. 1). Ein großer Teil derselben zieht in longitudinaler Richtung, wie es auch schon in der Hüllschicht der Fall ist. Sie treten

Fig. 1. Protopterus annectens. Stück aus der Mitte des kaudalen Abschnittes der Stützplatte mit dem darüber lagernden Teil der Schleimhaut des Vorderdarmes. Querschnitt, 280 : 1. Die Zeichnung ist bei 560-facher Vergrößerung entworfen. Zur Orientierung ist Fig. 4, Taf. VII zu vergleichen. *Ep.* Epithel des Vorderdarmes (mit Kutikularsaum), *Tun. propr.* Tunica propria der Schleimhaut, gleichzeitig Hüllschicht der Stützplatte, *St. Pl.* Gewebe der Stützplatte, bestehend aus zum Teil im Quer-, zum Teil im Längsschnitt getroffenen Fibrillenbündeln mit Bindegewebszellen.

auf dem Querschnitt der Stützplatte quer getroffen als punktierte Felder deutlich hervor. Ein anderer Teil der Bündel zieht von der dorsalen gegen die ventrale Seite der Platte. Sie laufen in den kaudalen Teilen der Platte gleichzeitig etwas kaudalwärts, und so fließen hier longitudinale und dorso-ventrale

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

Bündel ineinander. In der Gegend der Medianebene treten eine große Zahl von ihnen aus dem Bereich der Stützplatte aus und strahlen in die Raphe des Constrictor pharyngis ein. Hieran nehmen auch die longitudinalen Bündel der Hüllschicht teil, und so kommt die innige Verbindung zwischen Naht und der Stützplatte zu stande, welche vorhin erwähnt wurde. Zwischen den Faserbündeln lagert das an erster Stelle geschilderte Gewebe, ohne scharfe Abgrenzung, vielmehr unter allmählichem Uebergang der einen in die andere Form.

Die Stützplatte ist sehr arm an Blutgefäßen, nur hier und da wird ein Gefäß auf dem Schnitt getroffen.

Betrachtet man den Charakter des Gewebes der Platte, so wird man nicht anstehen, es als Bindegewebe zu bezeichnen. Nach meinen Präparaten liegt kein Grund vor, hier von einem Faserknorpel zu sprechen; es fehlen alle Hinweise auf das Bestehen einer Kittsubstanz zwischen den Fibrillen oder in der Umgebung der Zellen, welche mit der Grundsubstanz des Knorpels oder Knorpelkapseln verglichen werden könnten.

Ich habe nun weiter bei 4 Exemplaren von Protopterus an Schnittserien die Nachbarschaft des Aditus laryngis und die Wand des Ductus pneumaticus auf das genaueste untersucht, aber hier keine Spur von Stützelementen finden können, so daß ich mich in offenem Widerspruch zu R. Wiedersheims Darstellung befinde (1903) und mich W. N. Parkers (1892) oben angeführter Mitteilung anschließe. Wie Fig. 5 und Textfig. 2, S. 125 zeigen, ist zur Seite des Aditus der ganze nach außen vom Epithel gelegene Bezirk, abgesehen vom Bindegewebe, durch Bündel glatter Muskelzellen (*Sph.*) eingenommen, zwischen denen quergestreifte Fasern des sogenannten Dilatator (*M. ins.*) in das Stratum proprium der Mucosa einstrahlen. Weiter nach außen liegt die Muskelmasse des Dilatator selbst (*M.*), dazwischen Zweige des die Gegend versorgenden Vagusastes (*N.*). Für Stützknorpel fehlt der Platz. Ebensowenig gelang es mir, in der Raphe (*R.*) zwischen den symmetrischen Hälften des Constrictor pharyngis (*C.*) oder innerhalb der Muskelmasse des letzteren den von Wiedersheim (Fig. 2, S. 523) abgebildeten Faserknorpel zu finden. Die Raphe ist durchaus rein bindegewebig (Fig. 4 u. 5, Taf. VII), und zwischen den Muskelfasern liegt ausschließlich an elastischen Fasern reiches Bindegewebe.

Auch wenn wir davon absehen, daß zur Seite des Larynx und des Ductus pneumaticus die von R. Wiedersheim angenommenen Stützelemente tatsächlich nicht nachweisbar sind, so ist immerhin das Bestehen einer starken, scharf begrenzten Stützplatte in nächster Nachbarschaft des Aditus laryngis ungemein beachtenswert, und es fragt sich, ob in ihr nicht doch der Ausgangspunkt von laryngealen Skelettteilen höherer Formen erblickt werden kann. Die Skelettteile, die hier in Frage kommen können, bestehen aus Knorpelgewebe, und zwar aus hyalinem oder elastischem, auch stellenweise (bei Siren und Amphiuma) Faserknorpel, und es wird sich zunächst fragen, ob denn überhaupt ein Gewebe, wie es in der Stützplatte nach unserer Schilderung vorliegt, die Matrix für knorpelige Teile abgeben kann.

Unsere Kenntnisse vom Knorpelgewebe sind in den letzten Jahren ungemein vertieft worden. Wir sind über die Chemie des Knorpels durch C. Th. Mörner (1889), Schmiedeberg (1891), Wolters (1891) und P. Morawitz (1902) aufgeklärt worden, durch eine Reihe von Untersuchungen, von denen aus jüngster Zeit vor allem die von Fr. C. C. Hansen, J. Schaffer und von F. K. Studnička hervorzuheben sind, über die gesamte Histologie des Gewebes eingehend unterrichtet worden und wissen, daß das Knorpelgewebe chemisch und strukturell weitgehende Verschiedenheiten aufweisen kann.

Die verschiedenen Formen des Knorpelgewebes sind nicht prinzipiell voneinander verschieden. Es hat sich aber auch klar herausgestellt, daß die Grenzen des Knorpelgewebes gegen das Bindegewebe nicht scharf gezogen sind, sondern daß das eine Gewebe in das andere übergehen kann. Ontogenetisch

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

wie auch offenbar phylogenetisch wandelt sich Bindegewebe in Knorpel um, umgekehrt kann typischer hyaliner Knorpel eine Umbildung in ein nur als Bindegewebe zu bezeichnendes Gewebe erfahren.

Wir haben nun die Aufgabe, die Eigenschaften unserer Stützplatte mit denen des Knorpelgewebes zu vergleichen. Betrachten wir zunächst die Zellen (Fig. 6, Taf. VII), so unterscheiden sie sich sehr auffallend von den Elementen der meisten Knorpel durch ihre Ausläufer. Es ist aber eine längst bekannte Tatsache, auf die in jüngster Zeit O. V. Srdínko (1903) von neuem aufmerksam gemacht hat, daß im jugendlichen Knorpel vielfach verästelte Zellen vorkommen, die später ihre Ausläufer einbüßen. Ebenso ist es lange bekannt, daß auch im ausgebildeten Wirbeltierkörper sternförmige Knorpelzellen bestehen, die sogar miteinander anastomosieren können. Derartige Zustände bestehen im sogenannten Schleimknorpel von Ammocoetes, ein Gewebe, das bei der Metamorphose des Tieres zum Teil zu Hyalinknorpel wird (s. vor allem J. Schaffer 1896), sie bestehen aber auch im typischen hyalinen Knorpel, und zwar, wenn wir von ihrem Vorkommen in Enchondromen absehen, im Skelett von Selachiern und Ganoiden. Ich verweise hierfür auf O. Van der Stricht (1887), der die reiche ältere Literatur eingehend verarbeitete und neue Beobachtungen hinzufügte, und F. K. Studnička (1903a und b). Von älteren Autoren sei nur F. Leydig (1852) und C. Gegenbaur (1872, S. 239) erwähnt.

Was die Intercellularsubstanz anlangt, so ergaben sich, wie wir sahen, in ausgedehnter Verbreitung in der Stützplatte Stellen, die den Charakter typischen fibrillären Bindegewebes trugen (Textfig. 1, *St. Pl.*). Hier kommen aber vor allem Stellen in Betracht, wie sie Fig. 6 zeigt, in denen feine Fibrillen in dichter Verfilzung die Intercellularsubstanz bilden.

Schon längst sind fibrilläre Strukturen auch in der Intercellularsubstanz des hyalinen Knorpelgewebes beschrieben worden, so von C. Gegenbaur (1872) am Selachierschädel. Die Kenntnis von einem fribrillären Bau des Hyalinknorpels geht aber vor allem auf Tillmanns zurück (1872, 1877), der die Einlagerung kollagener Fibrillen in eine, mucinartige Bestandteile enthaltende Kittmasse nachwies. Wieder ist es dann O. Van der Stricht (1887), dem wir die nächsten Fortschritte in dieser Erkenntnis verdanken, und endlich muß hier mit besonderem Nachdruck auf die bedeutsamen Untersuchungen Fr. C. C. Hansens (1899, 1901) hingewiesen werden.

Hansens Untersuchungen erstrecken sich auf eine ungemein große Zahl verschiedener Knorpel aus allen Wirbeltierklassen. Allgemein fand er, daß die Intercellularsubstanz einen Filz feiner kollagener Fibrillen einschließt. Die Fibrillen haben keine Neigung zur Bildung von Bündeln, sondern laufen isoliert. Sie sind eingelassen in eine amorphe Kittmasse von ausgesprochener Basophilie. Dieser chemische Charakter wird bedingt durch den Gehalt an Chondroitinschwefelsäure. Aber auch mit den kollagenen Fibrillen ist diese Säure in chemischer Verbindung. Durch die Kittsubstanz werden nun die kollagenen Bestandteile des Knorpels verdeckt oder, wie sich Hansen ausdrückt, maskiert. Die Grundsubstanz erscheint dadurch hyalin. Entfernt man die Chrondroitinschwefelsäure, so werden die Fibrillen demaskiert und mittels bestimmter Färbungen darstellbar.

Es liegt uns nicht ob, zu entscheiden, ob wirklich überall das Kollagen des hyalinen Knorpels fibrillär differenziert ist; daß es in weiter Ausdehnung der Fall ist, dürfte keinem Zweifel unterliegen, und dies ist für uns von Wichtigkeit. Vielen Stellen der Stützplatte des Protopterus würde zur Uebereinstimmung mit hyalinem Knorpel also nur die für das Knorpelgewebe charakteristische Kittmasse fehlen. Ihr Mangel bildet aber keinen durchgreifenden Differenzpunkt zwischen dem Stützplattengewebe und dem Hyalinknorpel, denn es kann nach allem keinem Zweifel unterliegen, daß unter gegebenen Bedingungen die Elemente eines fibrillären Stützgewebes auch jene Substanzen zu liefern im stande wären. Nicht nur unsere Kenntnis des Knorpelgewebes selbst führt zu dieser Ansicht, sie wird auch gestützt

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

durch unsere Vorstellungen von den weitgehenden Fähigkeiten bereits differenzierter Gewebe, wie sie auf Grund der neuzeitlichen experimentellen Forschung gewonnen worden sind.

So kommen wir zu dem Schluß, daß seitens der Histologie keine Bedenken erhoben werden könnten, wenn jemand versuchen sollte, die Stützplatte von Protopterus und Lepidosiren zu weiter reichenden phylogenetischen Spekulationen über die Entstehung des Kehlkopfskelettes der Amphibien und Amnioten zu verwerten. Es fragt sich aber, ob die allgemein morphologischen Verhältnisse einem solchen Beginnen günstig erscheinen.

In Betracht zu ziehen wäre hier zunächst das primitive Laryngo-trachealskelett. Im einfachsten uns bekannten Zustand wird dasselbe von einem Paare von Knorpelstäben gebildet, den Cartilagines laterales, wie sie, freilich wohl nicht mehr in primitivster Form, bei Necturus und Proteus bestehen. J. Henle (1839), dem wir diese Kenntnis verdanken, hat dann weiter gezeigt, wie als Differenzierungen dieser einfachen Knorpel die Arytänoide, das Cricoid und die Trachealringe aufzufassen sind. Es kommt in der Tierreihe zu einer Zerlegung der Cartilagines laterales, gleichzeitig zu einer Vereinigung symmetrisch lagernder Teile beider Stücke dorsal oder ventral vom Luftweg.

Vielfach gibt sich noch die Zusammengehörigkeit der Glieder dieses Laryngo-trachealskelettes zu erkennen. Unter den Amphibien tritt die alte Einheit der Cartilago lateralis besonders bei Siren, Amphiuma und Menopoma hervor, bei den Reptilien ist die manchen Ophidiern zukommende Kontinuität zwischen den Arytänoiden und den Seitenteilen des Ringknorpels als primitives Verhalten zu deuten; bei den Säugern endlich bestehen in frühen ontogenetischen Stadien an der lateralen Seite des Luftweges Verbindungen zwischen Arytänoid, Cricoid und Trachealringen, die auch hier den ehemaligen Bestand eines einheitlichen Knorpelstabes als eines ursprünglichen Zustandes erhärten[1]).

Nun liegen aber die Cartilagines laterales und ihre Abkömmlinge zur Seite des Luftweges, in einer Gegend, wo bei Protopterus tatsächlich keine Spur von Skelettelementen zu finden ist, wie ich im Gegensatz zu Wiedersheim nochmals betone (vergl. Textfig. 5, S. 129, *P. ar.*, und Fig. 5). Sie reichen nicht bis zu der Stelle heran, wo dort die Stützplatte lagert. Nirgends finden sich Hinweise darauf, daß sie aus einem unpaaren Stück hervorgegangen sind. Freilich bestehen auch zwischen den beiden Arytänoiden in einzelnen Fällen Verbindungen, so bei Siren und bei Amphiuma, vorübergehend sogar bei Embryonen von Echidna (s. meine Abhandlung von 1902), aber diese Brücken liegen in beiden Fällen kaudal von der Kehlkopfmündung, vereinigen die kaudalen Teile beider Stellknorpel miteinander, und zwar bei Amphiuma ventral, bei Siren und Echidna dorsal vom Larynx. Es sind offenbar sekundäre Erwerbungen. Endlich ist es mir nicht möglich, den Musculus dilatator, der bei Protopterus zum Teil an der Stützplatte inseriert, mit dem an der Cartilago lateralis resp. dem Arytänoid anhaftenden Dilatator der höheren Formen in Beziehung zu bringen, wie wir unten noch zeigen werden.

So fehlen also für meine Betrachtungsweise völlig die Anhaltspunkte, um die Stützplatte und die Cartilagines laterales in genetische Verbindung miteinander zu bringen.

Auf der anderen Seite ist, wie wir schon sahen, die Stützplatte von Protopterus mit dem Epiglottisskelett der Säugetiere in Beziehung gebracht worden.

Es ist gewiß zuzugeben, daß der Gedanke C. Gegenbaurs (1892), daß der Epiglottisknorpel aus einem Visceralbogen stammt, eine Hypothese geblieben ist und des exakten Beweises entbehrt, so viel auch zu seinen Gunsten gesagt werden kann (vergl. meine Arbeit 1901). Er wird also hier gegen

1) Vergl. außer J. Henle C. Gegenbaur, H. H. Wilder (1896) und meine Darstellungen (1898 und 1901); die Bezeichnung „Cartilago lateralis" ist hier in dem Gegenbaurschen Sinne des Namens verwendet.

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

einen anders gearteten Ableitungsversuch nicht als Beweis ins Feld geführt werden können. Wir sehen aber doch, daß der Epiglottisknorpel der Säugetiere ein Skelettstück der Kehlkopfwand selbst bildet und von hier aus in die Epiglottisfalte emporsteigt, während die Stützplatte des Protopterus eine andere Lage oral vom Kehlkopfbereich einnimmt und mit der Kehlkopfwand selbst nichts zu tun hat. Die Uebereinstimmung der äußeren Form beider Teile ist eine nur oberflächliche; wichtig erscheinende Besonderheiten an der Basis des Epiglottisknorpels der Säugetiere fehlen der Protopterusplatte. So scheint mir auch ein Homologieverhältnis zum Epiglottisknorpel nicht nachweisbar zu sein. Es erforderte die willkürliche Annahme weitgehender Umgestaltungen, wenn man den Epiglottisknorpel von der Stützplatte ableiten wollte.

Wir kommen nunmehr zur Betrachtung der **Muskulatur** des Kehlkopfes.

Die erste und bisher vollständigste Schilderung der Muskeln stammt von J. Henle (1839), trotz der Mangelhaftigkeit des ihm seiner Zeit zur Verfügung stehenden Materials, und gilt speziell für Lepidosiren. Henle unterschied einen Dilatator laryngis (Oeffner und Erweiterer). Derselbe kommt nach seiner Schilderung wahrscheinlich von der Wirbelsäule und breitet sich gegen die Medianebene zu fächerförmig aus. Ein Teil des Muskels geht zu den Seitenrändern des Aditus laryngis, ein anderer Teil an die Stützplatte, ein dritter trifft mit dem anderseitigen ventral vom Luftweg in einer medianen Naht zusammen. Ein Blick auf unsere Fig. 3 (*C. III*) zeigt, daß diese Darstellung in den wesentlichen Punkten das Verhalten der mit *C. III* und *M* bezeichneten Muskeln zutreffend schildert. Henle unterschied weiter einen Schließer oder Verengerer des Aditus als einen Muskel, dessen Fasern vom kaudalen Rand der Stützplatte kommen und um die Eingangsspalte herumziehen. Auch Hyrtl (1845) erwähnt für Lepidosiren einen zarten Sphincter und schildert eingehend die Muskulatur der Nachbarschaft des Larynx und Ductus pneumaticus, einen Constrictor isthmi faucium, der mit dem den Dilatator Henles bildenden Muskel zusammenfällt, und einen Azygos isthmi, der dem Muskel *C. I* in unserer Fig. 3 entspricht. Direkte Beziehungen dieser Muskeln zum Larynx, wie sie Henle darstellt, werden nicht erwähnt, es wird aber festgestellt, daß der Kehlkopf noch in den Wirkungsbereich des Constrictor fällt und durch ihn geschlossen werden kann.

Für Protopterus erwähnt W. N. Parker (1892) nur, daß der Aditus laryngis mit Muskeln versehen ist, die wahrscheinlich visceralen Ursprunges sind, und liefert eine sehr lehrreiche Abbildung des Constrictor pharyngis, des Hyrtlschen Constrictor isthmi faucium, des Muskels, zu dem auch der Dilatator laryngis, wie wir gleich sehen werden, gehört. Endlich reiht sich hier die Schilderung R. Wiedersheims (1903) an, der schon früher (1886) eine in Einzelheiten abweichende Darstellung gegeben hatte. Er sagt S. 522: „Die ventral liegende Glottis steht unter der Herrschaft eines bilateral angeordneten Muskels, welcher, vom letzten Kiemenbogen und der Pharyngealfascie entspringend, unter spitzem Winkel mit der Schlundlängsachse kaudalwärts zieht. Er inseriert teils an einem oralwärts von der Glottis sich erstreckenden, zungenförmigen Faserknorpel, teils in unmittelbarer Nähe der Glottisränder, woselbst er die in letzterer liegenden Faserknorpelmassen in radiärer Richtung durchsetzt und als Dilatator wirkt.“ Auf S. 524 fährt Wiedersheim dann fort, indem er schildert, daß die unmittelbar unter der Schleimhaut liegenden Dilatatorfasern jenseits des Aditus laryngis von beiden Seiten zu einem breiten Muskelband an der Dorsalseite des Luftrohres zusammenfließen, und so „mit dem ventral liegenden, gewaltigen, von der Wirbelsäule und von der Kopfrippe entspringenden Constrictor pharyngis eine Verengerung, bezw. Verschließung des Kanallumens bewirken können“. Kurz, es handle sich um Verhältnisse, die eine genaue Parallelisierung mit den Mm. laryngei dorsales und ventrales der Amphibien, in specie von Proteus

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

und Menobranchus erlauben und die sich hier wie dort auf den M. dorso- und hyopharyngeus, bezw. auf interarcuale Muskelzüge zurückführen ließen. Auch die Innervationsverhältnisse stimmten überein.

An den mir zur Verfügung stehenden Protopterusexemplaren konnte ich, wie J. Henle, zwei Muskeln unterscheiden, einen Sphincter und einen zum Teil als Dilatator funktionierenden Muskel, den ich Pharyngo-laryngeus nennen möchte.

Der Sphincter laryngis besteht im Gegensatz zu dem quergestreiften Dilatator aus Bündeln glatter Muskelzellen, welche den Aditus laryngis umkreisen (Fig. 5, Taf. VII, und Textfig. 2 *Sph.*). Es handelt sich hierbei um eine Verstärkung der Züge glatter Muskulatur, welche dem gesamten Ductus pneumaticus und ebenso der Lunge in reicher Menge zukommen. Oral vom Aditus laufen die Bündel nicht nur von der einen Seite zur anderen hinüber, wie es Textfig. 2 zeigt, sondern entspringen vereinzelt von dem Hinterrand der Stützplatte.

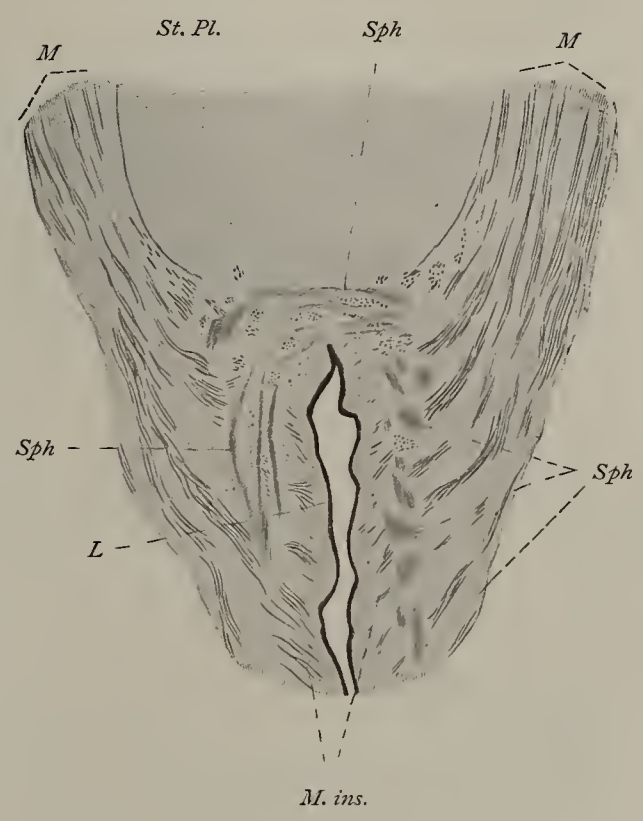


Fig. 2. Protopterus annectens. Horizontaler Längsschnitt durch den Kehlkopf und seine Nachbarschaft. 25 : 1. *St. Pl.* Stützplatte, *Sph* glatte Ringmuskulatur, *M* Pharyngo-laryngeus (Dilatator), *M. ins.* Insertionen des Pharyngo-laryngeus in der Tunica propria der Kehlkopfschleimhaut, *L* Larynx.

Der zweite Muskel hängt innig mit dem kaudalen Teil der visceralen Muskulatur zusammen, so daß wir auf diese einzugehen haben (Fig. 2 und 3).

Wie ein Blick auf unsere Fig. 2 lehrt, liegt der Anfangsteil des Vorderdarmes (*V. D.*) samt dem Beginn des Ductus pneumaticus (*D. pn.*) im Bereich eines paarig gebauten mächtigen Muskels, des Constrictor pharyngis (*C. III*). Eine ähnliche Muskelschicht wird auch bei anderen Fischen hinter dem Kiemenbereich angetroffen.

Der Constrictor besteht aus quergestreiften Muskelfasern. Die Zugehörigkeit zur Visceralmuskulatur erhellt aus seiner Innervation durch hintere Aeste des Vagus (Fig. 2). Sein oraler Teil entspringt jederseits an der Schädelbasis, an dem mächtigen Parasphenoid. In kontinuierlicher Reihe gehen dann kaudalwärts die Ursprünge auf die Ventralseite der Chordascheide über. Von dieser etwas lateral von der Medianebene gelegenen langen Linie aus ziehen die Muskelbündel auf beiden Seiten um den Vorderdarm herum, umfassen auch noch den Anfang des Ductus pneumaticus und vereinigen sich ventral und median in einer bindegewebigen Raphe, die, wie wir sahen (S. 119), in fester Verbindung mit dem Kaudalabschnitt der Stützplatte steht (vergl. Fig. 4 und 5 *R.*).

Wir haben hier den von Hyrtl als Constrictor isthmi faucium geschilderten Muskel vor uns, einen Teil des von Henle als Dilatator bezeichneten Systems. Denselben Muskel bildet Parker in seiner Fig. 20, Taf. X, ab. Er ist ferner in Wiedersheims (1903) Figur dargestellt und wird gleichfalls als Constrictor pharyngis im Text der Arbeit erwähnt. Wiedersheim sagt, daß der Muskel von der Wirbelsäule und der Kopfrippe entspringt, ich habe nur die oben geschilderte Art des Ursprunges feststellen können und habe mich speziell überzeugt, daß der Ursprung zwar dem dorsalen Ende der sogenannten Kopfrippe sehr naheliegt, aber nicht auf sie übergreift.

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

Der Lagerung des Muskels würde entsprechen, daß seine Wirkung sich nicht nur auf den Vorderdarm beschränkt, sondern auch im Sinne eines Schließers den Anfangsteil des Ductus pneumaticus betrifft, wie dies Hyrtl und R. Wiedersheim angeben.

Gehen wir am Vorderdarm oralwärts in den Bereich der Kiemenbogen hinein, so sehen wir, daß der Constrictor pharyngis unmittelbar fortgesetzt wird durch gleichfalls dem Vagusgebiet zugehörige Muskeln, die von den hintersten Kiemenbogen entspringen. Man kann sie nach ihrem Verlauf als Interbranchiales bezeichnen, einem Namen, den in jüngster Zeit L. Drüner (1901) für ähnliche Muskeln des Visceralapparates der Amphibien verwendet (Fig. 2 und 3 *C. I* und *C. II*).

Von diesen Interbranchiales entspringt der kaudale und gleichzeitig mächtigste als eine breite und starke Muskelplatte von dem 6. (letzten) Kiemenbogen (*C. II*). An seinen oralen Rand kontinuierlich anschließend, geht der zweite Interbranchialis vom medialen Ende des 5. Bogens aus (*C. I*).

Die Insertion beider Muskeln erfolgt medio-ventral in einer Verlängerung der Raphe des Constrictor pharyngis. Die Fasern des Interbranchialis arcus VI. laufen annähernd quer, im oralen Bereich des Muskels schräg nach vorn. Der Interbranchialis arcus V. streicht ausgesprochen medio-kranial, so daß das System sich weit oralwärts erstreckt, dicht unter der, den Zungenwulst überziehenden Schleimhaut. Dieser Teil bildet den Azygos isthmi Hyrtls. Der vordere Teil der medianen Raphe wird ventral überlagert durch ein besonderes kleines, rein longitudinales Muskelbündel (Fig. 2). Die Raphe überschreitet oralwärts den Bereich des Muskels und findet, fortgesetzt durch ein Sehnenbündel in der Submucosa der Mundhöhlenschleimhaut, ihre Befestigung an der Symphyse des Zungenbeinbogens.

Zu beiden Seiten des Interbranchialis V. (Fig. 3) sieht man die mächtige hypobranchiale Muskulatur, die, vom Schultergürtel entspringend, zum Zungenbeinbogen hinstrebt und die Hauptmasse des Zungenwulstes bildet. Lateral von ihm liegt das schmale, zwischen dem medialen Ende des 2. Kiemenbogens und dem Hyoidbogen ausgespannte Muskelband.

Das gesamte Muskelsystem, das wir in den Interbranchiales und im Constrictor pharyngis kennen lernten, liegt unmittelbar unter der Schleimhaut des Kiemen- resp. Vorderdarmes und mit ihm in Verbindung treffen wir nun den mit einem Teil seiner Fasern als Dilatator funktionierenden, quergestreiften Pharyngo-laryngeus (Fig. 3 *M.*).

Die Präparation des Muskels erfolgt am zweckmäßigten nach dorsaler Oeffnung des Kiemen- und Vorderdarmes. Wir beobachten dann, daß die inneren Schichten des Constrictor pharyngis (*C. III*) an zwei Stellen nicht zur ventralen Raphe ziehen. An der vorderen der beiden Stellen zweigt sich von ihm der Pharyngo-laryngeus ab (*M.*).

Wie Fig. 3 zeigt, kann man nach seinem Verhalten zum Constrictor pharyngis (*C. III*) zwei Abschnitte dieses Muskels unterscheiden, die aber durchaus miteinander zusammenhängen. Seine lateralen Bündel tauchen aus der Fasermasse des Constrictors selbst auf, sind Teile dieses Muskels, die nur durch das Verhalten ihrer Insertion unterschieden werden können, indem sie, schräg kaudalwärts laufend, dem Luftweg zustreben. Der mediale Abschnitt des Muskels kommt nicht aus dem Constrictor pharyngis zum Vorschein, sondern entspringt von der sehnig verstärkten, die Innenfläche des Constrictors deckenden Fascie. Die Fasern beginnen in einiger Entfernung vom 6. Kiemenbogen und ziehen kaudalwärts und damit quer zu der Strichrichtung des Constrictors. Sie liegen seitlich und zum Teil bedeckt von den lateralen Teilen der Stützplatte (vergl. Fig. 4 *M.*). Einen Ursprung des Muskels vom letzten Kiemenbogen, wie es Wiedersheim schildert, habe ich nicht gefunden.

Der Pharyngo-laryngeus besitzt in seiner Gesamtheit Fächerform, indem seine Fasern gegen den Larynx zu konvergieren. Hier inserieren sie in verschiedener Weise. Die medialen, longitudinal ver-

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

laufenden Faserbündel befestigen sich am kaudalen Teil des Seitenrandes der Stützplatte. Sie werden keine Wirkung auf das Kehlkopflumen haben, sondern allein als Protractor der Stützplatte und damit auch des Larynx wirken können; die Annäherung des Aditus laryngis an die hintere Mündung des Kiemendarmes ist vielleicht für die Inspiration von Bedeutung.

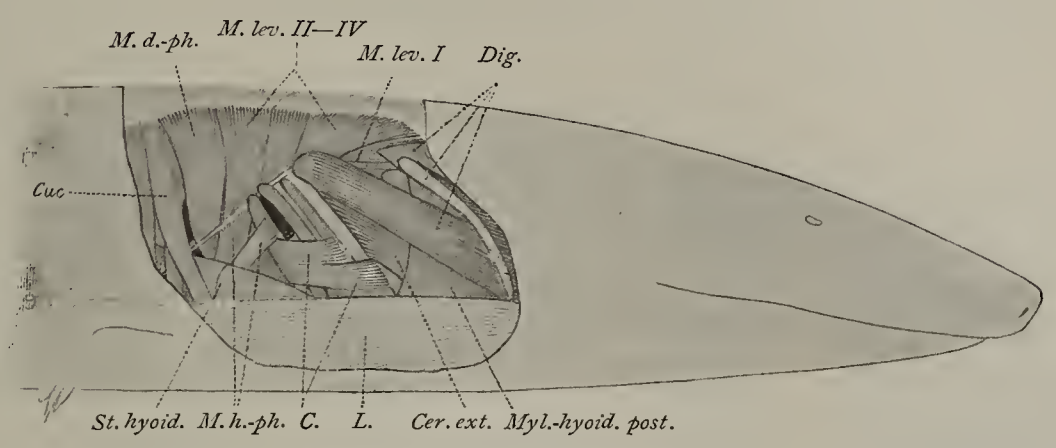


Fig. 3. Amphiuma tridactylum. Seitenansicht der Muskeln der Kiemenbogen nach teilweiser Entfernung des Digastricus (Depressor maxillae inf.). 3 : 2. Die 4 Kiemenbogen (zwischen 3. und 4. die Kiemenspalte) und ein Teil der Hyoidbogen sichtbar. *Cuc.* Cucullaris, *Dig.* Digastricus, *Cer. ext.* Cerato-hyoideus extern., *C.* Constrictores arcuum branchialium, *L.* Levator maxillae inferioris ascendens, *M. lev.* Musculi levatores arcuum, *M. d.-ph.* Musc. dorso-pharyngeus, *M. h.-ph.* Musc. hyo-pharyngeus, *Myl.-hyoid. post.* Mylo-hyoideus posticus, *St.-hyoid.* Sterno-hyoideus.

Der größere laterale Teil des Muskels tritt, median- und kaudalwärts streichend, zur Kehlkopfwand (Fig. 3, 5, Textfig. 2), er zieht, in einzelne Bündel zerlegt, zwischen den Sphincterzügen hindurch (*M. ins.*) und befestigt sich in der festgefügten Tunica propria der Schleimhaut in ganzer Ausdehnung des Larynx. Auch die Wirkung dieses Muskelabschnittes enthält eine Komponente im Sinne eines Protractors, dazu kommt aber die Oeffnung und Erweiterung des Larynxlumens. Wenn wir den Pharyngolaryngeus als Dilatator bezeichneten, so wäre damit also nur ein Teil seiner Wirksamkeit ausgedrückt.

Untersuchen wir dann die kaudalen Teile des Constrictor pharyngis (Fig. 3), so sehen wir, daß etwas kaudal vom Larynx sich die innerste Schicht des Muskels von neuem von dem zur Raphe ziehenden Hauptteil trennt und zwischen dem Ductus pneumaticus und dem Vorderdarm an der Wand des letzteren hinzieht.

Es kann nun wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die zuletzt geschilderten Muskeln, insbesondere der Pharyngo-laryngeus sich als Differenzierungen des Constrictor pharyngis, als Abzweigungen desselben darstellen. Dies ist auch die Ansicht Wiedersheims. Seine lateralen Portionen haben noch verhältnismäßig ursprüngliche Zustände erhalten, indem sie den Zusammenhang mit dem Constrictor bewahrten (Dilatator), die medialen Teile, der eigentliche Protractor, bilden den am meisten veränderten Teil des Muskels.

Ueber die Genese des Constrictor pharyngis selbst wage ich nichts auszusagen und möchte nur die Vermutung aussprechen, daß in ihm nicht etwa bloß eine kaudale Verlängerung des Interbranchialis arcus VI. vorliegt, sondern daß das gesamte Muskelsystem rückgebildeter hinterer Kiemenbogen in ihm aufgegangen ist. Wir befinden uns hier in einem Gebiet, das weitgehende Umgestaltungen erfahren hat.

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

Nachdem wir nunmehr die Muskulatur des Protopterus-Kehlkopfes kennen gelernt haben, wird es noch wichtig sein, dieselbe mit der laryngealen Muskulatur der höheren Formen zu vergleichen, deren primitivste Zustände die urodelen Amphibien aufweisen[1]).

Man unterscheidet hier zunächst den sogenannten Dorso-pharyngeus, der mit einem großen Teil seiner Fasern die Rolle eines Dilatators spielt (Textfig. 3 *M. d.-ph.*). Er entspringt von der Nackenfascie, in einer Flucht mit den Levatores arcuum branchialium (*M. lev. II—IV*) und gehört als hinterstes Glied in die Reihe jener Muskeln. Wie die Levatores zu den Kiemenbogen, so zieht der Dorso-pharyngeus, wenigstens mit seinen Dilatatorfasern, zum Arytänoid, resp. zu dem ihm entsprechenden Teil der Cartilago lateralis (Textfig. 4 *P. ar.*). Diese Zugehörigkeit des Dorso-pharyngeus zu dem System der Levatores arcuum ist zuerst von H. H. Wilder (1892 und 1896) gezeigt und neuerdings auch von L. Drüner (1901) festgestellt worden. Für dieselbe Ansicht bin ich selbst mehrfach eingetreten (1894, 1898, 1901).

Der Ursprung in der Reihe der Levatores besteht bei allen Urodelen. In verschiedener Weise beginnen aber bereits hier und da Teile des Muskels ihren Ursprung ventralwärts zu nehmen. Er geht schon in der Klasse der Amphibien mit seinem Ursprung auf prälaryngeale Teile des Visceralskelettes über und schließlich bei Reptilien und Säugern ganz oder wenigstens größtenteils auf Knorpel des Kehlkopfes selbst.

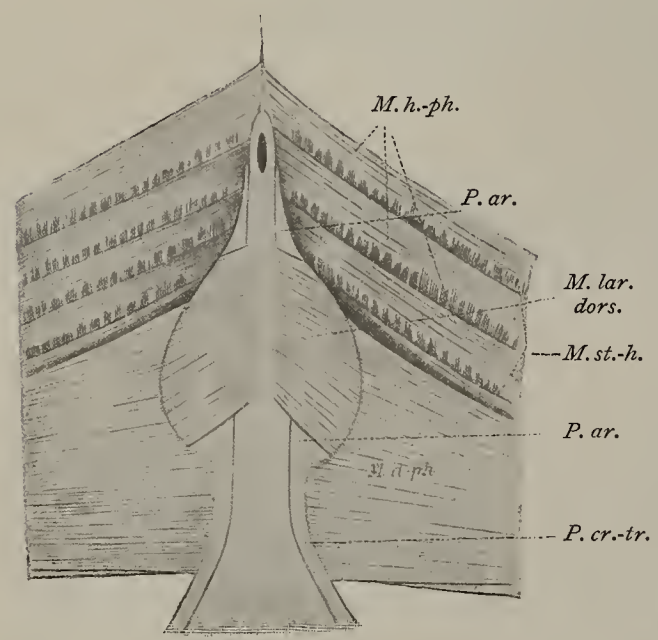


Fig. 4. Proteus anguineus. Kehlkopf und Umgebung. Dorsale Ansicht. 20 : 1. *M. d.-ph.* Musc. dorso-pharyngeus, *M. lar. dors.* Musc. laryngeus dorsalis, *M. h.-ph.* Musc. hyo-pharyngeus (Interbranchialis), *M. st.-h.* M. sterno-hyoideus, *P. ar.* Pars arytaenoidea cartilaginis lateralis, *P. cr.-tr.* Pars crico-trachealis cartilaginis lateralis.

Die primitive Schließmuskulatur des Amphienkehlkopfes besteht aus zwei Paaren von Muskeln, die ich Mm. laryngei dorsales und ventrales nannte (Textfig. 4 und 5, *M. lar. dors.* und *ventr.*). Jedes Glied eines Paares entspringt von dem Arytänoid seiner Seite bezw. der Pars arytaenoidea des Seitenknorpels (*P. ar.*) und trifft mit seinem Partner in einer medianen Naht dorsal oder ventral vom Kehlkopf (*L.*) zusammen. Das ursprünglichste Verhalten zeigt die Mm. laryngei in annähernd flachem Verlauf. Erst durch Vereinigung der dorsalen und ventralen Muskeln um den Seitenrand des Arytänoids herum kommt es zur Ausbildung eines paarig gebauten Ringmuskels, eines Sphincter laryngis, dessen Faserung nur noch dorsal und ventral vom Larynx durch eine Naht unterbrochen wird.

Der Aufbau der Schließmuskulatur aus 4 Quadranten läßt sich als ursprüngliches Verhalten gegenüber der Sphincterbildung außer bei Amphibien auch bei Reptilien und Säugern gleichmäßig erweisen. Die Muskeln, vor allem die Laryngei ventrales, verhalten sich zur Cartilago lateralis resp. dem Arytänoid durchaus ähnlich, wie die sogenannten Mm. interbranchiales (Hyo-pharyngei) zum letzten Kiemenbogen (H. H. Wilder 1896; vergl. Fig. 2 und 3 *C. II*, Textfig. 3—5, *M. h.-ph.*).

---

1) Eine zusammenfassende Darstellung der Phylogenese der Kehlkopfmuskulatur versuchte ich in der 1901 erschienenen Arbeit zu geben, auf die ich bezüglich die Einzelheiten verweisen muß.

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

Dies sind die Muskeln, welche auf Grund ihrer Innervation durch hintere Vagusäste allein für die Vergleichung mit den Muskeln des Protopterus-Kehlkopfes in Betracht kommen könnten. Hierbei scheidet jedoch dessen Schließmuskel aus. Dies wird einerseits durch die Tatsache bedingt, daß er aus glatten Muskelzellen besteht, andererseits dadurch, daß die stets vorhandene, oben kurz geschilderte Gliederung des Constrictorensystems der höheren Formen die Ableitung von einem allseitig geschlossenen Ringe von Muskelelementen, wie er bei Protopterus besteht, unmöglich macht. Es bleibt also der Pharyngo-laryngeus allein übrig.

Die Frage wird nun aber sein, mit welchem der Muskeln des Amphibienkehlkopfes eine Verknüpfung bestehen könnte. Nach den oben (S. 124) mitgeteilten Darlegungen könnte man wohl an die Mm. laryngei denken. Diese entspringen nun aber doch von einem knorpeligen Skelettstück und inserieren dorsal und ventral vom Kehlkopf in einer Raphe. Demgegenüber ist der Pharyngo-laryngeus eine Abzweigung eines an der Schädelbasis entspringenden Muskels und inseriert, soweit er das Kehlkopflumen beeinflussen kann, an der ganzen Wand des Larynx. Die Homologisierung des Pharyngo-laryngeus mit den Mm. laryngei würde also gleichzeitig mit einer wesentlichen Aenderung der Funktion eine sehr erhebliche Umgestaltung des Ursprunges und der Insertion voraussetzen lassen.

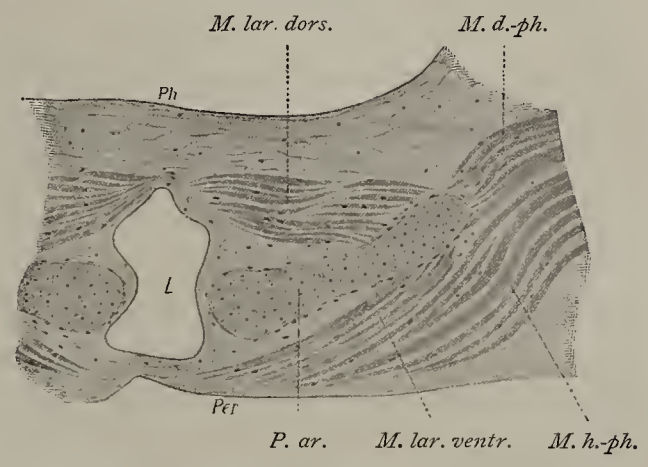


Fig. 5. Proteus anguineus. Querschnitt durch den Kehlkopf. 50 : 1. *M. lar. ventr.* Musculus laryngeus ventralis, *M. d.-ph.* Musc. dorso-pharyngeus, *M. lar. dors.* Musc. laryngeus dorsalis, *M. h.-ph.* Musc. hyo-pharyngeus (Interbranchialis), *Per.* Pericard, *Ph.* Pharynx.

Nicht anders liegen die Dinge, wenn man den Dilatator der Amphibien und Amnioten mit dem Pharyngo-laryngeus in Vergleich stellt. Hier haben wir zwar eine Uebereinstimmung in der Leistung, aber alles andere ist ganz erheblich verschieden. An Stelle der diffusen Anheftungsweise des Pharyngo-laryngeus an der Wand des Larynx nimmt der Dilatator der höheren Formen an einem Knorpel an ganz bestimmter Stelle Ansatz, und für diesen Knorpel (die Cartilago lateralis bezw. das Arytänoid) konnten wir bei Protopterus keine Anfänge entdecken (s. S. 123). So ungemein verschieden sich ferner der Ursprung des Amphibiendilatator bei den verschiedenen Arten verhält, so bestehen doch nirgends Zustände, die mit dem des Pharyngo-laryngeus übereinstimmten.

Es besteht also eine weite Kluft zwischen den Kehlkopfmuskeln von Protopterus, wohl überhaupt der dipneumonen Dipnoer, und denen der Amphibien und Amnioten, und ich sehe keine Brücke, die über sie hinwegführte und zu einem morphologischen Verständnis der höheren Zustände gelangen ließe.

Auf der anderen Seite bietet die vergleichende Untersuchung der Amphibien die Möglichkeit einer ungezwungenen Beurteilung aller Teile des Kehlkopfes. Die Muskeln sind Wiederholungen der Muskulatur der Kiemenbogen, die letzten in der Reihe der Levatores und Interbranchiales, wie es schon oben mitgeteilt wurde. Das Skelettstück ihrer Insertion, die Cartilago lateralis, wird durch sie als Abkömmling des Visceralskelettes gekennzeichnet [C. Gegenbaur (1892), H. H. Wilder (1892)]. Während zuerst der 5. Kiemenbogen hierfür in Anspruch genommen wurde, zeigte L. Drüner (1901), daß höchstens der 6., möglicherweise der 7. oder ein späterer heranzuziehen ist. Damit wird die Erwerbung von Skelett und Muskulatur seitens des Luftweges in sehr frühe Perioden der Phylogenese verlegt.

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

Diese einleuchtende und einfache Betrachtungsweise scheint mir vor einem Versuch, Skelett und Muskelapparat des Kehlkopfes der höheren Formen von einem Protopteruszustand aus zu erklären, unbedingt den Vorzug zu verdienen.

Damit kommen wir also zu der Vorstellung, daß bei den Vorfahren des Protopterus und der Amphibien zur Ausstattung des Einganges zum Ductus pneumaticus verschiedene Wege eingeschlagen wurden. Bei ersteren ward ein Constrictor pharyngis, in den voraussichtlich die Muskeln hinterer, geschwundener Visceralbogen aufgegangen sind, zur Quelle für den Dilatator laryngis, während der Schließmuskel nur einen Teil der glatten Muskulatur des Luftweges bildet. Eine Verdichtung im Bindegewebe der Submucosa des Vorderdarmes vor dem Aditus laryngis formierte eine Stützplatte, die zum Teil wenigstens auch für die Kehlkopfmuskeln Ansatzstellen bietet. In der Vorfahrenreihe der Amphibien dagegen trat ein hinterer Kiemenbogen samt seiner Muskulatur in den Dienst des Kehlkopfes, wurde zur Cartilago lateralis, während seine Muskeln die Laryngei als Schließmuskeln, den Dorso-pharyngeus (Levator) als Dilatator lieferten. Dabei kann das Material für den Pharyngo-laryngeus dem gleichen Körpersegment entstammen, wie etwa die Dorso-pharyngei oder die Mm. laryngei, denn, wie wir eben noch anführten, ist es sehr wohl denkbar, daß die Cartilago lateralis aus einem Kiemenbogen hervorgegangen ist, der auch bei Protopterus nicht mehr vorliegt, dessen Muskeln jedoch an der Bildung des Constrictor pharyngis Anteil haben.

Den 17. September, 1903.

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

Benutzte Literatur.

Bischoff, Th., Lepidosiren paradoxa. Ann. Sc. nat. Sér. 2, T. XIV, Zool., Paris 1840.

Drüner, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen, I. Teil. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XV, 1901.

Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Heft 3, 1872.

— Die Epiglottis. Vergleichend-anatomische Studie, Leipzig 1892.

— Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. II, Leipzig 1901.

Göppert, E., Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. XXII, 1894.

— Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. XXVI, 1898, und Bd. XXVIII, 1899.

— Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. In: Semon, Zoolog. Forschungsreisen, Bd. III. Aus: Denkschriften d. Med.-naturw. Ges. Jena, Bd. VI, 1901.

— Die Entwickelung des Mundes und der Mundhöhle mit Drüsen und Zunge; die Entwickelung der Schwimmblase, der Lunge und des Kehlkopfes bei den Wirbeltieren. In: Handbuch d. vergl. u. experim. Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere, herausg. v. O. Hertwig, Bd. II, 1902.

Günther, A., Ceratodus. Philos. Transact. R. Soc. London, 1871.

Hansen, Fr. C. C., Ueber die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen, Anat. Anz., Bd. XVI, 1899.

— Ondersögelser over Bindevaevsgruppen, Kopenhagen 1900; Ref. in Jahresber., Bd. VI, 1901.

Henle, J., Vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfes mit besonderer Berücksichtigung des Kehlkopfes der Reptilien, Leipzig 1839.

Howes, G. B., On a hitherto unrecognized feature in the larynx of the anurous Amphibia. Proc. Zool. Soc. of London, 1887.

Hyrtl, J., Lepidosiren paradoxa. Monographie. Abhandl. d. böhmischen Gesellschaft d. Wissensch., 1845.

Leydig, F., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haie, Leipzig 1852.

Mörner, C. Th., Chemische Studien über den Trachealknorpel. Skandinav. Arch., Bd. I, 1889.

Morawitz, P., Zur Kenntnis der Knorpelkapseln und Chondrinballen des hyalinen Knorpels. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LX, 1902.

Owen, R., Description of the Lepidosiren annectens. Transact. Linn. Soc., T. XVIII, 1841.

Parker, W. N., On the anatomy and physiology of Protopterus annectens. Transact. R. Irish Academy, Vol. XXX, Pt. 3, 1892; Auszug davon: Proc. R. Soc. London, Vol. IL, 1891.

Peters, W., Ueber einen dem Lepidosiren annectens verwandten Fisch von Quellimane. Johannes Müllers Arch. f. Anat., Physiol. und wissensch. Medizin, 1845.

Schaffer, J., Grundsubstanz, Intercellularsubstanz und Kittsubstanz. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901.

— Ueber den feineren Bau und die Entwickelung der Knorpelgewebe und über verwandte Formen des Stützgewebes. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXX, 1901.

— Ueber das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis nebst Bemerkungen über das Knorpelgewebe im allgemeinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXI, 1896.

Schmiedeberg, Ueber die chemische Zusammensetzung des Knorpels. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol., Bd. XXVIII, 1891.

Spencer, B., Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. In: Semon, Zoolog. Forschungsreisen, Bd. I. Aus: Denkschriften d. Med.-naturw. Ges. Jena, Bd. IV, 1898.

Srdínko, O. V., Beitrag zur Histologie und Histogenie des Knorpels. Anat. Anz., Bd. XXII, No. 20/21, 1903.

Studnička, F. K., Schematische Darstellungen zur Entwickelungsgeschichte einiger Gewebe. Anat. Anz., Bd. XXII, No. 25, 1903.

— Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. Hefte, Bd. XXI, 1903.

— Einige Bemerkungen zu dem Aufsatz O. V. Srdínkos, Beitrag zur Histologie und Histogenie des Knorpelgewebes. Anat. Anz., Bd. XXIII, No. 4/5, 1903.

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

Tillmanns, Beitrag zur Histologie der Gelenke. Arch. mikr. Anat., Bd. X, 1874.
— Ueber die fibrilläre Struktur des Hyalinknorpels. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1877, und Centralblatt f. Chir., No. 11, 1877.
Van der Stricht, O., Recherches sur le cartilage hyalin. Arch. de Biologie, T. VII, 1887.
Wiedersheim, R., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl., Jena 1886.
— Der Kehlkopf der Ganoiden und Dipnoer. Anat. Anz., Bd. XXII, No. 24, 1903.
Wilder, H. H., Studies in the phylogenesis of the larynx. Preliminary communication. Anat. Anz., Bd. V, 1892.
— The Amphibian larynx. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. IX, 1896.
Wolters, Zur Kenntnis der Grundsubstanz und der Saftbahnen des Knorpels. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891.

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

Tafel VII.

Abkürzungen.

Ad. Aditus laryngis.
Ap. Oeffnung des Branchialraumes.
Br. R. Branchialraum.
C. I. Musculus interbranchialis arcus V.
C. II. Musc. interbranchialis arcus VI.
C. III. Musc. constrictor pharyngis.
D. pn. Ductus pneumaticus.
Hy. Hyoidbogen.
K. R. Kopfrippe.
L. Zunge.
M. Musculus pharyngo-laryngeus (dilatator resp. protractor laryngis).
M. ins. Insertionen des Muskels *M.*
N. Nervenbündel (zum Larynx gehörige Vagusäste).
Pulm. Lunge.
R. Raphe zwischen den bilateralen Teilen des Constrictor pharyngis.
Sch. G. Schultergürtel.
St. Pl. Stützplatte.
Sph. Sphincter laryngis (glatte Muskulatur).
v. klappenartige Falte an dem Beginn des Vorderdarmes (Oesophagus).
V. D. Vorderdarm.

Alle Figuren beziehen sich auf Protopterus annectens.

Fig. 1. Aufsicht auf den Boden der Mundhöhle, des Kiemendarmes und Vorderdarmes mit der Kehlkopfmündung. 1,5 : 1.

„ 2. Ventrale Ansicht des Kopfes, nach Entfernung der oberflächlichen Muskelschichten und des Herzens. Auf der linken Körperseite ist der Schultergürtel und die Wand des Branchialraumes entfernt, so daß die 6 Kiemenbogen (blau) sichtbar werden. 2 : 1. Die hinteren Vagusäste sind schwarz gezeichnet.

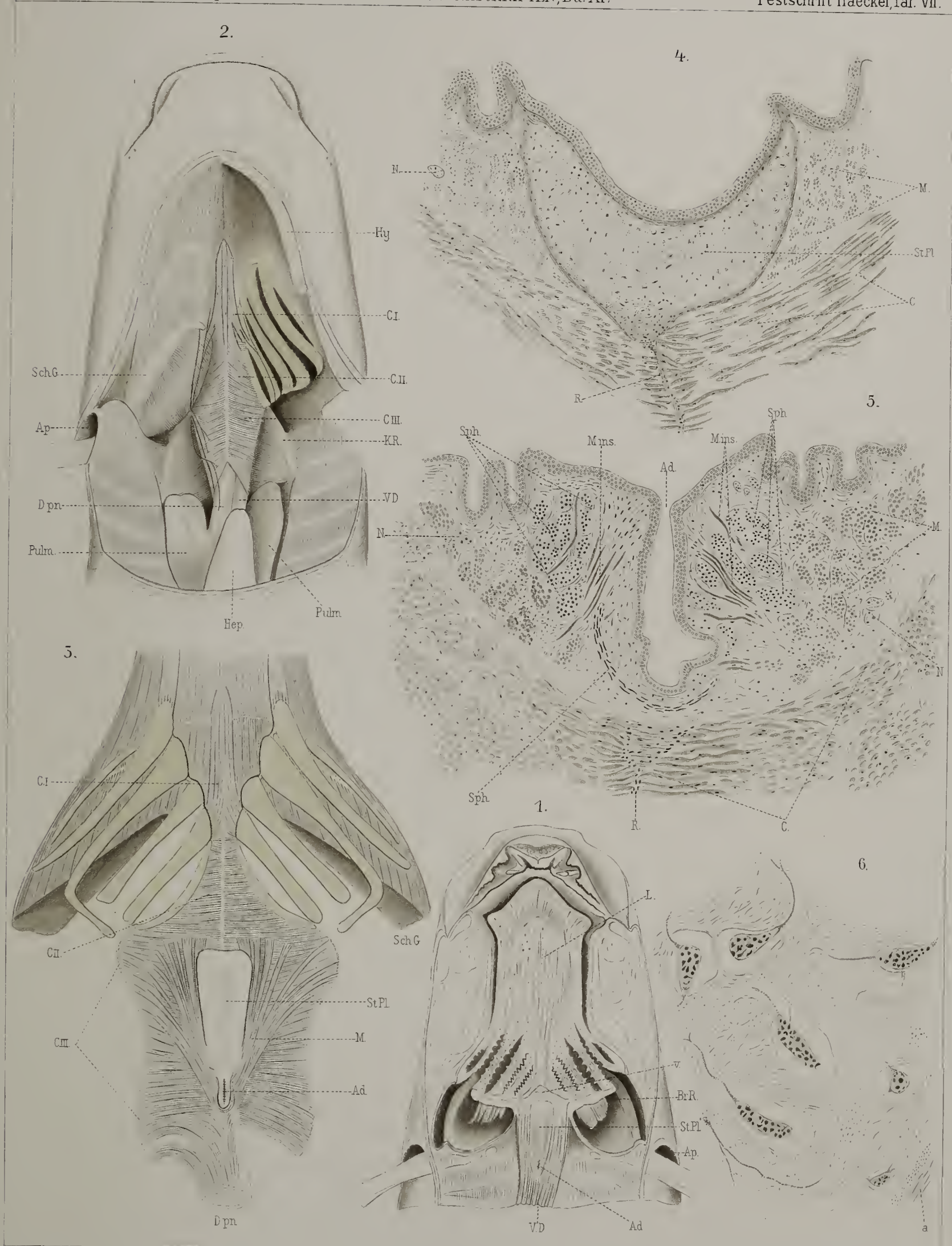
„ 3. Aufsicht auf die Kiemenbogen (blau) und den Vorderdarm mit dem Aditus laryngis. Die Wand des Darmrohres ist dorsal geöffnet, auseinandergebreitet und die Schleimhaut am ganzen Präparat entfernt. Die ventralen Teile des Schultergürtels sind erhalten, ebenso die von ihnen nach vorn zum Zungenbeinbogen ziehende hypobranchiale Muskulatur. Dorsal liegt dieser Muskelmasse jederseits das schmale Muskelband auf, das vom 2. Kiemenbogen nach vorn zum Zungenbeinbogen zieht. Dieses Bündel, sowie *C. I* liegen unmittelbar unter der Schleimhaut des Mundbodens. 2,5 : 1.

„ 4. Querschnitt durch den kaudalen Teil der Stützplatte und ihre Nachbarschaft. 55 : 1.

„ 5. Querschnitt durch den Aditus laryngis und seine Umgebung. 55 : 1.

„ 6. Teil eines Querschnittes durch die Stützplatte. 560 : 1. Die Figur zeigt eine Stelle, an welcher die Fibrillen keine Bündelbildung zeigen.

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



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Göppert Ernst

Artikel/Article: Der Kehlkopf von Protopterus annectens (Owen). Anatomische Untersuchung. 115-132