

Beiträge  
zur vergleichenden Anatomie  
des Kehlkopfes und seiner Umgebung  
mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen.

Von

Ernst Göppert,  
Heidelberg.

---

Mit den Tafeln XVII—XX und 53 Figuren im Text.

---



## Einleitung.

Die Aufgabe der folgenden Untersuchung besteht an erster Stelle in der Darlegung des Baues des Kehlkopfes von *Ornithorhynchus anatinus* und *Echidna aculeata* und seiner Entwicklung, soweit ich sie an den mir zu Gebote stehenden Serien durch *Echidna*-Embryonen feststellen konnte <sup>1)</sup>. Die Bedeutung, welche die genaue Kenntniss der Organisation gerade dieser der Wurzel des Säugethierstammes nahestehenden Formen für die Morphologie besitzt, rechtfertigt wohl an sich schon die der Arbeit zu Grunde liegende Absicht.

Wenn es sich nun auch in erster Linie um den Bau des Monotremenkehlkopfes handelte, so wurde doch weiterhin der Versuch unternommen, die hier sich ergebenden Befunde mit Zuständen niederer und höher stehender Formen zu vergleichen und in phylogenetischem Sinne zu verwerthen. Die Fragen, an deren Lösung dabei gearbeitet wurde, und die Grundlagen, auf denen weiter gebaut werden sollte, werden am besten hervortreten, wenn wir kurz den Gang der Erforschung der vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes überschauen <sup>2)</sup>.

Den ersten grossen Fortschritt brachte auf unserem Gebiete die vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfes von J. HENLE aus dem Jahre 1839. Hier wurde zum ersten Male ein Zusammenhang in die Masse der Einzelercheinungen gebracht. Vor allem hervorzuheben ist die Ableitung der verschiedenen Theile des Laryngotracheal-Skelets, der Arytanoide, des Cricoids und der Trachealringe, von einem Paar einfacher Knorpelstücke, den Cartilagine laterales, die seitlich dem Luftwege anlagerten. Sie bildet im Princip noch heute die Grundlage unserer Auffassung dieser Theile. Allerdings ging HENLE darin zu weit, dass er das Thyreoid und den Epiglottisknorpel der Säugethiere aus den gleichen Stücken entstehen liess.

Allmählich brach sich dann die Erkenntniss Bahn, dass der Schildknorpel mit der Cartilago lateralis nichts zu thun hat, vielmehr aus Theilen vorderer Kiemenbögen entstanden sein muss, zu welcher Auffassung die Lage des Skeletstückes, sein Anschluss an das Zungenbein von vornherein aufzufordern schien. Der vierte Visceralbogen <sup>3)</sup> wurde, wie DUBOIS mittheilt, schon von FÜRBRINGER in seinen in Amsterdam seit 1880 gehaltenen Vorlesungen als Homologon des Thyreoids erklärt. Entwicklungsgeschichtlich wurde durch W. HIS bereits 1880 in der Anatomie menschlicher Embryonen die Anlage des Thyreoids in den vierten Visceralbogen verlegt. Auch WIEDERSHEIM erklärte 1883 in einer Bemerkung seiner vergleichenden Anatomie das Thyreoid für einen Abkömmling des Visceralskelets.

1) Für die Ueberlassung des werthvollen Materials spreche ich an dieser Stelle Herrn Professor Dr. SEMON meinen aufrichtigen Dank aus.

2) Die im Folgenden citirten Arbeiten finden sich in dem alphabetischen Literaturverzeichniss zusammengestellt. Verschiedene Publicationen desselben Autors sind durch Buchstaben oder Jahreszahlen unterschieden. Meine eigenen Arbeiten citire ich mit den Anfangsbuchstaben meines Namens.

3) Bei der Zählung der Visceralbögen beginnen wir mit dem Kieferbogen, so dass der erste Kiemenbogen die Nummer 3 bekommen würde.

Entscheidend wurde hier die Arbeit DUBOIS' „Zur Morphologie des Larynx“ (1886), welche durch Untersuchung des Thyroids der Monotremen die Ableitung desselben aus 2 Bogenpaaren, dem vierten und fünften Visceralbogen, beweisend durchführte. Nur der entwicklungsgeschichtliche Nachweis steht noch aus.

Die dritte Etappe auf dem Wege der Forschung wurde durch GEGENBAUR (Die Epiglottis, 1892) erreicht. Unter den ungemein vielseitigen Förderungen unserer Erkenntniss und den mannigfaltigsten Anregungen, die dieses Werk brachte, ragen zwei Ergebnisse hervor. GEGENBAUR beseitigte die ältere, noch bei DUBOIS vertretene Auffassung, welche das Thyroid als Theil des Visceralskelets den übrigen Skelettheilen des Luftweges gegenüberstellte, indem er auch in ihnen Abkömmlinge von Kiemenbogen erkannte. Er begründete die Ableitung des Epiglottisknorpels vom sechsten Visceral- (vierten Kiemen-)Bogen und wies zweitens die Herkunft der Cartilago lateralis, des Mutterbodens für die Arytanoide, das Cricoid und das Trachealskelet, von dem folgenden (siebenten) Bogen nach.

Auch H. H. Wilder erkannte, unabhängig von GEGENBAUR, in seinen „Studies in the phylogenesis of the larynx“ (1892), dass der siebente Visceralbogen im Kehlkopfskelet erhalten worden ist, er führte aber nur das Arytänoid auf ihn zurück und betrachtete das Cricoid und die Trachealringe für spätere Bildungen, entstanden im submucösen Bindegewebe des Luftweges. Später jedoch (1896) schloss auch er sich der GEGENBAUR'schen Auffassung an.

Die durch GEGENBAUR's „Epiglottisproblem“ gegebene Anregung führte mich zu einer eingehenderen Prüfung des Epiglottisskelets der Säuger (Ueber die Herkunft des WRISBERG'schen Knorpels, 1894), als deren Resultat sich eine weitere Stütze für Ableitung des Knorpels von einem Visceralbogenpaar ergab und sich zeigte, dass Stücke, wie der WRISBERG'sche Knorpel (Cartilago cuneiformis) ursprünglich einen Theil des Epiglottisknorpels darstellten.

Auch auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte fanden die Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Untersuchung mit der Zeit Beachtung. Auch hier machte GEGENBAUR den Anfang mit dem Nachweis, dass bei Salamandrinen das schon complicirter gestaltete Laryngo-trachealskelet auch ontogenetisch aus einem Paare von Knorpelstücken, eben den Cartilagine laterales entsteht. Ich erwähne ferner die Arbeit von A. NICOLAS (Recherches sur le développement de quelques éléments du larynx humains, 1894) und dann vor allem E. KALLIUS, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kehlkopfes (1897). Abgesehen von wichtigen Mittheilungen über die Ausgestaltung des Aditus laryngis wird hier die Entwicklung der Skelettheile vor allem an menschlichem Material untersucht und werden die Ergebnisse an der Hand der Resultate der vergleichenden Forschung beurtheilt und beleuchtet. Es ergaben sich dabei klare Hinweise auf die Genese des Schildknorpels, auf die Zusammengehörigkeit des Arytänoids und Cricoids, als Abkömmlinge der Cartilages laterales, auf die primitive Beschaffenheit des Epiglottisskelets und damit eine Förderung aller Fragen, welche das Kehlkopfskelet birgt. In gleichem Sinne bearbeitete M. MÄRTENS die Ontogenese des Kehlkopfskelets von Anuren.

Der Erkenntniss der Genese des Kehlkopfskelets folgte bald der Nachweis, dass auch die Musculatur des Kehlkopfes von bestimmten und wohl zu charakterisirenden Kiemenmuskeln abzuleiten ist. H. H. WILDER (1892 und 1896) und ich selbst (1894 und 1898) sind hieran betheilig. Die hierbei sich ergebende genauere Kenntniss der Kehlkopfmuskeln der Amphibien und Reptilien (E. G. 1894 und 1898) ermöglichte bereits, an den Aufbau der Säugethiermusculatur anzuknüpfen, welche in erschöpfender Weise durch M. FÜRBRINGER (1875) in seiner bekannten Abhandlung bearbeitet worden war. Freilich musste ein definitives Urtheil noch bis zur Gewinnung genauerer Kenntnisse über die Zustände bei den Aplacentaliern zurückgehalten werden, welche FÜRBRINGER bei seiner Arbeit nicht vorlagen. Die Entwicklungsgeschichte hat auf

dem Gebiete der Kehlkopfmuskeln noch verhältnissmässig wenig geleistet. Es existiren eine ganze Reihe sorgfältiger Untersuchungen, aber noch keine ist in der Beurtheilung der gefundenen Thatsachen von einer richtigen Vorstellung über das primitive Verhalten der Musculatur ausgegangen.

Dass endlich auch die Nerven des Kehlkopfes, der Laryngeus superior und inferior (resp. Recurrens vagi) branchialen Ursprungs sind, ist eine Vorstellung, die sich gleichzeitig mit der Aufklärung über die Genese des Thyreoids einstellte und von GEGENBAUR in seiner vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere (1898, I. Band) vertreten wird.

DUBOIS giebt an, dass FÜRBRINGER bereits seit 1880 in seinen Verlesungen den Laryngeus superior und inferior mit Kiemenästen des Vagus verglich. Er schloss sich ihm hierin an. Namentlich durch VAN BEMMELN (1887, Reptilien) und A. FRORIEP (1885, Säugethiere) wurde festgestellt, dass der Laryngeus superior dem Ramus branchialis I. nervi vagi entspricht. Der Laryngeus inferior (Recurrens) ergab sich als Homologon des vierten und letzten Branchialastes des Vagus. Er gehört also dem 5. Kiemen- (7. Visceral-) Bogen an, d. h. demselben Bogen, dessen Skeletstück als Cartilago lateralis in den Dienst des Luftweges trat. Für die Amphibien wurde zum ersten Mal durch WILDER 1892 der Recurrens mit dem Ramus branchialis IV. vagi homologisirt. (Vergl. auch E. G. (c. II. Theil)).

Es stellte sich also heraus, dass die wichtigsten Theile des Kehlkopfes aus Bestandtheilen von Visceralbogen hervorgegangen sind, die beim Uebergang ihrer Träger von der Kiemen- zur Lungenathmung ihre alte Bedeutung einbüssten und durch Anpassung an neue Leistungen erhalten und in reichster Weise um- und ausgebildet wurden.

Auch die Gestaltung des Kehlkopfeinganges und seine Beziehungen zu benachbarten Theilen, zum weichen Gaumen und den von letzterem ausgehenden Plicae palato-pharyngeae wurden in den Kreis der Untersuchung gezogen. Vor allem durch RÜCKERT (Der Pharynx als Sprach- und Schluckapparat, 1882), auf den WALDEYER (1886), HOWES (1889) und Andere folgten, wurde festgestellt, dass in der Mehrzahl der Fälle innerhalb der Säugethierreihe der Aditus laryngis in den obersten Theil des Pharynx einragt, so dass die Epiglottis hinter den freien Rand des weichen Gaumens zu liegen kommt. Die Folge hiervon ist, dass, wie WALDEYER eingehend darlegte, die aufgenommene Nahrung seitlich am Kehlkopf vorbei durch einen paarigen Speiseweg dem Oesophagus zugeführt werden muss. Damit besteht ein ganz charakteristischer Unterschied zwischen den Säugern und den übrigen Klassen. Wieder war es GEGENBAUR, der unter weiterem Ausbau unserer Kenntnisse auf diesem Gebiet jene wichtigen Organisationsverhältnisse einer Analyse unterzog und sie zum Verständniss brachte. Er erklärte sie aus Veränderungen, die in der Art der Bewältigung der Nahrung bei den Vorfahren der heutigen Säuger eingetreten sein müssen und ihre Spuren auch an den Organen der Mundhöhle zurückgelassen haben. Ob und in welcher Weise aber der bei den Säugern vollzogene Anschluss des Larynx an die Nasenhöhle sich durch Befunde in tiefer stehenden Klassen vorbereitet, ist eine Frage, die noch der Lösung harret.

Im Grossen und Ganzen stellt sich also die vergleichende Anatomie des Kehlkopfes als ein vielseitig ausgearbeitetes und relativ weit gefördertes Gebiet dar, und doch treffen wir allenthalben auf Lücken theils fehlen noch positive Kenntnisse, theils die theoretische Durchdringung der bereits festgestellten, und so verspricht die Arbeit, der wir uns jetzt zuwenden, nicht undankbar zu sein.

Zum Schluss darf ich nicht vergessen, eine Vorgängerin zu erwähnen, M. WALKER's On the larynx and hyoid of Monotremata (1889). Im Uebrigen hoffe ich allen denen, die sich auf gleichem Gebiet bethätigt haben, im Laufe der Abhandlung gerecht geworden zu sein.

## Erster Theil.

## Der Kehlkopfeingang und seine Umgebung.

## I. Amphibien und Reptilien.

Eine Betrachtung des Kehlkopfes lässt die Aufmerksamkeit zuerst am Kehlkopfeingang haften, und seine Gestaltung wird an erster Stelle besprochen werden müssen. Dabei wird aber auch die weitere Umgebung des Kehlkopfes, soweit sie zur Vervollständigung oder Sicherung des Luftweges beiträgt, Berücksichtigung zu erfahren haben. Hierher gehörige Einrichtungen, die uns selbst bei den Monotremen bereits in vollendetem Zustand entgegenreten, sind innerhalb der Amphibien- und Reptilienklasse in unvollkommenem Verhalten nachweisbar und beleuchten den Weg, den die Phylogenese in der Stammreihe der Säuger einschlug, wenn sie auch nicht selbst die Stadien derselben repräsentiren. So soll zunächst der Kehlkopfeingang der Amphibien und Reptilien geschildert werden, erst für sich, darauf in seinen Beziehungen zu den vorderen Theilen des Luftweges.

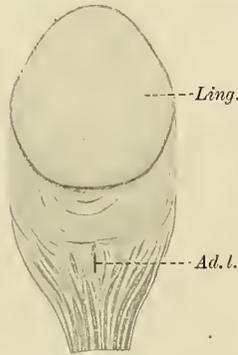


Fig. 1. *Salamandra maculosa*. Boden der Mundhöhle mit Zunge (*Ling.*) und Kehlkopfeingang (*Ad.l.*).

Im einfachsten Verhalten zeigt sich der Eingang zum Kehlkopf bei den Urodelen (Textfigur 1). Er liegt als longitudinal gestellte Spalte flach am Boden der Mundhöhle an der Grenze gegen den Vorderdarm (*Ad.l.*). Seine seitliche Begrenzung bilden zwei von den Spitzen der Arytanoide gestützte Schleimhautfalten, die als *Plicae arytaenoideae* (HENLE) bezeichnet werden können. Erst bei den Anuren springt der Kehlkopf in das Lumen der Mundhöhle deutlich vor.

Dabei treten vielfach Complicationen an seinem Eingange auf. HOWES zeigte nämlich, dass bei manchen Arten in der dorsalen Umgrenzung des Kehlkopfeinganges besondere Erhebungen der Schleimhaut bestehen, die er als *epilaryngeale Falten* bezeichnete. Von grösserer Wichtigkeit ist aber, dass er bei zahlreichen

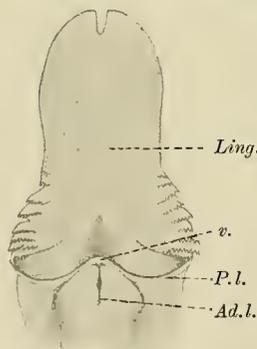


Fig. 2. *Platydactylus*. Boden der Mundhöhle mit Zunge (*Ling.*) und Kehlkopfeingang (*Ad.l.*). *Pl.l.* seitliche Falte, vom Kehlkopfeingang gegen die Zunge verlaufend, *v.* Falte in der ventralen Umgrenzung des Aditus laryngis.

Arten Erhebungen nachwies, die von der ventralen Schleimhautumrandung des Aditus selbst ausgehen. Es handelt sich um ein Paar symmetrisch angeordneter Papillenbildungen, die dicht neben einander mehr oder weniger weit hervorragen. Wenn auch die physiologische Bedeutung dieser Theile nicht recht klar ist, so scheinen sie doch deshalb von Interesse, weil sie etwa von einer Stelle ausgehen, die der Lage der Epiglottis der Säuger entspricht. HOWES vergleicht sie in der That mit der Epiglottis der Säuger und wird hierin durch die Angabe bestärkt, dass die Epiglottis ontogenetisch aus einer paarigen Anlage hervorgehen soll (HIS). Neuerdings hat KALLIUS gezeigt, dass letztere Vorstellung irrig ist und die Epiglottis beim ersten Beginn ihres Entstehens eine unpaare den Kehlkopfeingang vorgelagerte Falte ist. Damit fällt dieser Vergleichspunkt zwischen den Erhebungen des Anurenkehlkopfes und der Säugerepiglottis weg, und von einer Homologisirung beider mit einander wird man füglich Abstand nehmen müssen. Von Interesse bleiben die HOWES'schen Funde aber doch, denn sie zeigen, dass der Theil der Umrandung der Aditus laryngis, dem die Epiglottis der Säugethiere angehört, schon sehr früh die Ausgangsstelle besonderer Differenzirungen geworden ist.

Bei den Reptilien kommen zu den Plicae arytaenoideae, die den Kehlkopfeingang seitlich begrenzen, vielfach epiglottisartige Bildungen (vergl. ihre Zusammenstellung durch HENLE). In der Ordnung der Saurier fehlt bei den Ascalaboten noch eine Epiglottis (Textfigur 2). Eine quere Schleimhautfalte (*v.*) setzt die Plicae arytaenoidea ventral vom Kehlkopfeingang mit einander in Verbindung. Das Gleiche findet sich auch bei *Chamaeleo* und *Monitor*. Von der zungenwärts gekehrten Fläche der ventralen Falte (*v.*) zieht bei *Platydictylus* jederseits eine Falte (*Pl.l.*) im Bogen lateralwärts und verschwindet unter dem Ende des hinteren Zungenzipfels. Bei *Lacerta agilis* ist die ventrale Falte derart verlängert, dass man bereits von einer Epiglottis sprechen kann (F. LEYDIG). Ihre Ausbildung variiert individuell aber beträchtlich. Auch hier bestehen die bei *Platydictylus* beschriebenen, gegen die Hinterenden der Zunge auslaufenden seitlichen Falten. Ganz extrem ausgebildet findet sich die Epiglottis aber bei *Lacerta coerulea* (Textfigur 3). Die ventrale Umgrenzung des Einganges erhebt sich gleich einem emporgeschlagenen Rockkragen stark über das Niveau der lateralen und dorsalen Umrandung (*Ep.*), daneben fehlen die von der Vorderfläche der Epiglottis gegen die hinteren Zungenzipfel verlaufenden Falten auch hier nicht. (*Pl.l.*) Man könnte sie Plicae glosso-epiglotticae nennen. In etwas anderer Weise fand ich die starke Epiglottis bei einem Agamen, bei *Bronchocele jubata* (Textfigur 4 a u. b) gestaltet. Auch hier geht die Epiglottis von der ventralen Verbindung beider Aryfalten aus (*Ep.*) Sie beschränkt sich aber nicht auf diesen Bereich, sondern dehnt sich lateralwärts aus und verstreicht schliesslich zur Seite des Kehlkopfes, indem sie in die hier bestehenden Längsfalten der Schleimhaut ausläuft. Median wird sie durch einen Fortsatz des Cricoids, einem sog. Processus epiglotticus, gestützt. In ihrem Verhalten erinnert die Epiglottis von *Bronchocele*, mit welcher die von *Iguana delicatissima* übereinstimmt, sehr an die Säugerepiglottis. Wie man sieht, kommt die Epiglottis nicht allen Sauriern zu, sondern ist erst innerhalb der Ordnung erworben worden.

Was die Function der Saurier-epiglottis anlangt, so scheint es unzweifelhaft, dass sie als Schutz des Kehlkopfeinganges dienen kann. In Fällen, wie sie in Textfigur 3 u. 4 abgebildet sind, wird die Epiglottis, herabgedrückt durch Nahrungsmassen, einen grossen Theil des Aditus laryngis deckelartig schliessen, aber auch ausserhalb des Schluckactes kann jede Andeutung einer Epiglottis den Kehlkopf gegen das Eindringen von Schleim von der Zungenwurzel her schützen.

Unter den Ophidiern finden sich nur bei verhältnissmässig wenigen Arten epiglottisartige Bildungen (HENLE). Zu ihnen gehört *Python tigris*. Hier erhebt sich die Schleimhaut an der ventralen Seite des Aditus nur wenig zu einem flach gelagerten, zungenartigen Vorsprung, in den ein Processus

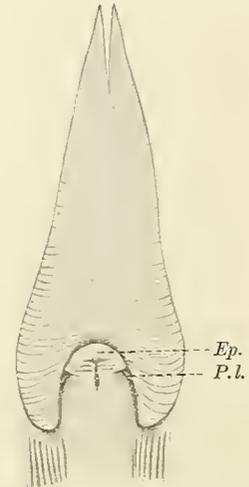


Fig. 3. *Lacerta coerulea*. Zunge und Kehlkopfeingang (*Ad.l.*). *Ep.* Epiglottis. Sonstige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 2.

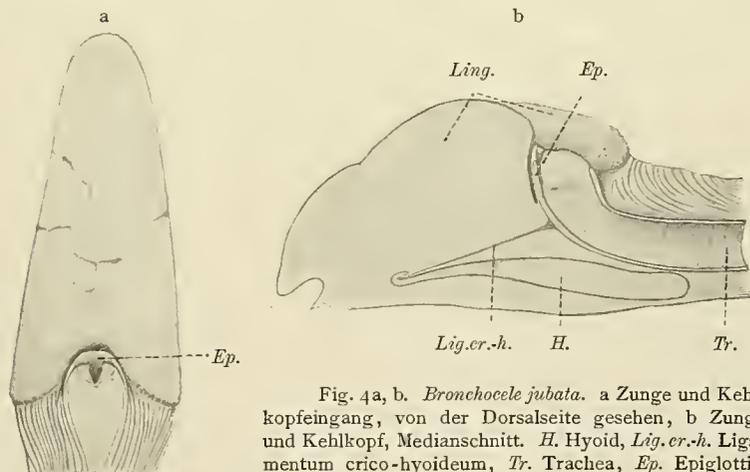


Fig. 4a, b. *Bronchocele jubata*. a Zunge und Kehlkopfeingang, von der Dorsalseite gesehen, b Zunge und Kehlkopf, Medianschnitt. *H.* Hyoid, *Lig.cr.h.* Ligamentum crico-hyoideum, *Tr.* Trachea, *Ep.* Epiglottis.

epiglotticus des Ringknorpels einragt. Als Kehldeckel kann dieser recht rigide Vorsprung nicht dienen. Seine Bedeutung kann nur darin gesucht werden, dass er ein Polster abgibt, dem der Hinterrand des Gaumens bei geschlossenem Maul aufliegt. Von anderen Arten fand ich bei *Coryphodon melanurus* einen papillenartigen Vorsprung an der ventralen Begrenzung des Aditus laryngis. Auch hier vermute ich, dass diese Epiglottisbildungen dazu dienen, einen festeren Anschluss des Kehlkopfeinganges am Gaumen zu vermitteln, und zwar dadurch, dass sie mit ihrer Vorderfläche sich dem Hinterrand des Gaumens anlegen (vergl. p. 548).

Auch bei den Cheloniern sind Faltenbildungen als Epiglottis beschrieben worden (vergl. die Abbildung von *Chelonia midas* bei HENLE). Mir wurden sie bei *Chelone viridis* bekannt. Hier waren die hinteren Theile der Zunge durch quer verlaufende Falten ausgezeichnet, die hinterste derselben, die den Hinterrand der Zunge selbst bildet, zieht bogenartig am Kehlkopfeingang vorbei und läuft seitlich von ihm in die hier bestehenden Züge longitudinaler Falten aus. Diese Bildung kann wohl den ihr benachbarten Theil des Aditus laryngis schützend überlagern. Wenn sie auch functionell mit der Saurierepiglottis Uebereinstimmung zeigt, unterscheidet sie sich morphologisch doch erheblich von ihr, indem sie nicht wie jene eine Bildung des Kehlkopfeinganges selbst ist.

Die Crocodile besitzen nichts, was als Epiglottis bezeichnet werden könnte, wenn man nicht den queren Wulst am Hinterrand der Zunge, den der Hyoidkörper zu Wege bringt, hierher rechnen wollte. Auf seine Bedeutung kommen wir erst später zurück. Endlich sei aber noch auf die Epiglottisbildungen hingewiesen, die bei manchen Vögeln bestehen und, soweit ich sehe, von der vorderen Umrandung des Kehlkopfeinganges ausgehen. Bei einem Strauss erhob sich hier eine hohe Papille, die nach beiden Seiten in quer gestellte Falten auslief.

---

Wir gehen jetzt dazu über, den Kehlkopf als Theil des Luftweges, d. h. in seiner functionellen Verbindung mit der Nasenhöhle darzustellen.

Bei den Amphibien bestehen keine Einrichtungen, die dem respiratorischen Luftstrom auf dem Wege zwischen primärer Nasenhöhle und Kehlkopf bestimmte Bahnen zuweisen. Der hier herrschende Athmungsmechanismus macht dies auch verständlich. Bekanntlich erfolgt die Respiration unter Anwendung eines Druckpumpenmechanismus. Bei geschlossenem Aditus laryngis wird zunächst die Mundhöhle mit Luft gefüllt, indem ihr Boden sich senkt und in den dadurch erweiterten Raum Luft durch die Nasenhöhle einströmt (Aspiration). In die Mundhöhle hinein erfolgt dann die Expiration der in den Lungen enthaltenen Luft, und gleich darauf hebt sich der Mundhöhlenboden mit dem weit geöffneten Kehlkopf und wird rasch nach vorn gestossen. Der Mund bleibt dabei fest geschlossen, und die Apertura nasalis externa schliesst sich gleichzeitig mit dem Einsetzen der Bewegung, bei den Anuren rein mechanisch durch Andrängen des Unterkiefers gegen die Zwischenkieferregion (GAUPE), bei Salamandrinen durch besondere Muskeln (H. L. BRUNER). Dadurch muss das Gasmisch der Mundhöhle in die Lungen hinabgepresst werden. Nach dieser Inspiration tritt eine längere oder kürzere Pause ein, während welcher rhythmische Kehlschwankungen eine fortwährende Erneuerung der Mundhöhlenluft bedingen. Diese Kehlschwankungen stehen im Dienste der Mundhöhlenrespiration, welche die Lungenathmung erheblich unterstützt und bei lungenlosen Formen vor allem für sie eintritt. Ihren anatomischen Ausdruck findet die respiratorische Bedeutung der Schleimhaut der Mundhöhle in der Verbreitung von Blutgefäßen im Innern des Epithels, die den Blutstrom bis dicht an die freie Oberfläche der Schleimhaut heranführen (F. MAURER, 1897). Weder bei der Inspiration noch bei der Expiration strömt also die Luft direct von der Choane zum Kehlkopf oder

umgekehrt, die Mundhöhle bildet vielmehr eine Art Sammelbecken zwischen Nasenhöhle und Lungen, aus dem eine verhältnissmässig schlechte Luftmischung inspirirt wird. Dass dieser Athmungsmodus übrigens ein sehr ursprünglicher ist, geht daraus hervor, dass er in den Hauptpunkten mit dem Modus der Kiemenathmung der höheren Fische und der wasserlebenden Amphibien übereinstimmt. Erweiterung der Mundhöhle zum Einsaugen, Verengerung zum Auspressen des Wassers durch die Kiemenspalten wechseln hier mit einander ab (vergl. BERT).

Die innere Oeffnung der Nasenhöhle liegt bei allen Amphibien weit vor der Kehlkopfoffnung am Mundhöhlendach. Sie zeigt innerhalb der Amphibienreihe eine Umgestaltung, die für höhere Zustände wichtig erscheint (O. SEYDEL, 1895). Während nämlich bei Perennibranchiaten und Derotremen einfache rundliche Oeffnungen aus den Nasenhöhlen in die Mundhöhle führen, finden wir bei den Salamandrinen und Anuren die Aperturae internae in Rinnen fortgesetzt, die eine kurze Strecke lateral- und etwas caudalwärts am Mundhöhlendach verlaufen. Ihren Boden bildet ein horizontal gestellter „Gaumenfortsatz“. In dieser Gaumenrinne läuft ein als seitlicher Nasengang (seitl. Nasenrinne) bezeichneter Theil der Nasenhöhle am Mundhöhlendach aus, in welchen vorn das JACOBSON'sche Organ sich öffnet. Das letztere ist vor allem bestimmt, durch Vermittlung des die Mundhöhle verlassenden Luftstroms den Inhalt der Mundhöhle zu prüfen, während der Regio olfactoria die Controle der eintretenden Luft zusteht. Die seitliche Nasenrinne ist nun ein Zuleitungsweg zum JACOBSON'schen Organ, und ihr hinteres Ende erfährt durch die Entstehung der Gaumenrinne eine functionell wichtige Ausgestaltung, welche die Aufnahme der Luft aus der Mundhöhle begünstigt (SEYDEL). Für die Zuleitung der Luft zum Kehlkopfeingang können diese Anfänge einer Gaumenbildung aber keine Bedeutung haben, wie aus dem oben über den Athmungsmodus der Amphibien Bemerkten hervorgeht.

Bei den Reptilien hat sich der Saugpumpenmechanismus bei der Respiration herausgebildet (vergl. besonders BERT). Sie inspiriren durch Erweiterung des Thorax unter Bewegungen der Rippen. Bei den Schildkröten spielen Bewegungen der Extremitäten dabei eine Rolle. Es finden sich aber noch Anklänge an den früheren Respirationstypus, indem die Eidechsen die Lungen noch mittels eines Schluckactes füllen können (HEINEMANN). Auch Kehlschwankungen sind übrigens bei allen Reptilien mit Ausnahme der Schlangen beobachtet worden, ohne dass ihnen jedoch mit Sicherheit eine respiratorische Bedeutung zugewiesen werden könnte (vergl. Anm. p. 551).

Auf dem Wege zwischen Nasenhöhle und Kehlkopf benutzt der Luftstrom den Raum zwischen Zungenrücken und primärem Mundhöhlendach. Dieser Raum wird begrenzt durch die Gaumenbildung, die ihn schon innerhalb der Reptilienklasse als Ductus naso-pharyngeus von der bleibenden Mundhöhle mehr oder weniger abtrennt. Dies führt gleichzeitig zum Anschluss des Aditus laryngis an die hintere Mündung des Ductus naso-pharyngeus. Was bei den Säugern in vollendeter Form vorliegt, findet sich bei den Reptilien in allen Stadien der Ausbildung erhalten, und so scheint mir eine eingehendere Betrachtung des allmählichen Ausbaues der vordersten Theile des Luftweges für das Verständniss der Verhältnisse bei den Säugethieren von Bedeutung zu sein.

Die Saurier kommen hier zunächst in Betracht wegen der ungemainen Verschiedenheit ihrer Formen, die alle Zwischenzustände zwischen dem ersten Beginn und der Vollendung eines Gaumens aufweisen, wie erst kürzlich durch BUSCH in eingehendster Weise dargelegt worden ist.

An erster Stelle seien kurz die wichtigsten Punkte des Baues der Nasenhöhle hervorgehoben. Wir folgen dabei der Darlegung SEYDEL's (1899), dem die vollkommenste Uebersicht der einschlägigen Ver-

hältnisse zur Verfügung stand, und verweisen gleichzeitig auf die ausgedehnten Untersuchungen BORN's. Der rundlichen Oeffnung, welche im ursprünglichsten Verhalten die Apertura nasalis interna vorstellt, entspricht bei den Sauriern ein langgestreckter Spalt, der jederseits am vorderen Theil des Mundhöhlendaches gelegen ist und hier von vorn nach hinten verläuft (Textfigur 7). Nur wenig wird diese Nasengaumenspalte an ihrem vorderen und hinteren Ende von der Cavität der Nasenhöhle überragt. Im Bereich ihres vorderen Theiles zerfällt die Nasenhöhle in zwei Etagen, eine obere, die die Riechschleimhaut beherbergt, und eine untere, die durch die Nasengaumenspalte in die Mundhöhle führt und als Gaumenrinne bezeichnet werden kann (Textfigur 6a *G.-R.* und *Cav.nas.*). Die Gaumenrinne nimmt vorn die Mündung des Thränennasenganges und des JACOBSON'schen Organs auf. Sie ist das Homologon des sog. seitlichen Nasenganges der Amphibien, und ihre Abgrenzung gegen den Hauptraum der Nasenhöhle ist bereits bei den Amphibien vorbereitet. Dicht vor dem hinteren Ende der Apertura interna fehlt diese Scheidung, und an der dadurch gebildeten sog. inneren Choane (Textfigur 7 *I.Ch.*) communicirt der Hauptraum der Nasenhöhle mit dem hintersten Theil der Gaumenrinne und dadurch mit der Mundhöhle. Zwischen der Gegend der inneren Choane und der Mündungsstelle des JACOBSON'schen Organs kann die Gaumenrinne mehr oder weniger rückgebildet werden.

Die laterale Abgrenzung der Nasengaumenspalten wird durch die horizontal gestellten Gaumenfortsätze (Gaumenblätter, *G.-F.*) gebildet, die durch flache Processus palatini der Oberkiefer- und Gaumenbeine gestützt werden. SEYDEL sieht in ihnen den Gaumenfortsätzen der Salamandrinen und Anuren homologe Bildungen. Zwischen ihnen ragt vorn das Mittelfeld des Gaumens, nach seiner knöchernen Unterlage auch als Vomerpolster (BUSCH) bezeichnet, empor (*G.-M.*). Dicht an dessen hinterem Rande beginnt median am Dache der Mundhöhle eine Rinne, die, nach hinten laufend, sich zur sog. Sphenoidbucht erweitert (*Sph.B.*). Lateral wird diese Rinne und ihre Erweiterung durch kantenartige Vorsprünge begrenzt, die durch die medialen Ränder der Ossa palatina und pterygoidea gebildet werden und als Palato-ptyergoidkanten bezeichnet werden sollen (*P.pt.k.*). In die dem Pterygoid zugehörigen Theile dieser Kanten kann die Gaumenfalte nach hinten zu überleiten. Indem nun beide Theile sich verbreitern, die Gaumenfalten vorn das Vomerpolster erreichen, hinten ebenso wie die Palato-ptyergoidkanten, in die sie übergehen, bis zur Medianebene vorwachsen, kommt ein secundärer Gaumen zu Stande, der den Boden eines Ductus naso-pharyngeus und damit der ganzen secundären Nasenhöhle bildet und nur dadurch nicht ganz vollkommen erscheint, als die Verschmelzung der Componenten beider Seiten unter einander unterbleibt (Textfigur 11). Es besteht eine mediane Spalte, die sich nach vorn in der seitlichen Abgrenzung des Mittelfeldes gabelt (Scincidae, einzelne Chamäleonten). Am Relief des Mundhöhlendaches ist noch eine als Lippenfalte von BUSCH bezeichnete Erhebung von Wichtigkeit, die seitlich von dem Gaumenfortsatz nach hinten zieht und die Gegend des durch die Kaumuskeln gebildeten Wulstes erreicht (Textfigur 7, 9, *L.-F.*).

Was die Bedeutung der Gestaltung des Mundhöhlendaches auch vor der Vollendung des Gaumens anlangt, so kann der Schutz der Nasenhöhle nicht etwa zur Erklärung der Anfänge eines Gaumens herangezogen werden, denn bei einer grossen Zahl von Sauriern wird der Eingang in die Nasenhöhle von der Mundhöhle aus nicht verdeckt, trotz des Bestehens von Gaumenfortsätzen (Textfigur 5, 7, 9). Zu einem Verständniss ihres Werthes für den Organismus gelangt man aber leicht, sowie man sie im Zusammenhang mit den Theilen des Bodens der Mundhöhle untersucht.

Ein Vertreter der Ascalaboten, *Platydictylus* spec.?, soll an erster Stelle betrachtet werden (vergl. BUSCH). Wie Textfigur 5 zeigt, besitzt die Form eine gut ausgebildete Gaumenrinne (*G.R.*) zu beiden Seiten

des Mittelfeldes (*G.-M.*), die vorn die Mündung des JACOBSON'schen Organs (*Jac.*) und etwas hinter dem Bereich des Mittelfeldes die innere Choane (*I. Ch.*) aufnimmt. Die Gaumenfortsätze (*G.-F.*), sind stark entwickelt und mit ihrem freien Theil zur Seite der Gaumenrinne dorsalwärts umgeschlagen. Der umgeschlagene Theil bildet eine medianwärts sehende flache Rinne. Jenseits der inneren Choane biegt der Fortsatz nach aussen und dann nach hinten um und läuft in der Gegend des Unterkieferansatzes aus. Nach BUSCH ist dieses Verhalten dadurch zu erklären, dass hier der Gaumenfortsatz in die Lippenfalte übergeht, so dass letztere den Gaumenfortsatz nach hinten fortzusetzen scheint. Die Lage des Kehlkopfes findet sich im breitesten Theil des Raumes zwischen den vorspringenden Palato-ptyergoidkanten (*P. pt. k.*).

Im Bereich der Gaumenrinne und dicht dahinter wird nun, wie Querschnitte zeigen (Textfigur 6a und b) der Raum zwischen den beiden Gaumenblättern (*G.-F.*) überbrückt durch die Zunge (*Ling.*). Sie passt auf das genaueste mit ihrem vorderen Theil in den hier gebotenen Raum hinein. Ihre Seitenränder legen sich den nach oben umgebogenen Theilen des Gaumenfortsatzes dicht an und bestimmen dadurch auch die flache Rinnenbildung, die an ihm bemerkbar wird. Die Unterfläche des Mittelfeldes (Textfigur 6a *G.-M.*) liegt dabei der Dorsalseite der Zunge unmittelbar auf. Durch dieses Verhalten werden vorn die Gaumenrinnen (*G.-R.*) durch die Zunge zu Kanälen abgeschlossen. Diese Kanäle führen nach hinten in einen am Hinterrand des Vomerpolsters beginnenden unpaaren grösseren Raum, der beiderseits die inneren Choanen aufnimmt und der selbst nur rückwärts, also gegen den Kehlkopf zu ge-

öffnet ist. Seinen Boden bilden lateral die Gaumenfortsätze und zwischen beiden der Zungenrücken (Textfigur 6b).

An der Stelle, an welcher die Gaumenblätter nach aussen umbiegen, verlassen sie die Seitenränder der Zunge, um sich weiterhin dem Boden der Mundhöhle längs der unteren Zahnreihe anzuschmiegen (Textfigur 6c und d), dafür legt sich die Zunge mit den Rand-

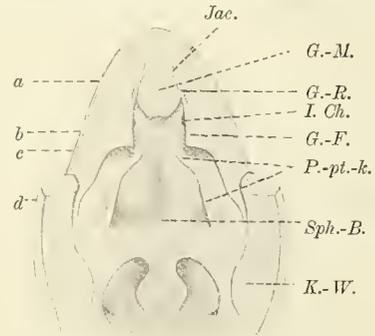


Fig. 5. *Platydactylus*. Dach der Mundhöhle, 1,5/1.

Gemeinsame Bezeichnungen der Textfiguren 5—19: *Ad. lar.* Aditus laryngis, *Ar.* Arytänoid, *Cav. nas.* Nasenhöhle, *Conch.* Concha, *G.-F.* Gaumenfalte (Gaumenblatt), *G.-M.* Mittelfeld des Gaumens (Vomerpolster), *G.-R.* Gaumenrinne, *H.* Hyoid, *I. Ch.* innere Choane, *Jac.* Mündung des JACOBSON'schen Organs, *K.-W.* Kaumuskelwulst, *Ling.* Zunge, *L.-F.* Lippenfalte, *Mand.* Unterkiefer, *Oc.* Augapfel, *Ost. phar. c. t.* Ostium pharyng. des Cavum tympani, *P.-pt.-k.* Palato-ptyergoidkante, *Sph.-B.* Sphenoidbucht.

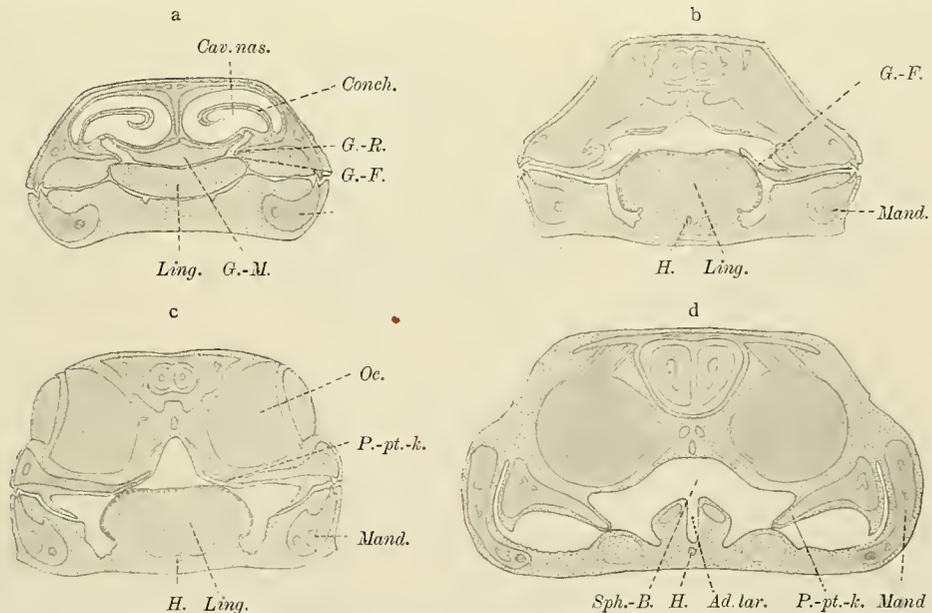


Fig. 6a—d. *Platydactylus*. Querschnitte durch den Kopf, 3/1. Die Ebene, in welcher die hier wiedergegebenen Querschnitte den Kopf treffen, sind auf der linken Seite in Fig. 5 durch die der Figurenbezeichnung entsprechenden Buchstaben angegeben. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5.

theilen ihrer dorsalen Fläche dem Pterygothteil der Palato-ptyergoidkanten an (*P.-pt.-k.*). Die hinteren breiteren Theile der Zunge entsprechen genau der Gestalt des Zwischenraumes zwischen jenen Kanten. An letzteren laufen die hinteren Zipfel der Zunge zur Seite des Aditus laryngis aus. So giebt die Zunge dem vertieften Theil am Mundhöhlendach, der von der Pterygoidekante begrenzt wird, einen Boden, gestaltet ihn zu einem gegen die seitlichen Theile der Mundhöhle abgegrenzten Raum, in den der Aditus laryngis hineinragt.

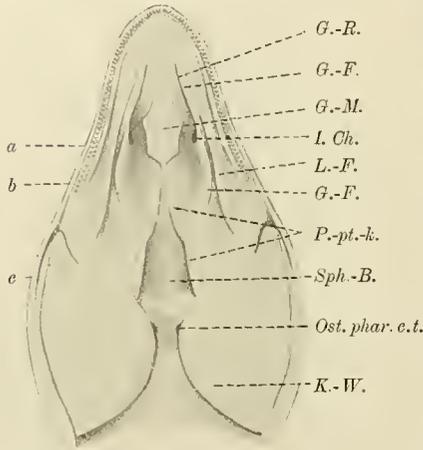


Fig. 7. *Lacerta viridis*. Mundhöhlendach, 2/I. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5.

Wir können also bereits bei *Platydictylus* von einem Ductus naso-pharyngeus sprechen, dessen Abschluss durch den Zungenrücken zu Stande kommt. An seiner Abgrenzung nehmen vorn die Gaumenblätter, hinten in deren Ablösung die Palato-ptyergoidkanten theil. Der Inspirationsstrom wird den hier gebotenen, gegen die übrige Mundhöhle abgegrenzten Weg benutzen. Dasselbe wird durch die exspirirte Luft geschehen. Dabei wird aber ein kleiner Theil des Luftstroms nach vorn dem JACOBSON'Schen Organ zugeleitet werden. Stoffe irgend welcher Art, die in der Mundhöhle sich befinden, könne dadurch diesem Sinnesorgane zugeleitet werden, das andererseits auch direct von dem vorderen Theil der Mundhöhle aus in Erregung versetzt werden kann.

In dem geschilderten Verhalten findet sich *Platydictylus* in Uebereinstimmung mit den übrigen Sauriern, von denen noch eine Anzahl wichtig erscheinender Typen aus verschiedenen Ordnungen herausgegriffen werden sollen.

Bei *Lacerta viridis* (Textfigur 7) sind am Mundhöhlendach die Gaumenfalten (*G.-F.*) und Lippenfalten (*L.-F.*) deutlich von einander gesondert (vergl. BUSCH). Die Gaumenfalten setzen sich über den

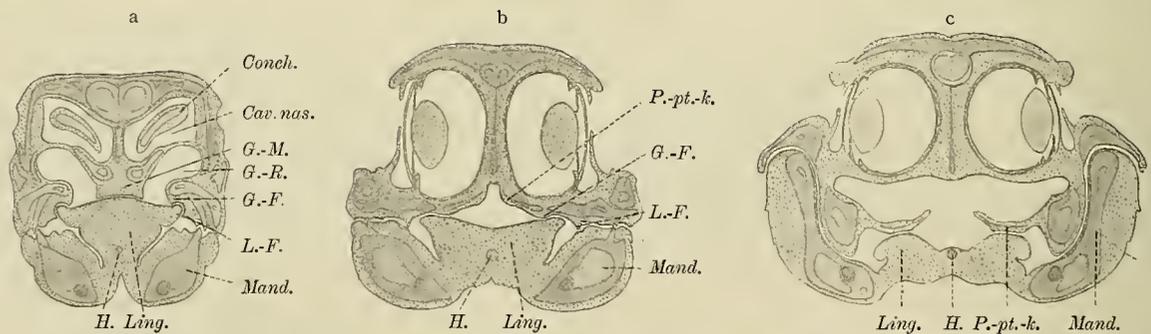


Fig. 8a—c. *Lacerta viridis*. Querschnitte durch den Kopf, 2/I. Die Ebenen der Querschnitte sind aus der Lage der mit der Figurenbezeichnung übereinstimmenden Buchstaben auf der linken Seite der Fig. 7 zu ersehen. Der Querschnitt a trifft den Kopf unmittelbar hinter der inneren Choane, b im Bereiche des hintersten Theiles der Gaumenfalte (*G.-F.*), c dicht vor dem Aditus laryngis. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5.

Bereich der inneren Choane nach hinten fort und leiten direct über in die hinteren Theile der Palato-ptyergoidkanten (*P.-pt.-k.*), die hier an ihrer ventralen Fläche die Pterygoidezähne tragen. Untersucht man Querschnitte des Kopfes, welche die Gegend der inneren Choane treffen (Textfigur 8a), so sieht man, dass das Vomerpolster (*G.-M.*) dem Zungenrücken aufliegt. Es kann hier sogar einen deutlichen Eindruck erzeugen. In der Nähe ihrer Seitenränder liegt die Zunge der Unterfläche der Gaumenblätter (*G.-F.*) an. Sie schiebt sich mit ihrem Rande jederseits in die Rinne zwischen Gaumenblatt und Lippenfalte (*L.-F.*) ein.

Vor dem Bereich der inneren Choane schmiegt sich der Zungenrücken in ganzer Breite dem Raum zwischen den Lippenfalten an. Das Mundhöhlendach erscheint wie ein Abdruck der Zunge, deren vordere Spaltung hier sogar erkennbar wird. Auch hier liegt die Unterfläche der Gaumenfortsätze der Zunge direct an. Die Gaumenrinne wird durch die Zunge zu einem Kanal abgeschlossen. Hinter dem Bereich des Vomerpolsters ist der Zungenrücken median frei nach oben gekehrt, während seine seitlichen Theile den Fortsetzungen der Gaumenblätter nach hinten angelagert bleiben (Textfigur 8b), sie bis zu ihrem Uebergang in die Palato-ptyergoidkanten begleiten und weiterhin mit diesen in Berührung treten (Textfigur 8c). An den Pterygoidkanten ziehen die hinteren Zipfel der Zunge entlang, und zwischen ihnen öffnet sich der Aditus laryngis in die Sphenoidbucht. Die Folge dieser Beziehung zwischen Mundhöhlendach und Zunge ist, dass die inneren Choanen jederseits in einen paarigen, gegen die übrige Mundhöhle abgeschlossener Kanal münden (Textfigur 8a), der sich nach vorn spaltartig verengert bis zur Mündung des JACOBSON'schen Organs fortsetzt, nach rückwärts vom Vomerpolster (*G.-M.*) mit dem anderseitigen zusammenfließt (Textfigur 8b und c) und zu der Stelle führt, an welcher der Aditus laryngis seine Lage hat. So wird also auch hier der unvollkommene Anfang einer Gaumenbildung durch die Zunge ergänzt und der Raum einer secundären Nasenhöhle oder ein Ductus naso-pharyngeus abgegrenzt.

Einen sehr vollkommenen Gaumen besitzen, wie bekannt, viele Arten der Scincidae. Bei *Cyclodus* bilden ihn dieselben Theile, die bei *Lacerta* gemeinsam mit der Zunge den Abschluss des Luftweges herstellen, die Gaumenfalten und in ihrer Fortsetzung die hinteren Theile der Palato-ptyergoidkanten. Sie haben an Breite medianwärts zugenommen, berühren nun vorn das Mittelfeld und jenseits desselben das gleichartige Stück der anderen Seite. Die beiderseitigen Platten schieben sich sogar hier etwas über einander. Die vordersten, dem Bereich des Palatinum zugehörigen Theile der Palato-ptyergoidkanten nehmen keinen Antheil an der Gaumenbildung, wie sie ja auch bei den Lacertiden keine Bedeutung für den Abschluss des Ductus naso-pharyngeus besitzen. Sie sind aber am Dache der nunmehr abgegrenzten secundären Nasenhöhle leicht nachweisbar. Im Bereich des hintersten Endes der Mundspalte verschmälern sich die Palato-ptyergoidkanten und weichen gegen die Kaumuskelwülste auseinander. Hier allein besitzt noch die Zunge ihre frühere Bedeutung für den Gaumen. Der hintere Rand des Gaumens liegt dem Zungenrücken auf. Den auseinanderweichenden hinteren Enden der Palato-ptyergoidkanten folgen dabei die beiden hinteren Zipfel, in welche die Zunge ausläuft. Der hinterste Theil der Rachenhöhle, in welchen der Larynx mündet, wird dadurch bei geschlossenem Munde gegen die Mundhöhle abgesperrt und der Luftstrom bei In- und Expiration auf die Nasenhöhle angewiesen.

Etwas andere Verhältnisse bieten die Agamen, als deren Vertreter *Bronchocele jubata* dienen möge (Textfigur 9). An dem stark gewölbten Mundhöhlendach sieht man median eine Rinne verlaufen, die seitlich von den fast parallel zu einander gestellten Palato-ptyergoidkanten (*P.-pt.-k.*) begrenzt wird. Am hinteren Rande des Vomerpolsters (*G.-M.*) gabelt sich die Rinne und wird jederseits zu beiden Seiten des Vomerpolsters durch die Gaumenrinnen fortgesetzt, in welche die inneren Choanen (*I.Ch.*) münden. In der seitlichen Begrenzung der Gaumenrinnen finden sich schwach entwickelte Gaumenfalten (*G.-F.*), die mit ihren hinteren Enden auf die Vorderenden der Palato-ptyergoidkanten zustreben, ohne sie jedoch zu erreichen (vergl. die Darstellung der Verhältnisse bei *Calotes* durch BUSCH). An Querschnitten erkennt man nun, dass vorn dem

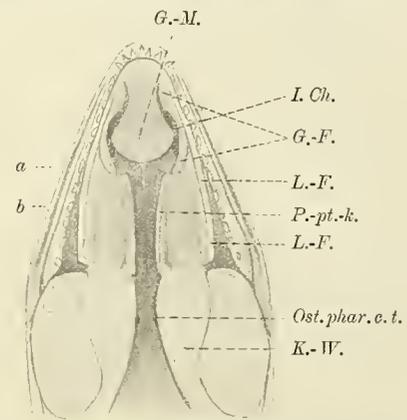


Fig. 9. *Bronchocele jubata*. Mundhöhlendach, 2/1. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5.

Mittelfeld des Gaumens (*G.-M.*) die medianen Theile des Zungenrückens, den Gaumenfortsätzen die lateralen Theile desselben anliegen, so dass die Gaumenrinnen einen ventralen Abschluss erhalten. Jenseits des Bereiches des Mittelfeldes (Textfigur 10) ergänzt die Zunge den Zwischenraum zwischen beiden Gaumenfortsätzen (a *G.-F.*), und noch weiter nach hinten (b) giebt sie der Rinne zwischen den Palato-ptyergoidkanten

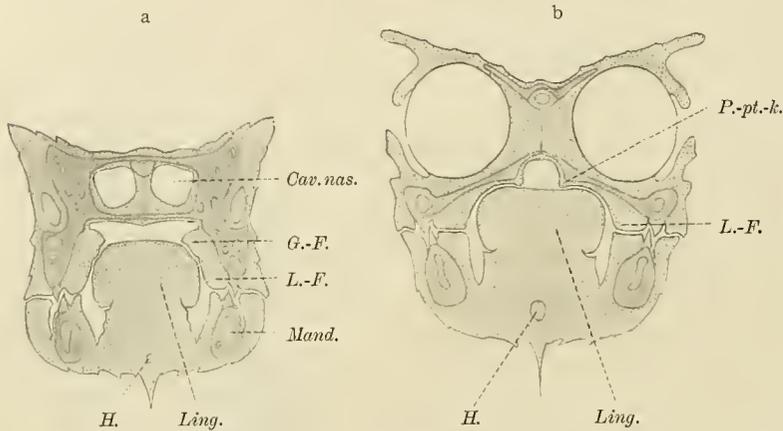


Fig. 10a, b. *Bronchocele jubata*. Querschnitte durch den Kopf, 3/1. a Dicht hinter dem Bereiche der inneren Choane, b dicht vor dem Kehlkopf (vergl. die Lage von a und b auf der linken Seite von Fig. 9). Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5.

einen Boden. Die beiden hinteren Zipfel der Zunge laufen dabei an den hinteren Theilen jener Kanten entlang; zwischen ihnen lagert der Aditus laryngis. Es besteht also bei *Bronchocele* ein wohl abgegrenzter Ductus naso-pharyngeus, dessen ventralen Abschluss die Zunge bildet. Ohne die Zunge würden die Gaumenfalten und Palato-ptyergoidkanten keinen Einfluss auf den Verlauf des Luftstromes besitzen können.

Eine directe Weiterbildung der Gaumenanfänge bei *Bronchocele* scheint mir bei *Chamaeleo* vorzuliegen.

Ich untersuchte eine Art, bei der die Gaumenbildung erhebliche Fortschritte gemacht hat (Textfigur 11). Die vergrößerten Gaumenblätter (*G.-F.*) und Palato-ptyergoidkanten (*P.-pt.-k.*) schliessen vorn den Luftweg von der übrigen Mundhöhle ab. Nach hinten zu weichen sie auseinander und begrenzen damit eine spaltförmige Lücke am Boden desselben (Textfigur 12). Auch hier zeigen Querschnitte, dass der Zungenrückens dem Dache der Mundhöhle innig anliegt. Dadurch werden die geringen Spalten, welche zwischen den Componenten des secundären Gaumens bestehen blieben, völlig abgeschlossen, auch der Defect in den hinteren Theilen des Gaumens überdeckt (Textfigur 12) und die Begrenzung des Luftweges hier vervollständigt. Die inspirirte Luft kann also nur nach hinten gegen den Kehlkopfeingang zu den Ductus naso-pharyngeus verlassen, nicht dessen Boden passiren<sup>1)</sup>.

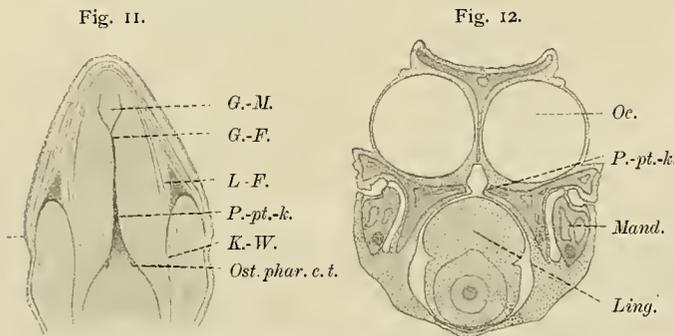


Fig. 11. *Chamaeleo*. Mundhöhlendach, 1,5/1. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5.

Fig. 12. *Chamaeleo*. Querschnitt durch den Kopf, 2/1. Der Schnitt trifft den Kopf in der Höhe der punktirten Linie auf der linken Seite von Fig. 11. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5.

1) Tritt uns die Bedeutung der Zunge für die Begrenzung des Luftweges bei den bisher besprochenen Arten deutlich entgegen, so wird sich naturgemäss die Frage erheben, wie denn die Dinge bei denjenigen Sauriern liegen, deren Zunge sich in ein wurmartiges, zurückziehbares Gebilde umgewandelt hat. Hier kann der Zunge die ihr bisher zugesprochene Rolle, die Gaumenanfänge zu ergänzen, doch unmöglich zukommen. *Monitor bivittatus* soll als Beispiel genommen werden, um die in solchen Fällen bestehenden Verhältnisse zu erläutern (Textfigur 13).

Zu beiden Seiten eines wenig erhobenen Mittelfeldes (*G.-M.*) finden sich am Mundhöhlendach die Gaumenrinnen, die hier die weiten inneren Choanen (*I. Ch.*) aufnehmen. Vor jenen laufen die Rinnen neben einer medianen sog. Vomerleiste (BUSCH) nach vorn und erfahren an ihren Vorderenden eine starke Versmälnerung. Am Ende des breiteren Theiles liegt die Mündung des JACOBSON'schen Organs (*Jac.*). In der lateralen Abgrenzung der Gaumenrinne ist nur vorn ein Gaumenblatt (*G.-F.*) zu unter-

Ein Ueberblick über die Saurier zeigt also, dass bei ihnen in weiter Verbreitung ein dorsaler Theil der primitiven Mundhöhle als besonderer Luftweg abgegrenzt ist, dass also ein Ductus naso-pharyngeus die primitiven Nasenhöhlen nach hinten gegen den Kehlkopfeingang fortsetzt. Nur in wenigen Fällen (bei Scinciden) bildet ein vollständiger secundärer Gaumen den Boden dieses Raumes; meist bestehen nur Anfänge einer Gaumenbildung, aber diese finden eine Ergänzung durch die Zunge, und nur dadurch werden sie in ihrer Bedeutung für den Luftweg verständlich. Als Schutzeinrichtung für die Nasenhöhlen wird man die Gaumenanfänge, wie wir sahen, nicht betrachten können, da sie die Mündung der inneren Choanen kaum überdecken.

Der Ductus naso-pharyngeus öffnet sich, gleichgültig, ob der Gaumen vollständig ist oder eines Verschlusses durch die Zunge bedarf, nach hinten gegen den Theil der Rachenhöhle, in dem der Aditus laryngis liegt, und bildet zusammen mit den primitiven Nasenhöhlen bei geschlossenem Munde die einzige Communication, die dieser Raum mit der Aussenwelt besitzt, während er nach hinten zu gegen den Tractus intestinalis durch Hebung seines Bodens zum Abschluss gebracht werden kann. Damit ist der respiratorische Luftstrom beim Wege von und zum Kehlkopf auf den Ductus naso-pharyngeus und die Nasenhöhle angewiesen, so dass die Mundspalte für gewöhnlich nicht als Ein- oder Ausgang dienen kann. Die Verwendung der Nasenhöhle als Luftweg ist ein altes Erbstück von den amphibienartigen Vorfahren her, das auch nach Aenderung des Athmungsmodus seine Bedeutung behält, wegen der mit der Inspiration verbundenen Controle der Umgebung durch das Geruchsorgan. Die Fortführung der primitiven Nasenhöhlen durch den

scheiden. Nach hinten verstreicht es in der Gegend der inneren Choane an der Innenfläche der Lippenfalte (*L.-F.*). Diese tritt uns hier in besonders mächtiger Ausbildung entgegen. Betrachten wir auf der anderen Seite den Boden der Mundhöhle, so sehen wir, dass zu beiden Seiten der schmalen Zunge je eine starke faltenartige Erhebung verläuft, die mit der anderseitigen eine Rinne begrenzt. In dieser Rinne gleitet die Zunge bei ihren Bewegungen. Beide Falten vereinigen sich vorn dicht hinter der unteren Zahnreihe. In geringerer Ausbildung finden sich analoge Falten auch bei anderen Lacertiliern. Eine dritte, mediane, Erhebung dient der Zunge als Unterlage und bildet den Boden der Rinne. Die seitlichen Falten haben nun nicht nur Bedeutung für die Zunge, sondern auch für die Nasenhöhle (Textfigur 14a u. b). Im ganzen Bereich der Gaumenrinnen liegen sie (*f.*) mit ihren nach

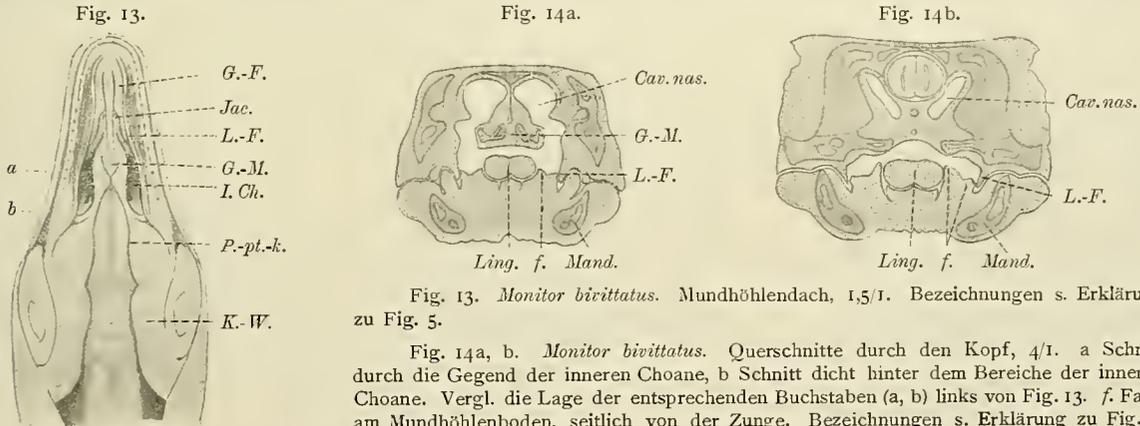


Fig. 13. *Monitor bivittatus*. Mundhöhlendach, 1,5/1. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5.

Fig. 14a, b. *Monitor bivittatus*. Querschnitte durch den Kopf, 4/1. a Schnitt durch die Gegend der inneren Choane, b Schnitt dicht hinter dem Bereiche der inneren Choane. Vergl. die Lage der entsprechenden Buchstaben (a, b) links von Fig. 13. *f.* Falte am Mundhöhlenboden, seitlich von der Zunge. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5.

aussen gekehrten Flächen den Innenseiten der Lippenfalten (*L.-F.*) innig an. Dadurch wird der zwischen den Lippenfalten gelegene Theil der Mundhöhle, der die inneren Choanen aufnimmt (Textfigur 14a), seitlich abgegrenzt. Dieser Raum ist nach vorn zu gegen Ein- resp. Austritt von Luft gesichert, indem vor dem Bereich der inneren Choanen der Boden der Mundhöhle mit seinen Theilen dem Dach dicht anschliesst. Er öffnet sich also nur nach hinten, also in der Richtung gegen den Kehlkopf. Jenseits der Choanen verlassen die seitlichen Lippenfalten die Zungenfalten, indem sie lateralwärts ausbiegen (vergl. Textfigur 13), und schliessen an die Schleimhaut an der Innenfläche der Zahnreihe dicht an.

So wirken bei *Monitor* die seitlichen Falten am Mundboden mit den Lippenfalten am Mundhöhlendach zusammen, um den die inneren Choanen aufnehmenden Theil der Mundhöhle abzugrenzen, und spielen damit eine ähnliche Rolle wie die Zunge bei anderen Arten, während die Lippenfalten für die stark reducirten Gaumenfalten eintreten. Dieser Theil der Mundhöhle wird aber nicht in einem besonderen abgegrenzten Wege weiter gegen den Kehlkopf zu fortgesetzt, sondern mündet dicht hinter den Choanen breit, in die hinteren Theile der Mundhöhle.

Ductus naso-pharyngeus ist aber erst eine Erwerbung der Reptilien, die nur beim Saugpumpenmechanismus der Athmung denkbar, dann aber auch zweckmässig ist, um stets frische Luft auf kürzestem Wege dem Kehlkopfe und damit den Lungen zuzuführen.

Wir müssen jetzt noch einmal auf die Beziehungen zwischen Zunge und Gaumen zurückkommen. Es ist wohl erlaubt, die diesbezüglichen Erfahrungen bei den Sauriern, die allein noch den secundären Gaumen in den verschiedensten Zuständen des Entstehens zeigen, weiter zu verwerthen, um so mehr, als

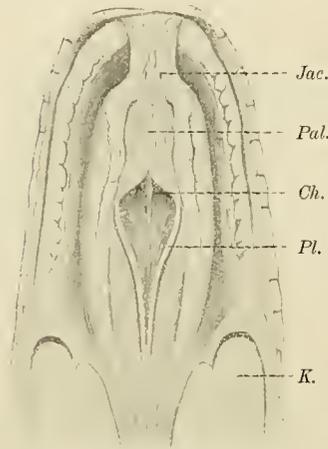


Fig. 15. *Python tigris*. Mundhöhlendach, 1/1. *Ch.* Choane, *Pal.* secundärer Gaumen, *Pl.* Schleimhautfalte in der Fortsetzung des Gaumenrandes, *Jac.* Mündung des JACOBSON'schen Organs, *K.* Kaumuskeln.

doch die Gaumenbildung im Princip bei allen Amnioten gleichartig erfolgt, mögen auch im Einzelnen erhebliche Abweichungen bei den verschiedenen Formen bestehen. Es scheint mir nun wahrscheinlich, dass allgemein die ersten Anfänge einer Gaumenbildung mit der Zunge zum Abschluss des Ductus naso-pharyngeus zusammenwirkten, und dass erst dieser Umstand, der schon geringen Erhebungen am Mundhöhlendach, denen sich die Zunge anlegt, Bedeutung verschafft, die Ausbildung solcher Anfänge zum Verständniss bringt.

Noch in anderem Sinne können wir aber unsere Beobachtungen über die Bedeutung der Theile des Mundbodens für den Gaumen verwenden. Wir denken uns einen oft realisirten Fall, in dem bei unvollständiger Gaumenbildung der Kehlkopf etwa in der Höhe lagert, in welcher die Gaumenplatten hinten auslaufen. So wird der Mundboden vor dem Larynx, im gedachten Falle die Zunge, den Boden des hinteren Endes des Ductus naso-pharyngeus bilden, und in diesen ragt dann der Aditus laryngis hinein. Das Gleiche wird noch der Fall sein, wenn der Abschluss des Gaumens auch an dieser Stelle erfolgt ist, d. h. der Kehlkopf ist der Choane angeschlossen. Die Anlagerung des Kehlkopfes an

die Choane, wie sie bei Schlangen, Crocodilen und Säugern zur Regel wurde, auch bei manchen Vögeln besteht, erscheint damit nicht als ein secundärer Vorgang, der den Larynx der fertig gebildeten Choane anschloss; sie ist vielmehr mit der Entstehung des Gaumens selbst verknüpft, denn was hier zusammentritt, ist von vornherein in engster Nachbarschaft gewesen.

Wir verlassen jetzt die Saurier und betrachten noch kurz die Beziehungen zwischen Kehlkopf und Nasenhöhle bei den übrigen Reptilien.

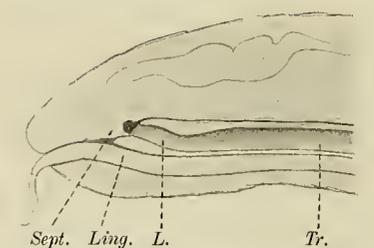


Fig. 16. *Tropidonotus natrix*. Medianschnitt durch den Kopf, 2/1. *L.* Larynx, *Ling.* Zunge, *Sept.* Nasenseidewand, *Tr.* Trachea.

Die Ophidier besitzen einen fertig gebildeten Gaumen, der die Ductus naso-pharyngei ventralwärts abgrenzt (Textfigur 15 *Pal.*); dass es sich um eine Fortbildung von primitiveren Zuständen, ähnlich den bei Sauriern repräsentirten, handelt, geht aus den Untersuchungen BORN's (1883) und den Darlegungen SEYDEL's (1899) hervor. Unmittelbar hinter der Choane (*Ch.*) lagert, wie bekannt, der Kehlkopf und wendet seine Oeffnung der ersteren zu (Textfigur 16). Der Anschluss des Kehlkopfes ist ein ungemein inniger, seine Wandung liegt nämlich dorsal und seitlich vom Eingangsspalt der Rachenwand direct an, während ventral der freie Rand des Gaumens sich dem vor dem Kehlkopfeingang liegenden Theile des Mundhöhlendachbodens auflagert. Der Anschluss des Kehlkopfes an die Choanen wird noch dadurch gesichert, dass Schleimhautfalten den Gaumenrand nach hinten zu fortsetzen, die sich der Kehlkopfwand anschmiegen.

Am stärksten fand ich sie bei *Python* ausgeprägt (Textfigur 15 *Pl.*). Sie ziehen in seitlicher Verlängerung des Gaumenrandes nach hinten, steigen dabei allmählich dorsalwärts an, erreichen das Dach des Rachens und laufen hier dicht neben einander in der Gegend der Kaumuskelwülste (*K.*) allmählich aus. So wird hier der Theil der Rachenhöhle, in welchem der Kehlkopf lagert, gegen den Haupttheil abgegrenzt. Man könnte von einem Cavum pharyngo-nasale sprechen und die beschriebenen Falten als *Plicae palato-pharyngeae* bezeichnen, ohne dabei an irgend welche Verknüpfung mit den gleichnamigen Theilen bei Säugern zu denken. Auf die Bedeutung der sog. Epiglottis der Schlangen für den Anschluss des Kehlkopfes an die Choanen ist oben aufmerksam gemacht worden (s. p. 540). So tritt also bei den Ophidiern, solange das Maul geschlossen bleibt, der Luftstrom aus dem Kehlkopf unmittelbar in die Ductus naso-pharyngei und umgekehrt.

Unter den Cheloniern fand ich nur bei *Testudo* eine innige Beziehung zwischen Kehlkopf und Choane. Ob eine solche aber nicht doch noch in weiterer Verbreitung besteht, müsste erst eine ausgedehntere Prüfung feststellen.

Die Choanen laufen bei *Testudo graeca*, wie SEYDEL (1899) erst kürzlich beschrieben hat, zu beiden Seiten eines medianen Wulstes als Rinnen am Mundhöhlendach aus (Textfigur 17 *Ch.*). Die laterale Begrenzung beider Rinnen wird von einer Fortsetzung des (secundären) Gaumens (*Pal.*) gebildet, der den Boden der beiden Ductus naso-pharyngei darstellt, die allgemein bei den Cheloniern zur Ausbildung gelangt sind und die primitiven Nasenhöhlen nach hinten zu fortsetzen (Textfigur 18a *D.nas.-phar.*). Die Choanen und ihre Umgebung liegen im Grunde einer rhomboidal gestalteten Grube, deren breiteste Stelle etwa in einer Linie mit

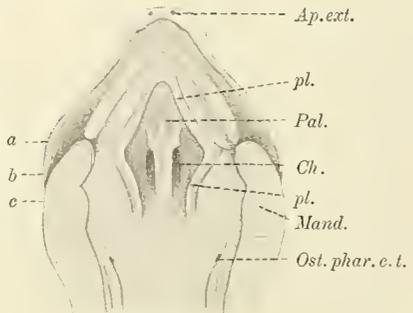


Fig. 17. *Testudo graeca*. Mundhöhlendach, 1,5/1. *Ap.ext.* äussere Nasenöffnung, *Ch.* Choane, *Pal.* secundärer Gaumen, *pl.* Umgrenzung des die Choanen aufnehmenden Feldes am Mundhöhlendach. Sonstige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5.

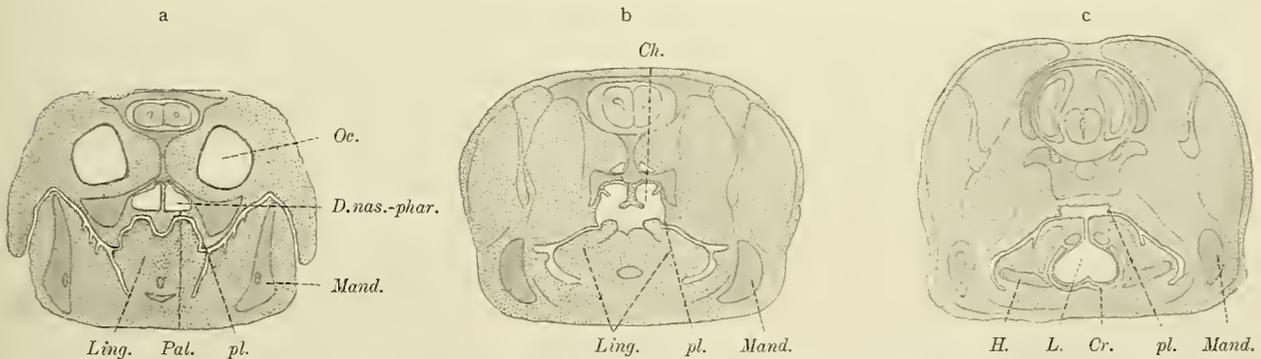


Fig. 18a—c. *Testudo graeca*. Querschnitte durch den Kopf, 2/1. a Dicht vor der Choane; b durch die Gegend der Choane; c hinter dem Bereiche der Choane durch den Aditus laryngis. Vergl. die Lage der Buchstaben a—c an der linken Seite der Fig. 17. *D.nas.-phar.* Ductus naso-pharyngeus, *L.* Kehlkopf, *Cr.* Cricoid. Sonstige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5 und 17.

dem vorderen Theile der Choanen liegt. Die Umrandung dieser Grube bildet jederseits ein Schleimhautwulst (*pl.*). Von der breitesten Stelle aus convergiren die Wülste nach vorn und hinten, um sich jedoch nur vorn mit einander median zu vereinigen, während sie hinten schliesslich parallel zu einander am Mundhöhlendach auslaufen. Den vorderen Theil der geschilderten Grube nimmt der Zungenrücken ein, indem er sich auf das vollkommenste dem Relief des Mundhöhlendaches, d. h. dem secundären Gaumen (Textfigur 18a), anpasst. Das ändert sich an der Stelle, an welcher die Choane beginnt (Textfigur 18b).

Der Zungenrücken fällt nach hinten zu etwas ab, und zwischen ihm und dem Mundhöhlendach entsteht ein Raum, der die Choanen (*Ch.*) aufnimmt und der seitlich dadurch gegen den Haupttheil der Mundhöhle abgegrenzt wird, dass die Zunge (*Ling.*) sich fest an die seitlichen Begrenzungsfalten (*pl.*) der Grube anpresst. Die Zunge bildet also den Boden einer Fortsetzung des Luftweges. In diesen Raum öffnet sich weiter nach hinten zu der Aditus laryngis (Textfigur 18c *L.*). Seitlich von ihm wird die Abgrenzung des Raumes dann nicht mehr durch die Zunge vermittelt, sondern dadurch, dass die Kehlkopfwand selbst den Grenzfalten (*pl.*) anliegt, die erst hinter dem Bereich des Kehlkopfeinganges verstreichen. Indem aber dann Boden und Dach der Rachenhöhle einander berühren, wird nach rückwärts die uns interessirende Räumlichkeit abgeschlossen. Sie ist der einzige Theil der Mundhöhle, der bei geschlossenem Maul offen erhalten wird und dabei frei mit der Nasenhöhle einerseits, dem Larynx andererseits communicirt.

Diese Abgrenzung eines Raumes, der die kurzen Ductus naso-pharyngei nach hinten fortsetzt, scheint eine Besonderheit der Testudineen zu sein, die aber immerhin Interesse beansprucht, weil auch hier eine directe Verbindung zwischen Nasenhöhle und Kehlkopf hergestellt ist. Die Betheiligung der Zunge an dieser Einrichtung ist gleichfalls beachtenswerth.

An letzter Stelle seien noch die *Crocodile* besprochen. *Crocodylus biporcatus* wurde näher untersucht. Dass hier der Kehlkopf sich direct in die Choanen öffnet, darf ich als bekannt voraussetzen. Die specielleren

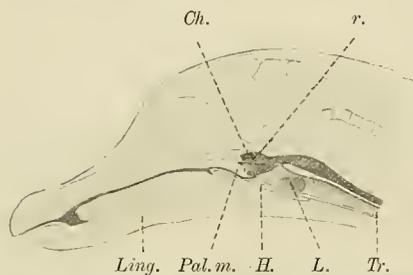


Fig. 19. *Crocodylus biporcatus*. Medianschnitt durch den Kopf, 1/1. *Pal. m.* weicher Gaumen, *r.* Hinterrand des harten Gaumens. Sonstige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 5, 17 und 18.

Verhältnisse sind aber doch werth, genauer betrachtet zu werden (Textfigur 19). Die Choanen der *Crocodile* liegen ungleichmäßig weit zurück, es besteht jederseits ein langgestreckter Ductus naso-pharyngeus, an dessen Boden sogar die Pterygoide betheiligt sind. Die Choanen werden von einer Art von weichem Gaumen umrahmt, der sich wie ein kurzer Vorhang zum Boden der Mundhöhle herabsenkt (*Pal. m.*) [MILNE-EDWARDS und H. RATHKE]. Diese Faltenbildung ist nicht die directe Fortsetzung des harten Gaumens, wie bei den Säugethieren, sondern nimmt in einer Linie am Mundhöhlendach ihren Ursprung, die median etwas vor dem Hinterrand des harten Gaumens liegt und dann die Choane rechts und links umzieht. Am Boden

der Mundhöhle liegt der Kehlkopf (*L.*) dem breiten, plattenartigen Zungenbeinkörper (*H.*) auf. Dessen Vorderrand erhebt den Hinterrand der Zunge zu einem Wulst, der den Kehlkopf von vorn her umrahmt. Dieser Wulst schliesst mit dem Gaumenvorhang zusammen, indem der letztere dem Zungenwulst mit seiner vorderen Fläche anliegt und dabei mit seinem freien Rande den Kehlkopf von vorn und von den Seiten umfasst. Der Pharynx, in den der Kehlkopf einragt, wird dadurch gegen die Mundhöhle völlig abgeschlossen. Selbst bei geöffnetem Maul bleibt der Abschluss noch bestehen, wie ich an einem lebenden jungen Alligator beobachten konnte. Eine geringe Hebung des Zungenbeinkörpers genügt, um den Raum, in dem der Larynx liegt, nach hinten abzuschliessen. Dann ist der Aditus laryngis vollkommen fest den Choanen angelagert. Die Inspirationsluft kann nur durch sie zum Kehlkopf gelangen und nur durch sie den Kehlkopf verlassen. Dass diese Einrichtung gerade für die *Crocodile* als wasserlebende Formen von besonderer Bedeutung ist, liegt auf der Hand; die Aspiration von Wasser ist völlig ausgeschlossen, auch wenn die Thiere gerade nur die Nasenöffnungen über den Wasserspiegel erheben. Selbst das Oeffnen des Rachens unter Wasser lässt kein Wasser in den Pharynx eindringen, und in diesem Erhaltenbleiben des Gaumenabschlusses bei offenem Rachen, ermöglicht durch die Ausbildung des weichen

Gaumens, besteht der grosse Fortschritt, den die Crocodile in diesem Theil ihrer Organisation erreicht haben<sup>1)</sup>.

## II. Säugethiere.

### a) Monotremen.

Die Besprechung des Kehlkopfeinganges der Säugethiere wird jetzt die Aufgabe sein. Dabei stellen wir die Verhältnisse bei den Monotremen an erster Stelle dar<sup>2)</sup>.

Der Aditus laryngis von *Echidna* und *Ornithorhynchus* (Taf. XVII, Fig. 1—5) wird vorn überragt durch die Epiglottis (*Ep.*), welche in ihrem grössten Theil eine frontale Stellung einnimmt (GEGENBAUR, WALKER). Jederseits zieht sich der Rand der Epiglottis in eine niedrige Falte aus, welche, nach hinten umbiegend, eine Strecke weit parallel der seitlichen Begrenzung des Kehlkopfeinganges verläuft. Sie ist bei *Echidna* gerade nur in erster Andeutung vorhanden (Taf. XVII, Fig. 2 u. 3), bei *Ornithorhynchus* aber bedeutend stärker ausgeprägt, wie schon ALBRECHT betont hat (Taf. XVII, Fig. 1).

Die Form der Epiglottis ist bei beiden Monotremen etwas verschieden. Bei *Ornithorhynchus* ist ihr freier Rand median in eine Spitze ausgezogen (Taf. XVII, Fig. 1), bei *Echidna* ist er breiter gestaltet und weist eine mediane Einbuchtung auf (Taf. XVII, Fig. 2 u. 3). An dem Aufbau der Epiglottis nehmen ausser der Schleimhaut und Bindegewebe der Epiglottisknorpel und reichliche Drüsenmassen theil. Bei *Echidna* beherbergt nur der mediane Theil der Epiglottis das Knorpelstück (vergl. Fig. 3 mit Fig. 16), während seitlich ein grosses Drüsenpaket die Hauptmasse der Epiglottis bildet. Bei *Ornithorhynchus* dagegen liegt die Knorpelplatte dem grössten Theil der Epiglottis zu Grunde (vergl. Fig. 1 mit Fig. 15).

Die Epiglottisfalte bildet mit ihrer Basis den vorderen Abschluss des spaltförmigen Kehlkopfeinganges, die seitliche Abgrenzung geben zwei einander parallel ziehende Falten, in welche die Spitzen der Arytanoide hineinragen. Sie werden am besten als Plicae ary-epiglotticae bezeichnet (*Pl. ar.-ep.*). Beide verhalten sich bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* dadurch etwas verschieden, dass bei letzterem der orale Rand des Musculus thyreo-crico-arytaenoideus bis in den Rand der Falte vordringt, bei *Echidna* etwas davon entfernt bleibt. Dorsal kommt an die Umgrenzung des Einganges das Procricoide dicht heran. Die vorderen Ansatzstellen der beiden Plicae ary-epiglotticae lassen an der Epiglottis einen medianen Theil, der bei *Echidna* den Knorpel enthält, und zwei seitliche Abschnitte (Partes [Plicae] laterales epiglottidis) unterscheiden. (Ueber den Kehlkopfeingang von *Echidna* vergl. E. G. [1894]).

Die Bedeutung der Epiglottis tritt bekanntlich erst ins rechte Licht, wenn man sie zusammen mit dem Velum palatinum betrachtet. Der weiche Gaumen endet vor dem Bereich des Kehlkopfeinganges mit einem quer gestellten freien Rand und zieht sich seitlich nicht in Plicae palato-pharyngeae, wie bei den höheren Formen, aus, so dass hier ein primitiverer Zustand vorliegt (Taf. XVII, Fig. 1 u. 2 *Pal. molle*). Der freie Rand des Velum palatinum stösst an die oralwärts sehende Fläche der Epiglottis. Diese springt also

1) Die Beobachtung eines jungen Alligators ergab mir Folgendes: Bei ruhigem Athmen traten ganz regelmässig zusammen mit den respiratorischen Bewegungen des Thorax Bewegungen der Kehle hinter dem Bereich des Unterkiefers, sog. Kehlschwankungen, ein. Unmittelbar vor der Inspiration senkte sich die Kehlgegend etwas und hob sich dicht vor der Expiration. Man konnte auch bei geöffnetem Rachen diese Bewegungen beobachten und sah dann, dass zwar der Zungengrund sich ganz unbedeutend mitbewegte, dass aber der Gaumenabschluss völlig erhalten blieb. Durch die Kehlschwankungen wird also der Anschluss des Larynx an die Nasenhöhle nicht gestört. Ich glaube, dass diese Beobachtung auch für die Kehlschwankungen der Saurier Gültigkeit hat, also auch hier die Anlagerung der Zunge an die Gaumenbildungen durch sie nicht gestört wird (vergl. p. 15).

2) Ueber den Kehlkopfeingang der Monotremen vergl. auch ALBRECHT.

in den obersten Theil des Pharynx hinein gegen die Choanen zu vor (RÜCKERT, WALKER) [Taf. XVII, Fig. 4 u. 5]. Der innige Anschluss beider Theile an einander wird noch dadurch begünstigt, dass der Velumrand mit blattartigen Franchen besetzt ist, die sich der Vorderfläche der Epiglottis anschmiegen (Taf. XVII, Fig. 1, 4). Indem die breite Epiglottis sich also hinter dem Velum erhebt, wird der Zugang von vorn her zum Pharynx auf zwei seitlich von der Epiglottis gelegene Oeffnungen beschränkt (Taf. XVII, Fig. 1, 2 u. 5 \*\*), die je in einen rinnenartigen Speiseweg führen (\*), der am Kehlkopfeingang vorbei in den Oesophagus leitet. Diese Speiserinne erscheint bei offenem Aditus laryngis verhältnissmässig schmal. Sie gewinnt an Weite aber erheblich, wenn der Kehlkopfeingang sich schliesst. Als mediale Begrenzung dieser Rinne kommt noch jederseits der Ausläufer der Pars lateralis epiglottidis in Betracht. Die seitliche Wand des Weges wird gestützt durch den zweiten Hyoid- und ersten Thyreoidbogen, die bekanntlich mit ihren Enden zu einer breiten Platte verschmolzen sind (Taf. XVII, Fig. 3).

So scheinen bei den Monotremen zur Sicherung des Kehlkopfeinganges gegen Ingesta einfachere Zustände als bei den höheren Formen, die eine intranariale Lage der Epiglottis beibehalten haben, vorzuliegen. Es fehlt die Umfassung des Kehlkopfeinganges durch Plicae palato-pharyngeae. Die genauere Untersuchung lehrt aber, dass die Monotremen, auch abgesehen von der Epiglottis, im Besitz von Einrichtungen sind, die in wirksamster Weise der Aspiration von Nahrungsbestandtheilen vorbeugen.

An den Haupttheil der Mundhöhle schliesst sich bei beiden Monotremen nach hinten zu ein ziemlich langer Kanal an, der zu beiden Seiten der Epiglottis in den Pharynx überleitet. Man bezeichnet diesen hintersten Theil der Mundhöhle zweckmässig als Vestibulum pharyngis (Taf. XVII, Fig. 4 u. 5 *Vest. phar.*). Sein Dach bildet der weiche Gaumen (*Pal. molle*), seinen Boden der Zungengrund. Dicht vor der Epiglottis liegt unter der Schleimhaut der Zungenbeinkörper (*H.-Co.*). Bei *Ornithorhynchus* ist der Zusammenhang zwischen dem Vestibulum pharyngis und dem vorderen Theil der Mundhöhle auf ein enges Loch reducirt (Taf. XVII, Fig. 1 *Ad. vest.*), während bei *Echidna* die Communication weiter ist. Dem Vestibulum pharyngis entspricht beim Menschen der vorn vom Arcus palato-glossus begrenzte, vom Velum palatinum überdachte Raum, dessen Boden der Zungengrund mit seinen Balgdrüsen und die Sinus glosso-epiglottici bilden. Betrachtet man den Boden des Vestibulum pharyngis, so sieht man, dass an der oralen Fläche der Epiglottis median eine mundwärts gerichtete Erhebung besteht, die sogleich in zwei gleichfalls oralwärts vorspringende derbe Falten auseinanderweicht (Taf. XVII, Fig. 3, 4, 5 *Pl. pal.-ep.*). Jede der Falten läuft über den Boden des Vestibulum pharyngis schräg nach vorn und lateralwärts hinweg. An der Seitenwand des Vestibulum steigt sie leicht empor und endet hier am Seitenrand des weichen Gaumens. Nach diesem Verlauf kann man die Falten als Plicae palato-epiglotticae bezeichnen. Sie tragen niedrige secundäre Faltungen. Entfernt man ihren Schleimhautüberzug, so findet man in ihnen einen derben, sehnigen Strang, der zusammen mit dem der anderen Seite an der Hinterfläche des Epiglottiskorpels befestigt ist. So wird man in den Plicae palato-epiglotticae jedenfalls einen Befestigungsapparat der Epiglottis erblicken, der den gegen ihre Vorderfläche andrängenden Ingesta Widerstand leistet und sie zwingt, den Weg an dem Kehldeckel vorbei zu nehmen. Betrachtet man aber die Lage der beiden Falten genauer, so sieht man, dass sich jede barriierenartig dem paarigen Speisewege vorlagert (Taf. XVII, Fig. 3), und untersucht man den weichen Gaumen, so ergibt sich sofort, dass er im ruhenden Zustand mit seiner Unterfläche dem freien Rande der Falten aufliegt, und durch beide Theile der Ausgang des Vestibulum pharyngis gegen den paarigen Speiseweg abgeschlossen ist. Während des Schluckactes wird die Sperre durch Heben des weichen Gaumens aufgehoben. Ausserhalb desselben ist aber jede Aspiration von Speisetheilen, event. Wasser, aus der Mundhöhle völlig unmöglich gemacht, der Luftstrom kann seinen Weg ausschliesslich durch die Nasenhöhle zum Kehlkopf nehmen. Offenbar hat RÜCKERT bereits die Plicae palato-epiglotticae gekannt, wenn er von zwei

frontal gestellten Bogen spricht, die, vom Gaumensegel ausgehend, vor dem Kehldeckel zur Zungenwurzel herabsteigen.

Eine weitere Vorkehrung zum Schutz des Aditus laryngis trifft man an den Grenzen von Pharynx und Oesophagus. WALKER sagt hier: "Immediately below the larynx two thick rounded processes project downwards from the lateral walls of the oesophagus and behind each there is a deep sinus. The purpose of these last structures is not apparent." Betrachtet man diese Einrichtung genauer, so findet man Folgendes (Taf. XVII, Fig. 1—3). Die Wand des Oesophagus ist durch Längsfalten ausgezeichnet, die in das Lumen einragen. Von besonderer Mächtigkeit ist eine mediane Falte an der Ventralseite, die wulstartig vorragt. An der Dorsalseite entspricht ihr eine niedrige Falte. Am Beginn dieser Falten springt von der Seitenwand des Oesophagus jederseits eine Klappe vor (*Valv. phar.-ösoph.*). Die Linie, von der die Klappe ausgeht, beginnt jederseits an der ventralen Längsfalte und zieht zur dorsalen, dabei beschreibt sie einen Bogen, dessen Concavität abwärts gekehrt ist. Der freie Rand der beiden Klappen ist magenwärts gerichtet. Im Bereich beider Klappen ist die Oesophaguswand etwas ausgebuchtet, so dass sich die Klappen hier anlegen können, ohne das Lumen zu verengern. In jede der beiden Klappen tritt ferner das dünne Ende des ersten Thyreoidbogens ein (Taf. XVII, Fig. 3) und bildet am freien Rande der Klappe einen Vorsprung, der bei *Echidna* etwa die Mitte desselben darstellt, bei *Ornithorhynchus* in der Nähe seines dorsalen Endes liegt. Die ganze Einrichtung ist nur mit einer Taschenklappe zu vergleichen. Es handelt sich um *Valvulae pharyngo-oesophageae*. Ihre Anordnung ist derart, dass sie von den Nahrungsbestandtheilen auf ihrem Wege zum Magen einfach an die Wand gedrückt werden. Sie legen sich in die Ausbuchtungen des Lumens hinein und können also die Passage in keiner Weise beengen. Umgekehrt müssen sie bei jedem Regurgitiren vom Mageninhalt aufgestellt werden und zusammen mit der dorsalen und ventralen Längsfalte den Oesophagus gegen den Pharynx völlig abschliessen. So ist es unmöglich, dass durch einen Brechact Theile bereits verschluckter Nahrung wieder zum Kehlkopfeingang hinaufbefördert werden. Für die Haltbarkeit des Verschlusses und andererseits für die Rückkehr der Klappen in die Ruhestellung ist die Einlagerung des Ausläufers des ersten Thyreoidbogens von Bedeutung<sup>1)</sup>.

### b) Marsupialier und Placentalier.

Ebenso wie bei den Monotremen bilden auch bei den übrigen Säugern die Epiglottis und die Plicae ary-epiglotticae die unmittelbare Nachbarschaft des Aditus laryngis (Textfigur 20), die Epiglottis (*Ep.*) tritt nur mit ihrem mittleren, zwischen den vorderen Insertionen der ary-epiglottischen Falten gelegenen Theil in die directe Begrenzung des Aditus laryngis. Wir unterscheiden also auch hier von dem medianen Theil die seitlichen Theile (*P. lat. ep.*) der Epiglottis. Die Plicae ary-epiglotticae (*Pl. ar.-ep.*) haben vielfach grössere Festigung erfahren, indem von der Basis des Epiglottisknorpels her knorpelige Stützen in sie vorgeschoben wurden. Das ist der Fall bei den Insectivoren, bei Nagern (Muriden, Arvicoliden), bei Prosimiern, bei allen Primaten. Der als *Cartilago cuneiformis* (Wrisbergii) bezeichnete Knorpel gehört hierher. Die vorderen Ansatzstellen der ary-epiglottischen Falten können unter Verbreiterung des zwischen ihnen liegenden Theiles der Epiglottis mehr oder weniger weit auseinanderrücken.

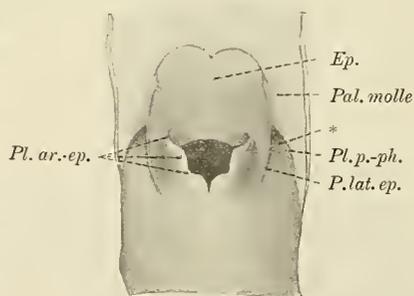


Fig. 20. *Stenops gracilis*. Kehlkopfeingang, 3/1. *Ep.* Epiglottis, *P. lat. ep.* seitlicher Theil der Epiglottis, *Pal. molle* weicher Gaumen, *Pl. ar.-ep.* Plica ary-epiglottica, *Pl. p.-ph.* Plica palato-pharyngea, \* Speiseweg.

<sup>1)</sup> Die scharfe Abgrenzung von Pharynx und Oesophagus ist für *Ornithorhynchus* in GEGENBAUR C Fig. 1, p. 6 dargestellt.

Die Epiglottis hat sich in höherem Maasse dem Kehlkopfeingang angeschmiegt als bei den Monotremen, sie legt sich mehr bogenartig von vorn her um den Kehlkopfeingang herum und steht dabei in innigster Beziehung zu dem aus dem Velum palatinum und den Plicae palato-pharyngeae (*Pl. p.-ph.*) bestehenden Isthmus pharyngo-nasalis. Die Partes laterales epiglottidis bilden neben den Plicae ary-epiglotticae einen

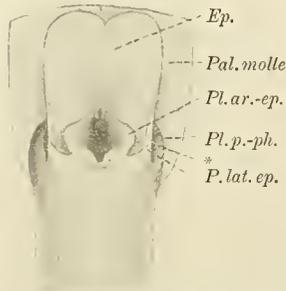


Fig. 21. *Lepus cuniculus*. Kehlkopfeingang, von hinten und etwas von oben gesehen, 2/1. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 20.

seitlichen Schutz des Aditus laryngis. Meist laufen sie an der Seite der Arytanoide allmählich aus, indem sie annähernd den ary-epiglottischen Falten parallel streichen (Textfigur 20). Es handelt sich also hier um eine directe Weiterbildung des Verhaltens, das die Epiglottis schon bei den Monotremen zeigt.

In manchen Fällen gewinnen die Seitentheile der Epiglottis grössere Bedeutung. Ihre Enden erreichen die Spitzen der hoch emporragenden Arytanoide, die Falten nehmen an Höhe zu, und so erhält der Kehlkopfeingang ein mehr oder minder langes, durch die Epiglottis gebildetes Ansatzrohr, das in das Cavum pharyngo-nasale hineinragt. Ein derartiges Verhalten zeigen die Marsupialier (GEGENBAUR, 1892). Auch unter den Placentaliern haben es manche Ordnungen erworben, von den Nagern die Leporiden, Muriden und Arvicoliden (Textfigur 21 *P. lat. ep.*), von den Prosimiern die Lemuren (GEGENBAUR). Wenn in diesen Fällen auch die Plicae ary-epiglotticae an Bedeutung verloren haben, so sind sie doch im Innern des Epiglottisrohres wohl stets nachweisbar (Textfigur 21 *Pl. ar.-ep.*). Freilich sind sie oft niedriger als in den Fällen, in denen der Anschluss der Epiglottis an den Aditus laryngis weniger innig ist. Dass es sich

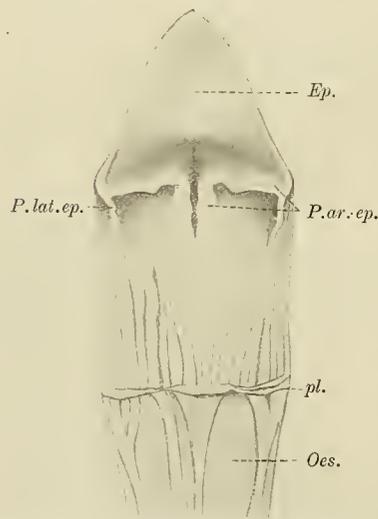


Fig. 22. *Canis familiaris*. Kehlkopfeingang, 1,5/1. *pl.* Plicae pharyngo-oesophageae, *Oes.* Oesophagus. Sonstige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 20.

hierbei um einen secundären Zustand handelt, lehrt nicht nur die Vergleichung fertiger Zustände, sondern wird auch durch einen entwicklungsgeschichtlichen Befund erhärtet. Die Untersuchung eines Embryos von *Mus musculus* zeigte, dass hier die Seitentheile der Epiglottis noch ganz niedrige Falten waren, die von den Plicae ary-epiglotticae überragt wurden (E. G., 1894).

In einer anderen Reihe von Formen werden die Partes laterales epiglottidis ganz oder fast völlig zurückgebildet (Textfigur 22 *P. lat. ep.*). Von der Epiglottis erhält sich also nur der mittlere, zwischen den vorderen Enden der Plicae ary-epiglotticae und darüber gelegene Theil. Die Rückbildung des seitlichen Theiles steht vielfach in Zusammenhang mit einer stärkeren Ausbildung der ary-epiglottischen Falten und der in ihnen gelegenen Skeletstücke (Cartilagine Wrisbergii). Diese bilden dann in Gemeinschaft mit dem Arcus palato-pharyngeus den seitlichen Schutz des Aditus laryngis. Ein solches Verhalten findet sich bei den Caniden (Textfigur 22) und Ursiden<sup>1)</sup>, während bei den übrigen Carnivoren, soweit mir bekannt, die Seitentheile der Epiglottis gut ausgebildet sind; ferner bei den Insectivoren. Bei jungen Hunden finden sich aber die seitlichen Epiglottistheile noch in deutlicher Ausbildung vor (E. G., 1894, Taf. IV, Fig. 4). Das Gleiche ist der Fall bei jungen Igel und bei Embryonen von *Talpa*, so dass mit Bestimmtheit nachgewiesen werden kann, dass es sich um eine Rückbildung früher

1) Bei *Canis* zeigen die Plicae ary-epiglotticae eine starke winkelige Knickung, welche mit der starken dorsalen Neigung der Epiglottis zusammenhängt und mit der Aufrichtung der Epiglottis ausgeglichen wird.

vorhandener seitlicher Theile der Epiglottisfalte handelt (E. G., 1894). Auch in der Primatenreihe gehen die Seitentheile der Epiglottis verloren. Bei den Prosimiern (Textfigur 20), bei den *Arctopithecii*, den Platyrrhinen, sind sie noch überall seitlich von den Plicae ary-epiglotticae gut ausgebildet. Auch bei den Catarrhinen, die Anthropoiden ausgenommen, sind sie, wenn auch vielfach in sehr reducirter Form, noch nachweisbar. Beim Menschen fehlen sie jedoch völlig. Den Kehlkopfeingang umrahmen nur die Plicae ary-epiglotticae seitlich, der mediane Theil der Epiglottis vorn (ähnlich scheint es bei den Anthropoiden zu sein, wenigstens beim Orang). Dass thatsächlich auch hier die seitlichen Theile der Epiglottis früher bestanden haben, ist entwicklungsgeschichtlich durch KALLIUS nachgewiesen worden. Bei jungen menschlichen Föten zeigte er, dass an der Epiglottis drei Abschnitte zu unterscheiden sind: ein mittlerer Theil, an den sich die Anlagen der ary-epiglottischen Falten ansetzen und der später den Epiglottisknorpel beherbergt, und zwei seitliche Theile, die den Kehlkopfeingang nach aussen von den Plicae ary-epiglotticae umrahmen. Der embryonale Kehlkopfeingang des Menschen besitzt also die gleichen Verhältnisse wie der von niederen Formen, dieselben Faltenbildungen, welche schon bei den Monotremen vorliegen, sind auch hier nachweisbar. Die Rückbildung der seitlichen Theile der Epiglottis bedingt erst die charakteristische Form des ausgebildeten Kehlkopfeinganges des Menschen. Man wird die Reduction der Seitentheile der Epiglottis wohl in Verbindung bringen mit der Rückbildung des Isthmus pharyngo-nasalis (s. u.<sup>1</sup>).

Es ist schon darauf hingewiesen worden, dass die Umrandung des Aditus laryngis zum Isthmus pharyngo-nasalis in Beziehung steht, und ihm müssen wir uns jetzt zuwenden (vergl. vor allem RÜCKERT).

Bei den Monotremen endet der weiche Gaumen mit frontal gestelltem freien Rande (Taf. XVII, Fig. 1 u. 2), bei allen höheren Formen schliesst sich an den Rand des Velum<sup>2</sup>) jederseits eine Falte an, die an der Innenseite des Pharynx gegen den Kehlkopfeingang zu vorspringt, die Plica palato-pharyngea (Textfigur 20 u. 21). Wenn auch Andeutungen solcher Bildungen bei den Monotremen fehlen, so ist es doch ersichtlich, dass sie von dem Zustand des Velum bei den Monotremen aus entstehen konnten. Die Plicae palato-pharyngeae sind die rückwärts ausgezogenen Ränder des Velum palatinum von *Echidna* und *Ornithorhynchus*.

Vielfach vereinigen sich die Plicae palato-pharyngeae hinten in der Medianebene mit einander, so dass der Rand des Palatum molle zusammen mit den Plicae palato-pharyngeae einen geschlossenen, in das Lumen des Pharynx einragenden Ring bildet (Mehrzahl der Marsupialier [GEGENBAUR, 1892], *Equus*, *Lepus*, *Cavia*, *Sus*, Insectivoren, Delphin [RÜCKERT]). In anderen Fällen erreichen sich die beiden Plicae palato-pharyngeae nicht an der Rückseite des Pharynx, werden aber doch mit einander in Verbindung gesetzt durch eine mehr oder weniger scharf hervortretende Linie, in deren Verlauf eine plötzliche Aenderung im Verhalten der Schleimhaut eintritt (Artiodactylen, Carnivoren, *Phoca*). Ausnahmsweise erhebt sich auch hier an der Dorsalseite des Pharynx eine Schleimhautfalte und schliesst den Arcus palato-pharyngeus (GEGENBAUR).

1) Die Darstellung der Beteiligung der Epiglottis und der ary-epiglottischen Falten an der Umrandung des Kehlkopfeinganges weicht von der durch GEGENBAUR (1892) gegebenen Auffassung ab. GEGENBAUR nennt Plicae ary-epiglotticae die dem Kehlkopfeingang vollkommen angeschlossenen, zum Arytenoid gelangenden Seitentheile der Epiglottis und beurtheilt die Falten, welche den menschlichen Kehlkopfeingang seitlich begrenzen, als derartige Bildungen. Nach meiner Ansicht sind die seitlichen Epiglottistheile beim Menschen verloren gegangen, und die Plicae ary-epiglotticae des Menschen sind dieselben Falten, welche schon bei den Monotremen vom Arytänoid gegen die Epiglottisbasis hinziehen. So scheint es mir zweckmässig, den Namen: Plicae ary-epiglotticae auf diese Falten zu beschränken und die Seitentheile der Epiglottis, auch wenn sie wie bei den Lemuren das Arytänoid erreichen, nicht in dieser Weise zu bezeichnen.

Die gleiche Bemerkung gilt für die Darstellung, welche ALBRECHT in seiner vergleichenden Untersuchung über den Säugethierkehlkopf giebt.

2) Eine beachtenswerthe Besonderheit zeigt nach GROSSER der hintere Theil des weichen Gaumens bei Chiropteren. Bei den Vespertilioniden liegen hier zwei paarig angeordnete, aus hyalinem Knorpel bestehende Skeletstücke, die sich lateralwärts an die Pterygoide angliedern. Bei den Rhinolophiden findet sich hier ein unpaarer medianer Knorpel.

Endlich fehlt in der Primatenreihe jeder Zusammenhang der Arcus palato-pharyngei an der hinteren Pharynxwand. Die Plicae palato-pharyngeae laufen an der Seitenwand des Pharynx aus. Nur bei einem Prosimier, bei *Lemur varius*, ist durch GEGENBAUR ein dorsaler Zusammenschluss der Pharynxbogen durch eine feine Leiste bekannt geworden.

So wird durch Velumrand und Pharynxbogen mehr oder weniger scharf ein Cavum pharyngo-nasale nach unten abgegrenzt und ein Isthmus pharyngo-nasalis gebildet. Aber nicht durch die Schleimhaut allein wird diese Grenze bedingt, ihr entspricht vielmehr auch der Verlauf eines grossen Theiles des Musculus palato-pharyngeus (RÜCKERT), der als Sphincter des Isthmus bezeichnet wurde, und selbst beim Menschen lässt der Verlauf dieses Muskels noch die Lage des Isthmus, der seine frühere Bedeutung hier verloren hat, erkennen. Vom Musculus palato-pharyngeus können sich Züge in die Plicae palato-pharyngeae, die ursprünglich rein membranös sind, einlagern, können bis zum freien Rande der Falten vordringen und sie zu muskulösen Wülsten umbilden (GEGENBAUR). Aber auch bei Placentaliern finden sich eine grössere Anzahl von Fällen, in denen Muskelfasern in den Pharynxbogen gänzlich fehlen, obwohl es sich um sehr voluminöse Bildungen handelt (z. B. *Erinaceus*).

In den Isthmus pharyngo-nasalis ragt bei allen Marsupialiern und Placentaliern mit alleiniger Ausnahme der Anthropoiden und des Menschen<sup>1)</sup> der Kehlkopfeingang hinein und öffnet sich somit direct in das Cavum pharyngo-nasale. Der Hinterrand des Velum liegt der Vorderfläche der Epiglottis an, die Pharynxfalten umschliessen seitlich und vielfach auch noch hinten das aufragende Rohr des Aditus laryngis. RÜCKERT hat als erster dieses Verhalten in seiner allgemeinen Verbreitung erkannt und dargestellt. Selbstständig von ihm hat später auch HOWES gezeigt, dass die Lage der Epiglottis hinter dem Velum einen gemeinsamen Besitz der Säugethiere bildet. Die Plicae palato-pharyngeae stehen dabei in besonders enger Beziehung zu den Plicae epiglotticae laterales. Beide entsprechen sich in ihrem Verlauf völlig. Die Pharynxfalten können sich daher innig den seitlichen Epiglottisfalten anlegen. Dies Verhalten zeigt sich nicht nur in Fällen, in denen wohlentwickelte Partes laterales epiglottidis vorliegen, sondern auch bei rudimentären Epiglottisfalten (junger Hund, *Talpa*-Embryo E. G., 1894). Fehlen die seitlichen Epiglottistheile, so legt sich der Rand der Pharynxfalten der Aussenseite der Plicae ary-epiglotticae an (z. B. Insectivoren), die vicariierend, wie oben ausgeführt, für die Plicae epiglotticae laterales eintreten können. Die Umschliessung des Aditus laryngis seitens des Isthmus kann sehr verschieden fest sein (RÜCKERT). Sehr innig ist sie bei der Mehrzahl der Ungulaten<sup>2)</sup>, den Odontoceten<sup>3)</sup>, den Insectivoren, Rhinolophiden (GROSSER), locker bei den Carnivoren, Vespertilioniden (GROSSER) und den Affen; dabei darf aber nicht vergessen werden, dass auch in diesen Fällen die Contraction des Palato-pharyngeus den Isthmus fest an den Kehlkopfeingang anlegen wird. An dem getödteten Thier gleitet aber der Larynx leicht aus dem Isthmus heraus.

Die Einlagerung des Kehlkopfeinganges in den Isthmus hat zunächst zur Folge, dass ersterer gegen die Mundhöhle abgesperrt ist, und der Inspirationsstrom auch bei geöffnetem Maul die Nasenhöhle passiren muss. Die Inspirationsluft wird also der Controle des Geruchsorgans ausgesetzt, jede Aspiration von Inhalt der Mundhöhle ist unmöglich. So leistet der Isthmus pharyngo-nasalis das Gleiche, wie die mit dem

1) Nach WALDEYER bildet auch *Manatus americanus* hier eine Ausnahme, indem die kurze Epiglottis nicht den freien Rand des Velum überragt, sondern ihn nur mit seinem oberen Rande berührt. Die Folge hiervon ist, dass der Speiseweg bei dieser Art nicht seitlich am Kehlkopf vorbei, sondern über ihn hinwegführt. HOWES zeigte aber, dass bei einem Embryo derselben Species die typische intranariale Lage des Kehlkopfes bestand, so dass sich der Zustand des erwachsenen Thieres als ein abgeleiteter erweisen lässt.

2) Für die Wiederkäuer vergleiche ZANDER. Für *Sus* vergl. die Abbildungen von BOWLES (1 u. 2). B. beschreibt, dass beim Schwein erst im 5.—6. Monat des extrauterinen Lebens die Epiglottis ihre intranariale Lage erreicht. Dagegen sei auf G. KILLIAN, Fig. 27, p. 661 verwiesen, wonach schon bei einem 6 cm langen Schweinsembryo die Epiglottis hinter dem Velumrand lagert.

3) Die Einlagerung des Larynx in den Isthmus pharyngo-nasalis ist bei den Zahnwalen viel inniger als bei den Mysticeten. Vergl. hierüber die neueren Arbeiten von KÜENTHAL und RAWITZ.

Velum palatinum zusammen wirkenden Plicae palato-epiglotticae der Monotremen. In den Fällen, in denen der Anschluss der Pharynxbogen an den Aditus laryngis weniger innig ist, kann natürlich der Luftstrom auch durch die Mundhöhle zugeführt werden (Carnivoren). Der Fortschritt, den die Marsupialier und Placentulier gegenüber den Monotremen aufweisen, beruht in der Ueberdachung des seitlich am Kehlkopf vorbeiführenden Speiseweges durch die Plicae palato-pharyngeae und der Umwandlung dieser bei den Monotremen nach oben offenen Rinnen in geschlossene Kanäle (vergl. Taf. XVII, Fig. 1, und Textfigur 21). Die Sicherung des Luftweges gegen Speisetheile ist damit vollkommen geworden.

Es kann ja wohl jetzt als erwiesen gelten, dass bei der grössten Mehrzahl auch der höheren Säuger der Speiseweg seitlich am Kehlkopf vorbeiführt (vergl. Anm. zu p. 556), also die Sinus pyriformes benutzt und nicht über den Kehlkopfeingang hinleitet (WALDEYER, GEGENBAUR). Ganz unzweifelhaft liegen die Dinge derart bei allen Thieren, die ihre Nahrung ausgiebig kauen. Auch bei längerer Dauer des Schluckactes kann also der Kopfeingang offen erhalten werden. Aber selbst für grosse Bissen bietet der rinnenartige Weg seitlich vom Larynx oft genügend Platz. Bei den Cetaceen z. B. ist dies schon RAPP, CUVIER und JOH. MÜLLER (s. WALDEYER, p. 248 und 249) bekannt gewesen. WALDEYER hat noch neuerdings auf die Weite und Dehnbarkeit des paarigen Speiseweges bei *Phocaena* hingewiesen. Beachtenswerth erscheint, dass bei den Insectivoren die Lagerung der Pharynxbogen zu dem trichterförmig gestalteten Kehlkopfeingang derartig ist, dass jeder Speiseballen, der am Kehlkopf vorbeigeht, rein mechanisch den festen Anschluss der Bogen an die Aussenseite des Kehlkopfeinganges bewirkt (E. G. 1894). Aehnlich ist es nach GROSSER bei den Rhinolophiden und nach SYMINGTON (1898) auch bei Marsupialiern. In Fällen, in denen grössere Bissen verschluckt werden, wird natürlich der paarige Weg verlassen, und der Bissen geht unter Niederdrückung der Epiglottis über den Kehlkopfeingang weg. So liegen die Dinge bei einer Zahl von Carnivoren, wenn auch nicht bei allen. Bei *Hyaena* boten z. B. die seitlichen Wege genügend Platz auch für grössere Bissen (WALDEYER). Unter allen Umständen wird aber der paarige Speiseweg von flüssiger Nahrung benutzt. Welche Bedeutung dabei der kanalartige Abschluss desselben speciell für die säugenden Jungen besitzt, braucht nicht erst betont zu werden<sup>1)</sup>.

Aufgegeben wird die Beziehung zwischen Isthmus pharyngo-nasalis und Kehlkopf bei den Anthropoiden und beim Menschen (RÜCKERT), der Orang bildet dabei eine Uebergangsform. Er ist der einzige der Gruppe, bei welchem das Velum palatinum noch die Vorderfläche der Epiglottis erreicht. (Vergl. RÜCKERT, Taf. III, Fig. 10, und GEGENBAUR Fig. VII, p. 27.)

Es sind zweierlei Vorgänge, die hierbei mitspielen. Auf der einen Seite steht eine Verlagerung des Kehlkopfes nach abwärts, die sich beim Menschen noch in der Entwicklungsgeschichte nachweisen lässt (SYMINGTON, GEGENBAUR 1892). Bei Föten aus dem 5. Monat, liegt wie G. B. HOWES auf Grund einer Mittheilung von BLAND SUTTON angiebt, die Epiglottis noch hinter dem Velum palatinum<sup>2)</sup>. Dazu kommen Rückbildungsvorgänge am Velumrand und an den Plicae palato-pharyngeae, die zu der für die Mehrzahl der Anthropoiden und den Menschen charakteristischen Gestaltung des Velumrandes mit vorragender Uvula führen (GEGENBAUR).

Velum und Plicae palato-pharyngeae dienen nun nicht mehr der Umschliessung des Aditus laryngis, sondern nur dem Abschluss des Cavum pharyngo-nasale nach unten zu beim Schlingact. Der Verschluss des Aditus laryngis wird durch die Wirkung der Constrictoren erzielt. Dazu kommt nach

1) In einer kürzlich erschienenen Arbeit theilt GROSSER mit, dass bei den Vespertilioniden die Einlagerung des Aditus laryngis in den Isthmus palato-pharyngeus so locker ist und die seitlichen Speiserinnen so eng, dass grössere Bissen ihren Weg über den Kehlkopfeingang nehmen müssen, während bei den Rhinolophiden unter allen Umständen allein der paarige Speiseweg benutzt wird.

2) Beobachtungen über Aenderungen im Verhalten des Kehlkopfes zum Velum nach der Geburt finden sich bei R. L. BOWLES.

einer verbreiteten, aber nicht sicher begründeter Meinung<sup>1)</sup>, dass die Epiglottis, in erster Linie durch die Muskelzüge, welche als ary-, crico- und thyreo-epiglotticus bezeichnet werden, deckelartig über den Kehlkopfeingang gezogen wird. Bei Defecten des Kehldeckels genügt jedenfalls der Aneinanderschluss der ary-epiglottischen Falten zur Sicherung des Kehlkopfeinganges. Grössere Bissen nehmen ihren Weg über den geschlossenen Kehlkopfeingang, dagegen geht flüssige Nahrung und wohl auch kleinere Mengen weicher Nahrung seitlich am Kehlkopf vorbei durch den Sinus pyriformis (vergl. V. v. BRUNS und WALDEYER).

Es wird sich jetzt fragen, ob von den Plicae palato-epiglotticae (Taf. XVII, Fig. 3, 4, 5 *Pl. pal.-ösoph.*) und den Valvulae pharyngo-oesophageae (*Valv. phar.-ösoph.*) der Monotremen nichts bei den höheren Formen zu finden ist. Was die ersteren anlangt, so bestehen ähnliche Bildungen allerdings auch in



Fig. 23. *Erinaceus europaeus*. Ansicht der Zunge und der hintersten Theile der Mundhöhle (Vestibulum pharyngis) von vorn, 2/1. Der hinterste Theil des Gaumens ist in dem Präparat stehen geblieben. Er wird überragt von dem in das Cavum pharyngo-nasale sich öffnenden Kehlkopfeingang. *Pl. pal.-ep.* Plica palato-epiglottica (bildet mit dem weichen Gaumen den Abschluss der Mundhöhle gegen den Pharynx), *Pal. molle* weicher Gaumen, *Ep.* Epiglottis.

anderen Fällen. RÜCKERT beschreibt bereits, dass bei *Cavia* und *Dasyppus* jederseits vom Velum palatinum ein Schleimhautbogen zur Zungenwurzel herabsteigt, der vor der Epiglottis endet. Es handelt sich hier ganz offenbar um Homologa der Plicae palato-epiglotticae der Monotremen. Die gleichen Dinge beschreibt auch ALBRECHT für *Dasyppus* und *Bradypus* unter der Bezeichnung von Plicae pharyngo-epiglotticae. Besonders stark entwickelt Plicae palato-epiglotticae fand ich bei *Erinaceus europaeus* (Textfigur 23 *Pl. pal.-ep.*). Sie gleichen in hohem Maasse denen von *Echidna*. Auch bei dem Subungulaten *Dolichotes patagonicus* konnte ich sie nachweisen. Die Falten haben die gleiche Bedeutung wie die der Monotremen, indem sie zusammen mit dem Velum palatinum, das ihnen aufliegt, die Mundhöhle nach hinten zu abschliessen und eine Aspiration von Mundhöhleninhalt verhindern helfen. Neben ihnen bestehen natürlich die Plicae palato-pharyngeae. Es scheint mir auch sicher zu sein, dass die Plicae pharyngo-epiglotticae des Menschen hierher zu rechnen sind<sup>2)</sup>.

So treffen wir die Plicae palato- (pharyngo-)epiglotticae in weiter Verbreitung auch ausserhalb der Monotremen, und es ist nicht unmöglich, dass sie ursprünglich allen Säugern zukamen, bei den meisten aber nach der Ausbildung der Plicae palato-pharyngeae sich rückbildeten.

Eine Abgrenzung des Pharynx gegen den Oesophagus ist mir nur bei Carnivoren (*Canis* und *Felis*) und bei *Hystrix cristata* bekannt geworden, bei beiden in etwas verschiedenem Verhalten. Beim Hund (Textfigur 22) nimmt die Dicke der Muskelschicht am Uebergang des Pharynx in den Oesophagus allmählich ab, während die gesammte Dicke der Wand noch eine Strecke weit die gleiche bleibt. Dies wird erreicht durch eine erhebliche Verdickung der Submucosa, welche im Wesentlichen auf einer mächtigen Ausbildung von Drüsen beruht. Am unteren Ende des Pharynx hört plötzlich diese Verstärkung der Submucosa auf, und die Grenze gegen den Oesophagus wird durch einen stufenartigen Abfall der Schleimhaut scharf markirt (*pl*). An der Grenze verlaufen noch mehrere Schleimhautfalten in querer Richtung. Bei *Hystrix*

1) Ich verweise hier auf die wichtigen Beobachtungen, die von STUART und M'CORMICK über die Stellung der Epiglottis des Menschen beim Schluckact veröffentlicht wurden. An einem wegen eines Carcinoms operirten Patienten konnte durch ein Fenster der Pharynxwand die Epiglottis direct beobachtet werden. Es ergab sich, dass die Epiglottis beim Schlucken nicht deckelartig über das Kehlkopflumen gelegt wird, sondern ihre normale Stellung beibehält und der Bissen über ihre hintere (laryngeale) Fläche hingeleitet. Beide Autoren sind der Ansicht, dass die Epiglottis nie als Kehldeckel benutzt wird. — Beachtenswerth ist die Ansicht G. L. WALTON's, dass die menschliche Epiglottis für die Stimme von Wichtigkeit ist.

2) KALLIUS hat nachgewiesen, dass die Plicae pharyngo-epiglotticae schon sehr frühzeitig (menschliche Embryonen vom 40.—42. Tag) als starke Vorwölbungen der Rachenschleimhaut auftreten (vergl. seine Fig. 17, Taf. XXVI). Er beschreibt, dass in sie später die seitlichen Theile der Epiglottis aufgehen.

ist die gleiche Stelle durch eine ringförmige Schleimhautfalte ausgezeichnet, welche mit zierlich ausgebogenem Rande gegen das Lumen des Oesophagus vorspringt. Bei beiden Thieren handelt es sich um Einrichtungen, die wohl klappenartige Bedeutung für den unteren Abschluss des Pharynx besitzen, ohne an die Ausbildung der Valvulae pharyngo-oesophageae der Monotremen heranzureichen. Das vereinzelte Vorkommen derartiger Falten verbietet, in ihnen ein ursprüngliches Besitzthum aller Säuger zu sehen<sup>1)</sup>.

### III. Zusammenfassung und Schluss.

Der Kehlkopfeingang der Säugethiere ist vor allem durch die mächtige Ausbildung der Epiglottis charakterisirt, die sich in seiner vorderen Abgrenzung erhebt (Textfigur 20—22, p. 553 und 554, Fig. 1—5, Taf. XVII). An ähnlicher Stelle sind schon bei Anuren paarige Erhebungen beobachtet worden, doch erst bei den Sauriern treten Bildungen auf (Textfigur 3, p. 539), die wirklich mit der Epiglottis der Säuger verglichen werden können. Wenn eine solche Epiglottis seitlich den Bereich des Aditus laryngis überschreitet und hier in der Mundhöhlenschleimhaut ausläuft, wird sie der Säugethierepiglottis auffallend ähnlich (*Bronchocele, Iguana*, Textfigur 4, p. 539). Die Epiglottis ist aber kein gemeinsamer Besitz aller Saurier, sondern offenbar in den verschiedenen Abtheilungen selbständig erworben und lässt sich schon aus diesem Grunde mit der Säugerepiglottis nicht wirklich homologisiren, denn mit keiner Ordnung der Saurier besitzen die Säuger directe genetische Verbindung. Durch ihre Function, den Aditus laryngis zu decken, unterscheidet sich die Saurier- von der Säugerepiglottis, die zunächst die Bedeutung besitzt, den andrängenden Ingesta Widerstand zu leisten und gemeinsam mit dem Gaumen sie zu zwingen, seitlich am Kehlkopf vorbeizugehen. Letztere Leistung kann aber nicht die ursprüngliche gewesen sein, denn sie konnte erst bei beträchtlicher Mächtigkeit des Gebildes übernommen werden, und so wird wohl die Epiglottis der Säugethiere anfänglich ähnliche Bedeutung und ähnliches Verhalten besessen haben wie die Epiglottisbildungen der Saurier<sup>2)</sup> und schon vor der Vollendung des Gaumens in Anfängen bestanden haben. Unter diesen Gesichtspunkten erscheint uns die Epiglottis als eine Bildung, die schon sehr frühzeitig in der Vorfahrenreihe der Säuger auftrat.

In gleicher Lage wie bei den Sauriern finden sich auch bei Ophidiern Erhebungen, die aber wohl andere Function haben, indem sie den Anschluss des Kehlkopfeinganges an die Choane unterstützen. An anderer Stelle erhebt sich die sog. Epiglottis der Chelonier. Es handelt sich um Faltungen der Mundhöhlenschleimhaut am Hinterrand der Zunge vor dem Aditus laryngis, nicht an seiner Umgrenzung. Bei den Crocodilen fehlt jede Epiglottis.

Die Plicae ary-epiglotticae der Säuger sind homolog den Falten, welche seitlich den Aditus laryngis der Amphibien und Reptilien begrenzen (Plicae arytaenoideae). Erst bei den Anuren treten sie als prominente Bildungen am Boden der Mundhöhle hervor, während bei den Urodelen der ganze Kehlkopf, sowie sein Eingang kaum über das Niveau des Mundhöhlenbodens emporragt (Textfigur 1 *Ad. l.*). Der Aditus laryngis der Säugethiere liegt ursprünglich am freien Rande des Gaumens und wird hierdurch in seiner Ausgestaltung beeinflusst; damit tritt uns aber nicht etwas ganz Neues entgegen, denn schon bei Ophidiern und Crocodilen findet sich die Umgebung des Kehlkopfeinganges und der Gaumen in directer Anpassung an einander (Textfigur 15 und 16, p. 548 und 19 p. 550).

1) Nach ZANDER besteht auch bei den Wiederkäuern in weiter Verbreitung eine scharfe Grenze zwischen Pharynx und Oesophagus, sie beruht aber auf dem plötzlichen Abfall der dicken Muskelschicht des Pharynx zu der dünnen Muscularis des Oesophagus, welche den unteren Rand des Pharynx wulstartig in das Lumen des Beginnes des Oesophagus vorragen lässt.

2) Selbstverständlich sehen wir dabei von dem Stützgebilde der Epiglottis vollkommen ab.

Ein solcher Anschluss des Larynx an den Gaumen und damit an die Nasenhöhle kommt, wie uns die Betrachtung der Saurier lehrte, phylogenetisch durch die Art und Weise zu Stande, in welcher die Ausbildung des Gaumens erfolgt (s. p. 542 ff.) In Fällen, in denen der Gaumen noch median klafft, wird er vervollständigt durch die Theile des Mundhöhlenbodens, vor allem durch die Zunge. Diente hierzu noch der Mundhöhlenboden dicht vor dem Kehlkopf, so wird nach Vollendung der Gaumenbildung der Kehlkopfeingang dem hinteren Gaumenrande angelagert sein. Für die Richtigkeit dieser Ansicht spricht auch bei den Säugethieren noch manches. Zunächst liegt auch bei vielen Säugern bei geschlossenem Maul die Unterfläche des Gaumens dem Zungenrücken bis zum Kehldeckel hin unmittelbar an. Nur bei einzelnen bleibt median dicht vor der Epiglottis ein enger Raum frei (RÜCKERT). Ferner fanden wir bei Monotremen und manchen höheren Formen in den Plicae palato-(pharyngo-)epiglotticae (Taf. XVII, Fig. 3, 4, 5 *Pl. pal.-ep.*) Theile des Mundhöhlenbodens, denen das Palatum molle direct aufgelagert ist, so dass der Boden zu gemeinsamer Wirkung mit dem Gaumen besonders ausgestattet ist.

Was nun die specielle Ausführung der Verbindung zwischen Kehlkopf und Nasenhöhle anlangt, so ist allen Mammaliern ursprünglich eigen, dass gleichzeitig damit Vorkehrungen getroffen sind, die den Luftweg gegen das Eindringen von Bestandtheilen der Nahrung sicherstellen. Hierzu gehört in erster Linie, dass die Epiglottis hinter dem freien Rande des muskulösen Velum palatinum emporragt (RÜCKERT), so dass ausgiebige Bewegungen des weichen Gaumens und des Kehlkopfes stattfinden können, ohne dass die Aneinanderlagerung beider Theile aufgehoben wird (Taf. XVII, Fig. 4 und 5). Im Uebrigen besteht aber eine Verschiedenheit zwischen den Monotremen und den übrigen Ordnungen. Bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* ist der Weg, welcher vom Vestibulum pharyngis (Fig. 4, 5 *Vest. phar.*) in den eigentlichen Pharynx führt, nur abgesperrt durch die am Boden des Vestibulum verlaufenden Plicae palato-epiglotticae (Fig. 3—5 *Pl. pal.-ep.*), deren freiem Rande die Unterfläche des weichen Gaumens aufruhet. So ist es unmöglich, dass der Inspirationsstrom den Weg durch die Mundhöhle nimmt und Nahrungsbestandtheile aspirirt werden. Andererseits finden sich als Abschluss gegen den Oesophagus die Valvulae pharyngo-oesophageae (Fig. 1—5 *Valv. phar.-oesoph.*), die ein Regurgitiren von Mageninhalt unmöglich machen. Auch bei den höheren Formen finden sich ähnliche Einrichtungen zum Schutze des Luftweges. Bei einer grösseren Anzahl von Arten bestehen Plicae palato-(pharyngo-)epiglotticae, die denn der Monotremen gleichen oder nur wenig schwächer entwickelt sind (bei Edentaten, *Cavia*, *Dolichotes*, *Erinaceus*, Textfigur 23 *Pl. pal.-ep.*). Beim Menschen finden sie ihre Homologa in den Plicae pharyngo-epiglotticae. An Stelle der Valvulae pharyngo-oesophageae trafen wir bei zwei Arten (*Canis*, [Textfigur 22 *pl.*] und *Hystrix*) Ringfalten, die einen unvollkommenen Abschluss zwischen Pharynx und Oesophagus bilden. Bei allen Marsupialiern und Placentaliern kommt es aber zur Ausgestaltung eines Isthmus pharyngo-nasalis durch Entwicklung der Plicae palato-pharyngeae (Textfigur 20 und 21 *Pl. pal.-phar.*), die den Monotremen abgehen. Der Isthmus umfasst den Kehlkopf unterhalb seiner Mündung und zwingt den Luftstrom, durch die Nasenhöhle ein- und auszutreten, auch bei Formen, denen Plicae palato-epiglotticae fehlen. Gleichzeitig wird auch dem Eindringen von Speisetheilen in den Luftweg wirksam Widerstand geleistet.

Der Anschluss des Kehlkopfes an die Nasenhöhle ist ein Besitz, den die Säuger mit vielen Sauropsiden theilen. Bei Sauriern (s. p. 547), bei den Crocodilen, bei Ophidiern, bei einzelnen Cheloniern (*Testudo*) (s. p. 548—550), manchen Vögeln besteht er bereits. Nicht also der Anschluss selbst ist für die Säuger charakteristisch, sondern die specielle Art desselben und ihre Folge für den Speiseweg. Letzterer führt ursprünglich bei ihnen jederseits seitlich am Kehlkopf vorbei und nicht über ihn hinweg wie bei den niederen Klassen. Dabei empfängt er bei Marsupialiern und Placentaliern auch eine Ueberdachung durch die Plicae palato-epiglotticae, die den Monotremen abgeht. Bei den Sauropsiden wird die Verbindung zwischen Nasen-

höhle und Kehlkopf beim Schluckact aufgehoben, bei den Säugern bleibt sie ursprünglich wenigstens bestehen. Am nächsten kommen in dieser Beziehung noch die Crocodile an die Säugethiere heran. Bei ihnen ist wenigstens ein weites Oeffnen des Maules möglich, ohne dass der feste Anschluss des Kehlkopfes an die Choanen gestört wird (s. p. 550).

Diese Besonderheit der Säugethiere hängt mit der Besonderheit ihrer Nahrungsaufnahme zusammen (GEGENBAUR). Während die Sauropsiden ihre Nahrung ungekaut schlucken, sind die Vorfahren der jetzigen Säuger dazu gelangt, ihre Nahrung zu zerkleinern und zwar offenbar sehr ausgiebig zu zerreiben. GEGENBAUR nannte diese Art der Verarbeitung der Nahrung Poltophagie im Gegensatz zur Psomophagie der niederen Formen und führte in einleuchtendster Weise aus, wie die ganze Mundhöhle mit ihren Organen durch sie beeinflusst wurde. Die zum Kauen nothwendigen Bewegungen des Unterkiefers und der Zunge können bei den Säugern vor sich gehen, ohne dass der Abschluss des Kehlkopfeinganges gegen die Mundhöhle gelockert wird und die Gefahr einer Aspiration von Nahrungstheilen eintritt. Die zerkleinerten Massen kommen ferner auch beim Schlucken garnicht an den Aditus laryngis heran, sondern bleiben seitlich von ihm, sie können sogar längere Zeit zum Passiren des paarigen Speiseweges brauchen, und die Inspiration kann inzwischen vorgenommen werden, ohne dass die Ingesta den Luftweg gefährden.

Mit einer Aenderung der Art der Nahrungsaufnahme geht innerhalb der Säugethierklasse die innige Verbindung des Kehlkopfes mit Gaumen und Gaumenbogen verloren. Bildet sich die Gewohnheit heraus, grosse Bissen zu verschlucken, so muss die Benutzung eines paarigen Speiseweges wieder aufgegeben werden, die festen Nahrungsbestandtheile nehmen ihren Weg über den Aditus laryngis, nur flüssige Massen schlagen den alten Weg seitlich vom Kehlkopf ein. Die Lagerung des Kehlkopfes zum Isthmus pharyngo-nasalis bleibt dabei zunächst noch die ursprüngliche, die ausschliessliche Benutzung der Nasenhöhle als Luftweg hört aber damit auf. Die freie Beweglichkeit des Velum palatinum gestattet, den Respirationstrom auch durch die Mundhöhle zu leiten<sup>1)</sup>. In der Reihe der Anthropoiden wird der Kehlkopf aus der Einlagerung in den Isthmus pharyngo-nasalis befreit (RÜCKERT) und nimmt eine tiefere Stellung ein, die ihn dem Bereich des Cavum pharyngo-nasalis entzieht. Die ganze Kopfdarmhöhle und ihre Organe können damit in den Dienst des Stimmorganes gestellt werden und ermöglichen die grösste Errungenschaft, die im Laufe der Phylognese erreicht wurde, die Erwerbung der Sprache. Trotz der Reduction des Isthmus palato-pharyngeus ist aber der Luftweg vor der Aspiration von Nahrungstheilen während des Kauens geschützt, indem die Beweglichkeit des Zungengrundes und des Gaumensegels den Abschluss der Mundhöhle nach hinten zu gestatten.

### Der Binnenraum des Kehlkopfes der Monotremen.

Im Innern des Kehlkopfs lassen sich zwei Abschnitte unterscheiden (Taf. XVII, Fig. 4 und 5), ein oberer, an dessen Umrandung die Arytänöide betheiligt sind, der also einer Erweiterung und Verengerung fähig ist, und ein unterer, vom Cricoid umrahmter Raum. Der obere Theil ist dorsal vom Arytänöid, ventral von dem ventralen Theil der Schliessmusculatur (*M. thyreo-crico-arytaenoideus*) begrenzt. Das Relief seiner Seitenwand zeigt ein verschiedenes Verhalten, je nachdem der Kehlkopfeingang in geschlossenem oder dilatirtem Zustande vorliegt. Im ersteren Falle (Fig. 4) legen sich die oberen Theile beider Seitenwände, denen die Innenflächen der Plicae ary-epiglotticae (*Pl. ar.-ep.*) zugehören, an einander. Dabei springt die orale Portion

1) R. L. BOWLES macht in Observations upon the mammalian larynx darauf aufmerksam, dass bei Säugern, die nach der Lage ihres Larynx auf die Nasenhöhle als Athemweg angewiesen zu sein scheinen, im Erregungszustande die Mundhöhle hierzu in Anspruch genommen werden kann, was eine vorübergehende Aufhebung des Anschlusses des Isthmus palato-pharyngeus an den Kehlkopf voraussetzt.

der Schliessmuskulatur gegen das Lumen des Kehlkopfes etwas vor, und ihr Bereich grenzt sich gegen die untere vom Cricoid entspringende Portion des Muskels durch eine stumpfe Kante ab, die vom Arytänoid nach vorn zieht. Das Lumen vergrössert sich also unterhalb jener Linie zu der durch den Umfang des Cricoids bestimmten Weite. ALBRECHT nennt diesen Bereich der Seitenwand Sinus subglotticus. Untersucht man einen Kehlkopf im offenen Zustande (Taf. XVII, Fig. 5), so fehlt die Abgrenzung im Bereich des obersten Kehlkopfraumes, ein „Sinus subglotticus“ ist verschwunden.

Die Bindegewebslage der Schleimhaut, der die oralen Theile des ventralen Schliessmuskels anliegen, ist erheblich verstärkt und schimmert bei *Echidna* durch das Epithel weisslich durch (vergl. ALBRECHT). Mit dieser Bindegewebsschicht ist das Perichondrium der nach vorn gerichteten Kante der Arytänoiden in Verbindung, so dass die ventralen Theile der seitlichen Kehlkopfwand unbedingt die Bewegungen der Arytänoiden mitmachen müssen. Von Stimmbändern ist bei den Monotremen noch keine Rede. Es fehlt auch jede Spur einer dem Ventriculus Morgagni vergleichbaren Bildung. Bei *Echidna* sah ich jederseits eine flache Rinne, die dem oralen Rande des Musculus thyreo-crico-arytaenoideus entspricht und dadurch zu Stande kommt, dass der muskelfreie Theil der Plicae ary-epiglotticae leicht gewulstet gegen das Lumen etwas vorragt.

## Zweiter Theil.

### Das Skelet des Kehlkopfes.

#### I. Cartilago thyreoides.

##### a) Fertiger Zustand bei *Echidna* und *Ornithorhynchus*.

Ueber den Bau des Schildknorpels bei den Monotremen sind wir durch eine Anzahl von Arbeiten im Grossen und Ganzen orientirt. Es scheint aber doch geboten, eine Zusammenstellung der Ergebnisse der eigenen Untersuchung folgen zu lassen, da die früheren Autoren in manchen Einzelheiten von einander und von dem, was sich mir ergab, abweichen. Ganz zustimmen kann ich nur der Darstellung, die DUBOIS in Fig. 7 und 8 von dem Hyoidapparat von *Ornithorhynchus* giebt.

Das Thyreoid steht bei beiden Monotremen in sehr inniger Verbindung mit dem Zungenbein. Beide bilden zusammen, wie GEGENBAUR es nannte, den Hyoidcomplex (Taf. XVII und XVIII, Fig. 6--11). Jeder der beiden Theile desselben besteht aus 2 Bögenpaaren und einem medianen, letztere aufnehmenden Stück, das als Copula bezeichnet werden muss. Der Zusammenhang beider Abschnitte beruht aber nur auf dem Anschluss des zweiten Zungenbeinbogens (*H. II*) an den ersten Bogen des Thyreoids (*Th. I*). Die Copulae (*H.-Co.* und *Th.-Co.*) sind stets ganz von einander getrennt (vergl. die Medianschnitte in Fig. 4 und 5, Taf. XVII), so dass die Gliederung des Hyoidcomplexes in Zungenbein und Thyreoid ganz klar vorliegt, ebenso scharf wie bei den höheren Formen<sup>1)</sup>.

1) Dass der erste Thyreoidbogen auch mit der Copula des Hyoids in Verbindung steht, wie WALKER beschreibt und abbildet, habe ich bei meinen Exemplaren nie finden können. In der Darstellung GEGENBAUR's von *Ornithorhynchus* ist der zweite Thyreoidbogen ohne direkte Verbindung mit einer den ersten Bogen aufnehmenden Copula. Er vereinigt sich mit dem anderseitigen unmittelbar caudal von jener. WIEDERSHEIM lässt bei *Echidna* den ersten Thyreoidbogen ventral ohne Verbindung mit der Copula auslaufen (Fig. 300, p. 444). Ganz unzureichend ist die Beschreibung der Thyreoids von *Ornithorhynchus* bei OWEN.

Von Interesse ist die Lagerung der Thyreoidcopula zu der des Hyoids. Wie auf Medianschnitten klar sichtbar (Taf. XVII, Fig. 4 und 5), ist die Copula des Thyreoids der des Zungenbeins aufgelagert (vergl. SYMINGTON c, p. 92). Thyreoid und Zungenbein sind in einander geschoben, so dass bei Betrachtung des Hyoidcomplexes von vorn der obere Rand der Thyreoidcopula von der Zungenbeinbasis verdeckt wird (Fig. 6 und 7). Damit treffen wir hier auf eine bei den Säugethieren allgemein verbreitete Erscheinung, die auch beim Menschen noch in fötalen Zuständen vorliegt (GEGENBAUR b, Taf. II, Fig. 9); auch hier ist anfänglich das Thyreoid mit dem oralen Theil seines medianen Abschnittes der Dorsalseite des Zungenbeinkörpers aufgelagert. Erst gegen Ende der Fötalperiode wird diese Lagebeziehung durch das Herabsteigen des Kehlkopfes, wie es SYMINGTON (a) schilderte, aufgegeben. Diese Ueberlagerung des Zungenbeins seitens des Thyreoids ist der Ausdruck einer oralwärts gerichteten Verschiebung des Kehlkopfes, die ihn erst auf die Copula zwischen viertem und fünftem Visceralbogen führte und nach ihrem Anschluss an den Kehlkopf als Thyreoid auch dieses an der Bewegung theilnehmen liess. Die weittragende Bedeutung dieser Verschiebung ist von GEGENBAUR zuerst gewürdigt worden. Sie spielt ja bei der successiven Aufnahme von Skelettheilen in den Dienst des Kehlkopfes eine wichtige Rolle. Dass bei den Monotremen die oralwärts gerichtete Verlagerung sogar den zweiten dem Larynx innig angeschlossenen Thyreoidbogen etwas unter den ersten Bogen desselben geschoben hat, hat GEGENBAUR schon gezeigt. Dieses Verhalten ist bei *Ornithorhynchus* stärker ausgeprägt als bei *Echidna* (Taf. XVIII, Fig. 8 und 9).

Wir beschäftigen uns jetzt etwas genauer mit dem Bau einzelner Theile des Hyoidcomplexes. Die Copula des Zungenbeines (*H.-Co.*) ist bei beiden Monotremen deutlich gegen die Hörner abgegrenzt. Bei *Echidna* sind beide Bogenpaare durch ausgebildete Gelenke mit der Copula verbunden, bei *Ornithorhynchus* nur das zweite, während der eigentliche Hyoidbogen synchondrotisch angefügt ist. Zum grössten Theil besteht bei erwachsenen Thieren die Copula aus Knochengewebe, an der Oberfläche besteht eine compacte Knochenschale, des Innere durchziehen Knochenbalken, zwischen denen Markgewebe lagert (Fig. 4 und 5). Nur an den Gelenken resp. an der Grenze zwischen Copula und Hyoidbogen liegt hyaliner Knorpel. Die Copula von *Echidna* ist verhältnissmässig breiter und kräftiger als die von *Ornithorhynchus*. Oralwärts strebt von der Copula aus der erste knöcherne Abschnitt des Hyoidbogens (*H.I.*), der bald dorsalwärts abbiegt und dabei wieder knorpelige Beschaffenheit annimmt. Der Hyoidbogen hat in seinem oberen Theil neuerdings besonderes Interesse gewonnen, da er durch G. RUGE zum Skelet des äusseren Ohres in genetische Beziehung gebracht worden ist. Das Verhalten dieser Theile beim fertigen Thier, wie es RUGE schildert, spricht unbedingt für die Richtigkeit seiner Ableitung. Die Untersuchung der Ontogenese wird hoffentlich nicht lange auf sich warten lassen, das Material dazu ist vorhanden, sie allein kann in dieser wichtigen Frage die richtige Entscheidung bringen.

Am Seitenrande der Copula setzt der zweite Bogen des Hyoids an (*H.II.*), bei beiden Formen in diarthrotischer Verbindung. Er zieht von hier dorsalwärts, der seitlichen Pharynxwand angelagert. Seine Breite, schon am Anfang beträchtlicher als die des Hyoidbogens, nimmt dorsalwärts noch zu. Die erste Strecke ist knöchern. Der dorsale Theil besteht bei *Echidna* ganz aus Hyalinknorpel, er zieht sich oralwärts in einen hornartigen Fortsatz aus und schliesst sich caudalwärts mit dem knorpeligen Abschnitt des ersten Thyreoidbogens (*Th.I.*) zusammen. Zweiter Hyoid- und erster Thyreoidbogen bildet ein mächtiges Skeletstück, dasschalentartig beiderseits die Pharynxwand umfasst (Taf. XVII, Fig. 3). Der Zwischenraum, der die ventralen Theile beider Bogen trennt, ist durch eine derbe bindegewebige Membran geschlossen. Im Grossen und Ganzen gleichartig sind die Verhältnisse bei *Ornithorhynchus*, nur dass hier das Knochengewebe den dorsalen freien Rand des Bogens erreicht, das vordere Horn bleibt aber knorpelig (Taf. XVIII, Fig. 8).

Die Copula des Thyreoids (Taf. XVIII, Fig. 10 und 11 *Th.-Co.*) ist stets knorplig. Sie steht in inniger Beziehung zum Kehlkopf. Der vordere Theil desselben liegt ihr unmittelbar auf und von ihr entspringen starke Theile der Schliessmuskulatur (Taf. XVIII, Fig. 17 und 18). Die Copula von *Ornithorhynchus* zeigt auf dem Medianschnitt eine starke Krümmung mit dem Kehlkopf zugekehrter Concavität (Taf. XVII, Fig. 4). Ihr oraler Rand ist dorsalwärts gebogen und der Basis des Epiglottisknorpels zugekehrt. Die Copula von *Echidna* weist eine ähnliche, aber viel weniger bedeutende Krümmung auf (Taf. XVII, Fig. 5).

An die Copula schliessen sich seitlich unmittelbar die beiden Bogen an (vergl. SYMINGTON b, p. 92), deren erste Strecken knöchern sind, während weiterhin der Knorpel erhalten bleibt, sie erscheinen wie in den Knorpel der Copula eingelassen; bricht man sie heraus, so zeigen tiefe Ausschnitte die Stellen ihrer Befestigung. Beide Bogen besitzen verschiedene Bedeutung und verschiedenes Verhalten. Der erste (*Th. I*) gehört functionell, zusammen mit dem zweiten Zungenbeinbogen, in erster Linie zum Pharynx. Er verschmilzt an seinem verbreiterten knorpligen Theil (Taf. XVIII, Fig. 8 und 9) mit dem Zungenbeinbogen. Dieser Theil zieht sich caudalwärts in einen langen, dünnen Fortsatz aus (*a*), der endlich in die Klappe an der Grenze von Oesophagus und Pharynx eintritt und wesentlich zur Festigung derselben beiträgt (Taf. XVII, Fig. 2 und 3 *Valv. phar.-ösoph.*). Ausserdem ist ein knorpliger Fortsatz zu beachten, das Cornu laterale (DUBOIS), das vom caudalen Rande des Bogens caudal- und lateralwärts entsendet wird (*Proc. musc. th.*) Es ist bei *Ornithorhynchus* viel stärker ausgebildet als bei *Echidna* (vergl. Fig. 8 und 9). Seine Bedeutung besteht darin, dass es die Ansatzstelle eines starken Muskels bildet.

Der zweite Bogen des Thyreoids (*Th. II*) zeigt einen sehr innigen Anschluss an den Kehlkopf. Er umfasst von der Ventralseite leicht dorsalwärts ansteigend, gabelartig den Larynx (vergl. Taf. XVIII, Fig. 18 und 15) und ist mit seinem Ende fest mit den Seiten des Cricoids (*Cr.*) verbunden, so dass es schwer ist, beide von einander zu trennen. Die Beziehungen zum Kehlkopf bestehen ausserdem darin, dass von ihm ein nicht unerheblicher Theil der Schliessmuskeln entspringt (Taf. XVIII, Fig. 17 *M. th.-cr.-ar.*)

Die Betrachtung des Thyreoids ergibt also, dass nur die Copula und der zweite Bogen zum Kehlkopf gehören, während der erste Bogen noch nicht zum eigentlichen Kehlkopfskelet gerechnet zu werden verdient (vergl. die Darstellung von GEGENBAUR). Seine Beziehungen zum Kehlkopf sind indirecter Art. Sie werden nur vermittelt durch seine Verbindung mit der Copula, die ihrerseits dem Kehlkopf angehört. Dass die letztere an der Verlagerung des Larynx nach vorn theilgenommen hat, lässt aber auch den ersten Thyreoidbogen in etwas andere Lagerung treten, als sie der ihm vorangehende zweite Hyoidbogen einnimmt (Taf. XVIII, Fig. 8 und 9). Schon von den Monotremen an ändert sich das, indem der erste Bogen des Thyreoids mit dem zweiten zur Bildung der Seitenplatten des Schildknorpels verschmilzt, so dass nur das Bestehen eines Foramen thyreoideum den Aufbau aus zwei Bogen noch andeutet (DUBOIS); die Verbindungen des ersten Bogens mit dem zweiten Hyoidbogen bleiben aber in der ganzen Säugethierreihe erhalten, sei es, dass beide dicht an einander gelagert bleiben (Marsupialier, Prosimier GEGENBAUR), oder dass bei ihrer Trennung das Cornu anterius des Thyreoid durch Knorpel oder ligamentös mit dem freien Ende des hinteren Zungenbeinhorns verbunden ist. Das im Ligamentum thyreo-hyoideum laterale des Menschen gelegene Corpusculum triticeum ist als Rest der alten Continuität zwischen beiden Bogen zu betrachten (GEGENBAUR)<sup>1)</sup>.

1) JURASZ (a) beschreibt eine eigenartige Varietät des Schildknorpels beim Menschen. Ein Fortsatz vom oberen Thyreoidrand, neben der Incisura anterior entspringend, stand in Gelenkverbindung mit dem grossen Zungenbeinhorn, während im Uebrigen beide Theile in ganz normaler Weise miteinander in Verbindung standen. Bisher ist mir keine Parallele hierzu am Kehlkopfe von Säugern bekannt geworden, die zur Erklärung herangezogen werden könnte. — Ueber die elastische Modification des Knorpels an der vorderen Ansatzstelle der Ligg. vocalia beim Menschen vergl. C. GERHARDT.



hinter dem Aditus laryngis, an der Uebergangsstelle ihrer dorsalen in die ventrale Wand ab und dringt von hier ventralwärts vor.

Wir fügen hier ein, dass der Kehlkopfeingang etwa im Bereich des vierten und des hintersten Theiles des dritten Visceralbogens liegt. Diese Lagerung ist ungefähr dieselbe, die KALLIUS (Taf. XXVI, Fig. 16) für den menschlichen Embryo festgestellt hat.

Wie HOCHSTETTER bereits mitgetheilt hat, bestehen in unserem Stadium nur 3 von den ursprünglich in Sechszahl vorhandenen Gefässbogen, nämlich der dritte (Carotiden-), der vierte (Aorten-) und der sechste (Pulmonalisbogen) [3, 4, 6]. Alle sind auf der linken Seite weiter als rechts.

Betrachten wir jetzt die übrigen Bestandtheile der Visceralbogen, so finden wir im ersten oder Kieferbogen den Ramus III. trigemini (Taf. XIX, Fig. 19 und Textfigur 24 *V. 3*). Der zweite (Hyoidbogen) enthält als Nerven den Facialis (*VII*). Ausserdem fällt in ihm die Anlage des knorpeligen Hyoidbogens sofort in die Augen (*H.I*). Sie besteht aus einer Masse dicht an einander gedrängter Zellen, die einen deutlich sich von der Umgebung abhebenden Gewebsstrang bilden. An den Schnitten, die den Boden der Kopfdarmhöhle treffen, sieht man, dass die Anlage mit der anderseitigen zusammenhängt. Die der Copula entsprechende Brücke (*H.-Co.*) ist aber viel lockerer gefügt und erscheint darum heller, weniger gegen die Umgebung abstechend, als der Bogen selbst. Im dritten Bogen treffen wir die Anlage des zweiten Zungenbeinhorns (Taf. XIX, Fig. 19 und Textfigur 24 *H.II*), die sich ganz ebenso verhält wie die des Zungenbeinbogens selbst. Medianwärts setzt sie sich in die, wie erwähnt, weniger deutlich sich abhebende Anlage der Copula fort. Ebenso hat auch KALLIUS den Zusammenhang der Anlagen der Copula und der seitlichen Theile des Zungenbeins für den menschlichen Embryo festgestellt. Nach aussen von der Skeletanlage liegt der erste der in diesem Stadium noch erhaltenen Arterienbogen (*3*) (der primitive dritte). Auch der Nerv des Bogens, der Glosso-pharyngeus (*IX*), ist nachzuweisen. Er liegt unmittelbar an der Caudalseite der zweiten Kiemenpalte (*K. 2*), zwischen ihr und der Skeletanlage. Damit liegt er auch oral von dem dritten, mit ihm zusammengehörigen Arterienbogen (*3*).

Wir kommen jetzt in den Bereich des vierten Bogens (Taf. XIX, Fig. 19, 20, 21, auch Textfigur 24) und finden hier an der Caudalseite der dritten Visceralspalte (*K. 3*) eine Gewebsverdichtung, die genau übereinstimmt mit den Skeletanlagen in den vorhergehenden Bogen (*Th. I*). Es handelt sich, wie die Untersuchung der folgenden Stadien zeigt, um die Anlage des ersten Thyreoidbogens. Sie besteht aus einem bogenartigen Stücke, welches mit dem anderseitigen den Anfang des Larynx ventral umfasst und mit seinem dorsalen Ende noch dem hier stark verschmälerten caudalen Theil der Kopfdarmhöhle seitlich anliegt. Die beiden Bogentheile sind mit einander in Verbindung gesetzt durch eine schmale Zone eines viel lockerer gefügten Gewebes, das sich nur undeutlich von dem mesodermalen Gewebe der Umgebung abhebt. Dasselbe stellt die Anlage der Copula vor (*Th.-Co.*). In diesem Verhalten finden wir eine Uebereinstimmung zwischen dem Thyreoidbogen und den Bestandtheilen des Zungenbeins. Wie jeden typischen Kiemenbogen finden wir auch den Thyreoidbogen in gemeinsamer Lagerung mit einem Nerven und einem Gefässbogen. Das Gefäss ist der vierte oder Aortenbogen (*4*), der nach aussen von der Skeletanlage emporzieht. Der Nerv geht vom N. vagus (*X*) und zwar noch vom Plexus nodosus desselben aus und zieht, ganz entsprechend dem Verhalten des Glosso-pharyngeus im vorhergehenden Bogen, an der Rückseite der dritten Spalte, zwischen ihr und der Anlage des ersten Thyreoidbogens ventral- und medianwärts (*N. lar. sup.*). Er verhält sich also als der Ramus posttrematicus des vierten Visceralbogens. An der Stelle, an welcher der Nerv das laterale Ende der Anlage des Thyreoidbogens passiert, schickt er einen Ast an der Hinterseite desselben vorbei gegen den Larynx (Taf. XIX, Fig. 20 rechts), der Zweig entzieht sich aber in kurzer Entfernung von der Abgangsstelle der Beobachtung. Was die Deutung des Nerven betrifft, so kann es sich nur um den Nervus laryngeus superior handeln. Seine

Natur als erster Branchialast des Vagus, also als Nerv des vierten Bogens ist schon längst durch FRORIEP für Rindsembryonen nachgewiesen worden. Für uns ist hier von besonderem Interesse, dass der erste Thyreoidbogen sich durch seine Lagebeziehungen, zu einem Branchialnerv zu einem Gefässbogen und zu den Visceralspalten als typischer Kiemenbogen erkennen lässt.

Die Bestandtheile des fünften Visceralbogens erfahren zum Theil schon sehr frühzeitig eine Rückbildung. Das ist der Fall bei dem Gefässbogen und bei dem Nervenstamm. FRORIEP hat nachgewiesen, dass junge Embryonen (Rind) einen Vagusast besitzen, der an der vierten Schlundspalte entlang läuft und als Ramus posttrematicus dem fünften Bogen angehört. Bei älteren Embryonen ist er nicht mehr nachweisbar, bei den vorliegenden *Echidna*-Embryonen war nichts mehr von ihm zu finden. Der Nerv ist bereits bei den Reptilien in Rückbildung begriffen. Bei den Eidechsen ist er nur noch ein ganz dünner Stamm und fehlt bei den übrigen Ordnungen. Mit dem sehr frühzeitig eintretenden Schwund des fünften Arterienbogens hat sich der sechste (Pulmonalisbogen) nach vorn verlagert und könnte leicht bei Unkenntniss des ursprünglichen Verhaltens als fünfter Bogen betrachtet werden (Taf. XIX, Fig. 22). An der medialen Seite der vierten Kiemenspalte (*K. 4*) und des mit ihr verbundenen postbranchialen Körpers (*Postbr. K.*) finden wir nun einen grösseren Herd von Zellen, der sich nicht so scharf abgrenzt wie die Skeletanlagen der vorhergehenden Bogen (*Th. II*). Die Elemente liegen auch nicht ganz so dicht an einander gedrängt wie dort. Untersuchen wir an einem älteren Stadium (44) die Stelle, an der hier die geschilderte Gewebsverdichtung liegt, so finden wir dort den zweiten Bogen des Thyreoids gelagert (*Th. II*), wie aus dem Vergleich von Fig. 22 mit Fig. 27 (Taf. XX) hervorgeht. Die Lage zur vierten Kiemenspalte bzw. zum postbranchialen Körper, zum Vagusstamm (*X*), zum dritten Arterienbogen (*β*) resp. dem aus ihm hervorgehenden Stamm der Carotis communis (*Car. comm.*) ist für beide die gleiche. Ich nehme also keinen Anstand, in der Zellverdichtung das Blastem zu sehen, aus dem die Anlage des zweiten Thyreoidbogens hervorgeht. Die Zellverdichtung hat auch die Lagerung, welche wir von der Anlage des schräg von innen nach hinten und aussen gerichteten Skeletstückes des fünften Bogens erwarten mussten. Es handelt sich um ein verhältnissmässig kurzes Stück, um den medialen Theil des ursprünglich längeren Bogens, und dieser muss auf dem Schnitt an der medialen Seite der Visceralspalte auftreten (vergl. Textfigur 24).

Wir sehen also, dass sowohl der erste, wie der zweite Bestandtheil des Thyreoids auch in der Anlage sich als Kiemenbogen und zwar als Skeletstücke des vierten und fünften Visceralbogens erkennen lassen.

Ehe wir die Entwicklung des Thyreoids weiter verfolgen, sehen wir uns noch nach dem zweiten Kehlkopfnerve, dem Recurrens, um (Taf. XX, Fig. 23). Er geht dicht hinter dem Ganglion vom Vagusstamm (*X*) ab und läuft an der Hinterseite des sechsten Gefässbogens (*β*) [Pulmonalisbogens] medianwärts (*N. rec.*), um in eine mächtige Zellenmasse einzutreten, die hier beginnt und seitlich vom Kehlkopflumen jederseits weit nach vorn zieht (*M.-Anl.*). In dieser Gewebsmasse kommt die innere Kehlkopfmusculatur zur Ausbildung (s. u. III. Theil). Der Recurrens tritt also nach seinem Abgang vom Stamm gleich zur Anlage seines Muskelgebiets. Vor dem Eintritt des Descensus cordis zeigt der Recurrens naturgemäss noch nicht den für ihn später typischen Verlauf; immerhin aber reicht sein Endgebiet, die Anlage seiner Musculatur nach vorn weit über die Abgangsstelle der Nerven hinaus und weist darauf hin, dass der Kehlkopf eine Verlagerung nach vorn erfahren hat (Fig. 22).

Auch der Recurrens (laryngeus inferior) stellt einen R. branchialis vagi vor, und zwar kann er bei seiner Lage hinter dem sechsten Arterienbogen und seiner Zusammensetzung aus motorischen Fasern, die ihn als einen Ramus posttrematicus charakterisiren, nicht mehr dem sechsten Visceralbogen angehören, sondern ist einem ursprünglich vorhandenen siebenten Visceralbogen zuzuweisen, demselben Bogen, dem das primäre Kehlkopfskelet (Arytänoid, Cricoid und die Trachealringe); sowie die Kehlkopfmuskeln zugehören.

Der Recurrens stellt also den Ramus branchialis IV nervi vagi vor. Der dritte Branchialast der Vagus ist völlig geschwunden, der zweite ist durch FRORIEP, wie erwähnt, nachgewiesen.

Wir sehen also, dass hinter den 5 bei *Echidna* wie bei den höheren Säugern ontogenetisch auftretenden Visceralbogen noch Bestandtheile zweier folgender bestehen, des sechsten und siebenten. Von den Bestandtheilen des sechsten finden sich noch der Arterienbogen (Pulmonalisbogen) und als Product des Skeletstückes der Epiglottisknorpel (GEGENBAUR, s. u.), vom siebenten die Grundlage für das gesammte primäre Laryngo-trachealskelet (alle Abkömmlinge der Cartilago lateralis [s. u.]), die inneren Kehlkopfmuskeln und der Nervus recurrens.

## 2. Spätere Stadien der Entwicklung des Thyreoids von *Echidna*.

In dem folgenden Stadium (44) weist das Thyreoid in seiner äusseren Form schon annähernd die Verhältnisse des fertigen Zustandes auf (Taf. XIX und XX, Fig. 24—27). Die Copula (*Th.-Co.*) trägt die beiden bogenförmig gestalteten Hörner, von denen das vordere bereits in Verbindung mit dem zweiten Bogen des Hyoids steht. Die Copula überragt ein wenig die Ansatzstelle des ersten Hornes. Zwischen dem Abgang des vorderen und hinteren Hornes von der Copula bleibt ein kleiner Zwischenraum. Im Bereich des vorderen Hornes (Taf. XIX, Fig. 24 *Th. I*) treffen wir durchweg schon hyaline Grundsubstanz ausgebildet. Im hinteren Horn fehlte sie noch am freien Ende (Taf. XX, Fig. 27 *Th. II*), das zweite steht also hinter dem ersten Horn in der Entwicklung etwas zurück. Das Gleiche beobachteten wir schon im vorhergehenden Stadium. Die Copula (Taf. XIX, Fig. 24 und 25 *Th. I*) ist noch ganz vorknorpelig und dadurch lange nicht so scharf gegen die Umgebung abgegrenzt wie die Hörner. Die Copula und beide Bogen gehen aber ganz continuirlich in einander über.

Im nächst älteren Stadium (45) hat die hyaline Grundsubstanz der Bogentheile des Thyreoids erheblich zugenommen, während die Copula noch aus dicht an einander gedrängten Zellen besteht, also vorknorpeligen Charakter trägt. Sie hebt sich aber schärfer gegen die Umgebung ab, als es im vorhergehenden Zustand der Fall war. Dabei besteht die Continuität zwischen Copula und Bogen unverändert fort.

Beim Embryo 46 (2 cm) finden wir dann den gesammten Schildknorpel, also auch die Copula aus hyalinem Knorpel gebildet (Taf. XX, Fig. 30). Das Gewebe der Copula zeigt dabei einen allerdings nur unbedeutenden Unterschied gegen das der Hörner. Die Intercellularsubstanz wies an den vorliegenden Präparaten keinen deutlichen Farbenton auf, während die der Hörner eine schwache Färbung angenommen hatte. Das mag wohl darauf zurückzuführen sein, dass das Gewebe der Copula erst später als das der Bogen zur Ausbildung gelangt ist. Die Copula präsentirt sich jetzt als eine wagerecht gestellte Knorpelleiste, von der jederseits 2 Bogen ausgehen. Sie überragt dabei die Abgangsstelle des vordersten Bogens nach vorn zu, die des hinteren caudalwärts in geringem Maasse.

Im Stadium 47 endlich ist dann jeder Unterschied zwischen Copula und Bogen geschwunden. Das Thyreoid bildet ein völlig einheitliches Knorpelstück, in dem erst später an bestimmten Stellen Verknöcherungen Platz greifen. In diesem Zustand ist es auch von SYMINGTON (1899) beobachtet worden.

## 3. Die Entwicklung des Hyoids von *Echidna*.

Es ist nun wohl von Interesse, mit der Entwicklung des Thyreoids die des Hyoids zu vergleichen. Eine principielle Uebereinstimmung zwischen beiden liegt zunächst in der Zugehörigkeit zu Visceralbogen, wie schon dargestellt wurde (Taf. XIX, Fig. 19 *H. I* u. *H. II*). Ferner ist, wenigstens in den frühesten hier zur Beobachtung gelangenden Stadien, die Anlage der Copula (*II.-Co.*) etwas weniger vorgeschritten als die

der Bogen, sie hebt sich nicht so scharf gegen die Umgebung ab wie die Anlagen der letzteren. Endlich stehen bei beiden Skelettheilen die Anlagen der Bogen mit der Copula in continuirlichem Zusammenhang. Dabei ist das Hyoid in der Entwicklung dem Thyreoid stets etwas voraus. Bereits im Stadium 44, in welchem die Copula und das freie Ende des zweiten Thyreoidbogens noch vorknorpelig sind, ist das gesammte Hyoid bis auf eine ganz beschränkte, gleich zu erwähnende Stelle schon hyalinknorpelig (Taf. XIX, Fig. 24 *H.-Co.* u. *H. II*).

Schon beim Embryo 44 macht sich aber ein Unterschied in der ferneren Entwicklung geltend. Zwar findet man noch bis zum Stadium 47 (Beuteljunges) den ersten Hyoidbogen in continuirlichem Zusammenhang mit der Copula, den zweiten bis zum Stadium 45, aber schon bei 44 beginnt sich eine Grenze zwischen den Bogen und der Copula herauszubilden. Hier fehlt an der Ansatzstelle des ersten Bogens noch die hyaline Grundsubstanz, so dass Copula und erster Bogen durch eine Vorknorpelzone verbunden sind (Taf. XIX, Fig. 24 *a*); erst später entwickelt sich auch hier hyaline Grundsubstanz (46), aber in geringerem Maasse als im übrigen Hyoid (Taf. XX, Fig. 30 *a*); sie unterscheidet sich auch dadurch von der Grundsubstanz der Bogen und der Copula, dass sie an den gefärbten Präparaten nicht den leichten Farbenton angenommen hatte wie diese. Später findet, wie der Vergleich mit einem ausgebildeten Skeletstück lehrt, hier eine Abgliederung des Bogens statt (Taf. XVII, Fig. 6). Aehnlich, wie es von der Ontogenese der Rippen bekannt ist<sup>1)</sup>, steht also auch hier die Verspätung und die geringfügigere Ausbildung der Grundsubstanz in Zusammenhang mit der später an dieser Stelle eintretenden Trennung beider Theile. Etwas anders und schneller erfolgt die Abgliederung des zweiten Bogens. Im Stadium 44 ist die Grenze zwischen ihm und der Copula deutlich erkennbar dadurch, dass hier die Zellen etwas dichter an einander liegen, zwischen ihnen lagert aber durchsichtige Grundsubstanz (Taf. XIX, Fig. 24 *e*). Ausserdem haben sich einige der Elemente abgeplattet und in die Richtung der Grenzzone eingestellt. Die Grenzzone bildet sich dann derart aus (Taf. XX, Fig. 30), dass abgeplattete Zellen den Bogen (*H. II*) wie die Copula (*H.-Co.*) scharf gegen eine Schicht abgrenzen, in der Zellen mit rundlichen Kernen ziemlich dicht an einander liegen (*e*). Ueber diese zieht das Perichondrium vom Bogen zur Copula hinweg. Die Substanz zwischen den Zellen der Grenzzone (*e*) hat jetzt keine Aehnlichkeit mehr mit der Grundsubstanz des hyalinen Knorpels (46, 47); ob sie fibrillären Bau besitzt, konnte an den aufgehellten Präparaten nicht entschieden werden; dass dann später hier die Gelenkbildung erfolgt, ergibt sich aus dem Vergleich mit dem fertigen Zustand (Taf. XVII, Fig. 6)<sup>2)</sup>.

Wir sehen also, dass im Allgemeinen die Entwicklung des Thyreoids mit der des Hyoids zunächst übereinstimmt, dass sich aber später Unterschiede herausbilden, die damit in Zusammenhang stehen, dass die Bogen des Zungenbeins sich abgliedern, die des Thyreoids mit der Copula in Continuität bleiben.

#### 4. Die Entwicklung des Thyreoids bei höheren Säugethieren.

(Nach NICOLAS und KALLIUS.)

Auch über die Entwicklung des Thyreoids der Placenthalier liegen jetzt genaue Angaben vor. Wir wissen durch die Untersuchungen A. NICOLAS' und E. KALLIUS', der des ersteren Angaben bestätigt und erweitert, dass das Thyreoid beim Menschen und bei anderen Formen in der ersten Anlage aus zwei median von einander getrennten Platten besteht, die den Seitentheilen des fertigen Knorpels entsprechen. Schon früher war von FLEISCHMANN und ARNOLD die Paarigkeit der Anlage beschrieben worden. Etwas später

1) Vergl. E. GÖPPERT, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morph. Jahrb., Bd. XXIII, 1895.

2) Ueber die Ausbildung von Gelenken aus continuirlichen Zusammenhängen, vergl. R. SEMON, Zur vergleichenden Anatomie der Gelenkbildungen bei den Wirbelthieren, Festschrift zum 70. Geburtstag von C. v. KUPFFER, Jena 1899.

ist der Raum zwischen beiden Platten durch verdichtetes Gewebe ausgefüllt. In den beiden Seiten theilen der Anlage findet sich regelmässig, wie es scheint, das Foramen thyroideum (KALLIUS) und weist auf den Aufbau der Seitenplatte aus zwei getrennten Bogen hin. Im gleichen Sinne wurde von KALLIUS auch die von ihm festgestellte Thatsache gedeutet, dass in der vorknorpeligen Anlage der Seitentheile die Ausbildung hyaliner Grundsubstanz jederseits an zwei getrennten Stellen, am oberen (oralen) und unteren Rande beginnt und von hier erst fortschreitend die ganze Platte in hyalinen Knorpel umwandelt.

In dem median die beiden Platten mit einander verbindenden Gewebe kommt es nun zur Ausbildung eines Knorpelstückes, das in der Gegend des Ansatzes der Stimmbänder die beiden Seitentheile mit einander in Beziehung setzt. Dieses Stück, als *nodule intermédiaire* von NICOLAS bezeichnet, ist, wie KALLIUS bestimmt ausspricht, mit der Copula des Thyreoids der Monotremen zu homologisiren. Es scheint schon bei seinem ersten Auftreten in dem Gewebe zwischen den seitlichen Platten mit diesen in innigster Verbindung zu stehen. An die Verhältnisse, wie wir sie bei *Echidna*-Embryonen antrafen, erinnert es, wenn NICOLAS schreibt, dass der *nodule intermédiaire* sich nur dadurch gegen die Seitentheile abhebt, dass seine Grundsubstanz sich weniger stark färbt als die der Seitentheile, dass die Zellen von geringeren Mengen von Grundsubstanz umgeben sind und keine Gruppen bilden.

Schon bevor die Copula deutlich in Erscheinung tritt, ist aber oberhalb und unterhalb der Ansatzstelle der Stimmbänder eine directe Vereinigung der Seitentheile zu Stande gekommen, die am Aufbau der medianen Platte des Schildknorpels theilnimmt. Diese besteht also aus drei Abschnitten; in ihrem oralen und caudalen Theil kommt sie durch directen Zusammenschluss der seitlichen Thyreoidplatten zu Stande. Die Grundlage des mittleren Theiles bildet ein der Copula des Monotremen-Thyreoids homologes Stück. Bald schwindet aber jegliche Trennung zwischen den drei Componenten, und die mediane Platte nimmt durchaus gleichartige Beschaffenheit an.

Vergleichen wir jetzt die Entwicklung des Thyreoids der Placentarier und der Monotremen, so können wir beide unschwer auf einander beziehen. Die Entwicklung der seitlichen Abschnitte des Knorpels zeigt bei den höheren Formen noch bestimmte Andeutungen, dass auch hier ursprünglich zwei getrennte Bogen wie bei den Monotremen bestanden (KALLIUS). Auch in der Entwicklung des medianen Stückes des Knorpels ist das Auftreten einer Copula, des *nodule intermédiaire*, mit den bei *Echidna* festgestellten Vorgängen zu vergleichen. Die Copula steht in beiden Fällen im Entwicklungsgrad hinter den Bogen theilen zurück. Es scheint aber, dass dies bei den höheren Formen noch in weitergehendem Maassstabe der Fall ist als bei den Monotremen, so dass damit zeitweilig die Anlage aus zwei ganz getrennten lateralen Abschnitten besteht. Offenbar haben sich aber in der phyletischen Entwicklung des Thyreoids bei höheren Formen die Seitentheile unter Verbreiterung auch oral und caudal von der Copula direct mit einander verbunden<sup>1)</sup>. Da nun die Seitentheile dem copularen Antheil in der histogenetischen Entwicklung voraus eilen, so treten auch die aus ersteren hervorgehenden Theile der medianen Platte früher in deutliche Erscheinung als die eigentliche Copula. So erklärt sich wohl die Besonderheit der Entwicklung der medianen Schildknorpelplatte.

### c) Die Ableitung des Thyreoids.

Bekanntlich verdanken wir DUBOIS die Zurückführung des Thyreoids auf 2 Visceralbogen, den vierten und fünften (zweiten und dritten Kiemenbogen)<sup>2)</sup>. DUBOIS begründet seine Deutung mit der augenfälligen

1) Der vergleichend-anatomische Nachweis eines solchen Vorganges ist noch nicht erbracht.

2) Vergleiche die historischen Bemerkungen in der Einleitung, p. 535.

Uebereinstimmung des Aufbaues des Thyreoids der Monotremen mit der des Hyoids und ferner mit dem Nachweis, dass hier die beiden Bogen des Thyreoids jederseits durch einen vom Nervus laryngeus superior innervirten Muskel (Interthyroideus, Taf. XVII und XVIII, Fig. 7 und 14 *M. interth.*) mit einander verbunden werden, ebenso wie sich zwischen den beiden Bogen des Zungenbeins ein dem Glossopharyngeus zugehöriger Interhyoideus ausspannt (Taf. XVIII, Fig. 14 *M. interh.*). Zu diesen Gründen kommt jetzt der oben geführte Nachweis hinzu, dass die beiden Thyreoidbogen thatsächlich in Kiemenbogen ihre Entstehung nehmen, genau wie es bei den Bestandtheilen des Zungenbeins der Fall ist. Dabei sei erwähnt, dass schon W. His das Material des vierten, KALLIUS das des vierten und fünften Visceralbogens des Embryos der Anlage des Thyreoids der höheren Formen zuwies.

Beziehungen zwischen dem Kehlkopf und Theilen des Hyoidapparates, wie sie am Thyreoid vorliegen, treten nicht erst bei den Säugethieren auf, sondern finden sich schon bei Amphibien und vor allem bei Reptilien. Ein erster Anfang einer solchen Verbindung lässt sich bereits bei einem urodelen Amphibium, nämlich *Siren lacertina*, nachweisen (E. G. c. I). Die Raphe, von der die ventralen Theile der Schliessmusculatur des Kehlkopfes entspringen, setzt sich oralwärts in derbe Bindegewebszüge fort, welche den Kehlkopfeingang ventral und seitlich umhüllen, und dieses Bindegewebe befestigt sich an der Dorsalseite der Copula, an welche der zweite und dritte Kiemenbogen sich ansetzt.

Viel inniger wird der Anschluss des Kehlkopfes am Hyoid bei den Anuren. Das Larynx liegt fest in einer Gabel eingeschlossen, die vom Hinterrand des Zungenbeinkörpers und zwei von hier caudalwärts strebenden Auswüchsen desselben, den Processus postero-mediales (thyroidei, Columellae), gebildet wird. Die Bedeutung der Einrichtung ist eine mehrfache. Die Kehlkopfmuskeln, vor allem der Dilatator laryngis, gewinnen gut fixirte Ursprungsstellen, die Hauptsache ist wohl aber, dass die Fixirung des Kehlkopfes am Hyoid ermöglicht, dass der Kehlkopf die raschen Bewegungen ausführen kann, die sich bei der Inspiration abspielen. Er folgt prompt den Bewegungen des Zungenbeins (vergl. I p. 540). Der Anschluss der Processus postero-mediales an den Kehlkopf geht aber noch weiter. Bei *Pipa* verschmelzen beide an der Ventralseite des Kehlkopfes zu einer breiten Platte, die sich der Kehlkopfwand anschliesst und sich beim männlichen Thiere sogar von dem Körper des Zungenbeins abtrennt und zu einem selbständigen Bestandtheil des Kehlkopfskelets wird (GRÖNBERG). Dieser Vorgang ist von Interesse, weil sich hier klar zeigen lässt, wie sich der Kehlkopf Theile assimiliert, die ursprünglich gar nichts mit ihm zu thun hatten.

Allgemein ist bei den Reptilien der Kehlkopf mit dem Zungenbein in Verbindung getreten. Bei den Schlangen, deren Hyoidapparat stark reducirt ist, beschränkt sich die Beziehung darauf, dass der Retractor laryngis, ein dem Glossopharyngeusgebiet zugehörigen Muskel, von ihm entspringt (vergl. III. Theil). Bei den übrigen Ordnungen hat sich der Kehlkopf dem Zungenbeinkörper aufgelagert. Dieser dient ihm als schützende Unterlage (Textfigur 41). Ein Band, das Ligamentum crico-hyoideum, oder Ursprünge der Schliessmusculatur, oder beides stellen die feste Verbindung beider Theile her. Bei *Amphisbaena* spielt bei dieser Verbindung nicht nur die Copula eine Rolle, sondern das dritte Paar der mit ihr verbundenen Hörner, die wohl als zweites Kiemenbogenpaar zu deuten sind, legt sich zu beiden Seiten dem Kehlkopfe an und ist sogar streckenweise ligamentös mit dem Cricoid verbunden. Von ihm entspringt an dieser Stelle ein Theil des Dilatator laryngis (E. G. c. II). In besonderer Anpassung an den Kehlkopf finden wir bei Schildkröten und Crocodilen den Zungenbeinkörper als breite Platte ausgebildet. Eine ähnliche Anpassung des Visceralskelets an Theile, denen es als Unterlage dient, finden wir übrigens schon bei niederen Formen. Es sei nur kurz an die Ausbildung der hintersten Copula der Selachier als Träger des Pericardialsackes erinnert (GEGENBAUR, Cardiobranchiale).

Betrachtet man nun die Theile des Hyoidapparates, die in der eben kurz skizzirten Weise mit dem Kehlkopf in Verbindung getreten sind, so findet man, dass sie in keinem Falle mit dem Thyreoid der Säuger homologisirt werden können. Die Processus postero-mediales der Anuren sind keine Kiemenbogen, sondern erst bei der Metamorphose zur Entwicklung gelangende Fortsätze der Zungenbeincopula (E. GAUPP a und W. G. RIDGEWOOD); der Zungenbeinapparat der Reptilien auf der anderen Seite enthält nie mehr den fünften Visceralbogen (dritten Kiemenbogen), der doch im Schildknorpel aufgegangen ist. Wir treffen bei den Amphibien und Sauropsiden nur Parallelen zur Schildknorpelbildung der Säuger.

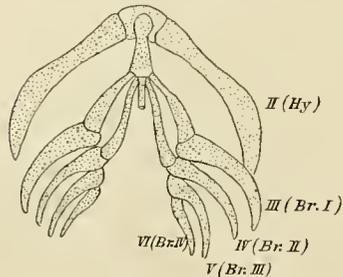


Fig. 25. *Siren lacertina*. Kiemenskelet nach J. G. FISCHER. Die Visceralbogen sind mit ihren laufenden Nummern bezeichnet. Hy. Zungenbeinbogen, Br. Kiemenbogen.

Bei keiner Form unter den Amphibien und Reptilien finden wir aber überhaupt einen Zustand des Visceralskelets, von dem man den vierbogigen Hyoidcomplex der Monotremen in allen seinen Theilen ableiten könnte. Bei den Reptilien sind im Zungenbeinapparat hinter dem Hyoidbogen höchstens noch 2 Bogenpaare (das dritte und vierte) der Copula angeschlossen. Das Copularstück selbst ist dabei ungliedert. Bei den Amphibien treffen wir wenigstens auf die Homologa der Seitentheile des Thyreoids. Bei allen Perennibranchiaten, Derotremen und den Larven der Urodelen erhält sich mindestens noch der fünfte Visceralbogen (dritter Kiemenbogen). Nur bei *Cryptobranchus* geht er verloren. Das Gleiche gilt für die Larven der Anuren und die Gymnophionen. Bei den Urodelen ist aber eine Reduction des Systems der Copulae eingetreten (Textfigur 25). Mit ihm stehen ausser dem Zungenbein- [II. (Hy.)] nur noch der erste [III. (Br. I)] und zweite [IV. (Br. II)] Kiemenbogen in Verbindung, bei *Proteus* und *Necturus* sogar nur noch der erste. Der dritte (bei den eben genannten Formen schon der zweite) schliesst sich mit seinem ventralen Ende dem vorhergehenden etwa in der Mitte der Länge desselben an [V. (Br. III)], zeigt also ein ganz anderes Verhalten als der zweite Bogen des Thyreoids.

Bei den Anurenlarven hat sich das Copularsystem auf ein kleines Knorpelstück reducirt, mit dem der Hyoidbogen und caudal jederseits eine die ventralen Enden der 4 Kiemenbogen zusammenfassende Knorpelleiste in Verbindung tritt. Starke Concentration des ganzen Apparates und ganz specielle Anpassung an die Kiemenrichtungen lassen in ihm nicht den Ausgangspunkt einer fortschreitenden Entwicklung sehen.

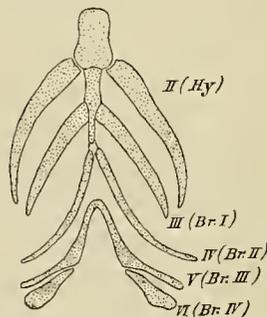


Fig. 26. *Ichthyophis glutinosa*. Larve, Kiemenskelet, 8/1. Nach P. und F. SARASIN. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 25.

Bei den Gymnophionen endlich, speciell bei *Ichthyophis* finden sich in ventraler Richtung die Bogen des Visceralskelets viel vollkommener erhalten. Beim ausgewachsenen Thiere bildet der Zungenbeinbogen, mit dem ersten Kiemenbogen durch eine mediane Copula zusammenhängend, ein dem Hyoid der Säuger direct vergleichbares Stück. Der folgende (vierte) Bogen ist mit dem anderseitigen ventral verschmolzen, ebenso der nächste (fünfte). Eine Verbindung zwischen beiden thyreoidalen Stücken und zwischen dem vorderen von beiden und dem ersten Kiemenbogen fehlt. Auch hier ist also das System der Copulae gering entwickelt. Aber nicht nur die Betrachtung des Visceralskelets der Fische, sondern auch die Befunde am Kiemenapparat der Larven von *Ichthyophis* zeigen, dass es sich um einen Rückbildungsprocess handelt (P. und F. SARASIN). Bei der Larve (Textfigur 26) besteht noch die copulare Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen [III. (Br. I) und IV. (Br. II)], die später fehlt. Die Copula zwischen zweitem und drittem Bogen scheint allerdings in der Ontogenese gar nicht mehr zur Anlage zu kommen. Immerhin steht das Bogensystem von *Ichthyophis* unter denen aller

Amphibien dem Zustande, den wir für die Vorfahren der Säuger voraussetzen haben, am nächsten. Die ventrale Umfassung des Kopfdarmes seitens der Bogen ist durchaus ähnlich dem bei den Monotremen sich darbietenden Verhalten. Es fehlt nur ein der Copula des Thyreoids entsprechendes Stück.

Wollen wir die Homologa aller einzelnen Theile des Hyoidcomplexes der Monotremen wiederfinden, so müssen wir auf die Fische zurückgreifen (Textfigur 27). Selbst die mediane Abtrennung des ersten Kiemenbogens sammt Zungenbeinbogen und einer Copula von der Reihe der folgenden Bogen ist bei den Notidaniden (GEGENBAUR a) schon durchgeführt. Nach allem müssen die amphibischen Vorfahren der Säugethiere einen viel vollständiger erhaltenen Visceralapparat besessen haben, als ihn die heutigen Amphibien zeigen. Diese Thatsache, die sich an dem Beispiel des Thyreoids ohne weiteres erweisen lässt, ist auch bei der Beurtheilung anderer Skeletstücke im Bereich des Kopfdarmes und seiner Theile stets im Auge zu behalten<sup>1)</sup>.

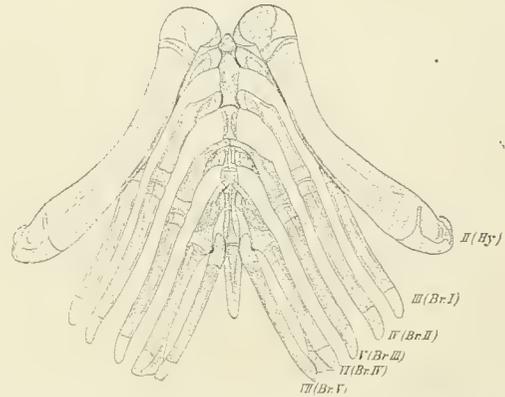


Fig. 27. *Amia calva*. Kiemenskelet, 3/4, nach EDW. PHELPS ALLIS. Bezeichnung s. Erklärung zu Fig. 25.

## II. Cartilago epiglottidis (und *C. cuneiformis* [Wrisbergii]).

### a) Gestaltung und Befestigung des Epiglottisskelets.

#### I. Monotremen.

Die Epiglottis der Monotremen beherbergt ein knorpliges Skeletstück, den Epiglottisknorpel, das sich in Folge seiner festen Beschaffenheit und scharfen perichondralen Abgrenzung leicht herauspräpariren lässt. Für beide Arten gilt, dass der Epiglottisknorpel der hinteren Fläche der Epiglottis näher liegt als der vorderen (Taf. XVII, Fig. 4 und 5 *Ep.-Kn.*) und dass er nirgends die bei höheren Formen so verbreiteten, von Drüsen eingenommenen Durchbrechungen und Defecte zeigt.

Der Epiglottisknorpel von *Echidna* (Taf. XVIII, Fig. 16 und 18 *Ep.-Kn.*) nimmt nur den mittleren Theil der Epiglottis ein (vergl. GEGENBAUR b). Er entspricht ungefähr dem Theile der Epiglottis, welcher zwischen den Vorderenden der Plicae ary-epiglotticae und über ihnen liegt. Es handelt sich also um ein schmales, zungenartiges Knorpelstück, das bis zum freien Rande der Epiglottis aufsteigt und hier entsprechend der Gestaltung des Randes eine leichte Einkerbung aufweist. Die Seitenränder des Knorpels zeigen stellenweise unbedeutende Einbuchtungen, so dass sie nicht ganz geradlinig verlaufen. Die oberen Theile sind die dünnsten. In der Nachbarschaft des freien Randes ist der Knorpel annähernd plan. Je näher der Basis, desto stärker kommt eine Biegung in querer Richtung zur Geltung. Die Basis selbst zeigt, wie GEGENBAUR zuerst beschrieb, eine ausgesprochen paarige Beschaffenheit. Der basale Rand springt in concaver Buchtung in die Knorpelplatte vor und zieht sich jederseits in einen kurzen Arm aus (s. Taf. XVIII, Fig. 18). Als individuelle Varietät trifft man, wie eine frühere Arbeit abbildet (E. G. a, Fig. I, p. 74), an dem paarigen Fortsatz jederseits noch einen kleinen, abwärts gerichteten, zapfenartigen Anhang.

Der basale Rand des Epiglottisknorpels ist entsprechend der schrägen Stellung der Epiglottis der Innenfläche der Thyreoidcopula zugekehrt (Taf. XVII, Fig. 5 und Taf. XVIII, Fig. 18). Die seitlichen Fort-

1) Vergl. zum Vorstehenden C. GEGENBAUR, Vergl. Anat., Bd. I, 1898, Vom Kiemenskelet.

sätze kommen in die vorderen Theile der Plicae ary-epiglotticae zu liegen (Taf. XVIII, Fig. 18). Der Epiglottisknorpel umrahmt also mit seiner paarigen Basis von vorn her den obersten Theil des Kehlkopfes. Es ergibt sich darin eine nicht zu vernachlässigende Uebereinstimmung mit visceralen Bogen, z. B. dem zweiten Thyreoidbogen. Der Epiglottisknorpel steht in keinerlei directer Beziehung zu einem anderen Skeletstücke. Seine Basis, die, wie schon gesagt, der Innenfläche der leicht gekrümmten Thyreoidcopula zugekehrt ist, liegt etwas unterhalb des oberen Randes der letzteren; ein grosses Drüsenpacket (Taf. XVII, Fig. 5 und Taf. XVIII, Fig. 18 *Dr.*) schiebt sich trennend zwischen beide ein. Oben ist endlich schon beschrieben, dass an der Hinterfläche des Knorpels etwas unterhalb der Mitte seiner Höhe ein Sehnenzug ansetzt, der, nach vorn ziehend, sogleich sich gabelt und in die beiden Plicae palato-epiglotticae ausläuft (s. p. 552).

Der Epiglottisknorpel von *Ornithorhynchus* (Taf. XVIII, Fig. 15) ist verhältnissmässig grösser als der von *Echidna*. Er beschränkt sich nicht allein auf die medianen Theile der Epiglottis, sondern breitet sich auch seitlich aus, so dass nur die den Kehlkopfeingang lateral begleitenden Theile der Epiglottis skeletfrei sind (vergl. Taf. XVII, Fig. 1). Gleich der Epiglottis selbst zieht sich auch der Knorpel nach oben zu in eine Spitze aus. Seine Form lässt sich am besten mit der einer etwas verbreiterten Lanzenspitze vergleichen. Wir unterscheiden einen basalen Rand, der sich seitlich in zwei ganz unbedeutende Vorsprünge ausziehen kann, zwei seitliche Ränder und den oberen in die Spitze auslaufenden Rand, der dem freien Rande der Epiglottis angehört. Die Stelle, an der die seitlichen Ränder mit dem oberen zusammentreffen, ist jederseits in eine spitze Ecke ausgezogen. Rechte und linke Hälfte der Knorpelplatte sind dadurch gegen einander abgegrenzt, dass von der Hinterfläche her median eine Rinne in den Knorpel eingreift, der an der Vorderfläche ein leistenartiger Vorsprung entspricht. An ihm nimmt in der Mitte der Knorpelhöhe das den Plicae palato-epiglotticae zugehörige Ligament Befestigung. Die Abgrenzung der rechten und linken Hälfte der Knorpelplatte ist in der Mitte ihrer Höhe am deutlichsten; sie verstreicht gegen die Spitze und ist nach der Basis weniger scharf ausgeprägt. Die Rinnenbildung findet ihren Ausdruck an den beiden Hälften des Knorpels, indem jede, wie GEGENBAUR beschrieb, für sich in querer Richtung eine Concavität nach vorn zu aufweist.

Wie aus der Beschreibung hervorgeht, ist es mir nicht gelungen, am Epiglottisknorpel von *Ornithorhynchus* eine Paarigkeit der Basis aufzufinden, wie sie GEGENBAUR beschrieb. Mir scheint aber, dass dies in Beziehung gebracht werden muss mit einem anderen Verhalten. Untersucht man nämlich die Lagerung der Basis des Epiglottisknorpels, so findet man sie in nächster Nachbarschaft des freien oberen Randes der Thyreoidcopula (Taf. XVII, Fig. 4 und Taf. XVIII, Fig. 15). Die Copula ist, wie oben geschildert, ziemlich stark gebogen. Ihr oberer Rand sieht nach hinten und wird in seiner Richtung genau fortgesetzt durch den Epiglottisknorpel. Die innige Beziehung zwischen Epiglottisknorpel und oberem Thyreoidrand wird auch ersichtlich, wenn man beide, wie es Fig. 15, Taf. XVIII, darstellt, freilegt. Die Breite der Basis des Epiglottiskelets entspricht fast vollkommen der Breite des Knorpels der Copula. Die Basis des Epiglottisknorpels ist zwar nicht direct dem Thyreoid aufgelagert, es besteht vielmehr zwischen beiden ein schmaler Zwischenraum, der durch Bindegewebe ausgefüllt ist. Dennoch ist ganz offenbar die Basis des Epiglottisknorpels dem oberen Thyreoidrand angepasst, und letzterer weist mit seiner Krümmung deutlich auf diese Beziehung hin. Vergewenwärtigt man sich, dass der Epiglottisknorpel durch das Ligament der Plicae palato-epiglotticae fixirt wird, dass Speisetheile beim Passiren der Fauces gegen den oberhalb der Ansatzstelle des Bandes gelegenen Theil des Epiglottisknorpels andrängen und ihn nach hinten zu drücken streben, so wird der basale Theil des Knorpels eine Excursion nach vorn ausführen, hier am Rande des Thyreoids eine Stütze finden und damit dem ganzen Knorpel Halt geben.

Der Epiglottisknorpel verhält sich also bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* ungemein verschieden. Bei *Echidna* ist er an seiner Basis mit paarigen Fortsätzen versehen, die bei *Ornithorhynchus* fehlen. Der Knorpel von *Echidna* erstreckt sich als schmale Platte über seiner paarigen Basis in die Epiglottis hinein, ohne an Breite zuzunehmen. Bei *Ornithorhynchus* dehnt er sich über den grössten Theil der Epiglottis aus und erfährt dadurch eine erhebliche Verbreiterung. Die Basis des Knorpels von *Echidna* hat Beziehung zu den Plicae ary-epiglotticae, indem ihre seitlichen Fortsätze die vorderen Enden jener erreichen. Etwas derartiges fehlt bei *Ornithorhynchus*, dagegen hat sich hier eine Anpassung der Basis des Epiglottisknorpels an den oberen Rand der Thyreoidcopula vollzogen, die sich auch an dieser selbst bemerkbar macht.

## 2. Marsupialier und Placentaler.

Bei den Marsupialiern ist der breite Epiglottisknorpel, wie GEGENBAUR (b) eingehend schilderte, unbeweglich mit dem Vorderrand des Thyreoids durch Bandmasse verbunden. Das Thyreoid ist der Träger des Epiglottisskelets geworden und wird selbst durch diese Beziehung beeinflusst, indem es eine bei den verschiedenen Arten verschieden innige Verbindung mit dem Cricoid eingeht. Median bildet sich nämlich ein Zusammenhang beider Skelettheile aus, der zur Concreescenz führen kann (*Halmaturus*); dazu kommt bei *Phalangista* noch jederseits eine Verschmelzung des hinteren Hornes des Thyreoids mit den Seitentheilen des Cricoids, so dass beide Stücke wie ein einziges Skeletstück erscheinen. Der ganze Kehlkopf erscheint dadurch als Stütze für die in bestimmter Lage fixirte Epiglottis. Die Bewegungen des Larynx können daher dazu dienen, die wohl gelegentlich verloren gehende normale Stellung der Epiglottis im Innern des Isthmus pharyngo-nasalis wieder herzustellen (GEGENBAUR b, p. 31).

Die Basis des Epiglottisknorpels, welche die Verbindung mit dem Thyreoid vermittelt, zeigt, wie bei *Ornithorhynchus*, keinerlei Spuren von Paarigkeit. Das Thyreoid auf der anderen Seite weist in seinen medianen Theilen eine ventralwärts gerichtete Buchtung auf, die bei *Phalangista* (GEGENBAUR b, Fig. 10) zu einer mächtigen Blase ausgebildet sein kann. In Fällen, in denen diese Biegung geringere Grade aufweist, wie z. B. bei *Halmaturus giganteus* (KÖRNER, Fig. 3), krümmt sich der obere Rand des Thyreoids der Basis des Epiglottisknorpels entgegen, so dass der Medianschnitt des Kehlkopfes ein Bild erscheinen lässt, wie es ganz ähnlich *Ornithorhynchus* bietet (vergl. Taf. XVII, Fig. 4). In der That möchte ich im Verhalten des Epiglottisknorpels von *Ornithorhynchus* einen Zustand erblicken, der auch den Beutlern ursprünglich zukam. Es fehlt bei *Ornithorhynchus* nur noch der feste Anschluss des Epiglottisknorpels an den Thyreoidrand, um den Marsupialierzustand zu erhalten.

Anders als bei den Marsupialiern ist bei den Placentalthieren die Basis des Epiglottisknorpels oft paarig gebaut, in anderen Fällen fehlt aber auch hier jede Spur paariger Beschaffenheit, und ein einfach gestaltetes Knorpelblatt liegt der Epiglottis zu Grunde. GEGENBAUR war die Paarigkeit bereits bei den Nagern bekannt. Später stellte sie sich aber als eine sehr verbreitete Eigenschaft des Knorpels heraus. Vielfach entsendet seine Basis jederseits einen Fortsatz, der in die Plicae ary-epiglotticae eindringt und sich hier zu einer mächtigen Skelettbildung entwickeln kann (vergl. E. G. a).

Bei den Muriden und Arvicoliden (Textfigur 28) unter den Nagern ragt in den basalen Rand des Knorpels ein tiefer Einschnitt hinein (*J*). Ihn begrenzt rechts und links ein abwärts gerichteter

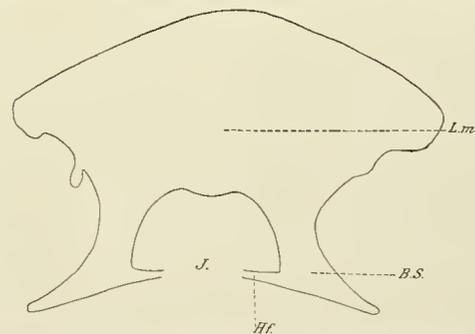


Fig. 28. *Arvicola arvalis*. Epiglottisknorpel, ausgebreitet, 36/1. B. S. basale Seitentheile, H. f. Haftfortsatz zur Verbindung mit einem Vorsprung am oberen Thyreoidrand, L. m. in die Epiglottisfalte eingelagerte mediane Platte, J. medianer Einschnitt. [Aus E. G. (a).]

Fortsatz (*B.S.*), der in die ary-epiglottischen Falten einbiegt und, allmählich sich verjüngend, mit seiner Spitze dem Arytänoid zugekehrt endet. Auch für *Lepus* ist bereits durch GEGENBAUR nachgewiesen, dass in jugendlichen Zuständen die Basis aus zwei deutlich getrennten symmetrischen Hälften besteht, die erst später zu völliger Verschmelzung mit einander kommen. Auch für *Arctomys marmota* beschrieb ALBRECHT, dass die Epiglottisknorpelbasis jederseits einen Fortsatz in die von ihm als Taschenbänder bezeichneten Falten hineinschickt.

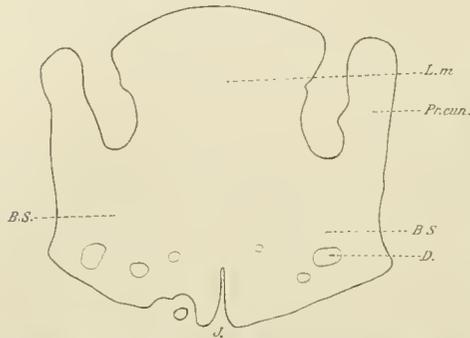


Fig. 29. *Talpa europaea*. Epiglottisskelet, flächenhaft ausgebreitet, 20/1. *D.* Durchbrechungen der Basis durch Ausführgänge von Drüsen, die an ihrer Vorderfläche lagen, *Pr.cun.* Processus cuneiformis. Sonstige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 28. [Aus E. G. (a).]

Ausgesprochen paarig ist bekanntlich der Epiglottisknorpel des Pferdes. Jederseits geht von seiner Basis ein starker Fortsatz aus, der auf das Arytänoid zustrebt. Der Epiglottisknorpel umfasst bogenartig von der Ventralseite her das Kehlkopflumen. Besonders umfangreich ist das Epiglottisskelet der Insectivoren (*Talpa*, *Erinaceus*, *Sorex*) [Textfigur 29]. Hier legt sich das Knorpelstück wie ein breiter Gürtel von vorn her um den oberen Theil des Kehlkopfes herum und erreicht beiderseits fast die Arytänoiden. Vorn und median senkt das Knorpelband eine breite Platte als Stütze in die Epiglottis hinein (Lamina mediana, *L.m.*), von den seitlichen Theilen ragt ein hornartiger Vorsprung zum freien Rande der mächtig entwickelten ary-epiglottischen Falten empor (Processus cuneiformis, *Pr.cun.*). Ganz ähnlichen Bau besitzt auch das Epiglottisskelet von *Myrmecophaga didactyla*. Auch hier unterscheiden wir die Basis, die mit zwei Armen das Lumen des Kehlkopfes vorn und seitlich umspannt, und eine mediane Platte in die Epiglottis und zwei seitliche, dicht vor den Arytänoiden gelegene Hörner aufwärts entsendet.

In gleichartigem Verhalten treffen wir das Epiglottisskelet auch bei den Prosimiern (vergl. hier Textfigur 20 p. 553). Von der Basis des Knorpels geht bei *Stenops (gracilis und tardigradus)* [Textfigur 30]

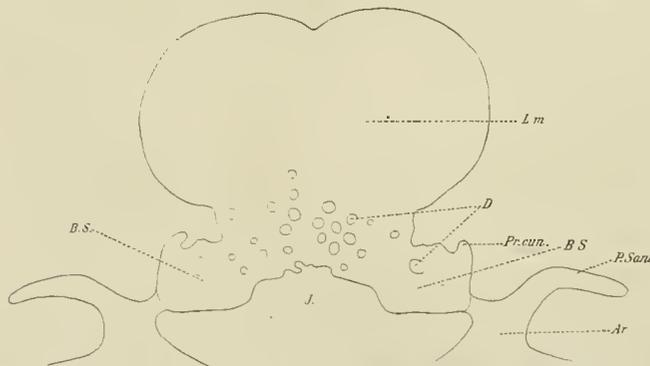


Fig. 30. *Stenops tardigradus*. Epiglottisskelet, flächenhaft ausgebreitet, 10/1. *Ar.* Arytänoid, *P.S.* Processus Santorini. Sonstige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 28.

median eine breite Platte in die Epiglottis hinein (*L.m.*); seitlich dehnt sich die Basis in die ary-epiglottischen Falten (*B.S.*) bis zur Verbindung mit den Arytänoiden (*Ar.*) aus und schickt auch hier an ihrem dorsalen Ende einen Processus cuneiformis (*Pr.cun.*) zum Rande der sie bergenden Falte. Median greift vom basalen Rande her eine Incisur (*J.*) in die Knorpelplatte ein, welche die Paarigkeit der Bildung noch klarer zum Vorschein kommen lässt. (Aehnliches findet sich auch bei *Talpa* und *Erinaceus*.) Dazu kommen aber vielfache unregelmässig vertheilte Durchbrechungen des Knorpels (*D.*) in der Nachbarschaft des basalen Einschnittes, in welche sich Drüsen des Kehlkopfes einbetten. Diese Defecte des Knorpels sind derart vertheilt, dass sie eine Zerlegung des Epiglottisskelets vorzubereiten scheinen, die in der That bei einem anderen Prosimier, bei *Otolienus crassicaudatus* vollzogen ist (Textfigur 31). Statt des einheitlichen Skeletstückes liegen hier 3 getrennte Knorpel

median eine breite Platte in die Epiglottis hinein (*L.m.*); seitlich dehnt sich die Basis in die ary-epiglottischen Falten (*B.S.*) bis zur Verbindung mit den Arytänoiden (*Ar.*) aus und schickt auch hier an ihrem dorsalen Ende einen Processus cuneiformis (*Pr.cun.*) zum Rande der sie bergenden Falte. Median greift vom basalen Rande her eine Incisur (*J.*) in die Knorpelplatte ein, welche die Paarigkeit der Bildung noch klarer zum Vorschein kommen lässt. (Aehnliches findet sich auch bei *Talpa* und *Erinaceus*.) Dazu kommen aber vielfache unregelmässig vertheilte Durch-

vor. Ein grosses medianes Stück stützt die Epiglottis. Secundären Epiglottisknorpel könnte man es bezeichnen. Zwei seitliche Stücke, Cartilagine cuneiformes seu Wrisbergii (*C. Wrsbrg.*), geben den vorderen Theilen der ary-epiglottischen Falten grösseren Halt.

Selbst bei Primaten, bei den *Arctopithecii* (*Hapale Oedipus*) ist das Epiglottisskelet in der bei *Stenops* vertretenen Einheitlichkeit noch vorhanden. Die der eigentlichen Epiglottis zugehörige Platte ist nur ein Theil des mächtigen, jederseits bis zu den Arytänoiden reichenden Skeletstückes. Auch bei den Platyrrhinen (*Cebus*, *Ateles*) ist der Zusammenhang der Seitentheile mit dem medianen Abschnitt, wenn auch in beschränkterem Maassstabe, noch erhalten. Erst bei den Catarrhinen sind die Verbindungen der Seitentheile mit dem Mittelstücke der Rückbildung verfallen. Die WRISBERG'schen Knorpel (*Cartilagine cuneiformes*) haben keinerlei Verbindung mehr mit dem auf die Epiglottis beschränkten Knorpel. Das Gleiche gilt vom WRISBERG'schen Knorpel des Menschen, der selbst mehr oder weniger dem Schwunde anheimfällt. Ist ja doch der sog. Nodus Wrisbergii oft fast ausschliesslich ein Product hier lagernder Drüsenmassen. So schwinden die Hinweise auf eine primitive paarige Gestaltung des Epiglottisskelets. Nur die Vergleichung mit niederen Zuständen ermöglicht es, für die catarrhinen Affen und den Menschen das ursprüngliche Verhalten zu reconstruieren. Die Kenntnis des primitiven Verhaltens lässt aber auch beim Menschen und höheren Affen (*Cynocephalus*) nachgewiesene Knorpelstückchen im Ligamentum ventriculare (*Cartilago vocalis superior*, C. MAYER) noch als Reste des Zusammenhanges des WRISBERG'schen und des Epiglottisknorpels erkennen<sup>1)</sup>.

Endlich sei auch erwähnt, dass auch unter den Carnivoren, bei den Ursiden und Caniden, die paarige Beschaffenheit des Epiglottisskelets erschlossen werden kann (Textfigur 32). In beiden Ordnungen sind mächtig entwickelte *Cartilagine cuneiformes* (*Wrisbergii*; *C. Wrsbrg.*) den *Plicae ary-epiglotticae* (vergl. Textfigur 22, p. 554) eingelagert. Bei *Canis familiaris* und *aureus* nehmen sogar Theile des *Musculus thyreo-arytaenoideus inferior* an ihnen Ansatz (FÜRBRINGER, vergl. auch E. KAIN). Die Grösse der Knorpel entspricht der Mächtigkeit und Bedeutung der sie einschliessenden Falten. Schon die Gestalt und Lagerung der Stücke bringt jeden, der das Epiglottisskelet der Insectivoren, von *Myrmecophaga*, der Prosimier und Primaten kennt, zu der Ansicht, dass in ihnen selbständig gewordene Theile eines

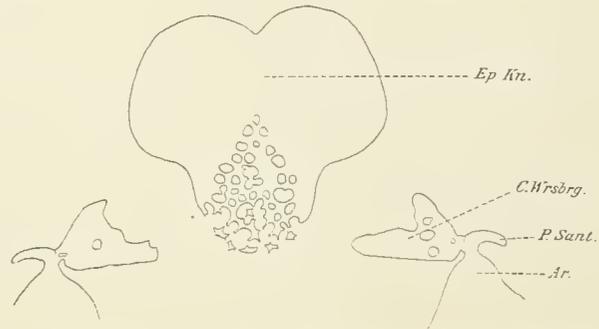


Fig. 31. *Otolicnus crassicaudatus*. Epiglottisskelet, flächenhaft ausgebreitet, 4/1. *Ep. Kn.* (secundärer) Epiglottisknorpel, *C. Wrsbrg.* WRISBERG'scher Knorpel (*Cartilago cuneiformis*). Sonstige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 30.

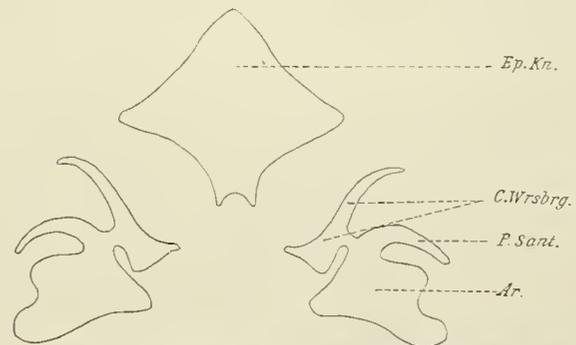


Fig. 32. *Canis familiaris*. Skelet des Kehlkopfeinganges. Dargestellt an einem von hinten geöffneten Kehlkopf. Alle Theile in situ erhalten, in flacher Ausbreitung, 1/1. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 31.

1) Es sei hier auf die Untersuchung J. BLAND SUTTON's On the nature of ligaments hingewiesen, der durch seine vergleichenden Untersuchungen zu dem Schluss kam, dass „so far as Man is concerned the false vocal cords with the cuneiform cartilages are the degenerate representatives of the piece of cartilage by means of which the epiglottis and cornicula were originally united.“ Dem kann ich nur beistimmen. Die Beurtheilung dieses Knorpelstückes (piece of cartilage) ist oben gegeben.

grösseren, sie und den jetzigen Epiglottisknorpel (*Ep.-Kn.*) umfassenden Stückes vorliegen, genau wie beim WRISBERG'schen Knorpel der höheren Affen und des Menschen. Der Zusammenhang zwischen Epiglottis- und WRISBERG'schem Knorpel ist sogar bei *Ursus arctos* fast noch erhalten. Beide Stücke sind jederseits nur durch einen ganz unbedeutenden, von Bindegewebe überbrückten Zwischenraum von einander getrennt. Ähnliches findet sich als Ausnahme auch beim Hunde. Aber hier liess sich auch noch bei Embryonen ein Zusammenhang der Anlagen im vorknorpeligen Zustande erweisen<sup>1)</sup>.

Die eben geschilderte Ausbildung paariger basaler Theile beeinflusst nicht als einziger Factor das Verhalten des Epiglottis skelets. Noch anderes kommt dazu. Vor allem prägt sich die Art und Weise der Befestigung des Knorpels in seiner Gestaltung aus. In manchen Fällen fehlt jede directe Anheftung des Skeletstückes am Thyreoid, so bei den Insectivoren, unter den Affen bei *Hapale*. Die Dinge liegen hier ähnlich wie bei *Echidna*, indem die Basis des Knorpels der Innenfläche des Schildknorpels zugekehrt ist, ohne an ihm irgendwie Ansatz zu nehmen. In der Mehrzahl der Fälle ist aber der Epiglottisknorpel mit dem Thyreoid in Verbindung getreten. Oft ist dann der basale Rand des Knorpels dem oberen Thyreoidrand aufgelagert und ihm mehr oder weniger eng verbunden. Anfänge eines solchen Verhaltens trafen wir bei *Ornithorhynchus*. Vollendet ist der Anschluss bei den Marsupialiern, bei den Carnivoren, bei *Myrmecophaga*, bei den Odontoceten<sup>2)</sup>, bei *Cebus* unter den Platyrrhinen, während bei den Katarrhinen, abgesehen von den Anthropomorphen, die Ausbildung des medianen Kehlsackes sich trennend zwischen Epiglottis skelet und oberem Thyreoidrand einschleibt.

Bei anderen Formen schickt der Epiglottisknorpel Fortsätze aus, die das Thyreoid erreichen und die Befestigung vermitteln. Derartige Haftfortsätze finden sich allgemein bei den Prosimiern. Bei *Stenops* gehen von der lingualen Fläche der medianen Platte des Epiglottis skelets in der Höhe des schmäleren Fusses, mit dem sie sich von der eigentlichen Basis erhebt, 2 kurze Knorpelstücke aus, die getrennt von einander am oberen Thyreoidrand Ansatz nehmen. Homologe Bildungen finden sich auch bei *Otolienus* und befestigen die hier von den Seitentheilen abgegliederte mediane Platte am Schildknorpel. Bei *Lemur* endlich ist der untere Rand, des hier gänzlich unpaar erscheinenden Epiglottisknorpels, durch zwei knorpelige Fortsätze dem oberen Rande des Thyreoids angeschlossen, die die grösste Aehnlichkeit mit den Haftfortsätzen von *Stenops* und *Otolienus* zeigen und ihnen wohl homologisirt werden müssen. Daraus würde aber folgen, dass die eigentliche Basis des Epiglottis skelets der Lemuren fehlt, denn die Haftfortsätze von *Stenops* und *Otolienus* entspringen von dem über der Basis gelegenen Theile des Knorpels. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht, dass schon bei *Stenops* und *Otolienus* die Basis des Knorpels wie angenagt und zerfressen aussieht, also deutliche Spuren einer Rückbildung aufweist (Textfigur 30 und 31). Haftfortsätze finden sich auch bei den Rodentia verbreitet. Bei *Lepus* gehen von der lingualen Fläche der Knorpelbasis zwei im ausgebildeten Zustand mit einander verschmelzende Fortsätze zum oberen Thyreoidrand, bei den Muriden und Arvicoliden finden sich jederseits sogar 2 Haftfortsätze. Die paarigen Stücke der Basis schicken jeder einen Fortsatz nach hinten zum oberen Thyreoidrand, der hier seitlich von der Medianebene ansetzt, während median ein Fortsatz des Thyreoidrandes selbst zwischen die basalen Theile des Epiglottis-

1) Die Untersuchungen, welche die obige Darstellung des Epiglottis skelets begründen, finden sich in meiner Arbeit über den WRISBERG'schen Knorpel (1894) niedergelegt. SYMINGTON (c, 1899), der meine Arbeit kannte, setzt sich ganz einfach über ihre Ergebnisse hinweg, indem er (p. 98) schreibt: „The evidence derived from comparative anatomy and from development appears to me to show, that the cartilage of the epiglottis is an unpaired median structure.“ Ich bitte Herrn SYMINGTON, sich einmal die oben reproducirten, aus jener Arbeit stammenden Abbildungen zu betrachten.

2) Der ungemein mächtige Epiglottisknorpel der Zahnwale ist am oberen Rande des Schildknorpels entweder synchronotisch oder vermittels einer ganz schmalen Bindegewebslage angeheftet (vergl. RAPP und DUBOIS). Dieser feste Anschluss des Epiglottisknorpels steht in Zusammenhang mit seiner Bedeutung als vordere Stütze des langen Rohres, in welches der oberste Theil des Kehlkopfes jener Formen ausgezogen ist. Den hinteren Theil des Rohres stützen die Arytanoide.

knorpels einspringt und mit diesen in Verbindung tritt (Textfigur 28 bei *Hf*). (Ueber die Haftfortsätze vergl. E. G. a.)

Wir treffen also bei den Placentaliern ein ungemein verschiedenartiges Verhalten des Epiglottis-skelets zum Thyreoid. Es bleibt bei einer Reihe von Formen frei von ihm, bei einer anderen stützt es sich auf das Thyreoid, indem es entweder unmittelbar sich ihm anfügt oder Haftfortsätze zu ihm entsendet. Bringen wir diese Befunde mit einander in Vergleichung, so wird die Unabhängigkeit des Epiglottis-knorpels vom Schildknorpel als der ursprünglichste Zustand zu gelten haben, da er mit dem übereinstimmt, was bei den Monotremen besteht. Die Befestigung am Thyreoid ist eine spätere Erwerbung einzelner Ordnungen, die wieder auf directem oder indirectem Wege erreicht wird. Die direkte Befestigung (ohne Haftfortsätze) ist bereits bei *Ornithorhynchus* in Vorbereitung, bei den Marsupialiern liegt sie schon vollendet vor (s. o.)

Ehe wir dieses Capitel verlassen, soll noch kurz auf ein Knorpelstück hingewiesen werden, das voraussichtlich dem Epiglottisknorpel seine Entstehung verdankt, den sog. Ventrikelingangsknorpel der Muriden und Arvicoliden (E. G. a.). Der Kehlkopf dieser Formen ist durch einen medianen, unpaaren Ventrikel ausgezeichnet, der unter der Basis des Epiglottis seine Lage hat. In der Begrenzung des Einganges zu diesem Ventrikel liegt eine dünne Knorpelspanne, die den Eingang oben und seitlich umfasst. Theile der Schliessmusculatur nehmen an ihr Befestigung und sind dadurch im Stande, die Weite des Einganges zu beherrschen und damit auch auf die Stimmbildung Einfluss auszuüben.

Es lässt sich nun begründen, dass der erwähnte unpaare Ventrikel aus den vorderen Enden MORGAGNI'scher Taschen hervorgegangen und homolog ist einer noch mit schwach ausgebildeten MORGAGNI'schen Taschen in Verbindung stehenden medianen Ausbuchtung des Leporidenkehlkopfes. Der Wand der letzteren Ausbuchtung gehört jederseits ein knorpeliger Fortsatz an, der von der Basis des Epiglottisknorpels herabsteigt. Diese beiden sog. Hamuli epiglottici sind bei *Lepus timidus* getrennt von einander. Bei *Lepus cuniculus* verschmelzen sie in ihrem oberen Theil mit einander.

Die Hamuli des Epiglottisknorpels stimmen nun in ihrer Lagerung überein mit dem Ventrikel-eingangsknorpel von *Mus* und *Arvicola*. Sie sind ihnen offenbar homolog. Dadurch gelangt man zu der Auffassung, dass der Ventrikelingangsknorpel ebenso wie die Hamuli epiglottici eine Bildung der Basis des Epiglottisknorpels ist, die sich von ihrem Mutterboden getrennt hat. Wenn wir sehen, wie die Hamuli epiglottici oberhalb des medianen Ventrikels mit einander verschmelzen können, so erscheint es auch erklärlich, dass wir im Ventrikelingangsknorpel ein einheitliches Stück vorfinden. Seine Trennung vom Epiglottisknorpel dürfte auf die erhebliche Ausbildung des Ventrikels, den er umrahmt, und die Verbindung mit der Musculatur zurückzuführen sein.

### 3. Vergleichung.

Wir kehren jetzt zu dem Verhalten der Basis des Epiglottis-skelets zurück und vergleichen die hier mitgetheilten Befunde mit dem, was die Untersuchung des Knorpels der Monotremen lehrt. Offenbar lassen sich viele Zustände, welche sich bei den höheren Formen finden, ohne Schwierigkeit auf eine einfachere Gestaltung des Stückes, wie sie bei *Echidna* erhalten geblieben ist, zurückführen. Dort umfasst der Knorpel mit seiner paarigen Basis die Ventralseite des Kehlkopfes (Taf. XVIII, Fig. 16 und 18) wie bei vielen Placentaliern. Bei diesen benutzen aber dann die basalen Fortsätze die schon bei *Echidna* bestehende Nachbarschaft zu den Plicae ary-epiglotticae, dringen in sie ein und wachsen zu mehr oder weniger

mächtigen Stücken heran, die dem Kehlkopf seitlich angelagert sind und gelegentlich selbständig werden können (Textfigur 28 bis 31).

Auf der anderen Seite treffen wir aber auch viele Formen, bei denen jede Andeutung einer basalen Trennung des Epiglottisskelets fehlt und die darin mit *Ornithorhynchus* übereinstimmen. Für die Marsupialier ist es schon zur Genüge hervorgehoben. Vielfach findet es sich aber auch bei den Placentaliern, und zwar selbst in Ordnungen, in denen ein Theil der Formen ausgesprochen paarige Epiglottisknorpel besitzt oder besessen haben muss, so bei vielen Carnivoren, bei den Lemuren.

Damit entsteht die Frage in welchem Verhältniss der paarige und unpaare Zustand des Epiglottisknorpels zu einander stehen. An erster Stelle wird man sich dabei zu überlegen haben, ob die Verschiedenheit des Knorpels in irgend einer Weise verstanden werden kann.

Bis zu einem gewissen Grade ist das in der That der Fall. Zunächst steht eine starke Ausbildung der Seitentheile des Epiglottisknorpels, mögen sie abgegliedert sein (*Cartilagine Wrisbergii*) oder nicht, offenbar in Beziehung zu einer gesteigerten Bedeutung der *Plicae ary-epiglotticae*, denen sie angehören (Caniden, Ursiden, Insectivoren). Soweit ich sehe, ist beides stets in Verbindung mit einander. Die oben geschilderte Concurrenz zwischen jenen Falten und den seitlichen Theilen der Epiglottis (s. Theil I) kommt auch hierin zum Ausdruck. Sind dagegen die Seitentheile der Epiglottis stark ausgebildet und spielen die ary-epiglottischen Falten eine geringere Rolle, wie bei den Marsupialiern, den Feliden, bei der Mehrzahl der Nager, bei den Lemuren, so kommt es nicht zu einer stärkeren Entwicklung paariger Theile, oder solche fehlen gänzlich. Auch dies ist eine feststehende Regel. So kann man sagen, dass die Entwicklung und functionelle Bedeutung der ary-epiglottischen Falten auf den Ausbildungsgrad der paarigen Theile des Epiglottisskelets von Einfluss ist.

Die Beachtung dieses Correlationsverhältnisses lässt es auch verstehen, dass der WRISBERG'sche Knorpel des Menschen ein der Rückbildung verfallener Theil ist. Die *Cartilago Wrisbergii* hat ursprünglich die Bedeutung, der *Plica ary-epiglottica* und damit der medialen Wand des seitlich am Kehlkopf vorbeiführenden Speiseweges Halt zu gewähren (s. Theil I). Wird die Benutzung des paarigen Speiseweges, wie es beim Menschen der Fall ist, aufgegeben, so verliert gleichzeitig mit den ary-epiglottischen Falten auch der Knorpel an Bedeutung und bildet sich demgemäss zurück.

Die eben besprochene Beziehung zwischen Epiglottisknorpel und ary-epiglottischen Falten kann nun wohl grössere oder geringere Ausbildung paariger Epiglottistheile verständlich machen, aber nicht ihr Fehlen oder Bestehen erklären. Ein Moment nun, welches direct ein Fehlen paariger Theile bedingen kann, ist die Befestigung des Knorpels am Thyreoid. Lagert sich der Epiglottisknorpel mit seiner Basis dem oberen Thyreoidrand auf, wie es bei *Ornithorhynchus* im Beginn, bei den Beutelhieren und vielen Placentaliern in ausgesprochenstem Grade der Fall ist, so erklärt das völlig, dass eine vorher bestehende Paarigkeit, die noch nicht zur Ausbildung grösserer Seitentheile geführt hat, schwindet. Oberer Thyreoidrand und Basis des Epiglottisknorpels passen sich dann genau einander an.

Ein zweiter Factor, der ursprüngliche Paarigkeit beseitigen kann, sind die Rückbildungsprocesse, welche gerade die basalen Theile des Knorpels bei einer grossen Reihe von Formen unzweifelhaft betroffen haben (s. u.). Nur in besonders günstigen Fällen können wir dann einen ursprünglich paarigen Zustand erschliessen, so bei den Caniden und Ursiden, bei den Katarrhinen, Anthropoiden und beim Menschen. Wer würde z. B. daran denken, dass der Epiglottisknorpel des Menschen oder einer der anderen eben genannten Formen aus einem paarig gebauten Stück hervorgegangen ist, wenn nicht das Bestehen der *Cartilagine cuneiformes* den Beweis dafür brächte. In andern Fällen kann natürlich jede Spur von Paarigkeit durch die Zerstörungen an der Knorpelbasis völlig vernichtet werden.

So lässt sich also das Fehlen paariger Theile des Epiglottisknorpels als Folge einer Um- oder Rückbildung eines paarigen Stückes begreifen und in vielen Fällen als solche auch wirklich erweisen. Dazu kommt, dass die Paarigkeit des Epiglottisknorpels nicht nur sehr verbreitet ist, sondern gerade bei denjenigen Ordnungen Vertreter findet, die auch sonst primitive Charaktere aufweisen (Monotremen, Insectivoren, Prosimier, Edentaten), und so gelangt man wohl zu der Ueberzeugung, dass der paarige Zustand des Epiglottisknorpels der primitive, der unpaare der abgeleitete ist. Der Knorpel ist ursprünglich an seiner Basis zweigetheilt.

Es ist nun aber der Versuch gemacht worden, das Bestehen paariger Theile als eine specielle Anpassung des Knorpels an die Begrenzung des Kehlkopfeinganges zu beurtheilen, also als einen secundären Charakter zu erklären (SYMINGTON c). Das scheint mir jedoch verfehlt zu sein. Zunächst giebt die Entwicklung des Knorpels bei *Echidna* (s. u.) keinerlei Anhaltspunkte dafür. Zweitens kann man bei *Echidna* von einer Anpassung der basalen Fortsätze des Knorpels an die ary-epiglottischen Falten noch gar nicht sprechen. Functionell haben beide Theile nichts mit einander zu thun, wenn sie auch topographisch in Beziehung zu einander stehen. Aus blosser Nachbarschaft lässt sich keine Anpassung eruiren. Die Nachbarschaft kann aber zu einer Anpassung führen. Das ist ja bei den Placentaliern, wie wir sehen, in ausgedehntem Maasstabe erfolgt, indem die Seitentheile des Epiglottisknorpels in die ary-epiglottischen Falten eindringen und sie stützen. Aber auch in solchen Fällen ist das specielle Verhalten des basalen Randes, ich meine die medianen Incisuren desselben (vergl. Fig. 28) aus dieser Anpassung nicht erklärlich. Die Paarigkeit des Epiglottisknorpels wird also aus seinen Beziehungen nicht einfach verstanden werden können. Sie erfordert eine andere Erklärung<sup>1)</sup>.

Ueberblicken wir jetzt noch einmal die verschiedenen Gestaltungen des Epiglottiskelets, so sehen wir, dass das verhältnissmässig einfach geformte Gebilde, wie es im ursprünglichsten Zustand bei *Echidna* vorliegt, bei den höheren Formen eine erhebliche Plasticität entwickelt, dass Fortsatzbildungen verschiedener Art von ihm ausgehen, die sich sogar zu selbständigen Stücken abgliedern können (Cartilago Wrisbergii, Ventrikelingangsknorpel der Muriden und Arvicoliden).

### b) Histologische Beschaffenheit des Epiglottisknorpels.

Als Instanz für die morphologische Beurtheilung des Epiglottisknorpels ist auch sein mikroskopischer Bau herangezogen worden. Für uns haben ferner bereits die Degenerationsprocesse, die sich am Knorpel abspielen, Bedeutung gewonnen, und mit Rücksicht auf diese beiden Umstände muss genauer auch auf die Histologie eingegangen werden.

GEGENBAUR hatte den Epiglottisknorpel der Monotremen für hyalin erklärt. In der That macht er auf einfach gefärbten, in gewöhnlicher Weise aufgehellten Schnitten diesen Eindruck. Nun hat aber SYMINGTON (c) mit Hülfe von Orceinfärbungen reichliche elastische Fasern im Epiglottisknorpel von *Echidna* und *Ornithorhynchus* nachgewiesen. Ich kann diesen Befund bestätigen. Es verlohnt sich aber, etwas genauer auf diesen elastischen Knorpel einzugehen, der von mir gleichfalls an mit Orcein gefärbten Schnitten untersucht wurde, die zum Theil noch mit Hämatoxylin nachgefärbt wurden.

1) Bei Annahme primitiver Paarigkeit des Epiglottisknorpels ist es verständlich, dass selbst innerhalb einer Ordnung einzelne Vertreter die Paarigkeit besitzen, andere dagegen nicht. Die in letzteren Fällen eingetretene Um- oder Rückbildung ist nach dem oben Bemerkten erklärbar. Anders liegen die Dinge, wenn man die symmetrischen basalen Fortsätze als Neubildungen auffasst. Dann wird man sich zu der weiteren Annahme verstehen müssen, dass diese Theile polyphyletisch und zwar in einer grossen Reihe von Fällen selbständig entstanden sind, ohne dass man hierfür einen ausreichenden Grund angeben könnte.

Bei *Ornithorhynchus* (Textfigur 33) fanden sich in allen Theilen des Knorpels, also auch an der Basis elastische Fasern. Die Knorpelzellen liegen ziemlich weit auseinander. Jede ist mit einer besonderen, bei Hämatoxylinfärbung farblos gebliebenen, dünnen Kapsel umgeben. Zwischen ihnen lagert eine mit

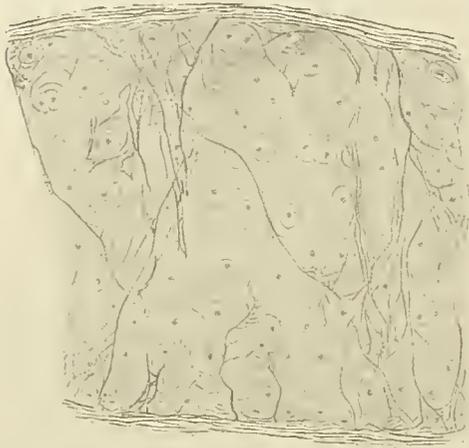


Fig. 33. *Ornithorhynchus*. Stück eines Querschnittes durch die Basis des Epiglottisknorpels, 500/1, die Einzelheiten sind bei 700facher Vergrößerung eingezeichnet. Orceinpräparat. Fibrillenfreie Stelle neben fibrillenreichen Theilen.

Hämatoxylin sich bläuende Grundsubstanz, und in dieser sind an den meisten Stellen elastische Fasern entwickelt, die vielfach ungemein dichte Netze bilden. Dicke Fasern verzweigen sich oft in höchst zierlicher Weise und nehmen Antheil an dem Aufbau des Netzes, das, dunkelbraun gefärbt, auf das schärfste hervortritt. Besonders auffallend sind starke Fibrillen, die, von der Vorder- gegen die Hinterfläche verlaufend, fast die ganze Dicke des Knorpels durchsetzen. Neben diesen Stellen finden sich andere, die nur vereinzelte elastische Fibrillen aufweisen, und endlich solche, in denen die hyaline Grundsubstanz ganz frei von solchen geblieben ist, also eine durchaus homogen erscheinende Grundsubstanz zwischen den Zellen lagert, d. h. es bestehen im Epiglottisknorpel alle Uebergänge zwischen elastischem und hyalinem Knorpel. Die letzteren treten gegen die elastischen stark zurück.

Ein ähnliches Verhalten ergab sich mir bei *Echidna* (Textfigur 34). GEGENBAUR hat schon darauf hingewiesen, dass hier die Elemente des Knorpels in Säulen angeordnet sind, die zur Vorderfläche senkrecht stehen. Die Grundsubstanz bildet also, allerdings nicht ganz regelmässig gestaltete, Röhren, die in der Richtung von vorn nach hinten den Knorpel durchsetzen und selbst wieder durch quere Scheidewände in einzelne, die

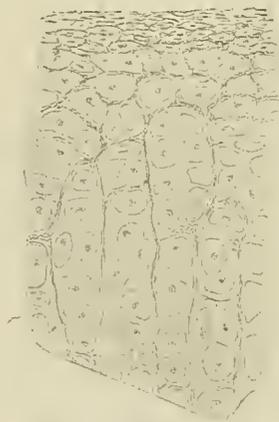


Fig. 34. *Echidna*. Stück eines sagittal geführten Schnittes durch den Epiglottisknorpel, 500/1, Einzelheiten eingezeichnet bei 700facher Vergr. Fibrillenarme Stelle neben ausgesprochenem Netzknorpel.

Zellen beherbergende Kammern zerlegt sind<sup>1)</sup>. Die Grundsubstanz, die sich ebenso, wie die Zellen, ähnlich verhält wie bei *Ornithorhynchus*, ist nun an vielen Stellen ungemein dicht von elastischen Fasern durchsetzt. Das ist namentlich in den Randpartien und in der Nachbarschaft der Vorder- und Hinterfläche der Fall, auch in den centralen Theilen besteht vielfach ausgesprochen elastischer Knorpel, die paarigen basalen Fortsätze machen hiervon keine Ausnahme. Untersucht man aber genauer, so trifft man eine grosse Menge Stellen, in denen die hyaline Grundsubstanz nur spärliche Fasern beherbergt, und solche, in denen sie gänzlich fehlen. Namentlich entbehren die quergestellten Wände zwischen den einzelnen Zellen oft ganz oder streckenweise elastischer Fibrillen. Auch bei *Echidna* verlaufen viele Fasern gestreckt von der Vorder- zur Hinterfläche.

Bei den Marsupialiern ist der Epiglottisknorpel bereits als elastisch von GEGENBAUR geschildert worden. Das Gleiche gilt von den Placentaliern. (Ich selbst untersuchte *Erinaceus*, *Lepus*, *Hapale*, Mensch; vergl. hierzu aber Anm. p. 584.) Wenn hier in verschiedenen Fällen der Knorpel für hyalin erklärt wird, so beruht das auf einem Irrthum, dem man an Schnitten, die in Canada-

1) Solche gesetzmässige Anordnungen der Knorpelsubstanz finden sich auch anderwärts in grosser Verbreitung, und es wäre sicher von Interesse, die hierin sich ausdrückenden mechanischen Constructionen auch dieses Gewebes näher zu analysiren.

balsam eingeschlossen vorliegen, beim Bestehen sehr dünner Fibrillen, leicht verfällt. Auch der zu dem Epiglottisskelet ursprünglich zugehörige WRISBERG'sche Knorpel besitzt elastische Beschaffenheit.

Als ein Unterschied gegenüber den Monotremen fiel mir auf, dass die elastischen Fasern viel gleichmässiger, allgemeiner in der Grundsubstanz des Knorpels vertheilt sind. Als Beispiel betrachten wir zwei Formen. Bei *Erinaceus* (Textfigur 35), dem ich selbst früher ebenso wie *Talpa* einen hyalinen Epiglottisknorpel zugesprochen habe, finden sich im ganzen Skeletstück schmale Bänder aus verfilzten oder netzartig verbundenen elastischen Fibrillen feinsten Art, die zwischen je zwei Zellen in die hyaline Grundsubstanz eingelassen sind. Dabei bleiben noch erhebliche Mengen der letzteren ganz frei von solchen in der Umgebung der Zellen selbst, die ihrerseits noch von einer sog. Kapsel umschlossen sind. In den verhältnissmässig grossen Zellen selbst fielen mir Fetttropfchen auf, die ja auch sonst in Knorpelzellen vielfach vorkommen.

Erheblicher war der Antheil elastischer Fibrillennetze bei *Lepus cuniculus* (Textfigur 36); die Bänder, die sie bilden, sind breiter als beim Igel. Im Uebrigen bleibt aber auch hier Grundsubstanz in der Umgebung der Zellen ganz hyalin (a). Gar nicht selten fand ich nun aber auch Stellen, in denen elastische Fasern zwischen je zwei Zellen vollkommen fehlten (b), während sie anderwärts nur geringfügig entwickelt waren. Also auch hier treffen wir Uebergänge vom hyalinen zum elastischen Zustand. Auch im menschlichen Epiglottisknorpel sind hyaline Inseln beschrieben worden.

Es wird sich nun fragen, ob die elastische Beschaffenheit des Epiglottisknorpels ihm eine besondere Stellung gegenüber anderen aus Hyalinknorpel bestehenden Stücken zuweist, wie es SYMINGTON zu thun geneigt ist. Das gleichzeitige Vorkommen hyaliner und elastischer Stellen im gleichen Skeletstück spricht unbedingt dagegen. Nicht nur beim Epiglottisknorpel treffen wir solches, am bekanntesten ist es wohl beim Arytänoid, dessen oberes Ende und dessen Processus vocalis aus elastischem Knorpel besteht, der in ganz allmählichem Uebergang in den hyalinen Knorpel des Haupttheils des Stückes übergeleitet wird.

Wir können uns auch jetzt eine einigermaassen klare Vorstellung von der Entstehung elastischer Fibrillen in einem hyalinen Knorpel machen. SPULER zeigte speciell am Beispiel des Arytänoids, dass die Grundsubstanz

hyalinen Knorpels ein ungemein feines Netzwerk enthält, das durch Ausläufer der Knorpelzellen gebildet wird. Dieses Netzwerk lässt die elastischen Fibrillen hervorgehen, indem es sich wohl selbst in solche umwandelt. So kann also ursprünglich hyalinem Knorpel ein elastisches Netz secundär eingelagert werden. Die Möglichkeit eines solchen Vorganges ist allgemein beim hyalinen Knorpel gegeben. Es handelt sich also bei der Entstehung elastischen Knorpels aus hyalinem nicht um eine völlige Umbildung des letzteren, sondern nur um die specielle Ausbildung von Structures, die schon im hyalinen Zustand vorgebildet sind.



Fig. 35. *Erinaceus europaeus*. Stück eines Querschnittes durch den Epiglottisknorpel, 500/1, ausgeführt bei 700facher Vergrösserung.



Fig. 36. *Lepus cuniculus*. Stücke von Querschnitten durch den Epiglottisknorpel, 500/1, ausgeführt bei 700facher Vergrösserung. a Stück mit reichlichen elastischen Fasern; b Stück mit theilweise fibrillenfreier Grundsubstanz.

So erscheint es mir beim heutigen Stande unserer Kenntnisse unmöglich, im elastischen Knorpel etwas vom hyalinen wesentlich Verschiedenes zu erblicken<sup>1)</sup>. Es spricht alles dafür, dass der elastische Knorpel sich wenigstens phylogenetisch aus hyalinem herausgebildet hat. Dass dabei an bestimmten Stellen elastisches Knorpelgewebe ontogenetisch direct entstehen kann, hat keinen Einfluss auf diese Beurtheilungsweise. Wenn wir also im Epiglottisknorpel neben elastischem auch rein hyalinen Knorpel treffen, so müssen wir diesen als Ueberrest des primitiven Verhaltens des ganzen Stückes auffassen, ebenso wie wir beim Arynoid den elastischen Theil vom hyalinen ableiten müssen<sup>2)</sup>.

Während bei den Monotremen der Epiglottisknorpel ein überall scharf durch ein Perichondrium abgegrenztes einheitliches Stück darstellt, finden sich bei den Placentaliern in weiter Verbreitung die Wirkungen regressiver Vorgänge, welche die Continuität des Skeletstückes bedrohen. Sie sind zuerst durch GEGENBAUR ins rechte Licht gerückt worden.

Die Rückbildungen treffen vor allem die basalen Theile des Knorpels, soweit sie nicht zur Befestigung desselben dienen, und damit diejenigen Abschnitte, welche, noch unterhalb der eigentlichen Epiglottisfalte gelegen, die geringste mechanische Bedeutung besitzen. Sie können sich aber, wie z. B. bei dem durchaus rudimentären Epiglottiskelet des Menschen, über das ganze Stück ausdehnen. Dass ihnen hier auch der WRISBERG'sche Knorpel verfällt, ist eine bekannte Thatsache.

Wucherungen von Schleimdrüsen des Kehlkopfes bedingen Zerstörungen, Durchbohrungen, Lückenbildungen des ontogenetisch auch in jenen Fällen einheitlich angelegten Knorpels. Es handelt sich um die Drüsenmassen, die wir schon bei Monotremen in der nächsten Nachbarschaft des Epiglottisknorpels trafen und die hier entschieden durch ihre Masse zur Consolidirung der Epiglottisfalte beitragen. In vielen Fällen durchsetzen Drüsengänge die Dicke der Knorpelplatte, die dadurch siebartig durchbrochen werden kann (Textfigur 29 und 30). In anderen Fällen dringen die Drüsen in die Knorpelplatte ein und breiten sich in ihrem Innern aus. So liegen die Dinge bei Prosimiern (*Otolincus*, *Stenops*), wie GEGENBAUR beschrieb (b, p. 40, Fig. XII). Hierher gehört auch der Befund am Epiglottisknorpel von *Myrmecophaga didactyla* (E. G. a, Fig. 9, Taf. III). An der Basis des Skeletstückes finden wir innerhalb des vollkommen erhaltenen Perichondriums gar keine zusammenhängende Knorpelmasse mehr, sondern nur einzelne Inseln von Knorpelgewebe, die nur hier und da netzartige Zusammenhänge mit einander besitzen. Zwischen ihnen, an Masse weit überwiegend, liegen Drüsen und daneben einzelne Fettzellen. Die Ausführungsgänge der Drüsen durchbrechen hier und da die dem Kehlkopffinnern zugewendete Schicht des Perichondriums. Einige wenige haben nach aussen die Grenze des Knorpels überschritten und auch hier das Perichondrium durchbohrt.

Schliesslich kann aber auch die Continuität der Epiglottisknorpelbasis völlig aufgehoben und Bruchstücke von Knorpelgewebe völlig von einander gesondert werden, die dann einzeln zwischen den Drüsen liegen (vergl. Textfigur 31 und die Darstellung GEGENBAUR's von *Rhinolophus*). Das Maximum einer Rückbildung des Knorpels traf ich bei einem Nager, bei *Myoxus glis*. Nur am Rande der Epiglottisfalte bestand noch ein schmales Band von Knorpelgewebe. Im Uebrigen wird der Raum, der dem Knorpel ursprünglich zukam, von einem mächtigen, ziemlich scharf abgegrenzten Drüsenpaket eingenommen, das in seiner Massigkeit zweifelsohne der Epiglottis zur Stütze dient (E. G. a).

1) In einer nach Abschluss dieser Arbeit erschienenen Untersuchung GROSSER's, die auch in einer grossen Reihe anderer Punkte in hohem Maasse Beachtung verdient, wird auch mitgetheilt, dass der Epiglottisknorpel der Rhinolophiden hyaline knorpelige Beschaffenheit besitzt. Dies ergab sich unter der Benutzung der besten zum Nachweis elastischer Fasern bekannten Färbemethoden. Damit ist schlagend erwiesen, dass das Bestehen oder Fehlen elastischer Fibrillen für die Vergleichung von Skelettheilen mit einander von secundärer Bedeutung ist.

2) Ich verweise hier zur Unterstützung meiner Darlegung auf A. KÖLLIKER's Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., Bd. I, Fig. 79, und ganz besonders auf Bd. III von V. v. EBNER, p. 282 und 283, wo ausdrücklich für den Kehlkopfknorpel der hyaline Zustand als Vorläufer des elastischen anerkannt wird.

Wir sehen also, dass die Rückbildungen an der Basis des Epiglottisknorpels thatsächlich im Stande sind, die Gestalt desselben völlig zu verändern und dass man, wie es oben geschah, auf diese Verhältnisse besondere Rücksicht zu nehmen hat, wenn man die ursprüngliche Form des Knorpels festzustellen sucht.

Eine eigenthümliche Umwandlung trifft man am Epiglottisknorpel von Carnivoren (Hund) [E. G. a, Fig. 5 Taf. III]. Das Stück besitzt hier nur eine verhältnissmässig dünne Rinde von elastischem Knorpel, die von einem Perichondrium überzogen wird. Die Hauptmasse des Innern bilden Fettzellen, und diese werden von Zügen oder Lamellen von einem Gewebe durchsetzt, das man nur als elastisches Bindegewebe bezeichnen kann. Letztere setzen zum grössten Theil die Knorpelrinde der Vorder- mit der Hinterfläche in Verbindung und lassen ihre elastischen Fasern in diese eindringen, wo sie sich bis ins Perichondrium vorschieben können. Aehnlich, wie wir es beim Epiglottisknorpel der Monotremen sahen, sind die elastischen Fasern zum grossen Theil senkrecht zur Vorder- resp. Hinterfläche gestellt. Auch im WRISBERG'schen Knorpel trifft man in dem ungemein reichliche elastische Netze aufweisenden Knorpelgewebe einzelne Fettzellen, in meist peripherer Lagerung.

Die eigenthümliche Zusammensetzung des Epiglottisknorpels aus drei, sich scheinbar ganz verschieden verhaltenden Gewebsarten entsteht aus einer ganz einheitlich aussehenden Anlage. Es wäre nun wohl unzweifelhaft von histologischem Interesse, zu untersuchen, in welcher Weise die Sonderung im Innern dieser Anlage zu Stande kommt. Für die Entstehung von Fettzellen bietet vielleicht das auch im Epiglottisknorpel beobachtete Vorkommen von Fetttröpfchen einen Fingerzeig.

### c) Entwicklung des Epiglottisknorpels.

Nachdem wir die äussere Gestaltung und den histologischen Bau des Epiglottisknorpels kennen gelernt haben, wird uns jetzt noch seine Ontogenese beschäftigen müssen, die an den *Echidna*-Embryonen untersucht wurde.

Das jüngste Stadium, in welchem die Anlage des Epiglottisknorpels ganz scharf hervortritt, ist durch den Embryo 45 repräsentirt. Die Anlage besteht aus dicht an einander gelagerten Elementen, die sich deutlich gegen die Umgebung abheben. Die Gestalt der Anlage entspricht der Form des fertigen Stückes. Wie dort nimmt ein plattenartig gestalteter Theil das Innere der Epiglottisfalte ein. Es theilt sich pulmonalwärts in zwei kurze, stabartige Stücke (Taf. XX, Fig. 28 *Ep.*), die rechts und links von dem ventralen Theil der Anlage der Kehlkopfschleimhaut (*L.*) lagern. Sie liegen dabei in der Nachbarschaft von der gleichfalls noch vorknorpeligen Anlage der Thyreoidcopula, aber doch deutlich getrennt von ihr. Schon in dem vorhergehenden Stadium (44) liess sich eine Andeutung der geschilderten Anlage in den die Umgebung des Larynxepithels bildenden Zellmassen erkennen. Ihr deutliches Auftreten fällt also in ein etwas jüngeres Stadium, als im Embryo 45 vorliegt.

Im Stadium 46 hebt sich die Anlage des Epiglottisknorpels viel schärfer gegen ihre Umgebung ab (Taf. XX, Fig. 29). Wie im vorigen Stadium und den älteren von mir untersuchten Thieren (47 u. Beuteljunge) unterscheidet man scharf die beiden paarigen, basalen Theile (*Ep.*), die an der Dorsalseite des Thyreoids, aber getrennt von ihm, an der Ventralseite der Larynxschleimhaut (*L.*) liegen, und den medianen Theil, der der freien Epiglottisfalte zugehört. Histologisch muss man das Gewebe der Anlage bei Embryo 46 noch als Vorknorpel bezeichnen, während alle übrigen Knorpel des Kehlkopfes bereits Grundsubstanz aufweisen. Deutliche Spuren einer Intercellularsubstanz sind wenigstens bei der Färbung der mir zur Verfügung stehenden Präparate nicht erkennbar. Erst bei Beuteljungem wird sie in immer reichlicher werdender Menge gleichmässig in allen Theilen des Stückes entwickelt. In dem ältesten von mir untersuchten

Exemplar lagerten zwischen den basalen Theilen der Knorpel Drüsen, die in den vorhergehenden Stadien noch fehlten.

Von den Verhältnissen, die sich bei der Entwicklung des Knorpels ergaben, ist mehreres besonders beachtenswerth. Zunächst erscheint mir von Interesse, dass die paarigen basalen Theile des Knorpels gleichzeitig mit den übrigen Theilen desselben angelegt werden und sich gleichmässig mit ihnen entwickeln. Die Ontogenese ergibt also keinen Grund für die Annahme, dass die beiden Fortsätze etwa als secundäre Auswüchse des Stückes betrachtet werden müssten. Der Einwand, dass ihre Entstehung mit der Drüsenmasse zusammenhängt, die zwischen ihnen lagert, wird dadurch erledigt, dass sie längst vor der Entwicklung derselben bestehen.

Irgend welche Verbindungen des Epiglottisknorpels mit anderen Knorpeln des Kehlkopfes bestehen nicht. Es ist also von vornherein unmöglich, ihn von irgend einem anderen Skeletstück der Larynx, etwa dem Thyreoid oder dem Cricoid, abzuleiten. Ferner muss jedem, der die Querschnittsserien durch die Kehlköpfe der jungen Thiere durchmustert, auffallen, wie sehr die Lage des basalen Theiles des Epiglottisknorpels zum Larynx mit der der Copula des Thyreoids sammt zweitem Bogen übereinstimmt (vergl. Taf. XX, Fig. 29 *Ep.*, mit Taf. XIX, Fig. 25 *Th. II.*) Das, was wir schon beim ausgebildeten Thiere beobachten (vergl. p. 574), findet sich also schon beim ersten Auftreten des Skelettheils ausgeprägt.

Eine Eigenthümlichkeit des Epiglottisknorpels scheint auf den ersten Blick seine verhältnissmässig späte Entwicklung zu sein. Aber er verlässt damit nicht den Rahmen der übrigen Theile des Kehlkopfskelets. Zunächst tritt er thatsächlich nur ganz unbedeutend später auf als anderer Knorpel. In der Zeit seiner Differenzirung ist auch die Copula der Thyreoids noch vorknorpelig. Im Stadium 44, in dem die ersten Spuren von ihm bemerkbar werden, besitzen das Ende des zweiten Thyreoidbogens, die Anlage des gesammten Arytänoids und der Trachealringe noch vorknorpelige Beschaffenheit. Die einzelnen Theile des Kehlkopfskelets entwickeln sich ja überhaupt zeitlich sehr verschieden. Das gesammte Thyreoid steht hinter dem Hyoid zurück, der zweite Thyreoidbogen hinter dem ersten, die Copula hinter den Bogen. Am auffallendsten ist der zeitliche Unterschied in der Ausbildung des Cricoids und der übrigen Abkömmlinge der *Cartilago lateralis* (s. u.). Das Cricoid besitzt schon in einem Stadium (44) deutlich ausgebildete Intercellularsubstanz, in dem sie dem Arytänoid und den Trachealringen noch fehlt. So meine ich, dass es nicht zugänglich ist, dem Epiglottisskelet wegen des zeitlichen Ablaufes seiner Entwicklung eine Sonderstellung einzuräumen.

Ueber die Entwicklung des Epiglottisskelets höherer Formen liegen Angaben von KALLIUS vor, die hier nicht unerwähnt bleiben dürfen. Beim Menschen fand er die Anlage des Epiglottisknorpels in dem frühesten von ihm untersuchten Embryo (29. Tag) zu einer Zeit, in der sich die meisten Knorpel nur als „ziemlich undeutlich begrenzte Zellanhäufungen im Bindegewebe“ darstellen. Daraus scheint hervorzugehen, dass er wenigstens nicht viel später auftritt als die übrigen Skelettheile des Kehlkopfes. Auch beim Menschen bildet sich die Grundsubstanz des Knorpels verhältnissmässig spät.

KALLIUS fand dann ferner, dass die Anlage des Knorpels in ihrer Gestaltung nicht völlig mit der des fertigen Zustandes übereinstimmt. Sie ist an ihrer Basis verhältnissmässig breiter und reicht etwas in die ary-epiglottischen Falten hinein. Hier steht sie noch bei einem Embryo der 29. Woche durch starke Bindegewebszüge mit der Anlage des WRISBERG'schen Knorpels in Zusammenhang. Durch diese Verhältnisse wird, wie KALLIUS betont, auf einen früheren Zustand hingewiesen, in dem, wie heute noch bei *Stenops* (p. 576) der Epiglottisknorpel mit den beiden WRISBERG'schen Knorpeln ein zusammenhängendes Skeletstück bildete.

#### d) Die Ableitung des Epiglottisknorpels.

Es wird sich nunmehr fragen, welche Schlüsse aus dem Bau und der Entwicklung des Epiglottiskelets auf seine Genese gezogen werden können. GEGENBAUR hat 1892 „als ein neues Problem“ die Entstehung des Knorpels aus einem Kiemenskelettheile aufgestellt und die wesentlichsten Beiträge zur Lösung desselben geliefert.

Tritt man an die Frage nach der Entstehung des Epiglottisknorpels heran, so wird man sich zunächst darüber klar werden müssen, dass hier zwei Möglichkeiten bestehen. Entweder ist der Knorpel in loco zur Stützung der Epiglottisfalte entstanden oder er ist von einem anderen knorpeligen Skelettheil abzuleiten.

Was die erste Möglichkeit betrifft, so ist beachtenswerth, dass der Knorpel bereits bei den Monotremen in voller Ausbildung vorliegt, dass kein Zustand bekannt ist, der ihn uns im Begriff zeigt, sich etwa aus Bindegewebe zu differenzieren, um die Epiglottisfalte zu festigen. Es spricht also keine positive Thatsache für diese Art einer Entstehung.

Betrachten wir ferner die Gestaltung des Epiglottisknorpels, so würden sich mit der Annahme eines autochthonen Auftretens vielleicht Zustände bei Arten vereinigen lassen, deren ganz einfach gebauter Epiglottisknorpel am oberen Thyreoidrand Ansatz nimmt. Dabei müsste allerdings vorausgesetzt werden, dass noch in verhältnissmässig späten, jenseits des Fischzustandes liegenden Perioden phyletischen Werdens eine selbstständige Differenzirung knorpeliger Skelettheile möglich wäre, wofür bisher keine einzige Thatsache mit Sicherheit spricht. Denn wo knorpelige Theile bei höheren Formen scheinbar neu auftreten, ist es bisher immer möglich gewesen, nachzuweisen, dass sie aus älteren knorpeligen Theilen entstanden sind<sup>1)</sup>. Auf der anderen Seite finden wir aber den Epiglottisknorpel in weiter Verbreitung mit paariger Basis ausgestattet, und dies bleibt bei der Annahme eines selbständigen Auftretens gänzlich unverständlich. Es ist oben (p. 581) besonders darauf hingewiesen worden, dass die symmetrischen an der Basis entspringenden Fortsätze nicht als Anpassungen an die Gestalt des Aditus laryngis begriffen werden können, wenn ihr Bestehen auch die Möglichkeit einer solchen Anpassung in höheren Zuständen giebt. Auch die Ontogenese charakterisirt sie nicht als secundäre Auswüchse der medianen Knorpelplatte. Dabei kommen sie so häufig zur Beobachtung, dass man berechtigt ist, in ihrem Besitz einen ganz wesentlichen Charakter des Skeletstückes zu erblicken. Die Annahme einer Autochthonie des Epiglottisknorpels lässt also wichtige Befunde an ihm ohne jede Erklärung.

Ganz anders liegen die Dinge, wenn man versucht, den Epiglottisknorpel von einem älteren Stück abzuleiten. Als Mutterboden kann kein anderer Knorpel des Kehlkopfskelets angesehen werden. Weder mit dem Thyreoid noch mit dem Cricoid lassen sich irgend welche Beziehungen aus den Ergebnissen vergleichender oder ontogenetischer Untersuchung feststellen. So kommt allein ein Kiemenbogen in Betracht und zwar ausschliesslich der sechste Visceral- (vierte Kiemen-)Bogen (GEGENBAUR).

Die elastischen Netze, die schon bei den Monotremen die Grundsubstanz des Knorpels durchziehen, machen die Ableitung des Stückes aus einem ursprünglich rein hyalinen Knorpel nicht unmöglich (s. p. 583).

1) Ein solches Auftreten knorpeliger Skeletstücke stellt sich dann als ein Auswachsen von älteren Theilen aus dar. In der Phylogenese handelt es sich auch thatsächlich um einen solchen Vorgang. Gerade die Knorpel des Laryngotrachealskelets bieten eine Anzahl gut charakterisirter Beispiele. In der Ontogenese braucht dabei keineswegs ein wirkliches Auswachsen stattzufinden. Die skeletbildenden Elemente breiten sich als Bestandtheile des Mesoderms im embryonalen Körper aus und legen die phylogenetisch jüngeren Stücke gleich in ganzer Länge an. Continuität mit einem andern Stück, späteres Auftreten als dieses, auch einzelne Besonderheiten im Fortschreiten der histologischen Ausbildung innerhalb der Anlage charakterisiren den Theil als Abkömmling jenes Knorpels. Dass dabei die Möglichkeit einer secundären Verschmelzung ausgeschlossen werden muss, ist selbstverständlich. In der Regel wird eine vergleichende anatomische Prüfung die Entscheidung treffen lassen.

Hyaliner und elastischer Knorpel sind nicht principiell von einander zu trennen. Alles spricht dafür, dass die Einlagerung elastischer Fasern in die Grundsubstanz hyaliner Knorpel secundär erfolgen, hyaliner in Netz-Knorpel übergeführt werden kann. Wie an anderen Orten Uebergänge zwischen beiden beobachtet sind, so liegen auch im Epiglottisknorpel der Monotremen und höheren Säugethiere Stellen vor, die der elastischen Fasern fast oder sogar völlig entbehren.

Die Paarigkeit der Basis des Epiglottisknorpels, auf welche GEGENBAUR das grösste Gewicht gelegt hat, findet bei der Ableitung von einem Kiemenbogen die bündigste Erklärung und muss vor allem als Beweisstück für die Richtigkeit derselben herangezogen werden. Die vergleichende Untersuchung führt zu dem Schluss, dass der Epiglottisknorpel ursprünglich allgemein den paarigen Bau besass und dass das Fehlen paariger Theile als Folge einer Umbildung durch Verwendung der Basis zur Befestigung am Thyreoid, oder als Folge einer Rückbildung, die sich vielfach an der Knorpelbasis einstellt (s. p. 584), zu Stande kommt. Beim Bestehen paariger Knorpelspannen an der Basis stimmt das ganze Stück in hohem Maasse mit anderen Theilen, die aus dem Visceralskelet stammen, namentlich mit dem Thyreoidbogen überein.

Es wird sich nun aber doch fragen, ob das Visceralskelet niederer Formen derart gebaut ist, dass man von ihm den Epiglottisknorpel ableiten kann.

Das Visceralskelet kiemenathmender Amphibien, die zunächst hier in Betracht kommen, besitzt fast allgemein einen knorpeligen vierten Kiemenbogen (Textfigur 25 und 26). Nur *Proteus*, *Necturus*<sup>1)</sup> und *Cryptobranchus* sind desselben verlustig gegangen. Es erreicht aber nirgends mehr mit seinem ventralen Ende die Nachbarschaft der Medianebene, sondern schliesst sich dem vorhergehenden Bogen an. Es gelangt also gar nicht bis in die Gegend, in welcher es in Beziehung zum Kehlkopf hätte treten können. Dabei handelt es sich aber ganz zweifelsohne um eine weitgehende Umbildung innerhalb der Amphibienklasse, die bei den Urodelen in ganz ähnlicher Weise den vorhergehenden Bogen betroffen hat. Ein Blick auf das Kiemen-skelet der Fische zeigt uns dagegen den vierten (sechsten) Bogen in einer Lagerung, die eine Beziehung zum Epiglottisskelet verstehen lässt [Textfigur 27 VI (*Br. IV*)]. Es ist ja schon oben besonders auf die Nothwendigkeit hingewiesen worden, mit den Umgestaltungen zu rechnen, welche das Visceralskelet unserer heutigen Amphibien durchgemacht hat, und stets auf das der Fische zurückzugreifen. Je weiter nach hinten die Theile im System des Visceralskelets der Amphibien liegen, desto grösser ist ihre Abweichung vom ursprünglichen Verhalten.

Auch die Gymnophionen lassen uns hier einigermassen im Stich, während sie für die Ableitung des Thyreoids noch wichtige Dienste leisten konnten. Dennoch sind sie auch hier beachtenswerth (Textfigur 26). Allerdings ist der vierte Kiemenbogen [VI (*Br. IV*)] auch im Larvenstadium stark reducirt. Vielleicht ist es aber doch erlaubt, sich ein Bild von einem ursprünglicheren Verhalten zu machen, das uns das Stück noch in mächtigerer Ausbildung zeigt. Dass ihm eine solche früher zukam, ist ja nicht zu bezweifeln. Wir dürfen nun wohl als Anhaltspunkt für die Gestalt, die wir in jenem Zustand dem vierten Bogen zusprechen wollen, den vorhergehenden Bogen [V (*Br. III*)] heranziehen, und damit gelangen wir zu einer Form des Bogens, die direct als Ausgangspunkt für die Entstehung des Epiglottisknorpels dienen konnte, zu einem median geschlossenen Knorpelbogen. Von ihm hat sich nur der ventrale Theil erhalten, nachdem er in die Epiglottisfalte einen Fortsatz geschickt hatte.

Der Aufbau des Visceralskelets niederer Formen gewährt also unter allen Umständen die Möglichkeit, von ihm auch den Epiglottisknorpel abzuleiten. Nun sehen wir aber, dass der Epiglottisknorpel nicht

1) Dass bei *Proteus* und *Necturus* thatsächlich der vierte Kiemenbogen zurückgebildet ist und die Verminderung der Zahl nicht etwa aus einer Verschmelzung zweier vorderer Bogen zu Stande kommt, wie es von anderer Seite angenommen wurde, ist in meiner Arbeit über die Kehlkopfmuskeln der Amphibien nachgewiesen.

mehr caudal von den Derivaten des zweiten und dritten Kiemenbogens, dem Thyreoid, sondern dorsal von ihm liegt. Darin ist selbstverständlich kein Einwand gegen seine Kiemenbogennatur begründet, denn es erklärt sich aus den Lageänderungen, die der Kehlkopf im Laufe der Phylogenese durchgemacht hat. Der Kehlkopf führt den Epiglottisknorpel auf die Dorsalseite der Thyreoidcopula, wie er auch die letztere zur Ueberlagerung der Copula des Hyoids bringt (Taf. XVII, Fig. 4 und 5).

In dem Bestehen einer Epiglottisfalte erblicken wir das Hauptmoment für die Erhaltung eines Theils des vierten Kiemenbogens und seine Assimilirung seitens des Kehlkopfes. Sehen wir doch, dass auch anderwärts (bei Reptilien) eine Epiglottisfalte zu benachbarten Skelettheilen in Beziehung tritt und Fortsätze derselben aufnimmt. Voraussetzung hierfür ist allerdings, dass der Epiglottisfalte ein verhältnissmässig hohes phylogenetisches Alter zukommt. Es bestehen aber thatsächlich Gründe, die eine solche Annahme rechtfertigen (s. p. 559).

Damit erklärt sich aber auch das Fehlen von Muskeln an einem Stück, das ursprünglich reichlich mit solchen versehen war. Die einseitige Inanspruchnahme des Knorpels als Stütze einer Schleimhautfalte löst ihn aus seinen Beziehungen zu den übrigen Theilen des Visceralskelets<sup>1)</sup>. Mit der neuen Bedeutung steht auch die Aenderung im histologischen Bau in Zusammenhang, die aber nicht alle Reste der hyalinenknorpeligen Beschaffenheit vernichten konnte.

Die Entwicklungsgeschichte hat nun gezeigt, dass der Epiglottisknorpel auch bei den Monotremen nicht in einem Kiemenbogen angelegt wird. Dies Geschick theilt der Knorpel mit dem ihm zugehörigen Arterienbogen (Pulmonalisbogen), den niemand deswegen anders beurtheilen wird als die vorhergehenden Gefässbogen. So kann ein Derivat eines Visceralbogens als solches Anerkennung finden, ohne sich ontogenetisch in dieser Eigenschaft zu erkennen zu geben.

Ich glaube, dass alle die eben mitgetheilten Erwägungen dahin führen müssen, der GEGENBAUR'schen Ableitung des Epiglottisknorpels vom vierten Kiemenbogen das höchste Maass von Wahrscheinlichkeit zuzusprechen. Sie ist die einzige Auffassung, mit der sich alle Besonderheiten des Epiglottisknorpels in Einklang bringen lassen.

### III. Primäres Laryngo-trachealskelet

(Cartilago lateralis und ihre Abkömmlinge: Arytänoid, Cricoid und Trachealringe).

#### a) Amphibien und Reptilien<sup>2)</sup>.

Den ursprünglichsten Zustand des Laryngo-trachealskelets weisen zwei urodele Amphibien, *Necturus lateralis* und *Proteus anguineus*, auf. Es besteht bei beiden Arten aus einem Paar von beiderseits dem Luft-

1) Bei höheren Säugern kommt es erst secundär zum Ansatz von Muskelfasern aus dem Hypoglossusgebiet am Epiglottisknorpel (M. glosso-epiglotticus, hyo-epiglotticus).

2) Die ausführlichste und beste Darstellung des primären Laryngo-trachealskelets der Amphibien und Reptilien und seiner Entstehung aus der Cartilago lateralis verdanken wir HENLE (s. Einleitung p. 535). Abgesehen von der Ableitung der Cartilago lateralis, auf die wir später noch zurückkommen, fügte GEGENBAUR (c) der HENLE'schen Darstellung vor allem hinzu, dass sich auch entwicklungsgeschichtlich bei differenzirten Formen (Salamandrinen) die einheitliche Cartilago lateralis nachweisen und die Sonderung des Arytänoids aus ihr erkennen lässt. Eingehend stellte dann WILDER (c) das Laryngo-trachealskelet einer grossen Zahl bis dahin nicht oder ungenügend untersuchter Amphibien (Urodelen und Anuren) dar. Schliesslich findet sich eine Anzahl neuer Ergebnisse in meiner unter c citirten Arbeit (I. Theil). Speciell für Anuren erwähne ich eine Arbeit von GRÖNBERG (*Pipa*). Besonders hervorzuheben ist die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung von MÄRTENS. Endlich sei auf die Darstellung der Verhältnisse von *Rana* in der von GAUPP neu bearbeiteten ECKER-WIEDERSHEIM'schen Anatomie des Frosches verwiesen. Ueber das Kehlkopfskelet der Reptilien fand ich Angaben bei WIEDERSHEIM (a, b), LEYDIG, OSAWA.

weg angeschlossenen Knorpelstäben, den Cartilagine laterales (HENLE) [Textfigur 37 *Cart. lat.*]. Von beiden Arten stellt sich *Proteus* als die fortgeschrittenere dar, indem hier der Seitenknorpel nicht auf den vorderen Theil der Luftwege beschränkt bleibt, sondern sich längs des ganzen unpaaren Theiles des Luftweges (Larynx und Trachea) hinabstreckt.

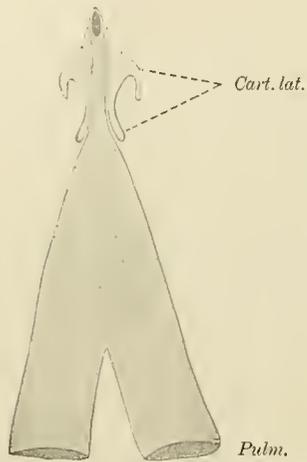


Fig. 37. *Necturus*. Vorderer Teil des Luftweges mit Cartilago lateralis, die Lungen sind abgeschnitten. *Cart. lat.* Cartilago lateralis, *Pulm.* Lunge.

Die Cartilago lateralis steht in ihren verschiedenen Theilen unter verschiedenen Bedingungen. Ihr vorderster Abschnitt bildet die Ansatzstelle der Kehlkopfmuskeln, ihr caudaler Theil ist nur eine einfache Schiene für den trachealen Theil des Luftweges, und dementsprechend verhalten sich beide auch äusserlich verschieden. Der orale Theil ist plattenartig verbreitert. Er wendet die eine Fläche dorsal-, die andere ventralwärts. Man unterscheidet ihn zweckmässig als Pars arytaenoidea. Der caudale Theil ist stabartig gestaltet, von rundlichem Querschnitt. Er soll als Pars crico-trachealis bezeichnet werden.

Bei einer Reihe von Arten bleibt die Cartilago lateralis einheitlich bestehen, besitzt aber doch ein viel complicirteres Verhalten als bei den beiden oben erwähnten Arten. Dies ist der Fall bei *Siren*, *Amphiuma* und *Menopoma* (WILDER c). Nur die beiden ersteren Arten sind genau untersucht. Einen Fortschritt bildet zunächst, dass die Seitenknorpel in ihrer ganzen Länge (*Amphiuma*) oder nur im Bereich der Pars crico-trachealis (*Siren*) zu Rinnen umgestaltet sind, die den Luftweg seitlich umfassen (Textfigur 38 *P. cr.-tr.*). Ferner zeigt sich, dass beide Theile nicht mehr unabhängig von einander bestehen (E. G. c., I. Theil). Bei *Amphiuma* sind

die caudalen Theile der Partes arytaenoideae an der Ventralseite des Kehlkopfes durch eine Knorpelbrücke mit einander verbunden. Bei *Siren* besteht unmittelbar hinter dem Bereich der Schliessmuskulatur dorsal vom Luftweg ein knorpeliger Zusammenhang beider Seitenknorpel (Textfigur 39 *B.*). Endlich ist zu erwähnen, dass die beiden Skeletstücke nicht mehr ausschliesslich aus hyalinem Knorpelgewebe bestehen, sondern eine fibrillär gebaute Grundsubstanz zwischen den Knorpelzellen besitzen (WILDER). Es handelt

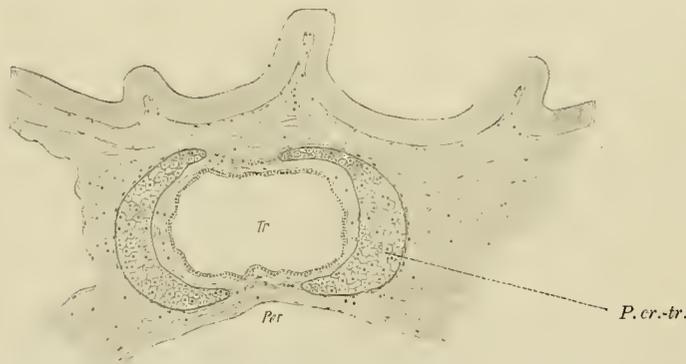


Fig. 38. *Siren*. Querschnitt durch die Trachea. *Tr.* Trachea, *P. cr.-tr.* Pars crico-trachealis des Seitenknorpels, *Per.* Pericard.

sich hierbei nicht um eine beliebige Vertheilung beider Modificationen des Knorpelgewebes innerhalb der Cartilagine laterales, sondern, wie ich nachweisen konnte, um ein streng gesetzmässiges Verhalten, sowohl was die Vertheilung des hyalinen und des Faserknorpels anlangt, als auch in Betreff des Fibrillenverlaufes im Faserknorpel selbst (Textfigur 39).

Eine andere Gruppe von urodelen Amphibien besitzt nicht mehr die einheitlichen Seitenknorpel, vielmehr ist bei ihnen eine Zerlegung derselben eingetreten, die in erster Linie das Arytänoid selbstständig werden lässt. Dazu kann es zu einer Zerlegung der Pars resp. Cartilago crico-trachealis in einzelne Stücke kommen. In unvollkommenem Maassstab ist das bei *Salamandra*

*maculosa* der Fall. Die Continuität der rinnenartig gestalteten Crico-trachealtheile der Knorpel ist an mehreren Stellen unterbrochen.

Am ausgiebigsten ist die Zerlegung der auf das Arytänoid folgenden Theile der Seitenknorpel bei *Ichthyophis glutinosa* durchgeführt (E. G. c, I. Theil). Caudal vom Arytänoid folgen längs der Trachea zuerst eine Anzahl ausgesprochen paarig angeordneter isolirter Knorpelstücke, die dann in kurzer Entfernung vom Arytänoid sich paarweise an der Dorsalseite des Luftweges zu typischen Trachealringen vereinigen. Der Fortschritt, der hier erreicht ist, beruht darauf, dass das Offenbleiben der Luftwege stets gesichert ist, dabei aber die Biegsamkeit des Luftrohres in keiner Weise beeinträchtigt ist.

Die nächste Vervollkommnung der ganzen Einrichtung äussert sich darin, dass die oralen Theile der Cartilagine crico-tracheales mit einander zu einem grösseren Stück verschmelzen. Dies liegt nach HENLE bei *Cocilia tentaculata* vor. Auf die Arytänoid folgt ein als Cricoid zu bezeichnender Theil, an den sich dann erst der Bereich der Trachealringe anschliesst.

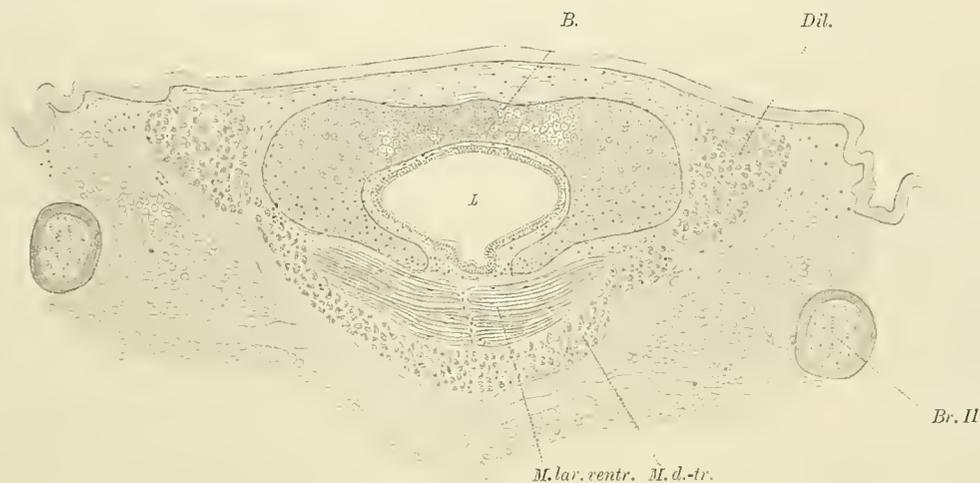


Fig. 39. *Siren*. Querschnitt durch den caudalen Theil des Larynx. B. Brücke zwischen den beiden Partes arytaenoideae der Seitenknorpel, Dil. Dilatator laryngis, L. Larynx, M. d.-tr. Musculus dorso-trachealis, M. lar. ventr. Musculus laryngeus ventralis, Br. II Branchiale II.

Etwas anders, aber dennoch im Princip gleichartig, gestaltet sich die Umbildung der Cartilago lateralis bei den Anuren. Ueberall sind hier die Arytänoiden zu Selbstständigkeit gelangt. Schalenartig gestaltet, liegen sie seitlich dem Kehlkopf an und empfangen noch dadurch grössere Bedeutung, dass sie die Träger der als Stimmbänder functionirenden Schleimhautfalten bilden. Fortsätze, die sich an ihrem oralen Rande entwickeln, können sich von ihnen abgliedern und stellen dann scheinbar selbständige Stücke vor.

Die Partes crico-tracheales der Seitenknorpel erfahren dadurch eine besondere Ausgestaltung, dass sie dicht hinter den Arytänoiden dorsal (*Pelobates*) oder dorsal und ventral vom Luftweg mit einander in Verbindung treten. Der hiermit geschaffene Ring kann als Pars cricoidea von den caudal ihn fortsetzenden Partes tracheales unterschieden werden. Er dient nicht nur den Arytänoiden als Anheftungsstelle, sondern bietet auch der Musculatur Befestigung. So wird hier hinter dem Arytänoid noch ein weiterer Theil des Laryngo-trachealskelets in den speciellen Dienst des Kehlkopfes gestellt.

Die höchste Ausbildung erreicht dann das Skelet des Luftweges bei *Pipa* (GRÖNBERG), indem ein dorsal geschlossenes Cricoid aus dem Verband mit dem Trachealskelet austritt und auch letzteres in einzelne an der Aussenseite des Luftweges lagernde Stücke zerlegt wird.

Bei den Reptilien finden wir allgemein die Dreigliederung des primären Laryngo-trachealskelets in die Arytanoide, das Cricoid und die Trachealringe durchgeföhrt. Die letzteren sind entweder wirklich ringförmig geschlossen oder bleiben an der Dorsalseite geöffnet (Textfigur 40 und 41). Es ist nun von besonderem Interesse, dass das System der Tracheal- resp. Bronchialringe in den Bereich der Lunge vorzudringen beginnt. Bei einer Reihe von Arten, bei denen die fortschreitende innere Ausbildung der Lungen eine intrapulmonale Fortsetzung der Bronchen zu Stande kommen lässt, beginnt auf diese die Skeletbildung von den freien Theilen der Bronchen aus überzugreifen (*Thalassochelys*, *Alligator*, *Crocodylus*; vergl. MILANI).

Trotz der hohen Entwicklungsstufe des Laryngo-trachealskelets zeigen sich aber, wie HENLE erkannte, dennoch mehrfache Hinweise auf die Herkunft des ganzen Systems. Dazu gehört, dass bei manchen Ophidiern das Arytänoid mit dem Cricoid in hyalinknorpeligem Zusammenhang geblieben ist. Ferner ist oft das Cricoid an seiner dorsalen und ventralen Fläche von queren Spalten durchsetzt, so dass nur die seitlichen Theile sich continuirlich durch die ganze Länge des Skeletstückes erstrecken. Dieses Verhalten zeigt, dass der Ringknorpel durch eine an mehreren Stellen erfolgte Verbindung der auf das Arytänoid folgenden Theile der Cartilagine laterales entstanden ist. Endlich besteht oft keine scharfe Trennung zwischen dem Cricoid und den Trachealringen, sondern diese lösen sich gewissermassen aus dem Verband mit dem

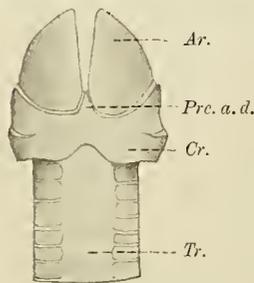


Fig. 40. *Hatteria*. Laryngo-trachealskelet, von der Dorsal-seite gesehen. Ar. Arytänoid, Cr. Cricoid, Pr. a. d. Processus anterior dorsalis, Tr. Trachea.

Ringknorpel, indem allmählich die queren Durchbrechungen des letzteren an Umfang zunehmen, auch die seitlichen Theile des Knorpels durchschneiden, und damit isolirte Knorpelringe, eben die vordersten Trachealringe, zu Stande kommen lassen. So tritt also die Zusammengehörigkeit aller Theile des primären Laryngo-trachealskelets noch deutlich hervor. Auf grosse Strecken ist häufig der Verband der alten Cartilagine laterales noch gewahrt, wenn auch beide ihre frühere Unabhängigkeit von einander definitiv aufgegeben haben.

Eine besondere Beachtung verdient noch das Cricoid. Seine Bedeutung beruht einerseits darauf, dass es dem durch die Kehlkopfmuskeln bewegten Arytänoid einen Stützpunkt abgibt und zweitens Kehlkopfmuskeln, namentlich dem Dilatator laryngis Ursprungsflächen bietet. Schon bei Anuren beginnt der Muskel auf das Kehlkopfskelet selbst überzutreten, und bei allen Reptilien, mit Ausnahme von *Amphisbaena*, entspringt er ganz vom Cricoid, bei manchen Arten sogar von besonderen Fortsätzen des Knorpels.

Der Ringknorpel entsendet ferner von seinem oralen Rande sowohl dorsal wie ventral vom Kehlkopf bei manchen Arten Fortsätze, die man als Processus anterior dorsalis und ventralis bezeichnen kann. Der letztere ist von HENLE auch als Processus epiglotticus bezeichnet und ganz ausführlich geschildert worden. Er kommt bei Vertretern aller Ordnungen der Reptilien vor, ist aber ungemein verschiedengradig entwickelt. Bei vielen Arten fehlt er ganz, und alle denkbaren Uebergänge führen bis zu Fällen, in denen er als langer Knorpelstab vom vorderen Rande des Ringknorpels ausgeht. Er kann dann als Ursprungsstelle für einen Theil der Schliessmuskeln des Kehlkopfes verwendet werden (*Tropidonotus*) oder er dient als Stütze für die Epiglottisfalte (Agamen). HENLE hat ferner auch dargethan, dass bei manchen Vögeln der Fortsatz sich vom übrigen Cricoid abgliedern kann, und ist dadurch zu der Ansicht gelangt, dass auch der Epiglottisknorpel der Säuger jenem homolog, also ein Product des Ringknorpels sei. Die Ergebnisse einer genauen Untersuchung des Epiglottisknorpels der Säuger müssen diese Ansicht verwerfen lassen. Es lassen sich nicht die geringsten Anhaltspunkte für eine Beziehung dieses Knorpels zum Cricoid gewinnen.

Der Processus anterior dorsalis (superior) ist lange nicht so häufig vertreten wie der vorhin besprochene Fortsatz. Unter den Sauriern besitzt ihn besonders stark entwickelt *Hatteria* (Textfigur 40 *Pr. a. d.*). Der diesem Fortsatz benachbarte Theil des Vorderrandes des Ringknorpels löst sich mit ersterem aus dem Zusammenhang mit den übrigen Theilen des Skeletstückes und bildet ein selbständiges Stück, das als Procricoid bezeichnet wird (*Emys*, *Chelonia*). Seitlich schliessen sich an dasselbe die Arytanoide an (Textfigur 41 *Procr.*).

Die Veranlassung für die Abgliederung des Procricoids ist wohl jedenfalls darin zu suchen, dass es die Unterlage für die Raphe zwischen den dorsalen Theilen der Schliessmuskeln bildet. Es ist dadurch bei jeder Contraction der Muskeln einem Druck ausgesetzt, der es gegen das Lumen des Kehlkopfes zu drängen und damit von dem Haupttheil des Ringknorpels zu trennen strebt.

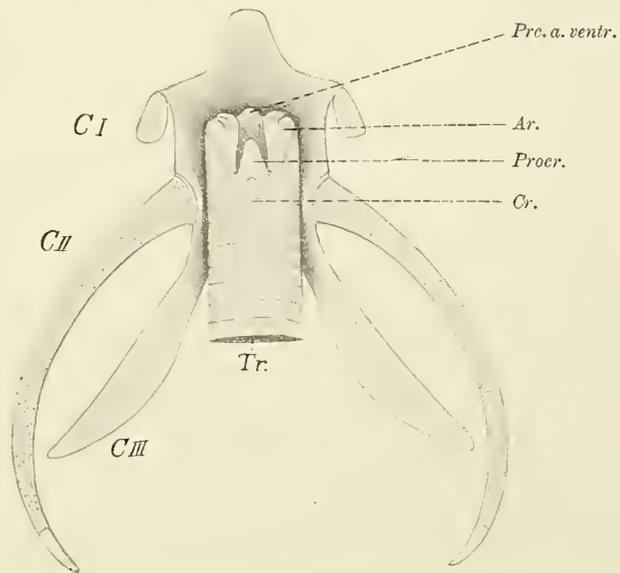


Fig. 41. *Chelonia midas*. Zungenbein und Laryngo-trachealskelet, von der Dorsalseite gesehen. *Procr.* Procricoid, *Pr. a. ventr.* Processus anterior ventralis des Cricoids (*Cr.*), *C I—III* drei Hörner des Zungenbeins. Uebrige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 40.

## b) Monotremen<sup>1)</sup>.

### 1. Fertiger Zustand.

Die Arytanoide beider Monotremen stimmen in allen wesentlichen Punkten mit einander überein, so dass wir sie zusammen schildern können. (Taf. XVIII, Fig. 12 und 13 *Ar.*) Sie liegen wie bei den übrigen Säugethieren zu beiden Seiten des obersten Theiles des Kehlkopfes und zwar nur im dorsalen Bereich desselben (Textfigur 49 und Taf. XVIII, Figg. 15, 16, 18). Man kann drei Flächen an ihnen unterscheiden (Fig. 49). Die eine ist ventralwärts gerichtet und dient zum grossen Theil dem Ansatz des *M. crico-thyreo-arytaenoideus*. Eine zweite sieht dorsalwärts (Fig. 12, 13) und lässt an ihrem oralen Rande den *M. ary-procricoideus* entspringen. Die dritte endlich ist dem Kehlkopflumen zugekehrt.

Lateralwärts zieht sich das Arytänoid in einen stark vorspringenden Processus muscularis (*Pr. muscul.*) aus, die Insertionsstelle des *Dilatator laryngis*. Ein weiterer kurzer Fortsatz geht von der Basis des Knorpels medianwärts, stösst mit dem entsprechenden Theil der anderen Seite in der Mittelebene zusammen und ist mit ihm in einer Naht verbunden (bei \*). Diese Verbindung beider Stellknorpel an der dorsalen Umgrenzung des *Aditus laryngis*, auf die erst kürzlich SYMINGTON (b u. c.) aufmerksam gemacht hat, besteht auch bei den Marsupialiern. Es handelt sich hier aber nicht etwa um eine Besonderheit der Aplacenthalier. Bei Ungulaten (ich untersuchte Pferd und Ziege) bestehen an der Basis des Arytänoids die gleichen Fortsätze, die bei den Aplacenthalier beide Arytanoide mit einander in Verbindung setzen. Sie stossen aber nicht

1) HENLE gelangte zu einer irrthümlichen Ansicht vom Aufbau des Kehlkopferüstes der Säugethiere, indem er aus dem das Cricoid vorstellenden Stück des Reptilienkehkopfes, das er als Schildringknorpel bezeichnete, einerseits das Cricoid der Säuger, andererseits auch das Thyreoid ableitete. Den Beginn einer derartigen Zerlegung erblickte er schon in der Abgliederung des als Procricoid oben bezeichneten Stückes am Reptilienkehkopfe, indem er dasselbe als Cricoid auffasste.

direct zusammen, sondern werden durch ein kurzes queres Band mit einander in Verbindung gesetzt. Auch bei *Lemur* hängen beide Arytanoide in der gleichen Weise zusammen wie bei den Monotremen, nur ist das verbindende Gewebe etwas reichlicher als bei jenen. Endlich gehört hierher, dass bei *Canis* ein sehniger Strang in der dorsalen Wand des Kehlkopfes quer zwischen den Arytanoïdbasen ausgespannt ist. So mag noch in manchen anderen Fällen Aehnliches zu finden sein.

In den freien Rand der Plica ary-epiglottica springt das Arytanoïd in Form einer Kante vor, die ventralwärts sich in eine scharfe Schneide fortsetzt, in welcher die innere und vordere Fläche des Knorpels zusammenstossen. Sie liegt an der Stelle, an welcher man einen Processus vocalis erwarten sollte, ein solcher fehlt jedoch. Dementsprechend habe ich auch nichts von Stimmbändern finden können. Die ventrale Kante der Stellknorpel ist aber in innigem Zusammenhang mit dem Bindegewebe der Mucosa, das, der Membrana quadrangularis der menschlichen Anatomie vergleichbar, die Unterlage für die ventralen Theile der Schliessmuskulatur darstellt. So muss die gesammte Wandung der ventral von den Stellknorpeln gelegenen Theile des Larynx sich den Bewegungen des Arytanoïds anschliessen.

Eine verhältnissmässig schmale Kante kehrt das Arytanoïd dem Ringknorpel zu. Sie läuft lateralwärts auf den Processus muscularis, medianwärts auf den die Verbindung mit dem anderseitigen Arytanoïd vermittelnden Fortsatz aus und dient in ihrem mittleren Drittel der Verbindung mit dem oralen Rande des Cricoids und zwar an den lateralen Theilen des letzteren. Es gelang mir nicht, hier einen Gelenkspalt nachzuweisen, es handelt sich um eine syndesmotische Verbindung beider Skelettheile.

In nächster Beziehung zu den Arytanoïden stehen die in der dorsalen Mittellinie gelegenen unpaaren kleinen Knorpelstücke, die im Allgemeinen als Procricoide (Schaltstücke) bezeichnet werden. Man unterscheidet ein vorderes und hinteres Procricoïd.

Das vordere Procricoïd, dem von LUSCHKA als Interarytanoïd bezeichneten Knorpel homolog, dient vor allem der Befestigung des als M. ary-crico-procricoideus bezeichneten Theiles der Schliessmuskulatur (Taf. XVIII, Fig. 12—18, Taf. XVII, 4 u. 5 *Procr.*). Es ist für die Monotremen längst beschrieben. Ich erwähne die Darstellungen von DUBOIS, SYMINGTON, WALKER<sup>1)</sup>.

Bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* ist es annähernd gleich gestaltet. Nur besitzt es bei *Echidna* verhältnissmässig grösseren Umfang. Es zeigt etwa dreieckige Form. Die längste Seite des Dreieckes sieht pulmonalwärts, die Spitze mit den kürzeren Seiten ist oralwärts gerichtet. Der Knorpel liegt direct den dorsalen Fortsätzen der Arytanoïde, welche die Verbindung beider Stellknorpel unter einander vermitteln, auf. Der grösste Theil seiner Ränder ist mit den Anheftungen der Fasern der dorsalen Schliessmuskeln besetzt. Nur der mediane Theil des pulmonalwärts gerichteten Randes ist frei von solchen. Der Knorpel dient ferner als Stütze für die hintere Umrandung des Kehlkopfeinganges. Endlich geht von ihm in caudaler Richtung ein Bindegewebsstrang aus, der median dicht unter der Schleimhaut des Pharynx, gegen die starke ventrale Längsfalte der Pharynxschleimhaut, die oben geschildert wurde, hinläuft (s. p. 553).

Ein homologes Knorpelstück findet sich in weiter Verbreitung bei den höheren Abtheilungen der Säuger (BRANDT). Allgemein besteht es bei den Marsupialiern, ferner, wie DUBOIS zusammenstellt, bei den Carnivoren (ausser *Hyaena*), bei den Pinnipediern, bei den Insectivoren, Chiropteren, einzelnen Ungulaten, den Prosimiern<sup>2)</sup>. Beim Menschen beschreibt es LUSCHKA als seltenes Vorkommniss von rudimentärem

1) Bei WIEDERSHEIM (c) wird auch das vordere Procricoïd von *Echidna* dargestellt [Fig. 300 c (S. 1)]. Es liegt hier anders, als die übrigen Untersucher und ich selbst es gefunden haben, nämlich zwischen den dorsalen Enden der Arytanoïde. WALKER beschreibt für *Echidna* in richtiger Weise vorderes und hinteres Procricoïd. Bei *Ornithorhynchus* werden dagegen nur zwei Knorpelstückchen geschildert, die sich zwischen beide Arytanoïde einschalten, an der Stelle, an welcher sonst beide Arytanoïde zusammenstossen. WALKER fasst sie als Abgliederungen der letzteren auf.

2) Vergl. die Angaben FÜRBRINGER's (a) über das verschiedene Vorhalten der Procricoïds innerhalb des Musc. interarytaenoideus bei den verschiedenen Säugern (p. 99).

Charakter. Es liegt als ein hirse- bis hanfkorngrosses, rundliches Gebilde dicht unter der Schleimhaut, suspendirt in dem Bandapparat, welcher die Spitzen der SANTORINI'schen Knorpel mit dem oberen Cricoidrand verbindet. Es hat hier keine Verbindung mehr mit der Musculatur und besteht interessanterweise aus elastischem Knorpel, während es sonst Hyalinknorpel ist.

Es liegt nahe, das vordere Procricoid mit dem Procricoid der Reptilien zu homologisiren und dann in ihm ein abgegliedertes Stück des oralen Cricoidrandes zu sehen, wie es bei DUBOIS geschieht. Vergleicht man die Lage der beiden Theile, so zeigt sich doch aber eine recht erhebliche Verschiedenheit zwischen beiden. Das vordere Procricoid der Monotremen liegt ziemlich weit vom Cricoid entfernt. Zwischen beide Theile schieben sich trennend die mit einander verbundenen dorsalen Theile beider Arytänöide ein, und ganz offenbar hat zu ihnen das Procricoid eine viel innigere Beziehung als zum Cricoid. Dazu kommt, dass die Entwicklungsgeschichte, wie weiter unten dargelegt werden soll, keinerlei Verbindung des fraglichen Knorpelstückes mit dem Cricoid erkennen lässt. Wir werden vielmehr sehen, dass die Verbindung beider Arytänöide unter einander schon vom ersten Auftreten der Skeletanlage an besteht, und dass demnach der Ort des Procricoids von Anfang an gegen das Cricoid zu abgegrenzt ist. Dagegen steht die Anlage des Procricoids in innigster Verbindung mit den zunächst continuirlich mit einander zusammenhängenden Stellknorpeln, und so komme ich zu der Ueberzeugung, dass es sich um ein Stück handelt, das genetisch zu den Arytänöiden gehört und mit dem Procricoid der Reptilien nichts zu thun hat (das Nähere s. p. 598).

Das hintere Procricoid ist viel unbedeutender entwickelt als das vordere. Sowohl für *Echidna* wie *Ornithorhynchus* ist es mehrfach geschildert worden (WIEDERSHEIM, DUBOIS, WALKER, SYMINGTON). Eigenthümlicher Weise habe ich es nie an den von mir untersuchten erwachsenen (3) und jugendlichen (2) Kehlköpfen von *Echidna* und ebensowenig bei den Embryonen aufgefunden und muss daher annehmen, dass es nicht zu den regelmässigen Bestandtheilen des Kehlkopfskelets von *Echidna* gehört. Regelmässig fand ich es dagegen bei *Ornithorhynchus* (Taf. XVIII, Fig. 12, 14, 15, 17 *Procr.*). Es ist hier ein kleines, kugliges Knorpelstück, das von der caudalen Seite her sich gegen die Naht zwischen beiden Arytänöiden eindrängt und mit beiden Stellknorpeln in Verbindung steht. Es entspricht daher seinem Verhalten nicht, wenn es SYMINGTON als Intercricoid bezeichnet. Wenn ich auch Entwicklungsstadien des *Ornithorhynchus*-Kehlkopfes nicht untersuchen konnte, so scheint mir doch das ganze Verhalten des Knorpels dafür zu sprechen, dass er genetisch zu den Arytänöiden gehört. Wir sahen, dass bei *Echidna* zwischen letzteren zeitweise ein continuirlicher Zusammenhang besteht (Taf. XX, Fig. 30 *b*), und vom caudalen Rande der die Verbindung vermittelnden Brücke hat sich wohl das hintere Procricoid abgelöst, während der orale Rand das vordere Procricoid hervorgehen liess. Bei *Halmaturus giganteus* beschreibt KÖRNER einen Knorpel, der ihm entsprechen könnte.

In einem recht verschiedenen Verhalten tritt uns das nächste Stück des Kehlkopfskelets, das Cricoid, bei beiden Monotremen entgegen. Bei *Echidna* (Taf. XVIII, Fig. 11, 13, 18 *Cr.*) bildet es einen ziemlich hohen Ring, der jedoch dorsal nicht geschlossen ist (Taf. XVIII, Fig. 13), wie von WALKER zuerst beschrieben wurde. Ein nach oben zu sich verschmälernder Spalt trennt beide Seiten von einander, am oralen Rande des Stückes überbrückt ein Ligament (*Lig.*) den hier nur noch engen Zwischenraum und verbindet beide Seiten des Knorpelstückes mit einander. Das Cricoid hat vorn seine grösste Höhe (Taf. XVIII, Fig. 18), indem sein oraler Rand sich hier in einen stumpfen Fortsatz auszieht (erwähnt von SYMINGTON), der von dem caudalen Theile des *M. thyreo-crico-arytaenoideus* als Ursprungsstelle benutzt wird (Taf. XVIII, Fig. 11). Seitlich springt in der Nähe des pulmonalen Randes ein Höcker zur Verbindung mit dem zweiten Thyreoidbogen vor (Taf. XVIII, Fig. 13).

Ganz auffallend ist bei *Echidna* die wenig scharfe Abgrenzung des Cricoids gegen die Trachealringe. Schon DUBOIS hat auf diese bei niederen Säugethieren verbreitete, übrigens, wenn auch weniger prägnant,

allgemein vorkommende Thatsache kurz hingewiesen (vergl. Anm. zu p. 601). In einem Falle (Taf. XVIII, Fig. 11) war durch eine vom Hinterrand des Knorpels eingreifende Spalte ein Stück vom Cricoid auf einer Seite unvollkommen abgegrenzt, das auf der anderen Seite völlig zu ihm gehörte. Dieses Stück hing ausserdem an seinem dorsalen, freien Ende mit den folgenden Trachealringen zusammen, so dass es diese mit dem Ringknorpel in Verbindung setzte. Ein solcher Zusammenhang des Cricoids mit den Trachealringen, ein allmählicher Uebergang zwischen beiden Abschnitten findet sich bei *Echidna* wohl regelmässig, aber in individuell ganz verschiedener Weise durchgeführt und weist auch hier unzweideutig auf die genetische Zusammengehörigkeit von Cricoid und Trachealringen hin.

Bei *Ornithorhynchus* (Taf. XVIII, Fig. 12, 15, 17 *Cr.*) ist der Ring des Cricoids auch dorsal geschlossen<sup>1)</sup>, aber noch ist die dorsale Verbindung erheblich schmaler als der ventrale Theil des Knorpels. Sie gehört der Nachbarschaft des oralen Randes an, entspricht also, allerdings unter erheblicher Verbreiterung, dem bei *Echidna* bestehenden Bande (Taf. XVIII, Fig. 13 *Lig.*). Auch hier überragt ventral der vordere Rand des Knorpels das Niveau der dorsalen Theile desselben (Taf. XVIII, Fig. 17) in oraler Richtung. Im Gegensatz zum Verhalten bei *Echidna* hebt sich der Knorpel viel schärfer gegen die Trachealringe ab, indem seine Seitentheile sich je in einen Vorsprung ausziehen, der die dorsalen Enden der obersten Trachealringe überlagert (Taf. XVII, Fig. 6 und 17). An ihm befestigt sich aussen das Ende des zweiten Thyreoidbogens (*Th. II*). Die Abgrenzung des Cricoids kann dabei am pulmonalen Rande ganz scharf sein. In einem Falle fand ich aber doch den ersten Trachealring einseitig in unmittelbarem Zusammenhang mit dem pulmonalen Rande des Cricoids.

Im Grossen und Ganzen bietet also das Cricoid von *Echidna* primitivere Merkmale als das von *Ornithorhynchus*. Der fehlende dorsale Schluss, der allmähliche Uebergang in die Trachealringe sind als solche zu betrachten.

An den Trachealringen, die wie bei allen Säugern, mit Ausnahme der Cetaceen, dorsal offen bleiben, fiel mir bei beiden Arten besonders die Ungleichmässigkeit ihrer Ausbildung auf, welche das überschreitet, was man in dieser Hinsicht bei den höheren Formen zu finden gewohnt ist. Ganz besonders oft hängen Ringe, die auf der einen Seite ganz getrennt von einander sind, auf der anderen mit einander zusammen oder fliessen nach der anderen Seite zu in ein verhältnissmässig schmales Knorpelband zusammen (Taf. XVII, Fig. 6 und 7). Vielfach sind die dorsalen Enden eines Ringes auf der einen Seite erheblich schmaler als auf der anderen. Eine derartige Häufung von Ungleichmässigkeiten kann man wohl nur als ein primitives Verhalten ansehen, das erst bei höherer Ausbildung der Organisation grösserer Regelmässigkeit Platz machte.

## 2. Entwicklung.

In den frühesten mir zur Untersuchung vorliegenden Stadien der Embryonalentwicklung von *Echidna* (Embryo 42 und 43) liegen noch keine distincten Anlagen des primären Laryngo-trachealskelets vor, während das Zungenbein und die Bogen des Thyreoids schon erkennbar hervortreten. Damit stellt es sich aber nicht etwa in Gegensatz zu den letzteren, indem hier der zweite Thyreoidbogen gerade erst im Beginne seiner Differenzirung steht und dadurch eine vermittelnde Stellung einnimmt. Im ganzen Bereich des Luftweges finden wir aber bereits eine Verdichtung des mesodermalen Gewebes etwas nach aussen vom Epithel, in welchem das für die späteren Skeletanlagen dienende Bildungsgewebe enthalten ist; denn es findet sich überall dort, wo später Knorpelstücke zur Entwicklung gelangen. Auch die Muskelanlage (s. p. 567)

<sup>1)</sup> Ein dorsales Offenbleiben des Cricoids, wie es DUBOIS abbildet, ist mir bei *Ornithorhynchus* ebensowenig begegnet wie den übrigen Untersuchern.

lässt in diesem Stadium noch keinerlei Sonderung erkennen. Sie liegt jederseits nach aussen von den erwähnten mesodermalen Zellmassen (Taf. XIX, Fig. 22).

In den Schnitten, welche noch in den Bereich des Aditus laryngis fallen, sind diese Anhäufungen mesodermaler Elemente mit rundlichen Zellkernen, besonders mächtig und dicht zu beiden Seiten des Lumens und hängen dorsal und ventral durch schmalere Brücken mit einander zusammen (Fig. 20). Weiter pulmonalwärts verschmälern sie sich erheblich, bleiben aber ventral in Zusammenhang mit einander, während an der Dorsalseite des Kehlkopfes sich mehr und mehr längliche Zellformen mit ovalen Kernen in das Gewebe einfügen, die hier die Continuität unterbrechen, so dass in den unteren Theilen des Larynx und im Bereich der Trachea die Gewebsverdichtung nur seitlich und ventral das Lumen umgürtet.

Bei Embryo 44 ist bereits die Differenzirung gesonderter Skeletanlagen in der Gewebsverdichtung der vorhergehenden Stadien erfolgt und sind die Anlagen der Arytänöide, des Cricoids und der Trachealringe erkennbar. In allen Hauptpunkten sind dabei schon die bleibenden Verhältnisse erreicht.

Das Arytänöid (Taf. XIX und XX, Fig. 24–26) hebt sich ganz deutlich gegen die Umgebung ab und ist auch durch seine Beziehungen zu der hier schon gesonderten Musculatur wohl charakterisirt. Es besteht aus dicht an einander gedrängten Zellen mit rundlichen Kernen, ohne erkennbare Spuren von Intercellularsubstanz. Es handelt sich also noch um Vorknorpel.

Eine besondere Beachtung verdient, dass sich beide Arytänöidanlagen in ihren pulmonalen Theilen dorsal vom Kehlkopflumen unmittelbar mit einander in Verbindung setzen. Die hier bestehende Brücke unterscheidet sich geweblich in keiner Weise von dem Gewebe der Haupttheile der Arytänöidanlagen (Taf. XIX, Fig. 24 *b*). Mit dem oralen Rande der Brücke steht median eine kleinere Zellgruppe in Verbindung, die sich zwischen die Anlagen der beiden dorsalen Quadranten der Schliessmuskeln einschiebt, also die Lage des späteren Cricoids einnimmt. Von der Gegend der Brücke (*b*) aus zieht ein Gewebsstrang eine Strecke weit in caudaler Richtung unter der Pharynxwand hin (Taf. XIX und XX, Fig. 24–26 *Lig.*). Es handelt sich, wie die Vergleichung mit älteren Stadien zeigt, um die Anlage des Ligaments, das wir beim fertigen Thier vom Procricoid in die ventrale Pharynxwand verfolgen konnten. Ferner ist zu erwähnen, dass die Arytänöidanlage jederseits lateral vom Lumen des Kehlkopfes continuirlich mit der Anlage des Cricoids in Zusammenhang steht.

Bei Embryo 45 zeigt sich in den mittleren Theilen der Arytänöidanlage bereits Grundsubstanz zwischen den Zellen. Das orale Ende ist aber noch vorknorpelig, und ebenso vermittelt eine vorknorpelige Zone jederseits den auch hier continuirlichen Zusammenhang mit dem Cricoid. Die Brücke, welche die beiden Arytänöide dorsal vom Kehlkopf mit einander verbindet, erscheint hier nicht so gleichartig, wie es im vorhergehenden und, wie ich gleich erwähnen will, auch im folgenden Stadium der Fall ist. In der Gegend der Medianebene haben vielfach die Kerne ovale Gestalt angenommen und sich in die Richtung der Mittelebene eingestellt, so dass eine allerdings keineswegs scharf abgrenzbare Grenzschicht zwischen rechts und links innerhalb der Brücke zu Stande kommt. Wie im vorhergehenden Stadium schiebt sich vom oralen Brückenrand eine Gruppe von Zellen zwischen die beiderseitigen dorsalen Schliessmuskeln ein, in der wir die Anlage des Procricoids zu erblicken meinen.

In allen seinen Theilen besitzt das Arytänöid erst bei Embryo 46 reichlich entwickelte Intercellularsubstanz (Taf. XX, Fig. 29, 30 *Ar.*). Von ganz besonderem Interesse ist die dorsale Verbindung zwischen beiden Arytänöiden. Es besteht keine Spur von einer medianen Trennung. Das Gewebe aller Theile der Brücke stimmt völlig überein mit dem Gewebe der Arytänöide selbst und ist als junger hyaliner Knorpel anzusprechen (Taf. XX, Fig. 30 *b*). Wenn wir im vorhergehenden Stadium (45) Andeutungen einer medianen Trennung fanden, während bei 44 wiederum die Brücke ganz einheitlich erscheint, so wird man wohl zu der Ansicht

kommen, dass der Process, der die definitive Trennung der beiden Arytanoide bedingt, zu verschiedenen Zeitpunkten, bald früher, bald später, einsetzen kann. Auf das deutlichste zeigt sich auch hier die Continuität der Arytanoide mit den seitlichen Theilen des Cricoids. Die Verbindung ist vermittelt durch einen schmalen Bezirk, in welchem die Zellkerne etwas grösser sind und dichter an einander liegen als im eigentlichen Cricoid und Arytänoid. Die Grenzzone geht jedoch direct in das hyalinknorpelige Gewebe der durch sie in Zusammenhang gesetzten Stücke über. Leider war an den Schnitten die Stelle, welche den vorderen Rand der Brücke und die dorsale Befestigung der Schliessmuskeln enthielt, defect, so dass es mir nicht möglich ist, etwas über die Beschaffenheit der Anlage des Procricoids auszusagen.

Das letzte untersuchte Stadium (47, Beuteljunges) weist den Beginn einer Zerlegung der dorsalen Brücke zwischen beiden Arytänoiden auf (Taf. XX, Fig. 32 b). In ihr hebt sich median ein biconcav gestalteter Bezirk gegen die seitlichen Theile ab. In ihm liegen die Zellkerne dichter an einander. Manche von ihnen haben sich stark abgeplattet und treten durch dunklere Färbung deutlich hervor. Auch in den übrigen Theilen des Arytänoids finden sich derartige Kerne vor; in der uns beschäftigenden Zone zeigen sie aber noch eine besondere Anordnung, indem sie in der Richtung der Medianebene oder weiter lateralwärts parallel zu der concaven Seitenfläche des Bezirkes eingestellt sind und seine Abgrenzung gegen die seitlichen Theile der Brücke schärfer hervortreten lassen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass innerhalb dieses schmalen Bezirkes die Zerlegung der Brücke zu Stande kommt, also die Trennung beider Arytanoide vollzogen wird.

Unmittelbar vor der in Zerlegung begriffenen Brücke tritt uns hier zum ersten Mal das definitive Verhalten des (vorderen) Procricoids entgegen (Taf. XX, Fig. 31 *Procr.*). Sein Gewebe unterscheidet sich dadurch von dem des Arytänoids, dass die Intercellularsubstanz noch nicht ganz so reichlich entwickelt ist wie bei jenem und etwas trüber erscheint als dort. Oralwärts schiebt sich das Stück unter starker Verjüngung zwischen die Ursprünge der *Mm. ary-crico-procricoidei* (*M. ar.-procr.*) ein, und caudalwärts hängt es ganz continuirlich mit dem Knorpelgewebe des vorderen Randes der Brücke zusammen (linke Seite der Figur). Eine Abgrenzung beider gegen einander besteht nicht. An der Uebergangsstelle ändert sich nur allmählich die Beschaffenheit des Knorpelgewebes und lässt dadurch den Bereich des Procricoids bestimmen. So erscheint das Skeletstück als ein den Arytänoiden zugehöriger Theil.

Endlich sei noch erwähnt, dass auch hier noch der Zusammenhang zwischen den Arytänoiden und dem Cricoid besteht, vermittelt durch eine schmale Zone von vorknorpeliger Beschaffenheit. Die Abgliederung erfolgt also verhältnissmässig spät.

Die histogenetische Ausbildung des Cricoids erfolgt in etwas beschleunigterem Tempo als die der Arytanoide, so dass wir es stets auf etwas höheren Entwicklungsstufen antreffen als letztere. Es ergaben sich mir aber keinerlei Anhaltspunkte dafür, dass es überhaupt früher angelegt wird als die anderen Theile des primären Laryngo-trachealskelets. Bei der Untersuchung der Entwicklungsstadien wird man mit der oben erwähnten Thatsache der vielfachen Verschiedenheit seines pulmonalen Abschlusses rechnen müssen.

Bei Embryo 44 ist in der Anlage des Ringkorpels bereits hyaline Grundsubstanz zu erkennen (Taf. XX, Fig. 27 *Cr.*), die im Arytänoid und auch in den Anlagen der Trachealringe noch fehlt. Man unterscheidet an ihr zwei seitliche Theile, die rechts und links den Luftweg begleiten und nach vorn in die Arytänoidanlagen continuirlich übergehen. Mit diesen zusammen entsprechen sie also dem vorderen Theil der *Cartilago lateralis*. Beide Seitentheile stehen ventral mit einander in Zusammenhang durch eine breite Brücke, deren Bereich sie jedoch pulmonalwärts noch ein kurzes Stück überragen, dorsal bleiben sie getrennt. Das die Verbindung herstellende Knorpelband ist weniger stark als die Seitentheile selbst und besitzt auch

noch nicht so viel Intercellularsubstanz wie jene. Eine Verbindung mit den vordersten Trachealringen war nicht nachweisbar.

Die Cricoidanlage des nächst älteren Embryos (45) zeigt eine etwas andere Gestaltung, abgesehen von der Zunahme der Grundsubstanz. Die Seitentheile des Knorpels waren nämlich nur vorn (im Bereich von 16 Schnitten) ventral mit einander verbunden. Die caudalen Theile derselben (im Bereich von 12 Schnitten) sind ganz unabhängig von einander und entsprechen so dem primitivsten Verhalten der *Cartilago lateralis*. Ausserdem ist beachtenswerth, dass hier der erste Trachealring mit seinem dorsalen freien Ende direct mit den Enden der Seitentheile des Cricoids in Verbindung steht.

Wiederum andere Verhältnisse in der Ausgestaltung der pulmonalen Theile des Cricoids besitzt Embryo 46 und das mit 47 bezeichnete Beuteljunge. Bei ersterem stehen die Seitentheile des Ringknorpels oral an der Ventralseite des Larynx in breitem Zusammenhang mit einander. Pulmonalwärts von der Stelle, an welcher sich der zweite Thyreoidbogen anlegt, finden sich in dem ventralen Theil des Knorpels 2 Paare quergestellter Spalten dicht hinter einander, die gewissermaassen das Auftreten der Trachealknorpel vorbereiten und die Grenze zwischen den pulmonalen Theilen des Cricoids und dem Trachealskelet verwischen. Man kann in der That im Zweifel sein, ob man den ersten Trachealring nicht auch dem Cricoid zurechnen soll, da er mit seinem dorsalen Ende ihm continuirlich angeschlossen ist. Bei 47 endlich sind die Seitentheile nur oral mit einander ventral vom Kehlkopf verbunden, weiter caudal ziehen sie ganz unabhängig von einander zur Seite des Kehlkopflumens entlang, um schliesslich durch vorknorpeliges Gewebe sich mit den Enden des ersten Trachealringes in Verbindung zu setzen. Vom Rande der ventralen Verbindung aus zieht aber ein Knorpelstreif an der Vorderfläche des Kehlkopfes entlang, der terminal in den ersten Trachealring übergeht. Eine Besonderheit wies hier das Cricoid noch dadurch auf, dass sich mit ihm das Ende des zweiten Thyreoidbogens in directen Zusammenhang setzte. Beide waren mit einander verschmolzen. Auch hier handelt es sich um eine individuelle Varietät, die aber deswegen von Interesse ist, weil in der Reihe der Marsupialier ein solch continuirlicher Zusammenhang beider Theile als Regel besteht.

Die Betrachtung des Cricoids der Embryonen lehrt uns also eine bunte Mannigfaltigkeit der Gestaltung dieses Skeletstückes kennen, ähnlich, wie wir es auch beim Erwachsenen trafen. Nur scheint die oft grosse Lücke zwischen den seitlichen Theilen des Cricoids im späteren Stadium stark verkleinert oder geschlossen zu werden. Alle Variationen beschränken sich aber auf die ventralen Theile des Knorpels; die Seitentheile selbst, die wir als die ältesten Abschnitte des Cricoids anzusehen haben, bleiben von ihnen gänzlich unberührt.

Auch bei den Trachealringen müssen wir mit der individuellen Variabilität des fertigen Zustandes rechnen. Bereits im Stadium 44 sind sie angelegt, und zwar zeigen sie sich geweblich auf ähnlicher Stufe wie die Arytanoide. Sie bestehen aus dicht an einander gedrängten Zellen, deren Kerne in der Gegend der dorsalen Enden der Halbringe etwas kleiner sind als weiter ventral. Während die Ringe vorn von einander ganz gesondert sind, sind sie weiter pulmonalwärts vielfach an ihren dorsalen Enden mit den vorhergehenden und den folgenden Ringen durch einen Zug von Zellen in Verbindung gesetzt, die den Elementen der dorsalen Enden der Ringe selbst gleichen und sich deutlich gegen die Nachbarschaft abheben. Es besteht also jederseits ein allerdings mehrfach unterbrochener Zellstrang, der sich von Strecke zu Strecke verdickt und hier durch Halbringe um die Ventralseite der Trachea herum mit dem Strang der anderen Seite in Verbindung steht. Wir sehen in ihm den Verband der *Cartilago lateralis* wenigstens streckenweise noch erhalten.

Embryo 45 lässt in den Trachealringen den ersten Beginn des Auftretens von Intercellularsubstanz erkennen. Von den im vorhergehenden Stadium festgestellten Zusammenhängen der Ringe unter einander

konnte ich hier nichts constatiren. Dass der erste der Reihe mit den Seitentheilen des Ringknorpels verbunden ist, wurde oben bereits hervorgehoben. Dagegen treffen wir bei Embryo 46 wieder ähnliche Verhältnisse wie bei 44. Auch hier wurden die Seitentheile des Cricoids jederseits durch eine allerdings oft unterbrochene Verbindung zwischen den dorsalen Enden der Trachealringe fortgesetzt. Die letzteren sind bereits hyalinknorpelig, während die Verbindungen durch ein als Vorknorpel zu bezeichnendes Gewebe hergestellt wird, das ganz demjenigen gleicht, welches die Arytänioide dem Cricoid anschliesst. Auf das Fehlen einer scharfen pulmonalen Abgrenzung des Ringknorpels gegen das Trachealskelet ist schon oben hingewiesen worden. Ein ähnlicher Zusammenhang zwischen Trachealringen bestand in den vorderen drei Vierteln der Trachea auch bei 47, meist vermittelt durch vorknorpeliges Gewebe, an zwei Stellen aber durch hyalinen Knorpel. Auch hier fehlte die Trennung zwischen Cricoid und erstem Trachealring.

### c) Zusammenfassung. Herkunft der *Cartilago lateralis*.

Wir überblicken jetzt noch einmal den fertigen Zustand und die Entwicklung des primären Laryngo-trachealskelets der Monotremen. In mehrfacher Weise finden wir die Zusammengehörigkeit aller seiner Theile bezeugt. Dazu gehört der bei *Echidna* besonders hervortretende Mangel einer scharfen Abgrenzung des Cricoids gegen die Trachealringe (Taf. XVIII, Fig. 11 Cr.). Aehnliches findet sich aber, wenigstens als Varietät, auch bei höheren Formen, selbst beim Menschen, wenn auch nicht in gleichem Maassstabe. Dazu gehört ferner die Continuität der Anlage der Arytänioide mit der der seitlichen Theile des Cricoids, die auch durch KALLIUS bei menschlichen Embryonen erwiesen und in demselben Sinne aufgefasst wurde<sup>1)</sup>. Endlich ist hierher die vielfach sich zeigende Verbindung zwischen den dorsalen Enden der fertigen und der in Entwicklung begriffenen Trachealringe zu rechnen. Alle derartigen Zusammenhänge zwischen den Bestandtheilen des Laryngo-trachealskelets liegen seitlich vom Luftweg und lassen die Lage der *Cartilago lateralis*, der sie entstammen, noch feststellen.

An den Arytänoiden der Monotremen und ebenso der Marsupialier (SYMINGTON) ist besonders die Verbindung zu beachten, die beide dorsal in der Medianebene mit einander eingehen (Taf. XVIII, Fig. 12, 13). Bei *Echidna*-Embryonen hängen beide Knorpel sogar continuirlich zusammen (Taf. XIX und XX, Fig. 24 und 30). Wie eine Zange umfassen sie von der Dorsalseite her das Kehlkopflumen. Es ist dies die einzige Stelle, an der dorsal vom Luftweg eine Verbindung zwischen den Skelettheilen beider Seiten besteht. Das Bild, das sich hier dem Untersucher bietet, erinnert in auffallender Weise an das bei *Siren* angetroffene Verhalten, wo im Bereich des hintersten Theiles der Schliessmusculatur die beiden *Cartilagines laterales* durch eine dorsale Brücke mit einander verbunden sind (Textfigur 39, p. 591). Aehnlich stehen auch bei *Amphiuma* die Seitenknorpel im hinteren Bereich der *Partes arytaenoideae* mit einander in Verbindung, aber hier ventral vom Larynx. Die Befunde an den *Echidna*-Embryonen deuten wohl darauf hin, dass auch bei den Vorfahren der Monotremen die Arytänioide bezw. *Partes arytaenoideae* der *Cartilagines laterales* mit einander in continuirlichem Zusammenhang standen. Das Gleiche müsste dann für die Marsupialier gelten.

Das Bestehen einer dorsalen Brücke zwischen den Stellknorpeln während eines Abschnittes der Phylogenese macht das Auftreten der Procricoide verständlich. Wenigstens das vordere derselben (Interarytänoid) steht in embryonalen Stadien bei *Echidna* in Continuität mit dem vorderen Rande der Brücke (Taf. XX, Fig. 31 links). Es erscheint als Fortsatz derselben, der sich in die Naht zwischen den dorsalen

1) Ueber die Entwicklung des Kehlkopfskelets des Menschen vergl. auch die Arbeit von NICOLAS.

Schliessmuskeln einschob und sich vielleicht gleichzeitig mit der medianen Zerlegung der Brücke von ihr selbständig machte. Die weite Verbreitung des vorderen Procricoids lässt in ihm einen ursprünglichen Besitz aller Säuger vermuthen. Ist seine Ableitung von einer dorsalen Verbindungsbrücke zwischen beiden Arytänoiden bei *Echidna* berechtigt, so spricht sein Vorkommen bei Placentaliern wiederum dafür, dass auch ihnen ein solcher Zusammenhang zwischen beiden Stellknorpeln ursprünglich zukam. Als ein Rest desselben wäre dann die bei Ungulaten, Carnivoren und Prosimiern bestehende ligamentöse Verbindung zwischen beiden Arytänoiden aufzufassen (s. p. 593).

Eine eigentlicher Processus vocalis fehlt den Monotremen, was aus dem Mangel besonderer Stimmbänder erklärlich ist. Die orale Spitze der Knorpel, die bei höheren Formen elastische Modification des Knorpelgewebes aufweist, ist hier gleichartig mit den übrigen Theilen, auch fehlen SANTORINI'sche Knorpel (Cartilagine corniculatae) die, wie KALLIUS zeigte, bei menschlichen Embryonen in directem Zusammenhang mit dem Apex der Arytänöide stehen, also nur als Abgliederungen der letzteren zu betrachten sind.

Im Verhalten des Cricoids stellt sich *Echidna* ursprünglicher dar als *Ornithorhynchus*, da bei ihr der dorsale Abschluss des Ringes noch fehlt. Auch bei *Ornithorhynchus* übertrifft der ventrale Theil des Cricoids noch erheblich den dorsalen an Ausdehnung. Erst bei den höheren Formen dreht sich dieses Verhältniss um. Die fortschreitende Ausbildung der dorsalen Theile des Knorpels scheint mit dem allmählich erfolgenden Uebertritte des Ursprungs aller Theile des Dilatator laryngis auf den Ringknorpel in directem Zusammenhang zu stehen.

Die Verbreiterung des dorsalen Theiles des Ringknorpels zur Platte ist auch beim Menschen noch als eine spätere Erwerbung entwicklungsgeschichtlich zu erkennen. KALLIUS stellte nämlich fest, dass das Cricoid eines 40—42 Tage alten menschlichen Embryos dorsal kaum höher ist als ventral, so dass man noch nicht von einer Platte sprechen kann. Er zeigte ferner, dass innerhalb der Anlage die Ausbildung der hyalinen Grundsubstanz zuerst in Form eines dorsal offenen Halbringes vor sich geht und erst später auf die Platte übergreift, ein Befund, der als Hinweis auf die verhältnissmässig späte Entstehung des dorsalen Schlusses des Ringknorpels zu deuten ist.

Histogenetisch ist das Cricoid während der ersten Stadien der Entwicklung den übrigen Abkömmlingen der Cartilagine laterales etwas voraus, wie es auch KALLIUS für den Menschen beschreibt und frühere Untersucher fanden. Es besteht aber kein Grund zu der Annahme, dass das Cricoid auch in seiner ersten vorknorpeligen Anlage den Arytänoiden und Trachealringen vorausseilt<sup>1)</sup>.

Eine Vergleichung des primären Laryngo-trachealskelets der Säuger und der Reptilien lässt zwischen ihnen eine weitgehende Uebereinstimmung im allgemeinen Verhalten erkennen. Bei beiden besteht die Gliederung in drei Abschnitte, in Arytänöide, in Cricoid und Trachealringe, in annähernd gleichartiger Weise. Eine Besonderheit der Säuger ist der wenigstens bei den Aplacentaliern festgestellte dorsale Zusammenschluss der Arytänöide, der aber wahrscheinlich ursprünglich allen Ordnungen zukam, und die Ausbildung von Procricoiden, die mit den gleichbenannten Stücken der Reptilien nichts zu thun haben. Ferner ist der bei den Reptilien allgemein bestehende dorsale Zusammenschluss des Cricoids bei den Säugern noch nicht überall vertreten, er fehlt bei *Echidna*, es handelt es sich also hier um eine erst in der Säuger-

1) In sehr eigenthümlicher Weise unterscheiden sich die Cetaceen im Verhalten ihres primären Laryngo-trachealskelets von den anderen Säugern. Die Arytänöide entsenden einen Fortsatz, der dem oberen Cricoidrand in ventraler Richtung folgt und bei den Mystacoceten mit dem Gegenstück durch ein kurzes Band in Zusammenhang steht. Es findet sich hier also eine ventrale Verbindung zwischen beiden Stellknorpeln. Das Cricoid ist ventral nicht geschlossen. Nur einzelne Arten der Odontoceten machen hier eine Ausnahme. Bei den Bartenwalen hängen die obersten Trachealringe dorsal unter einander und mit der Platte des Cricoids zusammen. Die Trachealringe sind dorsal geschlossen und bei den Mystacoceten ventral geöffnet. Letzteres ist bei den Zahnwalen nur an den vordersten Ringen der Fall (vergl. DUBOIS b).

klasse erworbene Einrichtung. Trotz dieser Eigenthümlichkeit der Säuger ist es doch möglich, daran zu denken, dass das Verhalten ihres Laryngo-trachealskelets und das der Reptilien von einem gemeinsamen Urzustand abzuleiten ist, in welchem bereits eine Differenzirung der drei Hauptabschnitte des ganzen Systems von Skeletstücken erreicht worden war. Dieser Vorstellung wird man um so eher Raum geben dürfen, als offenbar schon sehr frühzeitig eine weitgehende Sonderung der Theile der Cartilago lateralis eingetreten ist. Man braucht nur an das Laryngo-trachealskelet der Gymnophionen zu denken, um dies zuzugeben. Es handelt sich aber hier nur um eine Möglichkeit. Berücksichtigt man, wie in der Anurenreihe offenbar ganz selbständig die specielle Ausgestaltung der aus der Cartilago lateralis stammenden Stücke erfolgt, und zwar in einer principiell mit der der Amnioten übereinstimmenden Weise, wie bei den Gymnophionen (*Ichthyophis*) wenigstens die Bildung der nur dorsal geschlossenen Trachealringe eine eigene Errungenschaft darstellt, so wird man auch daran denken müssen, dass der für die Sauropsiden und Säuger gesuchte Urzustand nicht über den Beginn einer Zerlegung der Cartilago lateralis hinausgekommen war, als die Trennung beider Stämme von einander sich vollzog, dass also eine grosse Reihe von Uebereinstimmungen sich als Convergenzen darstellen.

Was nun die Herkunft der Cartilago lateralis, der die Arytanoide, das Cricoid und die Trachealringe entstammen, anlangt, so ist sie, wie in der Einleitung bereits dargelegt wurde, zuerst durch GEGENBAUR von dem fünften Kiemen- (siebenten Visceral-)bogenpaar abgeleitet worden. Gleichzeitig trat auch H. H. WILDER (a) mit dem Versuch hervor, Beziehungen zwischen jenem Bogenpaar und dem Laryngealskelet nachzuweisen. Er führte aber ursprünglich nur die Arytanoide auf sie zurück und nahm für die übrigen Stücke eine selbständige Genese in Anspruch.

Vergleicht man bei einem Amphibium die Cartilagine laterales mit den Bestandtheilen des Visceralskelets, so wird man sich daran zu erinnern haben, dass bei sämtlichen heute existirenden Formen das System der Kiemenbogen eine ganz erhebliche Umgestaltung und theilweise Reduction erfahren hat. Das sind Dinge, die bei der Besprechung der Ableitung des Thyreoids und des Epiglottisknorpels bereits gewürdigt wurden. Das Verhalten des Visceralskelets (Textfigur 27, p. 573) der Fische giebt uns aber die Möglichkeit, festzustellen, was hier verloren gegangen ist, und zu erkennen, dass das Fehlen eines ventromedianen Zusammenschlusses des oder der letzten Kiemenbogen und ihre Entfernung von der Medianebene bereits bei Perennibranchiaten und Gymnophionen (Textfigur 25 und 26, p. 572 durch Rückbildungsprocesse zu Stande gekommen ist. Wenn wir uns auf Grund dieser Erkenntniss das primitive Verhalten des Visceralskelets reconstruiren und mit dem ergänzten System die Cartilagine laterales in Vergleichung bringen, dann fügen sie sich unverkennbar als letztes in die Reihe der Visceralbogenpaare ein, in gleicher Weise, wie bei Fischen das siebente Paar der Visceralbogen das ganze System nach hinten zu abschliesst (Textfigur 27). Die Vergleichung zwischen beiden gewinnt erheblich an Wahrscheinlichkeit, wenn man mit GEGENBAUR berücksichtigt, dass der siebente Visceral- (fünfte Kiemen-)Bogen sich zum Theil schon innerhalb der Fischreihe als ein seiner alten Function enthobenes und für neue Leistungen anpassungsfähiges Gebilde zeigt.

Als Beweis für die Kiemenbognatur der Cartilago lateralis wurde schon von GEGENBAUR das Verhalten der Musculatur herangezogen. Auch WILDER erkannte deren Bedeutung und betonte, dass die an der Cartilago lateralis ansetzenden Muskeln sich als eine Wiederholung eines Theiles der den typischen Kiemenbogen zugehörigen Muskeln darstellen. Wie wir bei Besprechung der Muskeln noch genauer erörtern wollen, gilt dies besonders für den Musculus dorso-pharyngeus, den Dilatator laryngis, der sich an dem

Kehlkopfskelet in gleicher Weise verhält wie die Levatores arcuum an den Kiemenbögen (Textfigur 42, p. 604), und zweitens für den Laryngeus ventralis, der das Verhalten des dem Branchiale IV zugehörigen Hyo-pharyngeus an der Cartilago lateralis wiederholt. Dazu kommt dann schliesslich noch, dass der Nerv, welcher den Kehlkopf und seine Nachbarschaft versorgt, der Recurrens, sich als Ramus branchialis IV des Vagus, als Nerv des siebenten Visceral- (fünften Kiemen-)Bogens, also desjenigen Bogens erkennen lässt, dessen Skelet für die Ableitung der Cartilago lateralis in Betracht kommt.

Sucht man sich Rechenschaft darüber zu geben, welche Umstände bewirkten, dass der ehemalige siebente Visceralbogen am Skelet des Luftweges Verwendung fand, so wird man daran denken müssen, dass die Musculatur eine mächtige Rolle dabei gespielt haben wird. Schon in einem Zustand, in welchem der siebente Bogen noch seine ursprüngliche Bedeutung besass, werden seine Bewegungen nicht ohne Einfluss auf den Anfangstheil des Luftweges gewesen sein, der zwischen den ventralen Enden des Bogens lagerte. Damit besass jener Bogen eine neue Beziehung, die nach der Rückbildung der letzten Kiemenspalte und nach dem hierdurch erfolgten Verlust seiner alten Bedeutung ihn ganz in Anspruch nehmen, seine Erhaltung und Anpassung an den Luftweg ermöglichen konnte. Die mechanische Inanspruchnahme des Bogens war damit eine erheblich geringere geworden, und daraus folgte eine Abnahme seiner Mächtigkeit, wie wir sie an den Derivaten vorderer Visceralbögen, den Gehörknöchelchen in ähnlichem Maassstab beobachten können.

### Dritter Theil.

## Die Musculatur des Kehlkopfes.

Bei der Besprechung des primären Skelets des Kehlkopfes betonten wir bereits, dass es möglich ist, die dem Nervus recurrens gehörigen Kehlkopfmuskeln auf Muskeln des siebenten Visceralbogens (fünften Kiemenbogens) zurückzuführen, und sahen darin eine wichtige Stütze der Ableitung jener Skelettheile vom Visceralskelet der Fische. Es soll nun versucht werden, eine zusammenhängende Darstellung der Entwicklung dieser Muskelgruppe innerhalb der Thierreihe zu geben, dabei ordnen wir die hierher gehörigen Muskeln am zweckmässigsten nach ihrer hauptsächlichsten physiologischen Bedeutung und beginnen mit dem Erweiterer des Kehlkopfeinganges.

### I. Dilator laryngis.

#### a) Amphibien und Reptilien.

Der Dilator laryngis ist, wie die Untersuchung der Amphibien unzweideutig lehrt, von einem als Dorso-pharyngeus bezeichneten visceralen Muskel abzuleiten, und zwar ist es der orale Theil dieses Muskels, der sich im Kehlkopfföfner aller höheren Formen erhält<sup>1)</sup>. Im primitiven Verhalten entspringt

1) Die folgende Darlegung ist in den wesentlichen Punkten das Resultat meiner unter b und c citirten Untersuchungen.

der Muskel dorsal von der Fascie der Nackenmusculatur (Textfigur 42 *M. d.-ph.*), zieht als ein plattes Band von hier ventralwärts, umfasst seitlich den Pharynx, schiebt sich zwischen ihn und den Pericardialsack ein und befestigt sich am primären Kehlkopfskelet. Die Muskel schliesst sich unmittelbar an die Reihe der vorderen Levatores arcuum visceralium an (*M. lev. II—IV*), denen er in seinem ganzen Verhalten gleicht, er erscheint als hinterster derselben. So gelingt es, in letzter Linie den Dilatator auf einen Levator V, den Heber des in die Cartilago lateralis übergegangenen fünften Kiemenbogens zurückzuführen (vergl. H. H. WILDER a, 1892). Bestätigt wird dies durch seine Innervation durch den N. recurrens, den R. branchialis V. nervi vagi (s. u.).

Nicht nur in seiner Lagerung, sondern auch functionell gehört der Dorso-pharyngeus zu den Levatores arcuum. Diese wirken als Heber des Kiemenkorbes verengend auf die Kopfdarmhöhle. Auch nach der Rückbildung der Kiemenbogen, die im Gefolge der Metamorphose bei den Urodelen eintritt, prägt sich dies aus, indem der Levator IV in den Aufbau des Schlundverengerers, des Digastricus pharyngis, übergeht. So ist der Dorso-pharyngeus gleichfalls ein Schlundschliesser. Ein Blick auf die Anordnung des Muskels

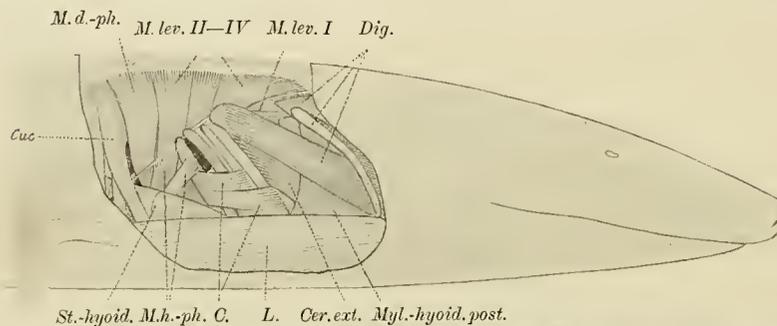


Fig. 42. *Amphiuma tridactylum*. Seitenansicht der Muskeln der Kiemenbogen nach theilweiser Entfernung des Digastricus (Depressor maxillae inferioris), 3/2. Von Skelettheilen sind die 4 Kiemenbogen (zwischen drittem und viertem die Kiemenspalte) und in Theil des Hyoidbogens sichtbar. *Cuc.* Cucullaris, *Dig.* Digastricus, *Cer. ext.* Cerato-hyoideus externus, *C.* Constrictores arcuum branchialium, *L.* Levator maxillae inferioris ascendens, *M. lev.* Musc. levatores arcuum, *M. d.-ph.* Musc. dorso-pharyngeus, *Myl.-hyoid. post.* Mylo-hyoideus posticus, *St.-hyoid.* Sterno-hyoideus. Aus E. G. c (Morph. Jahrb., XXVI, Taf. VIII, Fig. 1).

lehrt das (vergl. E. G. b, Fig. II, und c, Fig. IV). Aber auch die Sonderungen, die sich am Dorso-pharyngeus bei einzelnen Urodelen abspielen, zeigen es klar. Bei *Necturus* sehen wir nämlich, wie ein Theil seiner Fasern sich auf das innigste der Schlundwand anschliesst, indem sie dorsal und ventral von ihr mit denen der anderen Seite zusammentreffen, also ein geschlossener Muskelring zu Stande kommt. Auch bei den Salamandrinenlarven, vor allem

denen von *Salamandra maculosa* geben die caudalen Theile des Dorso-pharyngeus ihre Verbindung mit dem Kehlkopfskelet auf und stehen ganz ausschliesslich im Dienst der Verengung des Schlundes (vergl. E. G. c, Taf. VIII, Fig. 4). Diese Beobachtungen machen es sehr wahrscheinlich, dass die Levatores arcuum und mit ihnen der Dorso-pharyngeus theilweise zum Aufbau der Constrictores pharyngis der Säuger verwandt wurden.

Mit seiner Wirkung auf den Schlund vereinigt aber der Dorso-pharyngeus, wenigstens in seinem oralen, am Arytänoid befestigten Theil, die Leistung, den Kehlkopfeingang zu öffnen. So erscheint er als ein Zwitterding zwischen Pharynx- und Kehlkopfmuskel. In diesem, besonderes Interesse beanspruchenden indifferenten Zustand tritt er uns bei einer ganzen Anzahl von Arten entgegen, bei den Salamandrinen, auch nach der Metamorphose, bei *Siredon*, bei *Siren*; auch *Amphiuma* kann hierher gerechnet werden.

Die Entwicklung, die nun der Dilatator laryngis innerhalb der Thierreihe einschlägt, ist kurz dahin zu präzisiren, dass er seine Doppelfunction aufgibt und ausschliesslich in den Dienst des Kehlkopfes gestellt wird. Dieser Vorgang spielt sich in erster Linie unter einer Verlagerung des Muskelursprungs ab, die den Muskel seiner Beziehung zum Pharynx entkleidet und ihn gleichzeitig, seiner verhältnissmässig geringer werdenden Leistung entsprechend, kürzer werden lässt. Die Bahn, auf der der Ursprung des Dilatator ventralwärts rückt, bildet die Fascie der Rumpfmusculatur.

Schon bei *Necturus* entspringt ein mächtiger Theil der Muskel in der Höhe der seitlichen Pharynxwand. Dazu kommt bei *Proteus* eine Verlagerung des Ursprungs nach vorn. Der orale Theil des Dorso-pharyngeus entspringt an einer Stelle, die als der Ort des geschwundenen vierten Kiemenbogens deutlich erkennbar ist, während der übrige Theil noch von der Nackenfascie herabsteigt. Wir sehen weiter, dass bei *Ichthyophis* der Muskel das Kiemenskelet selbst erreicht. Der Dilator geht von dem Rest des vierten Kiemenbogens aus, der sich später mit dem dritten Bogen vereinigt. Die Wirkung des Muskels auf das Pharynxlumen ist dabei schon geringfügiger geworden. Die Wirkung auf den Kehlkopf ist die Hauptsache. Endlich zeigen die Anuren in ihrem ausgebildeten Zustand den Dilator jedes Einflusses auf die Gestalt des Pharynx entkleidet. Er entspringt dicht neben dem Kehlkopf an den Enden der Processus postero-mediales, jener auch als Columellae bezeichneten Fortsatzbildungen des Zungenbeines. Selbst auf das benachbarte Cricoid ist ein kleiner Theil des Muskels übergegangen. So treffen wir hier zum ersten Mal in der Thierreihe einen ganz einseitig differenzirten Kehlkopferweiterer an. In seinem Verhalten während des Larvenzustandes der Anuren finden wir aber noch einen unzweideutigen Hinweis auf ein primitives indifferentes Verhalten.

Bei den Anuren beobachten wir als einen besonderen Fortschritt im Verhalten des differenzirten Dilator laryngis den Beginn seines Ueberganges auf das Cricoid. Mit einem verwandten Verhalten können wir hier die Reptilien anschliessen, wenn auch selbstverständlich die Entwicklungsreihe nicht von den Anuren zu den Reptilien hinüberführt.

Aber nur eine Art zeigt, soweit bisher bekannt, noch einen verhältnissmässig primitiven Zustand, nämlich *Amphisbaena fuliginosa*. Schon bei der Besprechung der Beziehungen zwischen Kehlkopf und Zungenbein sahen wir, dass hier das hinterste (dritte) Paar der Hörner des letzteren dem Kehlkopf seitlich angelagert ist (p. 571). Von ihnen entspringt nun noch ein grosser Theil des Dilator, ein anderer ist bereits auf das Cricoid übergetreten, während zwischen beiden Ursprungsstellen noch Fasern von dem Ligament, welches das dritte Horn dem Cricoid anschliesst, ausgehen. So ist der Weg, auf welchem der Uebergang des Muskelursprunges zum Cricoid erfolgt, deutlich erkennbar.

Bei allen anderen Reptilien entspringt der Dilator nur vom Cricoid oder auch von den obersten Trachealringen, eine Thatsache, die schon damit zusammenhängt, dass der Kehlkopf über den Bereich der hinteren Bogen des Hyoids hinaus nach vorn verlagert ist<sup>1)</sup>. So treffen wir hier den Endpunkt einer Entwicklung, die durch den Nachweis verschiedener Etappen belegt werden kann.

Dass es einen Fortschritt bedeutet, wenn der Dilator seinen Ursprung am Cricoid besitzt, gegen welches das Arytänoid sich bewegt, liegt auf der Hand. Es bedarf keiner Hilfsaction, um die Ursprungsstelle zu fixiren, was stets erfolgen muss, solange der Muskel von einem mehr oder weniger beweglichen Theil des Visceralskelets ausgeht.

Von Wichtigkeit ist auch das Verhalten der Insertion des Dilators. Das Ursprüngliche ist, dass die Insertion den Seitenrand des Arytänoids einnimmt und dadurch die ventrale und dorsale Schliess-

1) Bei den Ophidiern besteht ein *Retractor laryngis*, der vom Zungenbein ausgeht, nach vorn zieht und an der Seite des vordersten Theiles der Trachea inserirt. Er wurde von DUBOIS auch zum System des Dilators gerechnet, da er von demselben Nerven innervirt werde wie die übrigen Kehlkopfmuskeln, nämlich vom *Laryngeus superior*. Abgesehen davon, dass der motorische Nerv des Larynx auch bei den Reptilien der *Laryngeus inferior* ist, ergiebt die Untersuchung der Nerven, dass der *Retractor laryngis* zum Gebiet der *Glossopharyngeus* gehört, der mehrfach mit dem *Laryngeus superior* verwechselt worden ist. Der *Retractor laryngis* hat also nichts mit den primitiven Kehlkopfmuskeln zu thun (E. G. c). Ein weiterer, als *Protractor laryngis* bezeichneter Muskel der Schlangen gehört dem Gebiet des Hypoglossus an und ist daher gleichfalls völlig von der eigentlichen Kehlkopfmusculatur zu trennen.

musculatur völlig von einander trennt. So stellt sie sich bei *Proteus* und *Necturus* dar (Textfigur 43—45 *M.d-ph.*) Das gleiche Verhalten treffen wir aber selbst auch bei Reptilien. Unter den Schlangen weist es z. B. *Tropidonotus natrix* auf (Textfigur 48).

In beiden Klassen geht von hier die Entwicklung im Allgemeinen gleiche Bahnen. Die Insertion beschränkt sich auf eine kleine Stelle des Arytänoids in der Nähe des Vorderrandes desselben, so dass die Hauptmasse der Schliessmuskeln caudal von ihr seine Lage hat. Bei den Salamandrinen, bei *Ichthyophis*, *Amphiuma*, den Anuren ist dies der Fall, ebenso auch bei der grossen Mehrzahl der Reptilien. *Coronella laevis* und *Amphisbaena* bieten dabei ganz interessante Uebergangszustände. Der ursprüngliche Bereich der Insertion ist noch erkennbar, indem ein Theil des Muskels am vorderen, ein zweiter Theil am caudalen Abschnitt des Arytänoids ansetzt.

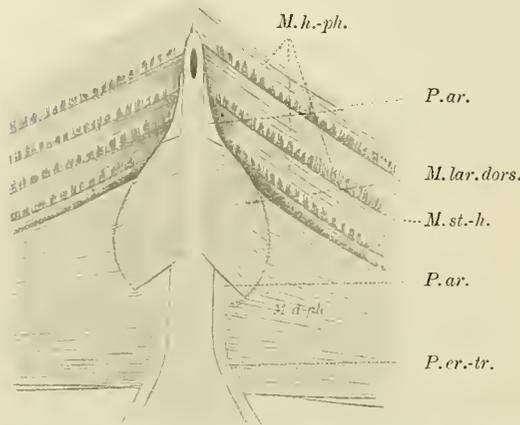


Fig. 43. *Proteus anguineus*. Kehlkopf, von der Dorsal-seite dargestellt, 20/1. *M.d-ph.* Musculus dorso-pharyngeus, *M.lar.dors.* M. laryngeus dorsalis, *M.h-ph.* M. hyo-pharyngeus, *M.st-h.* M. sterno-hyoideus, *P.ar.* Pars arytaenoidea cartilaginis lateralis, *P.er-tr.* Pars crico-trachealis cartilaginis lateralis. Nach E. G. c, Taf. VIII, Fig. 2.

Es erscheint aber im Hinblick auf das Verhalten der Säugethiere von Bedeutung, dass diese Entwicklung nicht eine ganz allgemeine ist. Bei einem Amphibium, bei *Siren lacertina*, das auch durch andere Verhältnisse für die vergleichende Anatomie des Kehlkopfes von besonderem Interesse ist, inserirt der Dilatator gerade am caudalen Theil der Pars arytaenoidea der Cartilago lateralis, und die grosse Masse der Schliessmuskeln liegt oral von dieser Stelle.

### b) Säugethiere. Zusammenfassung.

Bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* stellt sich der Dilatator laryngis in annähernd übereinstimmendem Verhalten dar (Taf. XVIII, Fig. 14 und 16 *Dil.*). Man erreicht ihn, sowie man die der Dorsalseite des Larynx anlagernden Theile der Pharynxwand entfernt. Er entspringt von dem caudalen Ende des zweiten Thyreoidbogens (*Th. II*), an seiner Befestigung am Cricoid (*Cr.*) und in unmittelbarem Anschluss hieran vom Cricoid selbst, und zwar scheint mir bei *Ornithorhynchus* (Taf. XVIII, Fig. 14) ein verhältnissmässig grösserer Theil auf das Cricoid übergegangen zu sein, als es bei *Echidna* der Fall ist (Taf. XVIII, Fig. 16). Der Muskel inserirt wie bei den höheren Formen am Processus muscularis des Arytänoids. Es liegt also hier, wie allgemein bei den Aplacentaliern und Cetaceen (DUBOIS), ein Kerato-crico = arytaenoideus vor.

M. WALKER hat den Muskel bei den Monotremen beschrieben, aber mit ihm einen Theil des Constrictorensystems, das unter ihm hinzieht, zusammengefasst. Dadurch erklärt sich die Angabe, dass ein Theil des Muskels am Procricoide Ansatz nehmen soll. Thatsächlich hat der Dilatator gar keine Beziehungen zu jenem Skelettheil.

Auch bei den Marsupialiern erscheint der Dilatator laryngis noch als Kerato-crico = arytaenoideus. Unter den placentalen Säugern vollzieht sich aber eine Concentration des Ursprungs auf das Cricoid, wie schon DUBOIS darlegte, während der Ursprung vom Thyreoid aufgegeben wird (M. crico-arytaenoideus

posticus)<sup>1)</sup>. Dabei sind durch die Angaben FÜRBRINGER's und DUBOIS' Uebergangszustände bekannt geworden (Cetaceen, Edentaten, *Dasyprocta*, *Hystrix*), bei denen noch mehr oder weniger bedeutende Theile des Muskels vom Thyreoid entspringen. Diese können dann wenigstens an ihrem Ursprung als ziemlich selbständige kleine Muskeln erscheinen, oder sie hängen ganz continuirlich mit dem Haupttheil, dem Crico-arytaenoideus, zusammen.

Selbst beim Menschen kommt es als Varietät noch vor, dass ein kleiner Kerato-arytaenoideus sich dem Crico-arytaenoideus anschliesst. Er tritt, wie FÜRBRINGER zeigte, gar nicht so selten auf. Er fand ihn unter 50 Kehlköpfen 3 mal. Wenn FÜRBRINGER in seiner so überaus sorgfältigen Untersuchung der Kehlkopfmuskeln zu der Auffassung kam, dass der Kerato-arytaenoideus vom Crico-arytaenoideus entstanden ist, während er eigentlich den ältesten Theil des Dilatator darstellt, so erklärt sich das daraus, dass FÜRBRINGER die nunmehr festgestellten niederen Zustände noch nicht zu seiner Deutung verwenden konnte.

Etwas seltener als der Kerato-arytaenoideus tritt beim Menschen ein Crico-thyreoides posticus auf, der auch bei Säugethieren, wohl als Varietät (*Myrmecophaga* und *Antilocapra*) beobachtet ist (vergl. FÜRBRINGER). Es ist wohl möglich, dass es sich hier wirklich nur um eine Abzweigung des Crico-arytaenoideus handelt. Dass der Muskel mit dem Dilatator zusammengehört, ist jedenfalls sicher. Ueberblickt man die Reihe der Säugethiere, so sieht man, dass der Cricoidursprung des Dilatator eine Erwerbung ist, die zum grössten Theil erst innerhalb der Klasse gewonnen wird. In dem ursprünglichsten bei den Säugern noch bestehenden Verhalten entspringt der Muskel nur mit einem Theil vom Cricoid, mit einem anderen vom Thyreoid, also von einem Bogen des Visceralskelets. Damit schliesst sich sein Verhalten an Zustände an, die bei den Amphibien vertreten sind. Die Reihe der phyletischen Entwicklungsstadien des Dilatator, welche die Untersuchung der Amphibien erkennen lässt, setzt sich also bei den Säugethieren fort, ähnlich, wie es auch bei den Reptilien der Fall ist.

Verfolgen wir vom Monotremenzustand den Gang der Entwicklung rückwärts, so lehren uns die Erfahrungen, die die Untersuchung der Amphibien und Reptilien gewinnen lässt, dass vor dem Beginn des Ueberganges des Muskelursprunges auf das Cricoid ein Zustand lag, in welchem ein Theil des Visceralskelets allein den Muskel entsandte. Auch dieses Verhalten ist aber nicht das ursprünglichste, es ist vielmehr abzuleiten von einem noch primitiveren, das nur noch einzelne Amphibien bewahrt haben, bei denen der Muskel innerhalb der Reihe der Levatores arcuum branchialium von der Nackenfascie entspringt.

Eine gemeinsame Betrachtung der Amphibien, Reptilien und Säuger ergibt demnach, dass von dem Urzustand, in dem uns der Muskel in seinen ältesten Beziehungen erkennbar vorliegt, mehrfache Wege ausgehen, die, verschieden laufend, doch einem gleichartigen Ziele zustreben. Mehrfach in der Phylogenese wurde der primitive Ursprung von der Nackenfascie (Textfigur 42) aufgegeben, und erfolgte der Uebertritt auf das Visceralskelet. Verschiedene Theile desselben werden hierzu genommen, je nach dem Zustand, in dem es sich darbot, bei den Gymnophionen ist es der vierte Kiemenbogen, bei den Anuren ein secundärer Auswuchs des Hyoidkörpers, bei den Vorfahren der Reptilien (vergl. *Amphisbaena*) der zweite, bei denen der Säuger der dritte Kiemenbogen (fünfte Visceralbogen). Nachdem dieser Schritt gethan, erfolgt wiederum mehrfach in der Thierreihe der Uebertritt auf das Cricoid, für welchen die nahe Anlagerung des betreffenden Kiemenbogens an den Kehlkopf Vorbedingung war. Schon bei den Anuren gewinnt ein Theil des Muskels diese Befestigung, bei den Reptilien und Säugethieren tritt innerhalb jeder Klasse der gesammte Muskel ganz auf den Ringknorpel über.

1) Es sei hier erwähnt, dass der Crico-arytaenoideus posticus des Menschen nicht nur als Dilatator laryngis functionirt, sondern jedenfalls, indem er durch die Bewegungen des Arytänoids die Spannung der Stimmbänder beherrscht, auch phonatorische Bedeutung hat (vergl. JURASZ b). Für diese Leistung des Muskels ist eine Varietät desselben, die in der Anmerkung zu p. 607 besprochen ist, von Bedeutung.

Endlich sei noch darauf hingewiesen, dass auf dem Verhalten der Insertion des Dilator eine Besonderheit der Säugethiere beruht. Während im primitiven Zustand die Insertion des Muskels in langer Linie an der Seite des Arytänoids (Textfigur 43) erfolgt, vollzieht sich innerhalb der Klasse der Amphibien und

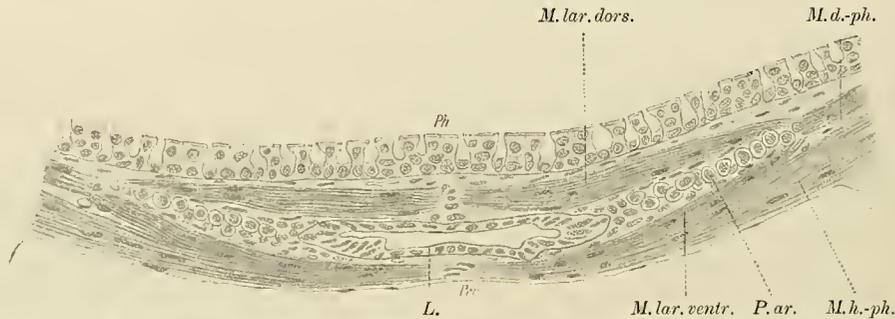


Fig. 44. *Necturus (Menobranchnus) lateralis*. Junges Exemplar (43 mm). Querschnitt durch den Kehlkopf, 130/1. *P.ar.* Pars aryaenoidea der Cartilago lateralis (Anlage derselben), *M.lar.dors.* und *ventr.* Musculus laryngeus dorsalis und ventralis, *M.d.-ph.* M. dorso-pharyngeus, *M.h.-ph.* M. hyo-pharyngeus, *L.* Lumen des Kehlkopfes, *Per.* Pericardialsack, *Ph.* Pharynx. (Nach Fig. 18 aus E. G. c.)

der Reptilien, in jeder selbständig, eine Beschränkung derselben auf das vorderste Ende des Stellknorpels, bei den Säugern dagegen giebt der caudale Theil des Arytänoids die bleibende Insertionsstelle ab<sup>1)</sup>. Nur bei einer niederen Form, bei *Siren*, verhält sich die Muskelinsertion ähnlich wie bei den Säugethiern.

## II. Constrictores laryngis.

### a) Amphibien und Reptilien.

Im primitivsten Zustand findet sich die Schliessmuskulatur<sup>2)</sup> des Kehlkopfes unter den Amphibien bei *Proteus* und *Necturus* (Textfigur 44 und 45). Sie besteht aus 4 Quadranten, die seitlich durch die

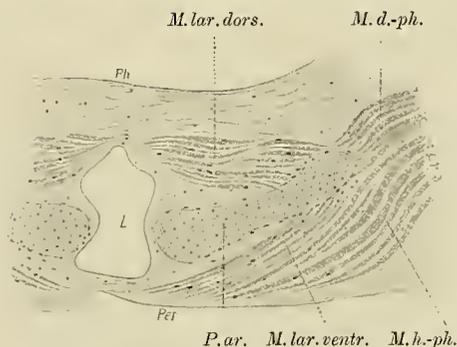


Fig. 45. *Proteus anguineus*. Querschnitt durch den Kehlkopf, 50/1. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 44. (Nach Fig. 20 aus E. G. c.)

Insertion des Dilator (Dorso-pharyngeus, *M.d.-ph.*), dorsal und ventral durch eine Raphe von einander getrennt sind. Man hat also ein dorsales und ventrales Paar von Muskeln zu unterscheiden, die als *Mm. laryngei dorsales* und *ventrales* bezeichnet werden können (*M.lar.dors.* und *ventr.*). Lateral sind beide Paare an der Pars aryaenoidea des Seitenknorpels (*P.ar.*) befestigt.

Besonders auffallend ist, dass die Muskeln eine ungemein flache Anordnung zeigen. Sie verlaufen in der Strichrichtung der ventralen Theile des Dorso-pharyngeus und der des Hyo-pharyngeus, einer mächtigen Muskelplatte, die sich zwischen den letzten Kiemenbögen ausspannt (*M.h.-ph.*). Der Dorsalseite dieses Muskels ist der vorderste Theil des Luftweges (*L.*) und

1) Von Interesse gerade für diesen Punkt ist eine Varietät des *Crico-arytaenoideus posticus*, die ich auf dem Heidelberger Präparatssaal beobachtete. Während die Hauptmasse des Muskels der linken Seite in normaler Weise am *Processus muscularis* inserirte, zweigte sich in der Gegend seines oralen Randes ein breites Bündel ab, das an den oberen Theilen des Arytänoids, zwischen den Befestigungen des *Interarytaenoideus* und *Thyreio-arytaenoideus lateralis* ansetzte. So nahm die Befestigung des Dilator fast die ganze Länge der äusseren Kante des Stellknorpels ein, wie es als ursprünglich vorauszusetzen ist.

2) Die Darstellung des Aufbaues der Schliessmuskulatur des Amphibien- und Reptilienkehlkopfes stützt sich auf meine unter a und c angeführten Untersuchungen. Angaben über die Constrictoren finden sich ferner bei EUG. DUBOIS, J. G. FISCHER, J. HENLE, R. WIEDERSHEIM und H. H. WILDER. Vergl. die Zusammenstellung in E. G. b, p. 60. Bei der Frage nach der Ableitung der Schliessmuskulatur wurde die Auffassung WILDER's gebührend berücksichtigt.

damit auch der Laryngeus ventralis beider Seiten, zum Theil, wenigstens aufgelagert. Bemerkenswerth ist ferner die relative Länge der Fasern der Constrictoren. So weist das ganze Verhalten beider Muskelpaare darauf hin, dass sie ihre Wirkung nicht auf den Kehlkopf beschränken. Sie werden, wenn sie sich contrahiren, dessen Lumen allerdings schliessen und damit antagonistisch zum Dilator wirken. Offenbar sind sie aber auch fähig, gemeinsam mit jenem in Thätigkeit tretend, seine den Schlund verengernde Wirkung zu unterstützen.

Einen directen Beweis für die letztere Seite ihrer Wirksamkeit gewährt ihre Differenzirung bei den Larven der Salamandrinen (Textfigur 46). Dort haben die Mm. laryngei, ohne dabei ihre primitive Anordnung aufzugeben, mit einem Theil ihrer Fasern die Befestigung an dem schmaler werdenden Arytänoid eingebüsst und sind mit Theilen des Dorso-pharyngeus (*M. d.-ph.*) zusammengetreten. In solcher Combination haben sie ihre Wirkung auf das Kehlkopflumen verloren und können nur noch an der Verengung des Schlundes theilnehmen. Dass sie hier aber ohne Aenderung ihrer Anordnung ausschliesslich in diesem Sinne verwendet werden, beweist, dass dieselbe Leistung ihnen auch früher wenigstens als ein Theil ihrer Thätigkeit zugekommen sein muss. So stehen die Constrictoren des Kehlkopfes ganz ähnlich wie die Erweiterer ursprünglich in doppelter Beziehung. Es sind Zwitterbildungen zwischen Kehlkopf- und Schlundmuskeln.

Dadurch wird man dazu geführt, ihre Ableitung von Kiemenmuskeln zu versuchen<sup>1)</sup>. Dabei kommt in erster Linie ihre Innervation durch den Recurrens in Betracht, die die Muskeln von vornherein einem ehemaligen fünften Kiemenbogen zuweist

(s. u.). Im Speciellen ist die bedeutende Uebereinstimmung, die zwischen dem Laryngeus ventralis und dem Hyo-pharyngeus besteht, beachtenswerth. Das Verhalten, das letzterer am vierten Kiemenbogen zeigt, wiederholt der Laryngeus ventralis am fünften, in das primäre Kehlkopfskelet übergegangenen Bogen in auffallender Weise. Wie der Hyo-pharyngeus vom Arcus IV, entspringt er vom Arytänoid; genau wie jener verlaufend, tritt er mit dem anderseitigen in einer Raphe zusammen. So schliesst er sich an die eigentlichen Kiemenmuskeln unmittelbar an, indem er ihre Reihe caudalwärts fortsetzt (WILDER e).

Es besteht nun bei Fischen (Ganoiden) ein als Interarcualis (B. VETTER) oder Transversus ventralis posterior (ALLIS) bezeichneter Muskel, der geradezu als Vorläufer des Laryngeus ventralis gelten kann. Er entspringt vom fünften Kiemenbogen, dem Vorläufer des primären Kehlkopfskelets, geht dicht unter der Pharynxwand horizontal medianwärts und tritt wie der Laryngeus ventralis mit dem Muskel der anderen Seite in einer Naht zusammen. Die Innervation des Muskels durch einen der hintersten Aeste des Vagus würde seiner Vergleichung mit dem Laryngeus auch förderlich sein. So scheint also der Laryngeus ventralis von einem solchen Interarcualis abzustammen.

Weniger verständlich ist die Ableitung des Laryngeus dorsalis. Ob er genetisch mit dem Laryngeus ventralis etwas zu thun hat (WILDER) oder nicht am Ende vom Dorso-pharyngeus abstammt, möge dahingestellt bleiben.

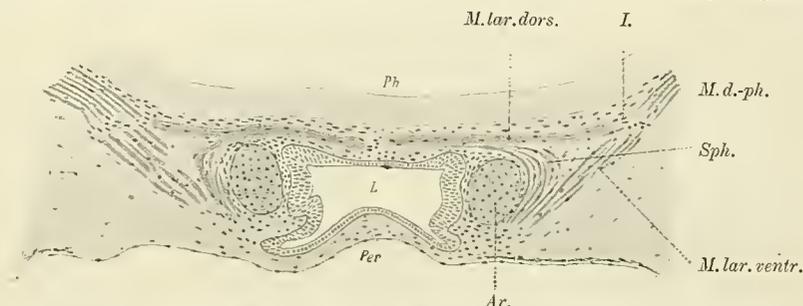


Fig. 46. *Triton alpestris*. Larve. Querschnitt durch den Kehlkopf, 90/1. Der ventrale Zusammenschluss der Mm. laryngei ventrales und des Sphincter fällt vor die Schnittebene. Ar. Arytänoid. Bezeichn. s. Erklärung zu Fig. 44. (Nach Fig. 23 aus E. G. c.)

1) Ein Versuch in dieser Richtung wurde zuerst von mir (E. G. b 1894) unternommen und später von H. H. WILDER in obiger Weise durchgeführt, nachdem er seine ursprüngliche Ansicht, die Schliessmuskeln von der glatten Musculatur des Darmrohres ableiten zu können (a, 1892), aufgegeben hatte.

Wir kehren jetzt zur Besprechung der Schliessmuskeln selbst zurück. Die Richtung, welche ihre Entwicklung vom ursprünglichsten Zustand aus einschlägt, ist eine ähnliche wie die des Dilatators d. h. sie geben ihre Beziehungen zum Pharynx zu Gunsten einer ausschliesslichen Wirkung auf den Kehlkopf auf, indem sie dabei ihre flache Anordnung verlieren.

Bei einer Art, *Siren lacertina* (Textfigur 47), erhalten sich die Mm. laryngei noch fast völlig gesondert, nur umschliessen sie in mehr ringartiger Anordnung das Kehlkopflumen<sup>1)</sup>. Die seitliche Trennung der Laryngei dorsales und ventrales ist bestehen geblieben, obwohl sie nicht mehr in ganzer Ausdehnung durch den Dilatator getrennt werden. Vorn schiebt sich ein vom Arytänoid ausgehendes Sehnenblatt, hinten das Arytänoid selbst zwischen beide ein. Aehnlich scheinen die Dinge bei *Menopoma* (FISCHER, WILDER) zu liegen.

Bei allen übrigen Urodelen sind die Laryngei ventrales und dorsales nach Fortfall ihrer Trennung durch den Dilatator seitlich mit einander verschmolzen. Dadurch besteht die Schliessmusculatur aus einem paarig gebauten Ringmuskel, der sich caudal von der Insertion des Dilatator um den Kehlkopf herumlegt.

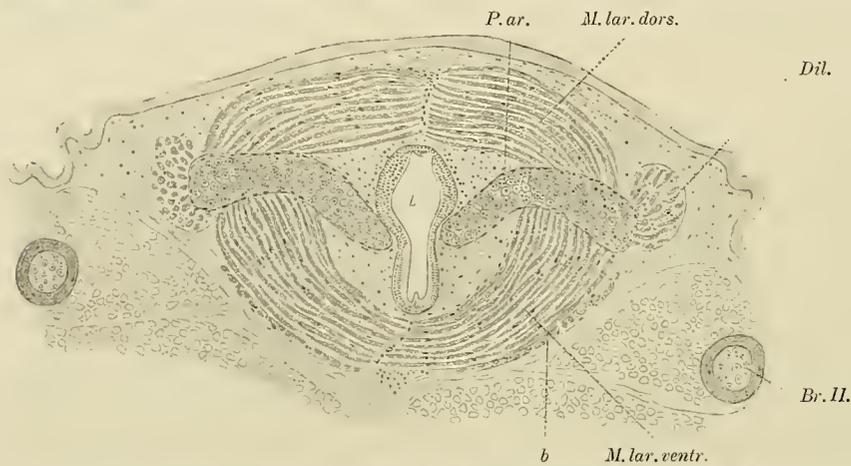


Fig 47. *Siren lacertina*. Junges Exemplar. Querschnitt durch den Kehlkopf, 35/1. Dil. Dilatator laryngis, b vorderster Theil des Dorso-trachealis, der an der Ventralseite des Kehlkopfes ausstrahlt (s. E. G. c). Sonstige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 44. (Nach Fig. 10 aus E. G. c.)

Dorsal und ventral hängen beide Hälften desselben in einer Naht zusammen<sup>2)</sup>. Man bezeichnet den Muskel dann als Sphincter laryngis.

Allgemein erhalten sich aber noch einzelne Theile der Mm. laryngei gesondert (Textfigur 46), ohne in der Masse des Sphincter (*Sph.*) aufzugehen. Es können Theile des Laryngeus dorsalis (*M. lar. dors.*) und ventralis (*M. lar. ventr.*) oder nur des

letzteren erhalten bleiben, die an der Ansatzstelle des Dorso-pharyngeus entspringen und sich dem Sphincter anschliessen (vergl. oben p. 609).

Es ergibt sich also, dass der paarige Ringmuskel nicht, wie früher vielfach angenommen wurde, den ursprünglichsten Zustand, sondern im Gegentheil eine secundäre Bildung darstellt, indem zwei Muskeln jederseits in einer Sphincterhälfte aufgegangen sind.

Bei den Anuren fehlt endlich jede Andeutung von einem primitiven Zustand. Es besteht bei den Larven ein einfacher paariger Ringmuskel, der beim ausgebildeten Thiere eine erhebliche Complication erfährt. Hiervon erscheint für uns von Bedeutung, dass zum ersten Mal in der Thierreihe ein Theil der Schliessmuskeln mit ihrem ventralen Ende am Skelet Befestigung erhalten. Ein vorderer Theil des Sphincter laryngis entspringt von den hinteren Fortsätzen des Zungenbeins.

1) Die erste richtige Darstellung der Constrictoren von *Siren* gab WILDER (b). Allerdings beurtheilte er damals den Laryngeus dorsalis als den Dilatator laryngis.

2) Ich glaubte früher (E. G. b), dass der Sphincter laryngis sich allgemein nur vom Laryngeus ventralis aus bildet, indem dessen Fasern, um das Arytänoid herumgreifend, die Dorsalseite des Kehlkopfes erreichen. Nunmehr schliesse ich mich in der oben gegebenen Darstellung WILDER an. (Vergl. E. G. c, I, p. 319.)

In sehr verschiedener Gestaltung tritt uns die Schliessmuskulatur bei den Reptilien entgegen.

Bei *Tropidonotus natrix* bestehen noch die 2 Paare der Mm. laryngei selbständig und in ganz ähnlicher Anordnung wie bei *Siren lacertina* (Textfigur 48). Laryngeus dorsalis und ventralis werden hier durch den Dilatator laryngis (*Dil.*) gänzlich von einander getrennt. Auch unter den Eidechsen fand sich bei *Amphisbaena fuliginosa* das Gleiche vor, obwohl der Dilatator nicht mehr in der ganzen Länge des Arytänoids Befestigung nimmt.

In der grossen Mehrzahl der Fälle ist aber die seitliche Trennung der Muskeln gänzlich aufgegeben. Es besteht also wie bei vielen Amphibien ein paariger Sphincter.

Es lassen sich aber Uebergangszustände vom primitiven zu jenem abgeleiteten Verhalten leicht nachweisen. Unter den Schlangen war bei *Coronella* an einem Theil des Kehlkopfes die seitliche Trennung erhalten geblieben, an einem anderen geschwunden. Bei *Crocodilus biporcatus* sind Laryngei ventrales und dorsales nur mit ihren vordersten und hintersten Theilen mit einander verschmolzen. Zwischen diesen Bezirken sind sie völlig von einander gesondert. Endlich fand sich bei *Chelonia midas* und *Sphargis coriacea* nach vorn ein selbständig gebliebenes Bündel des Laryngeus ventralis.

So bestehen bei allen Ordnungen der Reptilien noch deutliche Hinweise darauf, dass sich auch bei ihnen allgemein die Schliessmuskulatur aus 4 Quadranten aufbaute. In jeder der Ordnungen der Reptilienklasse scheint dann selbständig die Ausbildung eines paarigen Ringmuskels unter Verschmelzung der Laryngei vor sich gegangen zu sein.

In grosser Verbreitung haben bei den Reptilien die Schliessmuskeln an der Ventralseite des Kehlkopfes Befestigung an Skelettheilen gewonnen. Bei einigen Lacertiliern freilich treffen sie noch in ursprünglicher Weise nur in einer Naht zusammen (*Lacerta*, *Anguis*); lagert sich aber der Kehlkopf inniger dem Hyoid auf, so nehmen die Muskeln an diesem Ursprung (*Platy-dactylus*, *Cyclodus*, Schildkröten).

Andererseits kann der ventrale Muskelursprung auch auf das Cricoid übergehen. Das ist der Fall bei *Amphisbaena fuliginosa*. Die vordersten Fasern des Laryngeus ventralis gehen vom Zungenbeinkörper aus, die folgenden Theile von einer Raphe, die vom Hyoidkörper zum Cricoid verläuft, und die hintersten endlich vom Cricoid selbst. Aehnliche Verhältnisse bestehen auch bei den Crocodilen (*Crocodilus biporcatus*). Während oral die Schliessmuskeln ventral vom Kehlkopf in einer Raphe zusammenschliessen, gehen sie caudalwärts auf die Seite des Ringknorpels über.

Endlich ist erwähnenswerth, dass bei einer Form (*Amphisbaena*) der Laryngeus dorsalis eine Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten zeigt, die wir ähnlich auch bei den aplacentalen Säugern finden werden. Während nämlich die Hauptmasse des Muskels von der medianen Raphe dorsal vom Larynx zum Arytänoid zieht, gehen die hintersten Fasern zum Cricoid. Der Uebertritt auf diesen Knorpel hat bei dem primitiven Zusammenhang zwischen dem Arytänoid und Cricoid nichts Auffallendes.

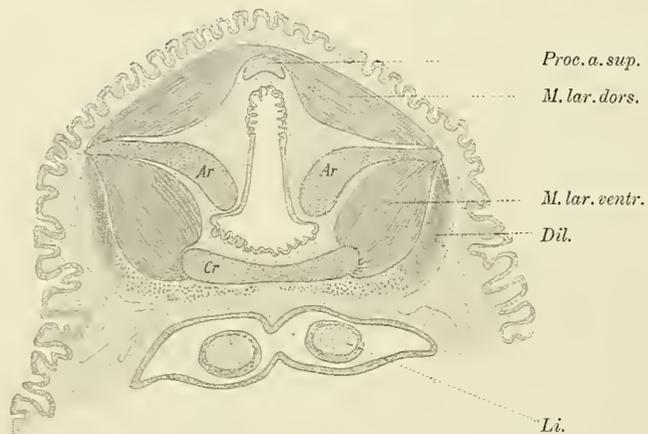


Fig. 48. *Tropidonotus natrix*. Querschnitt durch den Kehlkopf, 35/1. *Ar.* Arytänoid, *Cr.* Cricoid, *Proc. a. sup.* Processus anterior superior des Cricoids, *Li.* vorderer Zipfel der Zunge, *Dil.* Dilatator. Sonstige Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 44. (Nach Fig. 6 aus E. G. c, II.)

### b) Säugethiere. Zusammenfassung.

Die beiden Arten der Monotremen zeigen im Aufbau der Schliessmusculatur ein in der Hauptsache gleichartiges, nur in nebensächlichen Einzelheiten verschiedenes Verhalten.

Bei *Ornithorhynchus* (Taf. XVIII, Fig. 14, 15, 17) besteht sie jederseits aus zwei Segmenten, einem ventralen und einem dorsalen, zwischen welche sich seitlich das Arytänoid einschiebt.

Das dorsale Segment wird zum grossen Theil vom Dilatator überlagert (Taf. XVIII, Fig. 14) und erst nach seiner Entfernung ganz sichtbar (Taf. XVIII, Fig. 15). Es repräsentirt einen Ary-crico=procricoideus (Taf. XVIII, Fig. 14 *M.ar.-cr. = procr.*). Als dorsale Befestigung dient ihm das Procricoid (*Procr.*). An ihm entspringen die vorderen Theile des Muskels kurzsehnig, die hinteren langsehnig. Nur die vordersten Fasern gehen von einer ganz kurzen Raphe aus, die sich an den oralen Rand des Procricoids anschliesst. Vom Procricoid zieht der Muskel jederseits schräg ventralwärts. Sein oraler Theil erreicht das Arytänoid und nimmt in langer Linie an ihm Befestigung. Er wird also als *M. ary=procricoideus* bezeichnet werden (Taf. XVIII, Fig. 15 und 17 *M. ar. = procr.*). An die hintersten Fasern desselben, die am Processus muscularis (*Prosc. musc.*) inseriren, schliesst sich der caudale Theil des dorsalen Segmentes, der am Cricoid befestigt ist, also einen Crico=procricoideus vorstellt (Taf. XVIII, Fig. 15 und 17 *M. cr. = procr.*). Der Crico=procricoideus lässt wieder zwei Abschnitte unterscheiden, einen oralen und einen caudalen. Beide divergiren vom Procricoid gegen ihre Ansatzstelle am Ringknorpel. Der vordere Theil (Taf. XVIII, Fig. 17 *M. cr. = procr.*) läuft im Anschluss an den Ary-procricoideus lateral- und ventralwärts und befestigt sich an der Seitenfläche des Cricoids dicht hinter dem Processus muscularis. Er setzt hier die ventrale Ansatzlinie des Ary=procricoideus unmittelbar fort. Die caudale Portion des Crico=procricoideus (*M. cr.-procr.*) zieht schräg lateral- und caudalwärts zur Hinterfläche des Ringknorpels.

Das ventrale Segment des Constrictor entspringt von der Dorsalseite der Copula des Thyreoids, dann weiter von einer Raphe, die zum Vorderrand des Cricoids hinführt (Taf. XVII, Fig. 6), endlich in langer Linie vom Cricoid selbst. Laterale Theile des Muskels haben an dem dicht dem Kehlkopf angeschmiegtten zweiten Bogen des Thyreoids Ursprung genommen. Der Muskel verdient also in seiner Gesamtheit den Namen eines Thyreo-crico=arytaenoideus (Taf. XVIII, Fig. 14, 15, 17 *M. th.-cr. = ar.*).

Was die Wirkung der beschriebenen Muskeln anlangt, so ist es wohl klar, dass der Thyreo-crico=arytaenoideus zusammen mit dem Ary=procricoideus die beiden Arytänöide einander nähert und dadurch den Kehlkopfeingang schliesst. Dabei wird der Ursprung des dorsalen Segmentes, das Procricoid, durch den Crico-procricoideus in seiner Lage fixirt, auch wenn der Ary=procricoideus in Thätigkeit tritt.

Auch bei *Echidna* unterscheiden wir an der Schliessmusculatur als ventrales Segment einen Thyreo-crico=arytaenoideus und als dorsales einen Ary-crico=procricoideus (Textfigur 49).

Der Thyreo-crico=arytaenoideus (Taf. XVIII, Fig. 16 und 18 *M. th. cr. = ar.*) entspringt ebenso wie bei *Ornithorhynchus* von der Copula des Thyreoids (*Th.-Co.*), die beiderseitigen Muskeln dicht neben einander. Am caudalen Rande der Copula geht der Ursprung auf eine Raphe über, die, beide Muskeln trennend, zum Vorderrand des Cricoids hinzieht (Taf. XVIII, Fig. 11). Damit gelangt der Muskelursprung auf den oralen Cricoidrand selbst und entspringt hier mit einigen Fasern (Textfigur 49). Ausgiebiger als bei *Ornithorhynchus* sind aber auch Theile des Muskels auf den zweiten Bogen des Thyreoids übergegangen. Die ganze äussere Lage des Muskels entspringt von diesem dem Kehlkopf innig angeschmiegtten Skelettheil. Der Muskel inserirt an der nach vorn gerichteten Fläche des Arytänoids in der Nähe der lateralen Kante, abwärts bis zum Processus muscularis.

Das dorsale Segment, der Ary-crico = procricoideus, zeigt in seinem vorderen Theil, dem Ary-procricoideus, keine Besonderheit (Taf. XVIII, Fig. 16, 18 und Textfigur 49 *M. ar. = procr.*). Dagegen ist der hintere Abschnitt, der Crico = procricoideus, hier viel stärker entwickelt als bei *Ornithorhynchus* (Fig. 16 und 18 *M. cr.-procr.*). Er bedeckt in Folge dessen eine grössere Fläche des Ringknorpels als dort. Aber auch hier lässt er zwei Portionen unterscheiden, deren Befestigung am Cricoid durch eine Lücke getrennt sind. Die hintere Portion hat ihre Ansatzstelle am Cricoid bis an die Crico-thyreoidverbindung vorgeschoben, von der sie bei *Ornithorhynchus* ein ganzes Stück entfernt blieb (Taf. XVIII, Fig. 16 und 18 *M. cr. = procr.*<sup>1)</sup>). Ihre Fasern laufen aber auch hier vom Procricoideus aus vor allem in caudaler Richtung, mit Abweichung in lateralem und ventralem Sinne. Die vordere Portion des Crico-procricoideus (*M. cr. = procr.*<sup>1)</sup>) entspringt weiter ventral an der Seite des Cricoids als bei *Ornithorhynchus* und zieht von hier hinter dem Processus muscularis des Arytänoids her zum Procricoideus empor. In Folge ihres tiefen Ursprunges, ventral vom Niveau des Processus muscularis kommt sie in unmittelbarem Anschluss an den Thyreo-crico = aryaenoideus, und eine deutliche Abgrenzung beider Segmente der Schliessmuskulatur gegen einander ist damit an dieser Stelle unmöglich geworden. An die caudalen Fasern des Thyreo-crico = aryaenoideus und des Ary = procricoideus schliessen sich unmittelbar die des Crico = procricoideus. Beide Muskeln scheinen nach hinten von jenem fortgesetzt zu werden. Einzelne Fasern, die vom zweiten Bogen des Thyroids entspringen, also wohl sicher dem ventralen Segment angehören, mischen sich dem Crico = procricoideus bei<sup>1)</sup>.

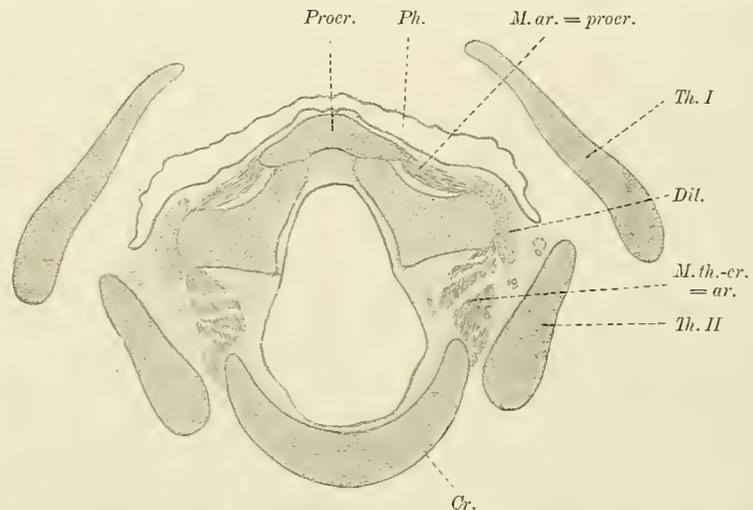


Fig. 49. *Echidna*. Beuteljunges (17 cm). Querschnitt durch den Kehlkopf. *Ar.* Arytänoid, *Cr.* Cricoid, *Procr.* Procricoideus, *Ph.* Pharynx, *Dil.* Dilator, *M. th.-cr. = ar.* M. thyreo-crico = aryaenoideus, *M. ar. = procr.* M. ary-procricoideus.

Vergleicht man die Schliessmuskeln der Monotremen mit denen der Amphibien und Reptilien, so erkennt man sofort ihre Uebereinstimmung mit den primitiven Muskelpaaren. Die beiden Mm. thyreo-crico = aryaenoidei entsprechen den Mm. laryngei ventrales. Als Besonderheit weisen sie nur eine ventrale Befestigung an Skeletttheilen auf, welche die Mm. laryngei bei Amphibien noch nicht besitzen, aber schon bei Anuren und in ausgedehntem Maassstabe bei Reptilien erwerben. Ebenso einleuchtend ist die Uebereinstimmung zwischen dem dorsalen Muskelpaar, den Mm. ary-crico = procricoidei und den Mm. laryngei dorsales. Eine Eigenthümlichkeit der Monotremen ist hier der Ansatz der Muskeln am Procricoideus, für welches bei niederen Formen kein Homologon besteht. Der Uebergang eines Theiles der dorsalen Muskeln auf das Cricoid kann ihre Homologisirung mit den Mm. laryngei dorsales nicht hindern; finden wir doch schon bei *Amphisbaena fuliginosa*, dass die hintersten Theile des Laryngeus dorsalis sich ähnlich verhalten (s. o.).

1) Was die Literatur über die Schliessmuskeln der Monotremen anlangt, so findet sich bei M. WALKER eine Darstellung derselben. Wir sahen schon oben, dass hier der Crico-procricoideus zum Dilator gerechnet wurde, so dass der Ary-procricoideus von ihm getrennt wird. Für die ventralen Theile der Schliessmuskeln giebt W. an, dass sie zum Theil am Körper des Thyroids und am zweiten Bogen desselben entspringen, während wenige Fasern vom Cricoid ausgehen. DUBOIS sagt nur kurz, dass bei den Aplacentaliern das ventrale Segment der Constrictoren (Thyreo-crico = aryaenoideus) hinter dem Arytänoid in das dorsale (Ary-crico = procricoideus) übergeht.

Es sei hier gleich darauf hingewiesen, dass auch die Entwicklungsgeschichte der Constrictoren von *Echidna* darauf hinweist, dass ihre laterale Trennung ein ursprünglicher Zustand ist.

Wird die Berechtigung anerkannt, die *Mm. laryngei* in den Muskeln der Monotremen wiederzusehen, so ist es auch klar, dass *Ornithorhynchus*, der eine scharfe seitliche Trennung des dorsalen und ventralen Segments aufweist, den primitiven Zustand erhalten hat, während *Echidna*, bei der die Grenze zwischen beiden hinter dem Bereich des Arytänoids verwischt ist, ein secundäres Verhalten zeigt.

Die Schliessmuskeln der Marsupialier stimmen mit denen der Monotremen in hohem Grade überein, so dass DUBOIS Recht hat, beiden Gruppen den Besitz des Thyreo-crico = aryaenoideus und Ary-crico = procricoideus zuzusprechen. Sie entsprechen den beiden Paaren der *Mm. laryngei*.

Auch bei den Beutelhieren hat das dorsale Segment der Constrictoren einen starken Zuwachs in caudaler Richtung erfahren. Seine Fasern spannen sich nicht nur zwischen Procricoide und Arytänoid aus und bilden somit einen Ary-procricoideus, sondern sie ziehen im Anschluss an diesen Muskel auch in schräger Richtung zur Aussen- und Hinterfläche des Cricoids, so dass ein sehr mächtiger Crico-procricoideus zu Stande kommt. Das geht auch aus der Darstellung KÖRNER's hervor. Die Befestigung des Crico = procricoideus am Ringknorpel schliesst dicht an die Ursprünge des Thyreo-crico = aryaenoideus vom gleichen Skelettheil an<sup>1)</sup>.

Für die Placentaliere hat FÜRBRINGER bereits den Nachweis geführt, dass bei ihnen ursprünglich das Constrictorensystem durch das Arytänoid eine vollkommene seitliche Trennung besass. Alle Verbindungen, die zwischen dem ventralen und dorsalen Segment bestehen, lassen sich als secundäre Bildungen erweisen. Der ventrale, den *Mm. laryngei* ventrales homologe Abschnitt der Schliessmuskeln wird durch den Thyreo- und Crico-aryaenoideus lateralis<sup>2)</sup> repräsentirt, die bei den Placentaliern ursprünglich von einander gesondert sind, erst beim Menschen zusammenschliessen. Das dorsale Segment, das den *Laryngei* dorsales entspricht, besteht ursprünglich auch aus Muskelbündeln, die vom Procricoide jederseits zum Arytänoid verlaufen, also einen Ary-procricoideus bilden. Von diesem Zustand aus führen alle möglichen Uebergänge zur Bildung des Interaryaenoideus, der sich ohne mediane Unterbrechung zwischen den Arytänoiden ausspannt (FÜRBRINGER). Alle Verbindungen, die sich zwischen den beiden Segmenten der Constrictoren herausbilden, liegen oral von der Insertion des Dilator.

Der Unterschied zwischen Aplacentaliern und Placentaliern besteht also in zwei Punkten. Erstens ist der dorsale Theil der Constrictoren bei den höheren Abtheilungen verhältnissmässig geringer ausgebildet. Es fehlt der den Monotremen und Marsupialiern zukommende Crico-procricoideus. Wie weit das mit dem allmählichen Schwund des Procricoide in Zusammenhang steht, ist vor der Hand nicht zu sagen. Zweitens bestehen bei Placentaliern oral von der Insertion des Dilator um den Rand des Arytänoids herum Zusammenhänge zwischen dorsalem und ventralem Segment, die hier bei den Aplacentaliern noch völlig getrennt sind.

Die Betrachtung der Constrictoren des Säugethierkehkopfes ergibt, wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich wird, dass die beiden primitiven Paare von Schliessmuskeln, die *Laryngei* dorsales und ventrales, auch ihnen zukommen. Die *Laryngei* ventrales werden repräsentirt durch die *Mm. thyreo-crico = aryaenoidei*, die *Laryngei* dorsales durch die *Ary-crico = procricoidei* der Aplacentaliere, die *Ary = procricoidei* resp.

1) Eine genaue Untersuchung der Kehlkopfmuskeln der Marsupialier, mit Berücksichtigung der Monotremen und Placentaliere, ist vorläufig noch ein Desiderat.

2) Ein Crico-aryaenoideus lateralis fehlt nach DUBOIS (b) den Cetaceen und den Edentaten (*Bradypus*, *Myrmecophaga*).

Interarytaenoidei der Placentaler. Alle seitlichen Verbindungen zwischen beiden Segmenten sind secundärer Natur, genau wie es sich für die Reptilien und Amphibien herausgestellt hat.

Eine Vergleichung der Musculatur der Säuger und Reptilien lässt erkennen, dass keiner der bei letzteren gefundenen Zustände der *Mm. laryngei* direct als Urzustand für die Säugethiermuskeln betrachtet werden kann. Der Aufbau der Musculatur bei den Crocodilen, bei denen ja die *Mm. laryngei* sich auch streckenweise gesondert erhalten haben (s. o.), kann schon wegen der Gesamtanordnung der Muskeln nicht auf den der Säuger bezogen werden. Die Insertion des Dilatator liegt ja dort oral von den Schliessmuskeln, bei den Säugethieren im Bereich ihres caudalen Theiles. Auch bei *Tropidonotus natrix* und *Amphisbaena* ist die Trennung der *Laryngei* ventrales und dorsales von einander im Einzelnen anders durchgeführt als bei den Säugern. Bei diesen bildet das Arytänoid die Trennung, bei jenen, wie hier nachgetragen werden soll, vorn eine sehnige Membran, die von der Seite des Stellknorpels ausgeht, und nur hinten der Knorpel selbst (vergl. E. G. c. II). Ein ganz ähnliches Verhalten zeigt, dass auch bei höher differenzirten Amphibien, welche noch die Viertheilung bewahrt haben (etwa *Siren*), nicht der Urzustand für den Säugerkehlkopf gesucht werden kann.

Ganz anders liegen die Dinge bei den primitiven Formen, *Proteus* und *Necturus* (Textfigur 43—45). Der indifferente Zustand der *Mm. laryngei*, der uns hier entgegen tritt, gestattet nicht nur, von ihm die Schliessmusculatur aller Amphibien und Reptilien, sondern auch die der Säugethiere ohne Schwierigkeit abzuleiten.

Die flache Anordnung der Muskeln ist bei den Säugern aufgegeben, wie es bei allen höheren Formen geschah, die *Laryngei* ventrales haben mit ihren ventralen Enden Befestigungen an Skelettheilen gewonnen, wie es auch sonst vielfach eingetreten ist. Die *Laryngei* dorsales haben sich caudalwärts ausgedehnt und sind im Anschluss an ihre Insertionen am Arytänoid auf das Cricoid übergegangen, wie es in geringerem Maassstab auch bei *Amphisbaena* sich vollzog. Endlich sind bei manchen Formen dorsale und ventrale Muskeln um den Rand des Arytänoids herum mit einander in Verbindung getreten, eine Erscheinung, die in viel ausgedehnterem Maassstab bei Amphibien und Reptilien vorliegt.

Das Verhältniss der *Laryngei* der Säuger findet also in jedem einzelnen Punkt Parallelen innerhalb der Amphibien- und Reptilienklasse, und doch sind die Besonderheiten derart, dass man eben nur von Analogien sprechen darf und allein in dem primitivsten Zustand der Muskeln den Urzustand auch für die Säuger annehmen kann.

### III. Musculus thyreo-cricoideus.

Der Ventralseite des Kehlkopfes der Monotremen ist ein platter Muskel aufgelagert, der nach seinen Verbindungen als Thyreo-cricoideus bezeichnet werden soll. Beziehungen zu einem bei niederen Formen vorkommenden Muskel habe ich nicht nachweisen können. WALKER hat ihn bereits richtig dargestellt<sup>1)</sup>.

Bei *Echidna* ist er viel kräftiger entwickelt als bei *Ornithorhynchus* (Taf. XVII, Fig. 7 *M. th.-cr.*). Er bedeckt hier den ganzen vorderen Theil des Ringknorpels (*Cr.*) von der Ventralseite her. Mit dem einen Ende befestigt er sich an der Seite des Ringknorpels dicht hinter der Ansatzstelle des zweiten Thyreoidbogens

1) WALKER bezeichnet den Muskel als Crico-thyreoideus. Ich wählte die obigen Bezeichnungen, um ihn von vornherein von dem Crico-thyreoideus externus der Placentaler zu trennen, der, einem andern Nervengebiet angehörend (*N. laryngeus sup.*), nichts mit dem in ähnlicher Lagerung befindlichen Monotrememuskel zu thun hat. Ueber den Crico-thyreoideus ext. der Placentaler und seine Beziehung zum Constrictor pharyngis inf. vergl. FÜRBRINGER.

(Taf. XVII, Fig. 3). Von hier ziehen die Fasern an die ventrale Seite des Ringknorpels und hier schräg nach vorn, dabei breitet sich der Muskel fächerförmig aus. Die oralen Theile des Muskels befestigen sich in langer Linie am unteren Rande des zweiten Thyreoidbogens (*Th. II*), die folgenden an einer sehnigen Platte (*S*), die an der Basis des zweiten Thyreoidbogens und an der Copula des Thyreoids (*Th.-Co.*) angeheftet ist. Caudalwärts verschmälert sie sich zu einer Raphe, in welcher die caudalen Theile des Muskels unter spitzem Winkel mit denen der anderen Seite zusammentreffen.

Als Wirkung kann ich mir nur denken, dass beide Muskeln in gemeinsamer Action die Copula des Schildknorpels und den zweiten Bogen desselben fixiren, eine Leistung, die wohl von Bedeutung erscheint, wenn man bedenkt, dass beide Theile das Punctum fixum für die Thätigkeit eines grossen Theiles der Kehlkopfmuskeln abgeben.

Bereits WALKER giebt an, dass die Innervation des Muskels durch den Recurrens zu erfolgen scheine. Der Nerv zieht an der ventralen Fläche des Muskels vorüber, um unter den zweiten Schildknorpelbogen zu treten. Dabei giebt er einen Zweig in den Muskel ab (Taf. XVII, Fig. 7 *N. rec.*). Der Muskel gehört also zum gleichen Gebiet wie die inneren Kehlkopfmuskeln. Daraus geht aber ferner hervor, dass er mit dem Crico = thyreoideus externus der Placentier nichts zu thun haben kann, der bekanntlich vom Ramus externus des Laryngeus superior innervirt wird und seit FÜRBRINGER'S Untersuchung vom Constrictor pharyngis inferior abgeleitet wird. Ein Homologon des Thyreo-cricoideus der Monotremen fehlt den Placentiern.

Bei *Ornithorhynchus* wird der Muskel nur als eine ganz dünne, fächerartige Platte entwickelt, die der Ventralseite des Cricoids in ihren lateralen Theilen aufliegt (Taf. XVII, Fig. 6 *M. th.-cr.*) Er entspringt am Cricoid ventral von der Anheftungsstelle des zweiten Thyreoidbogens, einzelne Fasern nehmen an diesem selbst Befestigung. Von hier strahlen die Fasern divergirend aus und inseriren in einer durchsichtigen sehnigen Haut, die nach vorn gegen den Hinterrand des zweiten Thyreoidbogens und der Copula des Thyreoids läuft. Bei der Zartheit des Muskels gelang es mir nicht, seine Innervation festzustellen.

Dass bei den Marsupialiern ein ähnlicher Muskel ebenso wie ein Homologon des Crico-thyreoideus der Placentier fehlt (DUBOIS), ist bei der festen Verbindung, welche sich zwischen Thyreoid und Cricoid hier herausgebildet hat (s. o.), verständlich<sup>1)</sup>.

#### IV. Entwicklung der Kehlkopfmuskeln.

Die erste Anlage der Kehlkopfmusculatur bei *Echidna* lässt sich in den jüngsten mir vorliegenden Stadien (42 und 43) bereits nachweisen. Wir sahen oben (s. p. 596), dass hier in der näheren Umgebung des Epithels des Kehlkopfes und der Trachea die mesodermalen Zellen eine dichtere Anordnung zeigen. In dieser Zellenmasse kommt es später zur Differenzirung discreter Skeletanlagen (primäres Skelet des Kehlkopfes). Seitlich von ihr findet man nun in den Schnitten, welche die Anlage des ersten Thyreoidbogens enthalten, eine Gewebsverdichtung von dreieckigem Querschnitt, die sich deutlich gegen die Umgebung abhebt. Es handelt sich um eng an einander gelagerte Zellen, die keinerlei besondere Differenzirung erkennen lassen (Taf. XIX, Fig. 22 *M.-Anl.*). Gegen die Zellenmassen, die sich an das Larynxepithel selbst anschliessen, ist diese Anlage durch abgeflachte Zellen deutlich abgegrenzt. Man kann sie an der Seite des Kehlkopfes caudalwärts verfolgen, bis in die Gegend des Beginnes der Trachea (Taf. XX, Fig. 23 *M.-Anl.*). Sie nimmt dabei an Umfang noch etwas zu. Hier zieht der Vagus (X) auf seinem Wege zur

1) Ueber den Musculus interthyreoideus, der dem Gebiet des N. laryngeus superior angehört, vergl. die Bemerkung p. 571.

Seite des Oesophagus dicht an ihrer Aussenseite vorüber und lässt einen starken Ast in die Zellenmasse eintreten. Der betreffende Nerv läuft dicht an der Hinterseite des sechsten Arterienbogens ( $\theta$ ) vorüber und giebt sich dadurch als Recurrens zu erkennen (*N. rec.*). Daraus erhellt, dass die fragliche Anlage nur die der Kehlkopfmuskeln, soweit sie vom *N. recurrens* innervirt werden, sein kann. Damit stimmt ja auch ihre Lage dicht nach aussen von dem die Skeletanlagen später producirenden Gewebe völlig überein.

Ganz ähnliche Zellenmassen, wie sie hier als die Anlage der Recurrensmusculatur beschrieben werden, finden sich auch in einer jüngst von CORNING publicirten Untersuchung als Anlagen der Trigemini-, Facialis-, Glossopharyngeus- und Vagus-Musculatur dargestellt (vergl. Taf. VI, Fig. 41). CORNING leitet diese Anlagen von dem medialen Blatt des ventralen Mesoderms ab. Wenn er betont, dass die Nerven lateral von den zugehörigen Muskelanlagen liegen, im Gegensatz zum Verhalten der Spinalnerven, so stimmt dies mit der Beobachtung am Recurrens überein (Taf. XX, Fig. 23).

Bei dem nächstälteren Embryo (44) ist die Anlage der Musculatur histologisch so weit entwickelt, dass sich die kernreichen jungen Muskelfasern in Längsschnittsbildern leicht erkennen lassen (Taf. XIX und XX, Fig. 24–27). Hier ist aber auch die Anlage, die in dem früheren Stadium ganz gleichartig erschien bereits in die einzelnen im fertigen Zustand unterscheidbaren Muskeln zerlegt, und diese bieten im Grossen und Ganzen schon dasselbe Verhalten wie am ausgebildeten Kehlkopf. Auch die Skeletanlagen sind ja inzwischen different geworden.

Der Ursprung des Dilator laryngis (*Dil.*) am zweiten Bogen des Thyroids ist schon nachweisbar; wie weit Theile des Muskels auch am Cricoid entspringen, lässt sich nicht feststellen. Jedenfalls spricht dies dafür, dass der Thyroidursprung nicht erst eine spätere Erwerbung der Säugethiere bildet.

An der Schliessmusculatur unterscheidet man die Anlage des Thyreo-crico = arytaenoideus (Laryngeus ventralis, Taf. XIX, Fig. 25 *M. th.-cr. = ar.*), der von dem Gewebe an der Ventralseite des Kehlkopfes ausgeht und schräg, dorsal- und lateralwärts laufend, zum Arytänoid (*Ar.*) emporsteigt. Von der Anlage des Procricoideus an der Dorsalseite des Larynx sieht man den Ary = procricoideus zum Arytänoid herablaufen (Taf. XIX, Fig. 24 *M. ar. = procr.*). Zwischen ihm und das ventrale Segment schiebt sich am caudalen Theil der Arytänoidanlage die Dilator-Insertion ein (*Dil.*). Beide Muskeln sind seitlich völlig von einander getrennt. Hinter der Ansatzstelle des Dilator kommt der Bereich des Crico = procricoideus in directem Anschluss an den Ary = procricoideus (Taf. XX, Fig. 26 *M. cr. = procr.*). Der vordere Theil desselben ist nicht gegen das ventrale Segment der Schliessmuskeln abgrenzbar, der caudale Theil als ein besonderes Bündel zur Seitenfläche des Cricoids in die Nähe des dorsalen Randes zu verfolgen. Auch der Thyreo-cricoideus ist bereits ausgebildet (Taf. XX, Fig. 27 *M. th. = cr.*).

Für die Beurtheilung der Schliessmusculatur ist an dieser Beschreibung von Wichtigkeit, dass kein Stadium bekannt geworden ist, in welchem etwa ein Ringmuskel bestand, aus dem erst durch secundären Zerfall ein dorsales und ventrales Segment hervorgingen. Die Trennung zweier Segmente besteht, sowie überhaupt eine Differenzirung der Anlage der Recurrensmusculatur eingetreten ist. So zeigt also die Entwicklungsgeschichte, in voller Uebereinstimmung mit den Ergebnissen vergleichender Untersuchung, dass Thyreo-crico = arytaenoideus und Ary-crico = procricoideus auch phylogenetisch getrennte Muskeln sind, die den *Mm. laryngei* der Amphibien homologisirt werden müssen, und dass sie nicht einem Sphincter laryngis entstammen.

Auch für den menschlichen Embryo ist schon auf sehr frühem Stadium (22 mm), das für den Zustand des Larynx etwa dem *Echidna*-Embryo 44 entsprechen dürfte, durch NICOLAS die völlige Trennung des Laryngeus dorsalis (Interarytaenoideus) und ventralis (Thyreo-crico = arytaenoideus) nach-

gewiesen worden<sup>1)</sup>. Auch die Ontogenese scheint also dafür zu sprechen, dass die Verbindungen zwischen beiden Segmenten, die oral von der Insertion des Dilatator im fertigen Zustand bestehen, secundärer Natur sind, wie FÜRBRINGER aus vergleichend-anatomischen Gründen schloss (s. p. 614).

In einer Untersuchung über die Entwicklung der Kehlkopfmuskeln des Menschen von STRAZZA findet sich nun aber die Angabe, dass in frühen Stadien der Entwicklung ein Ringmuskel das Arytänoid umzieht, aus dem die Constrictoren sich erst differenzirt haben sollen. Diese Darstellung scheint mir deshalb sehr der Nachprüfung zu bedürfen, weil sie eine Ontogenese der Kehlkopfmuskeln behauptet, die mit den Ergebnissen der vergleichend-anatomischen Untersuchung nicht in Uebereinstimmung zu bringen ist. Ausserdem sind für mich auch die Abbildungen STRAZZA's nicht beweisend für seine Auffassung. In seiner Figur 8 II, Tafel III, erkennt man dorsal und ventral vom Kehlkopf je zwei Muskelanlagen, die den ventralen und dorsalen Theilen des Constrictorensystems entsprechen. Nur auf einer Seite zeichnet STRAZZA einen Zellstrang, der dorsales und ventrales Segment um den Seitenrand des Arytänoids herum mit einander verbindet, und dieser Strang ist, verglichen mit den durch ihn verbundenen Massen, sehr unbedeutend, so dass die Hauptmasse des dorsalen und des ventralen Segments doch unabhängig von einander erscheint. An sich wäre es ja nicht auffallend, wenn schon frühzeitig Interarytaenoideus und Thyreo-arytaenoideus geringfügige Zusammenhänge mit einander aufweisen. Damit wäre aber noch lange nicht das zeitweise Bestehen eines Sphincter laryngis bewiesen. Die vergleichend-anatomische Darlegung FÜRBRINGER's, dass solche Verbindungen bei den Placentaliern secundärer Natur sind, würde dadurch nicht im geringsten tangirt werden.

Das Suchen nach einem Ringmuskel als Anlage der Constrictoren des Kehlkopfes der Säugethiere geht ja überhaupt von der ganz irrthümlichen Ansicht aus, dass bei niederen Thieren ein solcher als ursprünglicher Zustand dauernd bestehe. Die Deutung von entwicklungsgeschichtlichen Befunden wird eine ganz andere werden, wenn man von einer besseren Kenntniss des primitiven Verhaltens der Schliessmuskulatur ausgeht<sup>2)</sup>. Es wäre sehr wünschenswerth, wenn auf solcher Basis eine Untersuchung der Entwicklung der Kehlkopfmuskeln auch placentaler Säuger vorgenommen würde.

## Vierter Theil.

### Die Nerven des Kehlkopfes.

#### I. Amphibien.

Die Innervation des Kehlkopfes versehen bei Reptilien und Säugethieren in erster Linie der Nervus laryngeus superior und der N. recurrens, die beide als ehemalige Rami branchiales nervi vagi erkannt

1) Bei dem jüngsten menschlichen Embryo, den NICOLAS untersuchte (22 mm), war der Musculus interarytaenoideus absolut ohne jede Verbindung mit dem Thyreo-crico-arytaenoideus lat. NICOLAS stützt sich nun auf die Angaben STRAZZA's, dass die Schliessmuskeln ursprünglich aus einem Sphincter hervorgehen, und fasst dem entsprechend den von ihm beschriebenen Zustand als einen secundären auf. Wir können, wie wir oben ausführten, den Beobachtungen STRAZZA's nicht die ihnen von NICOLAS gegebene Bedeutung beimessen.

2) Zu welcher eigenthümlichen Deutungen die Sphincter-Idee führt, zeigt eine Untersuchung KANTHACK's, in welcher ein Abschnitt sich mit der Entwicklung der menschlichen Kehlkopfmuskulatur beschäftigt. Er beschreibt, dass bei einem jungen menschlichen Embryo der Interarytaenoideus mit dem Thyreo-arytaenoideus lateralis und mit dem Crico-arytaenoideus posticus, der letztere mit dem Thyreo-crico = arytaenoideus lateralis zusammenhängt, und construirt auf diesem Wege einen Sphincter laryngis. Dass bei solcher Betrachtungsweise mit einem Mal auch der Dilatator laryngis, der Crico-arytaenoideus, aus dem angeblichen Sphincter hervorgehen soll, weist das Irrthümliche der ganzen Darstellung auf das schlagendste nach.

worden sind (vergl. Einleitung, p. 537). Zu ihnen gesellt sich bei Reptilien der Glossopharyngeus. Anders liegen die Dinge noch bei den urodelen Amphibien. Nur ein Vagusast, der in richtiger Auffassung seiner Homologie als *N. recurrens* bezeichnet wird, innerviert hier den Kehlkopf (J. G. FISCHER a). Zur Beurtheilung dieser Nerven und zum Verständniss des Laryngeus superior der höheren Formen müssen wir kurz auf das Verhalten der branchialen Nerven, soweit sie den eigentlichen Kiemenbogen zugehören, eingehen, obwohl dabei Dinge zur Sprache kommen, die allgemein bekannt sein dürften.

Als Beispiel wählen wir *Siredon* (Textfigur 50), eine Form, deren Visceralbogen sammt ihrem Gefässapparat und Nerven verhältnissmässig vollständig erhalten sind (vergl. J. G. FISCHER a).

Es bestehen 4 Kiemenpalten (*K. 2—5*), deren erste zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen die Wand der Kopfdarmhöhle durchsetzt, und damit 4 Kiemenbogen (3.—6. Visceralbogen). In jeden derselben entsendet der an der Ventralseite des Kiemenkorbes gelegene Truncus arteriosus jederseits eine Kiemenarterie<sup>1)</sup> (Textfigur 50 3—6).

An der Dorsalseite des ersten bis dritten Bogens tritt je eine Kiemenvene aus, die nach vorn und medianwärts zieht und zur Bildung der Aortenwurzel beiträgt (*Rad. aortae*). Letztere biegt dann an der Dorsalseite des Schlundes caudalwärts um und tritt mit der Wurzel der anderen Seite zur Aorta zusammen. Die Kiemenvene des zweiten und dritten Bogens (vierten und fünften Visceralbogens) steht mit den zugehörigen Arterien auch auf directem Wege in Anastomose. Aus der Kiemenvene des ersten

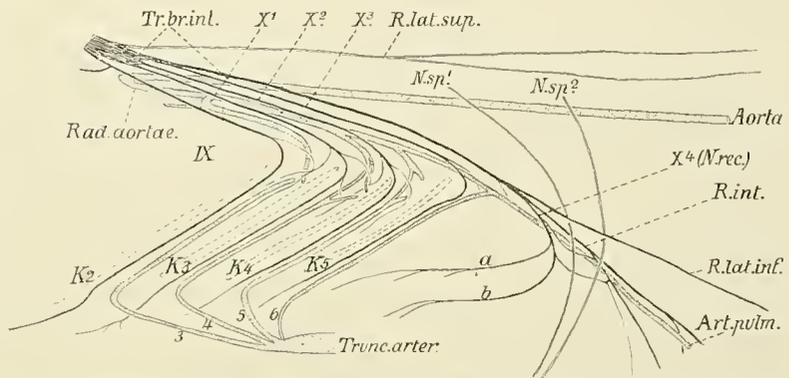


Fig. 50. *Siredon*. Darstellung der Gefässbogen und der branchialen Verzweigung des Glossopharyngeus und Vagus. Die Kiemenpalten durch unterbrochene Linien, die Gefässe punktirt dargestellt. *K 2—K 5* Kiemenpalten, 3—6 Gefässbogen, IX Glossopharyngeus, X 1—3 Rami branchiales nervi vagi, X 4 (*N. rec.*) *N. recurrens*, *R. lat. sup.* und *inf.* Ramus lateralis vagi superior und inferior, *Tr. br.-int.* Truncus branchio-intestinalis vagi, *R. int.* Ramus intestinalis vagi, *N. spin. 1* und *2* erster und zweiter Spinalnerv.

Bogens entspringt die Carotis externa, die parallel zur ersten Kiemenarterie abwärts steigt und mit ihr mehrfach in Verbindung steht, und dicht vor der Vereinigung der Vene und der Aortenwurzel die Carotis interna. Nur ein Theil des Blutes der dritten Kiemenvene gelangt in die Aortenwurzel, ein anderer Theil strömt in die Pulmonalis, durch ein Gefäss, das die Fortsetzung der Aortenwurzel in caudaler Richtung bildet und bald auch den vierten Gefässbogen (6) aufnimmt.

Der Nerv des ersten Kiemenbogens (dritten Visceralbogens) ist der Glossopharyngeus (IX)<sup>2)</sup>. Er geht aus einem ihm mit dem Vagus gemeinsamen Ganglion hervor, trennt sich von ihm, indem er schräg nach aussen über die Aortawurzel weg zum ersten Kiemenbogen zieht und an dessen Vorderseite vor den Gefässen des Bogens abwärts läuft. Er erreicht den Boden der Mundhöhle und tritt zwischen dem Hyoidbogen und Branchiale I zur Zunge.

Vom Ganglion des Vagus wird der Ramus lateralis superior abgegeben (*R. lat. sup.*). Von dem dem übrigen Stamm, dem Truncus branchio-intestinalis (*Tr. br. int.*), entstammenden Aesten interessieren uns aus-

1) Ueber die Kiemengefässe vergl. J. E. V. BOAS, dem sich die obige Darstellung anschliesst, und F. MAURER (d). Wir bezeichnen die Gefässbogen entsprechend den Nummern der zugehörigen Visceralbogen mit 3—6.

2) Ueber die branchialen Nerven der Amphibien s. FISCHER (a).

schliesslich die Kiemenvenen. Der Ramus branchialis I vagi (X 1) kreuzt auf seinem Wege nach hinten den Beginn der Aortenwurzel hinter der Einmündungsstelle der ersten Kiemenvene, läuft über das obere Ende der zweiten Kiemenspalte (K 3) hinweg zur Vorderseite des zweiten Kiemenbogens (vierten Visceralbogens) und hier dicht vor dem Gefässbogen (4) abwärts. Er kreuzt dann die Dorsalseite der ersten Kiemenarterie (3), senkt sich zwischen Branchiale I und II in die Tiefe und gelangt zum Boden der Mundhöhle, wo er das Gebiet des Glossopharyngeus nach hinten zu fortsetzt und selbst wieder abgelöst wird durch den Ramus branchialis II vagi (X 2). Dieser wiederholt das Verhalten der eben beschriebenen Nerven am dritten Kiemenbogen (fünften Visceralbogen), nachdem er über die Aortenwurzel zwischen der Mündung der zweiten und dritten Kiemenvene hinweggezogen ist und sich der Vorderseite des dritten Gefässbogens (5) angeschlossen hat. Endlich gelangt zur Vorderseite des vierten Kiemenbogens (sechsten Visceralbogens) vor den vierten Gefässbogen (6) der Ramus branchialis III vagi (X 3). Er ist, bevor er den Bogen erreicht, über die Fortsetzung der dritten Kiemenvene zur Pulmonalis fortgezogen und hat einen Ast zur Dorsalseite der Pharynxwand abgegeben.

Die Hauptstämme der Branchialnerven verhalten sich an den Bogen als Rami posttrematici. Sie entsenden zur Hinterfläche der vorhergehenden Bogen schwächere prätremaische Aeste, die mit dünnen Aesten der jenen zugehörigen posttrematischen Stämme in Anastomose treten.

Nach der Abgabe des Ramus branchialis III läuft der Truncus branchio-intestinalis, stark verdünnt, dorsal von den Kiemenbogen nach hinten; etwa an der Stelle, an der die Pulmonalis beginnt, giebt er den Ramus lateralis inferior ab (*R. lat. inf.*) und entsendet dann den als N. recurrens bekannten starken Zweig [X 4 (*N. rec.*)]. Dieser läuft caudal vom vierten Kiemenbogen, lateral an der Pulmonalis vorbei in ventro-caudaler Richtung und biegt dann nach vorn um, wiederholt also das Verhalten der Branchialäste des Vagus. Aus ihm entspringt ein starker Ast, der auf die Ventralseite des Musculus hyo-pharyngeus tritt (*a*), ihm Aeste abgiebt und dann die der Aussenseite des Kiemenkorbes aufgelagerten Constrictores arcuum wohl nur zum Theil versorgt. Das Ende des Nerven (*b*) tritt auf die Dorsalseite des Hyo-pharyngeus und damit an die Unterfläche des Dorso-pharyngeus, giebt dünne Zweige an ihn ab und ist bis in die unmittelbare Nachbarschaft des Kehlkopfes selbst zu verfolgen gewesen. Bereits FISCHER giebt die Innervation des Kehlkopfes durch den N. recurrens an. Ein dünner Zweig gelangt auch zur Schleimhaut der Mundhöhle seitlich von der Kehlkopfmündung.

Der Nervus recurrens setzt die Reihe der Rami branchiales vagi nach hinten zu fort. Er stimmt mit ihnen nicht nur im Verlauf überein, sondern versorgt auch gleichartige Gebiete, nämlich Theile der visceralen Musculatur und Theile der Schleimhaut im hinteren Bereich der Kopfdarmhöhle. So wird man in ihm, ohne Bedenken, den Ramus branchialis IV. nervi vagi erblicken, und zwar den Ramus posttrematicus desselben, da der Nerv motorische Bestandtheile enthält. Es ist derselbe Nerv, der bei pentatremen Fischen die Hinterseite der fünften Kiemenspalte versorgt und sich bei *Hexanchus* und *Heptanchus* in nichts von den Nerven der vorhergehenden Bogen unterscheidet (vergl. GEGENBAUR b und d, Fig. 498, p. 799). Es ist der Nerv des fünften Kiemen- (siebenten Visceral-)Bogens.

Nach Abgang des Recurrens wird man erst den Rest des Truncus branchio-intestinalis als Ramus intestinalis bezeichnen müssen, der die hinteren Theile der Kopfdarmhöhle, den Vorderdarm und die Lunge versorgt. Der erste seiner Aeste stand durch Vermittelung zweier Stränge mit dem Recurrens in Anastomose, so dass eine Art von Plexus an der Seite des Pharynx zur Ausbildung kommt.

Den Recurrens selbst untersuchte ich ferner noch bei *Necturus*. Er verhält sich hier ganz ähnlich wie bei *Siredon* [Textfigur 51 X 4 (*N. rec.*)]. Vom Truncus branchio-intestinalis vagi trennt er sich etwas caudal vom Hinterrand des M. dorso-pharyngeus und zieht über die Arteria pulmonalis weg in leichtem Bogen abwärts und etwas nach

hinten, dann biegt er oralwärts um (*b*), erreicht den Hinterrand des genannten Muskels, tritt auf seine Aussenseite und läuft hier medianwärts. In der Nähe seines Endes giebt er eine Anzahl feinsten Zweige ab, die zum Theil in den Dorso-pharyngeus eintreten, zum Theil in die unmittelbare Nachbarschaft der Larynx zu verfolgen waren, zum Theil zur Schleimhaut der Kiemenhöhle vor und seitlich vom Aditus laryngis gelangen.

Von dem Stamme des Nerven wird ein starker Ast in oraler Richtung (*a*) abgegeben, der auf dem Hyo-pharyngeus nach vorn zieht, ihn versorgt und noch bis zu den Constrictores arcuum gelangt. Ein medianwärts laufender Zweig desselben gelangte zur Verbindung mit einem Ast des ersten in den Plexus cervicalis eingehenden Spinalnerven<sup>1)</sup>. Jenseits des Abganges des Ramus hyo-pharyngeus sandte der Recurrens noch einen dünnen Zweig in den Hyo-pharyngeus (*d*).

Wie bei *Siredon* stand auch hier der Recurrens mit den Verzweigungen des Ramus intestinalis in plexus-artiger Verbindung. Dicht hinter der Abgangsstelle des Recurrens entsprang von letzterem ein dünner Ast, der an der Aussenseite der Pulmonalis vorbeizog, und sich dann gabelte, ein vorderer Zweig lief zum Recurrens in die Gegend des Abganges des zweiten Nerven zum Hyo-pharyngeus (*d*), ein hinterer zu einem Ast des folgenden vom Ramus intestinalis abgehenden Nerven, der die Innenseite der Pulmonalis kreuzt. Beide gemeinsam zogen medianwärts (*c*) und verschwanden in dem Hinterrand des Dorso-pharyngeus. Von den letzten Aesten des Ramus intestinalis liefen zwei zum Magen herab (*R. gastr.*), einer war zur Lunge zu verfolgen (*R. pulm.*).

Bei den Anuren ist der Hauptnerv des Kehlkopfes, wie ich aus der Schilderung in E. GAUPP'S 3. Auflage der ECKER-WIEDERSHEIM'schen Anatomie des Frosches entnehme, der sog. N. laryngeus longus. Er zieht nach seiner Trennung vom Vagusstamm in caudalwärts gerichtetem Lauf an der Aussenseite des sog. Truncus pulmo-cutaneus vorbei, um dann an dessen Hinterseite oralwärts umzubiegen und zum Kehlkopf zu gelangen, wo er die grosse Mehrzahl der Kehlkopfmuskeln versorgt.

Der Truncus pulmo-cutaneus steigt vom Truncus arteriosus dorsalwärts auf und gabelt sich dann in die rückwärts ziehende Arteria pulmonalis und die Art. cutanea. Er geht, wie BOAS zeigte, aus dem gemeinsamen Stiel des dritten und vierten Gefässbogens und dem vierten Bogen (Gefäss des sechsten Visceralbogens) selbst hervor.

Der N. laryngeus longus hat damit die gleiche Lagerung zum Gefässsystem, wie der Recurrens der Perennibranchiaten. Er liegt nur noch etwas tiefer in dem vom vierten Arterienbogen und von der Pulmonalis gebildeten Bogen als dort. Es liegt daher in ihm wohl ohne Zweifel das Homologon des Recurrens der Urodelen vor.

Zum Kehlkopf gelangt aber nach GAUPP noch ein anderer schwächerer Zweig des Vagus, der sog. Laryngeus brevis. Er geht etwas später ab als der N. laryngeus longus und läuft dann an der Innenseite des Truncus pulmo-cutaneus zum Larynx herab. Hier versorgt er einen Theil des Dilator laryngis, der im Uebrigen vom Laryngeus longus innervirt wird, und geht mit letzterem auch eine Anastomose ein.

Auch bei den Perennibranchiaten wird der Muskel, von dem der Dilator laryngis abstammt (s. o.), der Dorso-pharyngeus, ausser vom Recurrens selbst noch von einem weiteren schwächeren Nerven versorgt, der vom Truncus branchio-intestinalis vagi etwas vor dem Abgang des Recurrens entspringt und an die Innenseite des Dorso-pharyngeus herantritt (FISCHER). Der Nerv liegt damit, wie der Laryngeus brevis

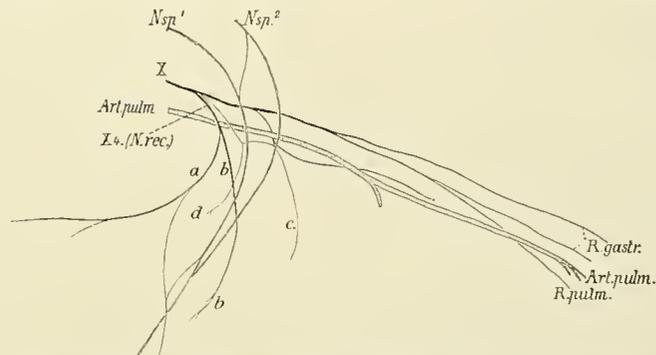


Fig. 51. *Necturus*. Hinterer Theil des Vagus. Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 50. *R. gastr.* Ast zum Magen, *R. pulm.* Ast zur Lunge.

1) Ueber den Plexus cervicalis der Amphibien (sog. Hypoglossus) vergl. FÜRBRINGER b, p. 480 ff.

der Anuren, medial von der Arteria pulmonalis, da diese lateral vom Dorso-pharyngeus vorbeiläuft. Es scheint mir daher sehr wahrscheinlich zu sein, dass in ihm das Homologon des N. laryngeus brevis vorliegt.

## II. Reptilien.

Wie bei den Amphibien gelangt auch bei allen Reptilien der Recurrens vagi zum Kehlkopf<sup>1)</sup>. Er geht vom Stamm des Vagus, vom sog. Ganglion trunci oder jenseits desselben ab, schlägt sich um den letzten der 4 vom Truncus arteriosus ausgehenden Arterienbogen herum und zieht medial vom System der letzteren nach vorn.

In seiner Lagerung hinter dem vierten Gefässbogen (No. 6) stimmt der Nerv mit dem Recurrens der Perennibranchiaten überein, ebenso in seinem Endgebiet. Eine Differenz ergibt sich aber rücksichtlich seiner Lage zur Arteria pulmonalis. Bei den Reptilien, wie allgemein bei den Amnioten, umzieht er den vierten Gefässbogen (No. 6) dorsal vom Abgang der Pulmonalis bei den Amphibien ventral von dieser Stelle. Bei dem Descensus des Herzens der Amnioten wird also der Nerv vom Ductus Botalli zwischen Pulmonalis und

Aortenwurzel mitgenommen. Bei einem Descensus des Amphibienherzens würde der Recurrens die Pulmonalis selbst umgreifen<sup>2)</sup>.

Auf diese Verschiedenheit zwischen Anamnia und Amnioten ist schon längst durch A. BRENNER hingewiesen worden. Es scheint aus ihr nur hervorzugehen, dass die Arteria pulmonalis in Ursprung und Verlauf sich bei den Amphibien und Amnioten verschieden verhält, während an der Homologie des Recurrens (resp. Laryngeus longus) innerhalb der Tierreihe nicht gezweifelt werden kann<sup>4)</sup>.

Der Schwund der Verbindung des vierten (sechsten) Arterienbogens mit der Aortenwurzel,

der bei den ausgebildeten Reptilien die Regel bildet, lässt die ursprüngliche Lagerung des Recurrens zu jenem Gefäss nicht mehr hervortreten [Textfigur 52 X4 (N. rec.)]. Nur bei den Cheloniern, auch bei einzelnen Sauriern (*Chamaeleo*, BRENNER) bleibt der Ductus Botalli, der jene Verbindung darstellte, wenigstens in obliterirtem Zustand erhalten, und dann ist auch an dem fertigen Thier das oben dargelegte Verhalten des Recurrens festzustellen. In gleicher Lage findet sich auch der Recurrens der Vögel.

Der Recurrens der Reptilien zeichnet sich durch seine erhebliche Länge vor dem der Amphibien aus. Vor allem spielt hierbei natürlich der Descensus des Herzens eine Rolle. Der Nerv kann erst in grösserer oder geringerer Entfernung vom Kopf den Ductus Botalli passiren und muss eine lange Strecke

1) Die für die Kehlkopfnerven in allen Ordnungen der Reptilien wichtigste Arbeit stammt von VAN BEMMELEN. Die Untersuchungen FISCHER's (b) sind hier weniger wertvoll, da sie die für die Beurtheilung der branchialen Nerven wichtigen Lagebeziehungen zu den Gefässbogen des Halses ausser Acht lassen. Den Angaben VAN BEMMELEN's, die sich durch grosse Zuverlässigkeit auszeichnen, konnte ich kürzlich (c, II. Theil) noch einige Beobachtungen hinzufügen. Für die Chelonier verweise ich ausserdem auf BOJANUS (*Emys*) und BENDZ (*Testudo*), für die Crocodile auf BENDZ, für die Ophidier auf C. VOGT und JOH. MÜLLER.

2) Es wäre von Interesse, festzustellen, wie sich der Recurrens der Gymnophionen in diesem Punkt verhält, ferner ob die Lagerung der Art. pulmonalis zum Nerven bei allen Urodelen die gleiche ist.

3) Ueber den Hypoglossus der Reptilien vergl. FÜRBRINGER (b).

4) Der Gedanke, im Recurrens der Amnioten ein Homologon des Laryngeus brevis der Anuren (s. o.) zu sehen, ist von der Hand zu weisen, da dieser Vagusast nur eine nebensächliche Bedeutung für den Kehlkopf besitzt.

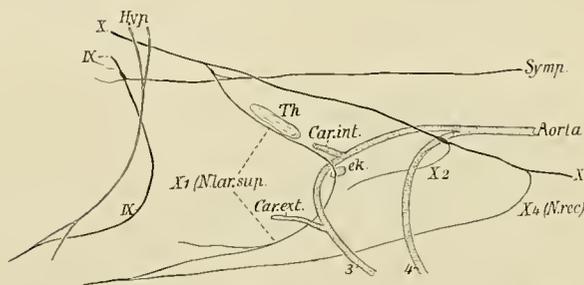


Fig. 52. *Cyclopus*. Hintere Kopfnerven. Hyp. Hypoglossus<sup>3)</sup>, N. lar. sup. Nervus laryngeus superior, Car. int. und ext. Carotis interna und externa, Th. Thymus, ck. Carotidenkörperchen. Uebrigere Bezeichnungen s. Erklärung zu Fig. 50.

oralwärts ziehen, ehe er schliesslich den Larynx erreicht. Der Lauf des Nerven wird aber zweitens durch eine Verschiebung des Kehlkopfes nach vorn verlängert, die bei den Ophidiern ihren Höhepunkt erreicht und sich einerseits in dessen Auflagerung auf den Zungenbeinapparat, andererseits in der Antheilnahme vorderer Branchialnerven an der Kehlkopffinnervation ausspricht, die bei den Perennibranchiaten noch jeder Beziehung zum Kehlkopf entbehren.

Ganz allgemein läuft ein vorderer Vagusast, der Laryngeus superior (Laryngo-pharyngeus) zum Kehlkopf [X 1 (*N. lar. sup.*)]. Es handelt sich bei ihm, wie VAN BEMMELEN zuerst nachwies, um den Ramus branchialis I vagi (vergl. Textfigur 50 X 1). Der Nerv läuft nämlich an der Hinterseite des dem ersten Kiemenbogen zugehörigen Gefässes (3) herum zu seinem Endgebiet. Diese Lagebeziehung wird bei der Mehrzahl der Reptilien mit dem theilweisen Schwund jenes Bogens beseitigt, erhält sich aber zeitlebens bei den Sauriern, da hier das Gefäss seine Verbindung mit der Aortenwurzel beibehält.

Der Laryngeus superior ist aber im Speciellen als der Ramus posttrematicus des ersten Kiemenastes des Vagus, also als Nerv des vierten Visceral- (zweiten Kiemen-)Bogens erkennbar, da er an der Hinterseite des aus dem Epithel der dritten Kiemenspalte hervorgehenden Carotidenkörperchens (Textfigur 52 *ck.*) vorbeizieht. In dieser Eigenschaft zeigte er sich auch bei Embryonen von *Tropidonotus natrix* (vergl. E. G. c, II Theil, Taf. II, Fig. 22).

Von den nächstfolgenden Branchialästen des Vagus, die bei Perennibranchiaten als starke Nerven bestehen, erhält sich bei Reptilien noch der zweite [dem fünften Visceral- (dritten Kiemen-)Bogen zugehörige] und zwar allein bei den Sauriern (VAN BEMMELEN) (Textfigur 52 X 2). Er läuft um den vierten Gefässbogen (4) herum an die Seite des Pharynx. Der dritte Ast ist völlig geschwunden, während der vierte, der Nerv des siebenten Visceralbogens, im Recurrens vorliegt.

Der Laryngeus superior tritt entweder zur Seite der Trachea an den Recurrens heran und läuft, mit ihm vereinigt oder neben ihm zum Kehlkopf, oder beide kommen erst am Kehlkopf selbst in Anastomose mit einander (z. B. *Testudo graeca*).

Auf die längste Strecke treten Laryngeus superior und Recurrens bei den Ophidiern zusammen. Der Recurrens ist hier in Folge der weiten Entfernung des Herzens und des Aortenbogens vom Kopf sehr lang ausgezogen. Er läuft, nachdem er den Aortenbogen umfasst hat, zur Trachea, hier nach vorn und dann in den Stamm des Vagus zurück. In ihm bleibt er bis zur Abgangsstelle des Laryngeus superior und verlässt ihn dann gemeinsam mit letzterem. Der aus der Vereinigung von Laryngeus superior und recurrens entstandene Stamm (Laryngeus communis) zieht dann weiter nach vorn zum Kehlkopf (vergl. E. G. c, II. Theil).

Sogar der Glossopharyngeus ist bei den Reptilien in Beziehung zum Kehlkopf getreten. Bei vielen (Ophidier, Crocodile) bekommt der Stamm des Laryngeus superior resp. communis einen oder mehrere Aeste aus der Bahn der Glossopharyngeus, die in anderen Fällen (*Platydictylus*) erst dicht am Kehlkopf selbst mit den beiden anderen Aesten in Verbindung treten.

Auch der Glossopharyngeus nimmt dann Antheil an einer von FISCHER entdeckten ventralen Commissur, die die Kehlkopfnerven beider Seiten mit einander in Verbindung setzt. Schon bei Amphibien, und zwar bei *Siren*, ist sie von FISCHER als Anastomose der Kehlkopfäste beider Seiten beschrieben worden.

Ueber die functionelle Bedeutung der 3 Nerven kann ein Zweifel wohl kaum bestehen. Die Musculatur gehört dem Recurrens; Laryngeus superior und Glossopharyngeus sind für den Kehlkopf nur sensible Nerven, die erst zu ihm gelangen, nachdem der Larynx auf seiner Verlagerung nach vorn ihr Gebiet erreichte.

### III. Säugethiere.

Bei den Säugethieren sind der Laryngeus superior und der Endast des Recurrens (Laryngeus inferior) die Kehlkopfnerve. Dazu kommt noch der von EXNER als Laryngeus medius beschriebene Nerv. EXNER schilderte ihn bei Kaninchen, beim Hund und Menschen. Bei den beiden ersteren geht er von dem Ramus pharyngeus nervi vagi ab, beim Menschen löst er sich aus dem Plexus pharyngeus, tritt in den Crico-thyreoideus und theilhaftig sich neben dem R. externus laryngei superioris an dessen Innervation.

Lange Zeit war die Bedeutung der Laryngeus superior und inferior für den Kehlkopf strittig (vergl. die historischen Bemerkungen bei ONODI). Es handelte sich um die Frage, inwieweit auch der Laryngeus superior an der Innervation der inneren Kehlkopfmuskeln Antheil nimmt. In neuerer Zeit trat namentlich EXNER (1884) in einer auf sehr mühsamen Untersuchungen basirenden Publication für eine doppelte Innervation der meisten Kehlkopfmuskeln durch Laryngeus superior und inferior ein. Er glaubte sogar, dass ein Theil der Muskeln auch von den Fasern des Laryngeus superior der anderen Seite innervirt werde. So soll z. B. der Crico-arytaenoideus posticus ausser von beiden Kehlkopfnerve seiner Seite noch in manchen Fällen vom anderseitigen Laryngeus superior innervirt werden.

Die EXNER'schen Angaben beruhen in erster Linie auf Beobachtungen von Degenerationserscheinungen an Muskeln, die nach Durchschneidungen der Nerven eintraten. Dabei wurden minutiöse Untersuchungen des Verlaufes der Nerven vorgenommen.

Gegen die EXNER'sche Auffassung ist neuerdings die Auffassung, dass der Laryngeus superior mit seinem Ramus externus nur den Crico-thyreoideus anticus versieht, mit seinem R. internus rein sensibel ist, die inneren Kehlkopfmuskeln aber zum Recurrens gehören (Dilatator und Constrictoren), durch ONODI von neuem begründet worden, so dass nunmehr wohl kaum ein Zweifel an ihrer Richtigkeit bestehen kann.

Es handelt sich um Reizversuche, die dieses Resultat ergeben haben, und zwar um Versuche, die bis ins Einzelne auch die Zweige der Nerven zur Prüfung heranzogen. Dieses Ergebniss steht auch offenbar mit den klinischen Erfahrungen in Uebereinstimmung.

Damit ist natürlich die Thatsache, dass EXNER auch nach Durchschneidung des Laryngeus superior Degenerationserscheinungen beobachtete, nicht aus der Welt geschafft und verlangt eine Erklärung. So viel scheint aber auch fest zu stehen, dass Muskelentartungen nicht als regelmässige Folgen der Zerstörung des oberen Kehlkopfnerve auftreten.

An der Innervation der Kehlkopfschleimhaut theilhaftig sich beide Laryngei und dünne Zweige des Ramus externus laryngei sup. und des Laryngeus medius. Das sensible Gebiet des Laryngeus superior schliesst sich dabei unmittelbar an das des Glossopharyngeus an.

Die mit Hülfe des Experimentes gelungene Feststellung der Zugehörigkeit der sog. inneren Kehlkopfmuskeln zum Recurrens befindet sich in Uebereinstimmung mit den Erfahrungen der vergleichenden Anatomie, denen zufolge ursprünglich der ganze Kehlkopf vom Recurrens versorgt wird, also auch seine Muskeln ausschliesslich von ihm innervirt werden. Die Muskeln erfahren keinen Zuwachs aus anderen Nervengebieten, sie bleiben in der ganzen Thierreihe homolog, während die Vorlagerung des Kehlkopfes es erklärlich macht, dass auch ein vorderer Ast der Vagus an der sensiblen Innervation Antheil nimmt. Dass dieses Verhalten nicht durch die einfache anatomische Untersuchung festgelegt werden konnte, erklärt sich aus der mehrfachen Verbindung, welche die Zweige beider Nn. laryngei mit einander eingegangen sind.

Auch die gekreuzte Innervation von Kehlkopfmuskeln wird jetzt nicht mehr aufrecht erhalten werden können. Nur für die Interarytaenoidei mag sie zu Recht bestehen, da hier thatsächlich Muskelfasern der einen Seite auf die andere übergetreten sind (s. p. 614), um die mediane Raphe zum Schwinden zu bringen.

In dem Laryngeus superior der Säuger finden wir den Ramus branchialis I nervi vagi, also den Nerv des vierten Visceral- (zweiten Kiemen-)Bogens wieder. Er ist also dem gleich bezeichneten Nerven der Reptilien homolog. Wie oben mitgetheilt wurde, hat FRORIEP die Natur des Nerven als Nerv des zweiten Kiemenbogens bei Rindsembryonen erkannt<sup>1)</sup>. Auch bei den von mir untersuchten Embryonen von *Echidna* ist er, wie bereits geschildert (s. p. 566), als Ramus posttrematicus im vierten Bogen (zweiten Kiemenbogen) gefunden worden (Textfigur 24 und Fig. 19, Taf. XIX *N. lar. sup.*).

FRORIEP hat ferner noch einen, wie es scheint, vergänglichlichen zweiten Branchialast des Vagus bei Embryonen des Rindes gefunden, der bei meinen *Echidna*-Embryonen nicht mehr sichtbar war. Es ist derselbe Nerv, der unter den Reptilien nur noch bei den Sauriern erhalten bleibt (Textfigur 52 X 2), bei allen anderen aber bereits der Rückbildung verfallen ist. Der dritte Branchialast des Vagus (Nerv des sechsten Visceral- [vierten Kiemen-]Bogens) fehlt ebenso wie bei den Reptilien völlig, während als vierter der Reihe (Nerv des siebenten Visceralbogens) auch bei den Säugern der Recurrens sich darbietet (vergl. p. 567 und Textfigur 24 und Fig. 23, Taf. XX *N. rec.*).

Bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* tritt der Laryngeus superior am ventralen Rand des die Valvulae pharyngo-oesophageae stützenden freien Endes des ersten Thyreoidbogens zum Kehlkopf heran und zieht unter der die pharyngeale Fläche desselben deckenden Schleimhaut nach vorn und medianwärts (Taf. XVII und XVIII, Fig. 3 und 14 *N. lar. sup.*). Er liegt dabei in der Einbuchtung zwischen dem Ende des genannten Bogens und dem bei *Ornithorhynchus* starken, bei *Echidna* nur schwachen Muskelfortsatz (*Pr. musc. th.*; vergl. Taf. XVIII, Fig. 8 und 9). Wie namentlich aus Fig. 3 hervorgeht, benutzt der Nerv den Raum zwischen den Enden des ersten und des zweiten Thyreoidbogens zum Eintritt in das Gebiet des Kehlkopfes wie bereits DUBOIS mittheilte.

Schon bei Embryo 43, bei welchem der Laryngeus superior typisch als Nerv des vierten Bogens vorliegt (Taf. XIX, Fig. 19), ist der Ast zum Kehlkopf an die Hinterseite der Anlagen des ersten Thyreoidbogens zu verfolgen (Taf. XIX, Fig. 20 rechte Seite), während ein weiterer Zweig an der Vorderfläche jener Anlage, also dicht hinter der dritten Kiemenspalte weiterzieht (Taf. XIX, Fig. 21).

An der Stelle, an der der Nerv den Rand des ersten Thyreoidbogens passirt, entsendet er den Zweig für den Musculus interthyreoides (Taf. XVII, Fig. 3). Von den weiteren Aesten ziehen mehrere nach vorn zur Epiglottis und zur Seite derselben (Taf. XVIII, Fig. 14, 15, 16). Ein Zweig erreicht den Kehlkopfeingang selbst und versorgt hier die Schleimhaut. Ein anderer Zweig trat in die ventrale Schliessmuskulatur ein. Ich konnte ihn durch die ganze Dicke derselben bis zur Schleimhaut der inneren Theile des Larynx verfolgen.

Verbindungen mit dem Laryngeus inferior fand ich nur bei *Echidna*. Bei *Ornithorhynchus* mögen sie mir entgangen sein. Hier bekam ein in den M. thyreo-crico = arytaenoideus eintretender Ast einen Zweig aus der Bahn des Laryngeus superior (Taf. XVIII, Fig. 16).

Es ist bekannt, dass die Eintrittsstelle des N. laryngeus superior zum Kehlkopf innerhalb der Säugethierreihe eine verschiedene ist. Ich verweise hierbei auf die Angaben bei DUBOIS. Entweder tritt

1) DUBOIS (1886) erklärt sich auch für die branchiale Natur der N. laryngeus superior und recurrens. Er hielt aber den Laryngeus superior für den Nerv des dritten Kiemenbogens, also fünften Visceralbogens, wenigstens dann, wenn er zwischen zweitem und drittem Kiemenbogen (also zwischen den Bestandtheilen des Thyreoids) hindurchtritt. Dazu war er vollkommen berechtigt, solange er die Lagerung des Nerven an der Vorderseite des vierten Gefässbogens (vergl. Textfigur 24, p. 565) nicht berücksichtigte, die den Nerven zweifelsohne als Ramus posttrematicus des vierten Bogen (zweiten Kiemenbogen) erkennen lässt; sonst würde man wohl daran denken müssen, dass in dem Nerven der Ramus praetrematicus des folgenden Branchialnerven vorliegt. DUBOIS hielt aber eine wenigstens theilweise Erhaltung der Nerven des zweiten Kiemenbogens für möglich. Wenn er im Recurrens den Nerv des vierten Kiemenbogens erblickt, so muss diese Auffassung aufgegeben werden, da ja mit Sicherheit der des fünften Kiemenbogens (siebenten Visceralbogens) in ihm vorliegt.

der Nerv zwischen den beiden Bogen des Thyreoids (resp. durch das Foramen thyroideum) oder zwischen Thyreoid und hinterem Horn des Zungenbeins durch. In anderen Fällen benutzt er mit 2 Aesten beide Stellen, ein Verhalten, das als Varietät auch beim Menschen vorkommt. Eine specielle Untersuchung würde zur Aufklärung dieses Verhaltens wünschenswerth sein. Von vornherein wird man geneigt sein, den doppelten Eintritt als das ursprüngliche Verhalten anzusehen. Der vor dem ersten Thyreoidbogen laufende Zweig entspricht ganz der Bahn, den der Stamm des Ramus branchialis primus nervi vagi bei *Siredon* einschlägt (Textfigur 50 X 1). Der an die Hinterseite des ersten Thyreoidbogens ziehende Ast müsste als ein Seitenzweig aufgefasst werden, der in einzelnen Fällen das ganze Endgebiet übernimmt, in anderen neben dem Hauptstamm besteht, in einer dritten Reihe von Fällen verloren geht. Ob dies mit verschiedenen Etappen der Vorschubung des Kehlkopfes in Zusammenhang steht, bleibt noch zu entscheiden.

Der Laryngeus inferior (Recurrrens) [Taf. XVII und XVIII, Fig. 6, 7 und 15–17 *N. rec.*] gelangt an der Seite der Trachea nach vorn in den Bereich des Cricoids und läuft hier an der Aussenseite des Musculus thyro-cricoideus, den er innerviert, vorüber, dann tritt er ventral von der Crico-thyreoid-Verbindung vorbei zwischen zweitem Thyreoidbogen und Ringknorpel hindurch und gelangt damit an die Unterseite des Dilator laryngis. Schon vorher löst sich vom Stamm ein Zweig ab, der den Dilator versorgt. An der Stelle, an der der Nerv unter dem Thyreoidbogen hindurchzieht, vertheilt er sich zum dorsalen Theil der Schliessmuskulatur (M. ary-crico = procricoideus) und zum ventralen M. thyreo-crico = aryaenoideus und findet, in letzteren eintretend, sein Ende.

Schon DUBOIS hat besonders darauf hingewiesen, dass der Laryngeus inferior der Aplacentaler an der Ventralseite, der der Placentaler an der Dorsalseite der Thyreo-cricoid-Verbindung vorbeizieht. Wie er auseinandersetzt, handelt es sich hierbei um eine Differenz in der Localisation der Anheftung des zweiten Thyreoidbogens am Ringknorpel, nicht um einen verschiedenen Verlauf des Nerven.

---

## Schlussbetrachtung.

Nachdem in den einzelnen Abschnitten der Arbeit die speciellen Resultate genügend hervorgehoben wurden, wird es sich zum Schluss nur noch darum handeln, einige Ergebnisse allgemeiner Art hier zusammenzufassen und hervorzuheben.

Vergleicht man die bei *Echidna* und bei *Ornithorhynchus* erhobenen Befunde mit einander, so ergibt sich, dass fast in allen Punkten, in denen Verschiedenheiten zwischen beiden Arten hervortreten, *Echidna* den primitiven Zustand erhalten hat. Man betrachte z. B. den Kehlkopfeingang: bei *Ornithorhynchus* ist die Epiglottis viel vollkommener dem Aditus laryngis angeschlossen als bei *Echidna* (Taf. XVII, Fig. 1 und 3); ferner die Gestalt des Epiglottisknorpels beider Arten: nur bei *Echidna* ist die ausgesprochene Paarigkeit erhalten (Taf. XVIII, Fig. 15 und 16), bei *Ornithorhynchus* in Zusammenhang mit dem beginnenden Anschluss an den oberen Thyreoidrand unterdrückt. Am Thyreoid ist der zweite Bogen bei *Ornithorhynchus* schon erheblich weiter gegen den ersten verlagert als bei *Echidna* (Taf. XVIII, Fig. 8 und 9). Das Fehlen des dorsalen Abschlusses des Ringknorpels, der Mangel einer Abgrenzung desselben gegen das Trachealskelet (Taf. XVIII, Fig. 11 und 13) zeigen endlich bei *Echidna* auch dieses Skeletstück im Rückstand gegenüber seiner Entwicklungsstufe bei *Ornithorhynchus* (Taf. XVIII, Fig. 12 und 17). Damit bestätigt sich am Larynx eine Erfahrung, die sich auch bei der Untersuchung anderer Organsysteme den Beobachtern aufdrängte.

Die bisher bekannt gewordenen Verschiedenheiten zwischen beiden Gattungen der Monotremen, bei denen *Echidna* primitiveren Charakter bewahrt hat, sind nur zum Theil direct auf Verschiedenheiten in der Lebensweise zurückzuführen. Hierzu würde das Fehlen eines Beutels, bestimmt die Folge einer Rückbildung<sup>1)</sup>, ferner die Ausgestaltung der Kaueinrichtungen (GEGENBAUR) bei *Ornithorhynchus* zu rechnen sein. In anderen Fällen bestehen derartige unmittelbare Zusammenhänge mit der Lebensweise nicht. So zeigt *Echidna* z. B. in der Structur der Leber einen noch ausgesprochen tubulösen Bau, der bei *Ornithorhynchus* bereits so gut wie ganz aufgegeben ist (H. BRAUS). Entsprechende Erfahrungen ergaben sich nach HOCHSTETTER mehrfach am Gefässsystem. Im Bereich der Musculatur traf ich selbst den *Obliquus superior oculi* von *Echidna* in primitiverem Verhalten als bei *Ornithorhynchus* (Morphol. Jahrb., 1894). In die gleiche Gruppe von Erscheinungen fallen die am Kehlkopf festgestellten Verschiedenheiten. *Ornithorhynchus* ist offenbar in manchen Theilen seiner Organisation einen Schritt weiter auf der von der Entwicklung der Säuger eingeschlagenen Bahn als *Echidna*.

Auf der anderen Seite besitzt auch *Echidna* ganz specialisirte Einrichtungen, die keineswegs primitiven Charakter tragen, man denke z. B. nur an die Gestaltung des Schädels, an die wurmförmige Zunge, an das Stachelkleid, das wiederum das Verhalten des *Panniculus carnosus* weitgehend beherrscht (vergl. G. RUGE b), das braucht kaum besonders betont zu werden und thut der Gesamtbeurtheilung ihres Baues als eines verhältnissmässig primitiven keinen Eintrag.

Gegenüber den Verschiedenheiten, welche zwischen beiden Monotremen bestehen, fallen auf unserem Gebiet ihre Uebereinstimmungen um so mehr in die Augen. Die Lage des Larynx hinter dem *Velum palatinum*, der Aufbau des Thyroids aus zwei sowohl im fertigen Zustand wie durch die Entwicklung deutlich charakterisirten Visceralbogen, das Verhalten des Epiglottisknorpels, die Anordnung der Musculatur sind Eigenschaften, welche die Monotremen mit den höheren Säugethieren verbinden, sie dagegen scharf von den Reptilien trennen.

Vielfach sind die Monotremen dabei primitiver als die Placentaler und öfters auch als die Marsupialier. Hierher gehört das Fehlen des *Arcus palato-pharyngeus* und der hintere Abschluss der Mundhöhle durch *Plicae palato-epiglotticae*, denen ausserhalb des Schluckactes die Unterfläche des weichen Gaumens auflagert (Taf. XVII, Fig. 3–5 *Pl. pal. ep.*). Besonders fällt die Ursprünglichkeit des Aufbaues des Thyroids in die Augen, an dem die *Copula* und 2 Bogenpaare noch ganz distinct zu unterscheiden sind (Taf. XVII und XVIII, Fig. 6–11). Ein zweites Beispiel bietet der *Dilatator laryngis*, der bei den Monotremen wie auch bei den Marsupialiern die Verlagerung seines Ursprunges vom letzten Thyroidbogen auf das *Cricoid* noch nicht vollendet hat (Taf. XVIII, Fig. 14 und 16 *Dil.*). Auch das Fehlen eigentlicher Stimmbänder ist hier anzuführen.

Auf der anderen Seite ist aber die Entwicklung der Monotremen mehrfach eigene Wege gegangen, und Eigenthümlichkeiten der Organisation, die man keineswegs als primitiv deuten kann, unterscheiden die Gruppe von den übrigen Mammaliern. Eine derartige Besonderheit bilden die hoch entwickelten Klappen an der unteren Grenze des Pharynx, die *Valvulae pharyngo-oesophageae* (Taf. XVII, Fig. 1–3 und 5 *Valv. phar.-oes.*), denen nur bei einzelnen höheren Säugern verhältnissmässig unbedeutende Falten entsprechen (Textfigur 22 *pl.*, p. 554).

Bemerkenswerth ist endlich, dass bestimmte Eigenthümlichkeiten Marsupialier und Monotremen verbinden und von den Placentaliern unterscheiden. Als Beispiele führe ich das Verhalten der Schliess-

1) Eine ausführliche Begründung der Ansicht, dass das Fehlen des Beutels bei *Ornithorhynchus* auf einer Rückbildung beruht, gab G. RUGE (1895). Auch H. KLAATSCH, der eine abweichende Auffassung der Genese des Marsupiums vertritt, führt aus, dass das Fehlen jedes Brutbehälters einen secundären Zustand bildet (1895).

musculatur an. Die starke Ausbildung des dorsalen Theiles derselben (*M. ary-crico* = *procricoideus*) ist für die Aplentalier den Placentaliern gegenüber ganz charakteristisch (Taf. XVIII, Fig. 15 und 16, s. p. 614). Das Gleiche gilt von der Befestigung des Thyroids am Cricoid, die bei den Aplentaliern dorsal (Taf. XVII, Fig. 6 und 7), bei den Placentaliern ventral vom Laufe des Nervus recurrens erfolgte. Man könnte versucht sein, auch die dorsale Verbindung zwischen beiden Arytänoiden hierher zu rechnen (Taf. XVIII, Fig. 12 und 13), die embryonal beide Knorpel sogar direct in einander übergehen lässt (Taf. XX, Fig. 30). Wir sahen aber, dass das Procricoid (wenigstens das vordere) von jener Knorpelbrücke aus entstanden ist. Da nun das Procricoid sich auch bei Placentaliern in weiter Verbreitung findet, wird man anzunehmen haben, dass bei ihren Vorfahren gleichfalls der Zusammenhang zwischen beiden Arytänoiden bestand, wofür thatsächlich auch noch Befunde bei Carnivoren, Ungulaten und Prosimiern sprechen (s. p. 593 u.).

Die Besonderheiten am Luftweg und an seiner Nachbarschaft, welche die Monotremen mit den übrigen Säugern in Uebereinstimmung zeigen, trennen sie von den Reptilien. Sie sind also weit entfernt davon, die Kluft zwischen beiden Klassen der Amnioten zu überbrücken. Ebenso wenig wie die Reptilien kann man aber auch Vertreter der heutigen Amphibien in directe Beziehung zu den Vorfahren der Säuger bringen. Am einleuchtendsten tritt dies am Thyroid zu Tage. Unter den Amphibien und Reptilien giebt es keine Art, deren Visceralapparat noch alle die Theile besitzt, welche, allerdings mannigfaltig modificirt, im Thyroid der Säuger vorliegen. Die Besonderheit des zu den jetzigen Säugethieren führenden Stammes muss sich also schon in einem Stadium der Phylogenese herausgebildet haben, in welchem das Visceralskelet noch in einer sehr vollständigen Weise erhalten war. Wenn wir dabei an die Ableitung des Epiglottisknorpels von einem Kiemenbogen denken, so müssen damals noch 4 Kiemenbogen in ursprünglicher Entwicklung existirt haben.

Es können also nur amphibienartige Formen gewesen sein, auf welche die Stammreihe der Säuger direct zurückgeht. Diejenigen der heutigen Amphibien, welche primitivere Charaktere bewahrt haben, werden in ihnen den Stammformen der Säugerreihe verhältnissmässig nahestehen. So kommt es, dass wir z. B. den Urzustand der Kehlkopfmusculatur der Säuger allein bei denjenigen Amphibien erkennen können, die hier auch für die Amphibienklasse die grösste Ursprünglichkeit besitzen (p. 615).

Es ist bekannt, dass in neuerer Zeit die Vergleichung aller Organe dieselben Grundanschauungen über die Herkunft der Säuger ergeben hat, welche auch aus der Betrachtung des uns hier beschäftigenden Organsystems resultiren. Man vergleiche die Angaben GEGENBAUR's in seiner vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere (1898, Bd. I, p. 67), HAECKEL's, in: Zur Phylogenie der australischen Fauna (1893), und dann die ausführlichen Darlegungen, welche FÜRBRINGER in den Untersuchungen: Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln (IV. Theil) niedergelegt hat. Er postulirt hier die ehemalige Existenz einer Gruppe von Proamphibien (Protetrapoden), aus denen sich in divergenter Richtung drei Stämme, die Vorfahren der heutigen Amphibien, die Prosauropsiden und die Promammalia, abzweigten. Betrachtet man die Darstellung der einzelnen Theile des Larynx, etwa die der Musculatur, so wird man überall weitere Belege für die Richtigkeit dieser Vorstellung antreffen.

Wenn man an der Auffassung vom Bestehen dreier seit frühen Perioden der Erdgeschichte selbständig neben einander sich entwickelnder Stämme von Tetrapoden festhält, so wird man wohl um so grössere Aufmerksamkeit den ungemein mannigfachen Uebereinstimmungen, die wir im Bau des Kehlkopfes zwischen ihnen antreffen, zuwenden. Sie charakterisiren sich deutlich genug als Convergenzerscheinungen.

In einer Reihe von Fällen wird mit verschiedenen Mitteln Aehnliches erreicht. Hierzu ist z. B. die Inanspruchnahme von Theilen des Visceralskelets, die durch die Vorlagerung des Larynx in seinen Bereich gelangen, zu rechnen. Unter sich nicht homologe Theile werden bei Anuren, Reptilien und Säugern, als

Schutz, Unterlage, Ursprungsstelle von Muskeln, als „Thyreoid“ verwendet. Mehrfach entsteht für die Epiglottisfalte eine knorpelige Stütze, sie liefert aber für die Sauropsiden das Cricoid, für die Säuger wahrscheinlich ein sechster Visceralbogen.

In anderen Fällen sind auch Mittel und Wege die gleichen, und das Ergebnis ist eine um so auffallendere Uebereinstimmung. Die Ausbildung einer Epiglottisfalte gehört hierher, die bei einzelnen Sauriern (*Agamen* Textfigur 4, p. 539) der Säugerepiglottis ungemein ähnlich sehen kann. Polyphyletisch vollzog sich sicher auch der Anschluss des Aditus laryngis an die durch einen Ductus naso-pharyngeus nach hinten fortgesetzte Nasenhöhle. Dieser Anschluss ist ja keineswegs eine Besonderheit der Säuger, sondern findet sich in weiter Verbreitung unter den Sauropsiden (s. p. 542 ff.). Freilich handelt es sich hier vielfach noch um sehr unvollkommene Einrichtungen; der Ductus naso-pharyngeus bedarf einer Ergänzung seines Bodens durch den Zungenrücken, bei anderen dagegen liegt er vollendet vor, und nur in der speciellen Ausführung ergeben sich Verschiedenheiten von den Säugethieren. Besonders auffällig sind die Convergenzerscheinungen im Gebiet der Musculatur. Die allmähliche Uebertragung des Ursprunges des Dilator laryngis von der Nackenfascie auf Theile des Visceralskelets, schliesslich auf das Cricoid, ist mehrfach in der Thierreihe erfolgt, und hat jedesmal, bei Amphibien, Sauropsiden und Säugern in etwas verschiedener Weise zum gleichen Ziel geführt. Mehrfach vollzog sich die Umgestaltung des viertheiligen Constrictorensystems in eine ringmuskelartige Bildung. Auch die specielle Ausbildung der Theile der Cartilago lateralis ist mehrfach in durchaus ähnlicher Weise von Statten gegangen. Ueberall treffen wir parallele Entwicklung nicht nur zwischen den drei Klassen, sondern auch innerhalb derselben und gar manches, was hier als Homologie erscheinen könnte, dürfte eine Convergenzerscheinung sein, zu Stande gekommen durch gleichartige Inanspruchnahme ähnlicher Theile.

## Literatur-Verzeichniss.

- ALBRECHT, H., Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Säugethier-Kehlkopfes. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie d. Wissensch., Mathemat.-naturwissensch. Kl., Bd. CV, Jahrg. 1896, Abth. III, Wien 1896.
- ALLIS, EDW., PHELPS, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*, Journ. of Morphology, Vol. XII, Boston 1897.
- ARNOLD, FR., Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. II, Freiburg 1851.
- VAN BEMMELEN, J. F., Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien, I. Anatom. Theil, 1887.
- BENDZ, H., Bidrag til den Sammenlignende Anatomie of Nervus glossopharyngeus, Vagus, Accessorius Willisii og Hypoglossus hos Reptilierne. Kongl. Danske Videnskab. Selskab, Naturvid. og Mathemat. Afhandlinger, Deel. X, Kjöbenhavn 1843.
- BERT, P., Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870.
- BOAS, J. E. V., Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. VII, 1881.
- BOJANUS, L. H., Anatomie Testudinis europeae, Vilnae 1819.
- BORN, G., Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrb., Bd. V, 1878, und Bd. VIII, 1883.
- BOWLES, R. L., Observations upon the mammalian pharynx, with special reference to the epiglottis. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXIII, 1889.
- BRANDT, JOH. FRIEDR., Observationes anatomicae de Mammalium quorundam, praesertim quadrumanorum vocis instrumento. Diss. inaug., Berolini 1816.
- BRAUS, H., Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbelthiere. SEMON, Zoologische Forschungsreisen, Bd. II (Jenaische Denkschriften, Bd. V), 1896.
- BRENNER, A., Ueber das Verhältniss des Nervus laryngeus inferior vagi zu einigen Aortenvarietäten des Menschen und zu dem Aortensystem der durch Lunge athmenden Wirbelthiere überhaupt. Arch. f. Anatomie u. Physiologie, Jahrg. 1883, Anatom. Abth., Leipzig 1883.

- BRUNER, H. L., Ein neuer Muskelapparat zum Schliessen und Oeffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth., 1896.
- v. BRUNS, H., Die Laryngoskopie und die laryngoskopische Chirurgie, Tübingen 1865.
- BUSCH, C. H., Beitrag zur Kenntniss der Gaumenbildung bei den Reptilien. Zoolog. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontogenie, Bd. XI, 1898.
- CORNING, H. K., Ueber die Entwicklung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien. Morphol. Jahrbuch, Bd. XXVIII, 1899.
- CUVIER, G., Leçons d'anatomie comparée, T. IV.
- DISSE, J., Beiträge zur Anatomie des menschlichen Kehlkopfes. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XI, 1875.
- DUBOIS, EUG., a) Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anz., Bd. I, 1886.
- b) Ueber den Larynx der Cetaceen. In: M. WEBER, Studien über Säugethiere, Jena 1886.
- EXNER, S., Die Innervation des Kehlkopfes. Sitzungsber. d. K. Akademie d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXXXIX, III. Abth., Jahrg. 1884.
- FISCHER, J. G., a) Anatomische Abhandlungen über die Peronibranchiaten und Derotremen, Hamburg 1864.
- b) Die Gehirnnerven der Saurier, anatomisch untersucht. Abhdlg. d. Naturw. Vereins in Hamburg, Bd. II, 1852.
- FLEISCHMANN, G., De chondrogenesi asperae arteriae et de situ oesophagi ahnorme nonnulla, Erlangen 1820.
- FRORIEP, A., Ueber die Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus und über die Bedeutung des Hypoglossus. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., 1885.
- FÜRBRINGER, M., a) Beitrag zur Kenntniss der Kehlkopfmuskulatur, Jena 1875.
- b) Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für GEGENBAUR, Bd. III, Leipzig 1897.
- c) Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. IV. Theil. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. XXXIV, 1900.
- GAUFF, E., a) Beiträge zur Morphologie des Schädels, II. Theil. Morphol. Arbeiten, herausg. v. SCHWALBE, Bd. III.
- b) Zur Lehre vom Athmungsmechanismus beim Frosch. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., 1896.
- c) Anatomie des Frosches. (3. Auflage von ECKER und WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches), Braunschweig 1896.
- GEGENBAUR, C., a) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Heft, Das Kopfskelet der Selachier, Leipzig 1872.
- b) Die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschrift, Bd. VI.
- c) Die Epiglottis. Vergleichend-anatomische Studie, Leipzig 1892.
- d) Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I, Leipzig 1898.
- GERHARDT, C., Die gelben Flecke der Stimmbänder. Archiv für pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klinische Medicin, herausg. v. R. VIRCHOW, Bd. XIX, 1860.
- GÖPPER, E., a) Ueber die Herkunft des Wrisberg'schen Knorpels. Morphol. Jahrb., Bd. XXI, 1894.
- b) Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. XXII, 1894.
- c) Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. I. Theil: Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. XXVI, 1898. — II. Theil: Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. XXVIII, 1899.
- GRÖNBERG, G., und v. KLINKOWSTRÖM, A., Zur Anatomie von *Pipa americana*. 2. Verdauungs-, Respirations- und Urogenitalorgane sammt Nervensystem, von G. GRÖNBERG. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. VII, 1894.
- GROSSER, OTTO, Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX, Leipzig 1900.
- GÜNTHER, A., Contributions to the anatomy of *Hatteria*. Philos. Transactions, 1867.
- HAECKEL, E., Zur Phylogenie der australischen Fauna. SEMON, Zoolog. Forschungsreisen, Bd. I (Jenaische Denkschr., Bd. IV).
- HEINEMANN, C., a) Ueber nicht der Lungenrespiration dienende, sog. oscillatorische Kehlhebungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. Arch. f. Physiol., Bd. XXXIV, 1884.
- b) Ueber die Athembewegungen der Reptilien. Arch. f. d. ges. Physiol. des Menschen u. d. Thiere, Bd. XV, 1877.
- HENLE, J., Vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfes mit besonderer Berücksichtigung des Kehlkopfes der Reptilien. Leipzig 1839.
- HIS, W., Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880—88.
- HOCHSTETTER, F., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. Aus: SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. II (Jenaische Denkschriften Bd. V), 1896.
- HOWES, G. B., a) Rabbit with an intranarial epiglottis, with a suggestion concerning the phylogeny of the mammalian respiratory apparatus. Journal of Anat. and Physiol., Vol. XXIII, New Series, Vol. III, Part II, Edinburgh 1889.
- b) Additional observations upon the intranarial epiglottis. Ibidem, Part IV.
- c) On a hitherto unrecognized feature in the larynx of the anurous Amphibia. Proceedings of the Zoological Society of London, 1887.

- JURASZ, A., a) Eine seltene Anomalie des Schildknorpels und dessen Verbindung mit dem Zungenbein. Arch. f. Anatomie und Entwicklungsgesch. (v. HIS u. BRAUNE), Jahrg. 1877.
- b) Ueber die phonatorische Thätigkeit der Mm. crico-arytaenoidei postici. Bericht der VII. Versammlg. d. Vers. süddeutscher Laryngologen zu Heidelberg 1900.
- KAIN, E., Zur Morphologie des WRISBERG'schen Knorpels. Mittheilungen d. Vereins d. Aerzte in Steiermark, XXIII. Vereinsjahr 1886, Graz 1887.
- KALLIUS, E., a) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kehlkopfes. Anatom. Hefte, Bd. IX, 1897.
- b) Die Entwicklung des menschlichen Kehlkopfes. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der XII. Versammlung Kiel 1898, Ergänzungsheft z. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898.
- KANTHACK, A., The myology of the larynx. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXVI, 1892.
- KILLIAN, G., Ueber die Bursa und Tonsilla pharyngea. Morph. Jahrb., Bd. XIV, 1888.
- KLAATSCH, H., Studien zur Geschichte der Mammorgane. SEMON, Zool. Forschungsreisen, Bd. II (Jenaische Denkschriften, Bd. V), 1895.
- KOHLBRÜGGE, J. H. F., Der Larynx und die Stimmbildung der Quadrumana. Bijdragen tot de Natuurlijke Geschiedenis van Menschen en Dieren, overgedrukt uit het Natuurkundig Tijdschrift voor Ned. Indie DC, LV, Afl. 2, Batavia 1895.
- KÖLLIKER, A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl., Bd. III, von V. v. EBNER, 1. Heft, Leipzig 1899.
- KÖRNER, O., a) Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Kehlkopfes der Säugethiere und des Menschen. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges., Bd. XIII, 1883.
- b) Weitere Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Kehlkopfes. Ibidem.
- KÜKENTHAL, W., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Denkschriften d. Medic.-naturw. Gesellschaft z. Jena, Bd. III, 1893.
- LEYDIG, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872.
- v. LUSCHKA, H., a) Die Cartilago interarytaenoidea des menschlichen Stimmorgans. Arch. f. Anatomie, Physiol. und wissenschaftl. Medicin, Jahrg. 1869.
- b) Der Kehlkopf des Menschen, Tübingen 1871.
- MÄRTENS, M., Die Entwicklung der Kehlkopfknorpel bei einigen unserer einheimischen anuren Amphibien. Anatom. Hefte, herausgeg. v. Fr. MERKEL und R. BONNET, Bd. IX, 1897.
- MAURER, F., a) Blutgefäße im Epithel. Morphol. Jahrb., Bd. XXV, 1897.
- b) Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei *Echidna* und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbelthieren. Aus: SEMON, Zoologische Forschungsreisen, Bd. III (Jenaische Denkschriften, Bd. VI).
- c) Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Morphol. Jahrg., Bd. XXVII, 1899.
- d) Die Kiemen und ihre Gefäße bei Anuren und urodelen Amphibien und die Umbildung der beiden ersten Arterienbögen bei Teleostier. Morphol. Jahrb., Bd. XIV, 1888.
- MAYER, C., Ueber die menschliche Stimme und Sprache. MECKEL's Archiv f. Anat. u. Physiol., Leipzig 1826.
- MEYER, ED., Zur Kenntniss der inneren Kehlkopfmuskeln des Menschen. Arch. f. Laryngologie und Rhinologie, Bd. VI, 1897.
- MILANI, A., Beiträge zur Kenntniss der Reptilienlunge, II. Theil. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ont., Bd. X, 1897.
- MILNE-EDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Paris 1857—1865.
- MÜLLER, JOHANNES, Vergleichende Neurologie der Myxinoiden. Abhdlgn. d. K. Akademie der Wissensch. z. Berlin aus d. Jahre 1838, Berlin 1839.
- NICOLAS, A., Recherches sur le développement de quelques éléments du larynx humain. Bibliographie anatomique, No. 5, 1894.
- ONODI, A., Die Innervation des Kehlkopfes, Wien 1895.
- OSAWA, G., Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der *Hatteria punctata*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. XLIX, Bonn 1897.
- OWEN, R., The anatomy of Vertebrates, Vol. III, London 1868.
- RAPP, W., a) Untersuchungen über einige Theile der Anatomie der Cetaceen. Naturw. Abh., 1828.
- b) Die Cetaceen zoologisch-anatomisch dargestellt, 1837.
- RATHEKE, H., Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Crocodile, Braunschweig 1866.
- RAWITZ, B., Die Anatomie des Kehlkopfes und der Nase von *Phocaena communis*. Internationale Monatsschrift f. Anat. u. Physiologie, Bd. XVII, 1900. (Enthält eine genaue Literaturangabe für die Cetaceen).
- RIDEWOOD, W. G., a) On the structure and development of the hyobranchial skeleton and larynx in *Xenopus* and *Pipa*. Journ. Linn. Society (Zool.), Vol. XXVI, London 1897.
- b) On the structure and development of the hyobranchial skeleton of the Parsley Frog (*Pelodytes punctatus*). Proc. Zool. Society London, 1897.
- c) On the larval hyobranchial skeleton of the anurous batrachians with special reference to the axial parts. Journ. Linn. Society (Zool.), Vol. XXVI, London 1898.

- ROBIN, A., Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des Chiroptères. Annales des Sciences natur., 6. Série, T. XII, 1881.
- RÜCKERT, J., Der Pharynx als Sprach- und Schluckapparat, München 1882.
- RUGE, G., a) Das Knorpelskelet des äusseren Ohres der Monotremen, ein Derivat des Hyoidbogens. Morph. Jahrb., Bd. XXV.
- b) Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. SEMON, Zoologische Forschungsreisen, Bd. II (Jenaische Denkschriften, Bd. V).
- SARASIN, P. u. F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon, Bd. II, 4. Heft, Wiesbaden 1890.
- SEMON, R., Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen. Zool. Forschungsreisen, Bd. II.
- SEYDEL, O., a) Ueber die Nasenhöhle und das JACOBSON'sche Organ der Amphibien. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XXIII, 1895.
- b) Ueber die Nasenhöhle und das JACOBSON'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Festschrift zum 70. Gehrurtstag von C. GEGENBAUR, Bd. II, 1896.
- c) Ueber Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von *Echidna* nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbelthiere. In: SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. III, 1899.
- SIEBENROCK, F., Der Zungenbeinapparat und Kehlkopf sammt Luftröhre von *Testudo calcarata*. Sitzungsher. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien Math.-nat. Kl., 1900.
- SPULER, A., Ueber Bau und Entstehung des elastischen Knorpels. Sitzungsherichte der physikal.-medizin. Societät zu Erlangen, 1895.
- STRAZZA, Zur Lehre von der Entwicklung der Kehlkopfmuskulatur. Mittheilungen aus dem Embryologischen Institut der Universität Wien, herausgeg. v. SCHENK, Jahrg. 1888, Wien 1889.
- STUART, T. P. ANDERSON, and M'CORMICK, AL., The position of the epiglottis in swallowing. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXV, 1892.
- SUTTON, J. BLAND, On the nature of ligaments. Part. VI. The vocal cords and the hyo-epiglottideus muscle. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXIV, New Series Vol. III, Part I, 1888.
- SYMINGTON, J., a) On the relations of the larynx and trachea to the vertebral column in the foetus and child. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. IX.
- b) The marsupial larynx. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXXIII, London 1898.
- c) The cartilages of the Monotreme larynx. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXXIV, London 1899.
- SWAN, J., Illustrations of the comparative anatomy of the nervous system, 1837.
- VETTER, B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. II. Theil. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. II, 1898.
- VOGT, C., Zur Neurologie von *Python tigris*. Arch. f. Anatomie, Physiologie u. wissensch. Medicin, herausgeg. v. JOH. MÜLLER, Jahrg. 1839, Berlin.
- WALDEYER, W., Beiträge zur normalen und vergleichenden Anatomie des Pharynx mit besonderer Beziehung auf den Schlingweg. Sitzungsherichte d. Königl. preuss. Akademie d. Wissenschaften zu Berlin, Jahrgang 1886.
- WILDER, H. H., a) Studies in the phylogenesis of the larynx. Preliminary communication. Anat. Anz., Bd. V, 7. Jahrgang, 1892.
- b) A contribution to the anatomy of *Siren lacertina*. Zoolog. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. V.
- c) The Amphibian larynx. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. IX, 1896.
- WALKER, M. L., On the larynx of Monotremata. Studies from the Museum of Zoology in University College, Dundee, Vol. I, No. 3, 1889.
- WALTON, G. L., The function of the epiglottis. Journal of Physiology, Vol. I, 1878—79.
- WIEDERSHEIM, R., a) Zur Anatomie und Physiologie des *Platydictylus europaeus*. Morphol. Jahrbuch, Bd. I, 1876.
- h) Das Respirationssystem der Chamäleoniden. Bericht d. Naturforsch. Gesellschaft z. Freiburg i. B., Bd. I, 1886.
- c) Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 3. Aufl., Jena 1893.
- WOLFF, L., Dissertatio anatomica de organo vocis mammalium, Berolini 1812.
- YOUNG, A. H., and ROBINSON, A., On the anatomy of *Hyaena striata*. Part. I. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXIII, 1888.
- ZANDER, R., Beitrag zur Kenntniss des Schlundkopfes der Wiederkäuer. Schriften der Physikal.-ökonom. Gesellschaft zu Königsherg, Bd. XXXI, 1890.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung . . . . .	535
<b>Erster Theil. Der Kehlkopfeingang und seine Umgebung.</b>	
I. Amphibien und Reptilien . . . . .	538
II. Säugethiere . . . . .	551
a) Monotremen . . . . .	551
b) Marsupialier und Placentaler . . . . .	553
III. Zusammenfassung und Schluss . . . . .	559
Anhang: der Binnenraum des Kehlkopfes der Monotremen.	
<b>Zweiter Theil. Das Skelet des Kehlkopfes.</b>	
I. Cartilago thyreoides . . . . .	562
a) Fertiger Zustand bei den Monotremen . . . . .	562
b) Entwicklung der Cartilago thyreoides . . . . .	565
1) Die Visceralbogen junger <i>Echidna</i> -Embryonen . . . . .	565
2) Spätere Stadien der Entwicklung des Thyreoids von <i>Echidna</i> . . . . .	568
3) Entwicklung des Hyoids bei <i>Echidna</i> . . . . .	568
4) Entwicklung des Thyreoids bei höheren Säugethieren . . . . .	569
c) Ableitung des Thyreoids . . . . .	570
II. Cartilago epiglottidis (und <i>C. cuneiformis</i> [Wrisbergii]) . . . . .	573
a) Gestaltung und Befestigung des Epiglottiskorpels . . . . .	573
1) Monotremen . . . . .	573
2) Marsupialier und Placentaler . . . . .	575
3) Vergleichung . . . . .	579
b) Histologische Beschaffenheit des Epiglottiskorpels . . . . .	581
c) Entwicklung des Epiglottiskorpels . . . . .	585
d) Ableitung des Epiglottiskorpels . . . . .	587
III. Primäres Laryngo-trachealskelet (Cartilago lateralis und ihre Abkömmlinge [ <i>Arytänoid</i> , Cricoid und Trachealringe]) . . . . .	589
a) Amphibien und Reptilien . . . . .	589
b) Monotremen . . . . .	593
1) Fertiger Zustand . . . . .	593
2) Entwicklung . . . . .	596
c) Zusammenfassung. Herkunft der Cartilago lateralis . . . . .	600

	Seite
<b>Dritter Theil. Die Musculatur des Kehlkopfes.</b>	
I. Dilatator laryngis . . . . .	603
a) Amphibien und Reptilien . . . . .	603
b) Säugethiere. Zusammenfassung . . . . .	606
II. Constrictores laryngis . . . . .	608
a) Amphibien und Reptilien . . . . .	608
b) Säugethiere. Zusammenfassung . . . . .	612
III. Musculus thyreo-cricoideus . . . . .	615
IV. Entwicklung der Kehlkopfmuskeln . . . . .	616
<b>Vierter Theil. Die Nerven des Kehlkopfes.</b>	
I. Amphibien . . . . .	618
II. Reptilien . . . . .	622
III. Säugethiere . . . . .	624
Schlussbetrachtung . . . . .	626

## Erklärung der Abbildungen.

## Abkürzungen:

<i>A. pulm.</i> Arteria pulmonalis.	<i>M. th. = cr.</i> Musculus thyreo = cricoideus.
<i>Ad. vest.</i> Eingang in das Vestibulum pharyngis.	<i>M. th.-cr. = ar.</i> Musculus thyreo-crico = arytaenoideus.
<i>Ar.</i> Arytänoid.	<i>N. cerv.</i> Cervicalnerv.
<i>Ao.-W.</i> (dorsale) Aortenwurzel.	<i>N. lar. sup.</i> Nervus laryngeus superior.
<i>C. or.</i> Mundhöhle.	<i>N. lar. inf.</i> Nervus laryngeus inferior.
<i>Car. int. und comm.</i> Carotis interna und communis.	<i>N. rec.</i> Nervus recurrens.
<i>Ch.</i> Chorda dorsalis.	<i>Oesoph.</i> Oesophagus.
<i>Cav. ph.-nas.</i> Cavum pharyngo-nasale.	<i>Pal. molle</i> Palatum molle.
<i>Cr.</i> Cricoid.	<i>Ph.</i> Pharynx.
<i>Dil.</i> Dilator laryngis.	<i>Pl. ar.-ep.</i> Plica ary-epiglottica.
<i>Dr.</i> Schleimdrüsen.	<i>Pl. pal.-ep.</i> Plica palato-epiglottica.
<i>Ep.</i> Epiglottis.	<i>Postbr. K.</i> Postbranchialer Körper.
<i>Ep.-Kn.</i> Epiglottisknorpel.	<i>Pr. musc.</i> Processus muscularis des Arytänoids.
<i>Ggln. Gass.</i> Ganglion Gasseri.	<i>Pr. musc. th.</i> Processus muscularis des Thyroids.
<i>H. I und II</i> Erster und zweiter Bogen des Zungenbeins.	<i>Procr.</i> Procricoid (oberes Procricoid).
<i>H.-Co.</i> Copula des Hyoids.	<i>Procr.!</i> Unteres Procricoid.
<i>K. 1-4</i> 1-4. Kiemenspalte.	<i>Sin.</i> Ausbuchtung des Oesophagus, entsprechend jeder der beiden Valvulae pharyngo-oesophageae.
<i>L.</i> Larynx.	<i>Symp.</i> Grenzstrang des Sympathicus.
<i>Ling</i> Zunge.	<i>Th. I und II</i> Erster und zweiter Bogen des Thyroids.
<i>Lig.</i> Ligament.	<i>Th. Co.</i> Copula des Thyroids.
<i>M. Anl.</i> Anlage der Recurrens-Musculatur.	<i>Tr.</i> Trachea resp. Trachealringe.
<i>M. ar. = procr.</i> Musculus ary = procricoideus.	<i>Trunc. Aort.</i> Truncus aortae.
<i>M. cr. = procr.</i> Musculus crico = procricoideus.	<i>Valv. phar.-oesoph.</i> Klappe zwischen Pharynx und Oesophagus.
<i>M. ar.-cr. = procr.</i> Musculus ary-crico = procricoideus.	<i>Vest. ph.</i> Vestibulum pharyngis.
<i>M. interh.</i> Musculus interhyoideus.	
<i>M. interth.</i> Musculus interthyroideus.	

Die römischen Ziffern (*V, VII, IX, X, XI, XII*) dienen zur Bezeichnung der Gehirnnerven, die arabischen Ziffern *3, 4, 6* zur Bezeichnung der Arterienbogen.

In Fig. 1—18 sind die knorpeligen Theile blau, die knöchernen gelb, die Muskeln braunroth wiedergegeben.

## Tafel XVII.

- Fig. 1. Kehlkopfeingang und Umgebung von *Ornithorhynchus*, 2/1. Die hintere Wand von Pharynx und Oesophagus ist median gespalten und aufgeklappt. \* der seitlich vom Kehlkopfeingang vorbeiführende Speiseweg. \*\* Oeffnung des Vestibulum pharyngis in die seitliche Speiserinne unter dem freien Rande des weichen Gaumens (*Pal. molle*).
- „ 2. Kehlkopfeingang und Umgebung von *Echidna*, 3/1. Pharynx- und Oesophaguswand von der Dorsal-seite her geöffnet und ausgebreitet. \* seitlicher Speiseweg. \*\* Oeffnung des Vestibulum pharyngis in den seitlichen Speiseweg unter dem freien Rande des Palatum molle (*Pal. molle*).
- „ 3. Kehlkopfeingang und Umgebung von *Echidna*, 4/1. Der weiche Gaumen ist median gespalten und nach beiden Seiten auseinandergelegt, so dass man den Boden des Vestibulum pharyngis mit den Plicae palato-epiglotticae (*Pl. pal.-ep.*) übersieht. Vorn ist noch der hinterste Theil der abwärts gekehrten Zunge (*Ling*) sichtbar. Die dorsale Pharynxwand ist, soweit häutig, entfernt; die ihr eingelagerten Theile des zweiten Zungenbein- und ersten Thyreoidbogens sind in situ erhalten. Die Oesophaguswand ist dorsal aufgeschnitten und ausgebreitet. Der Fortsatz des ersten Thyreoidbogens, der in die Valvula pharyngo-oesophagea (*Valv. phar.-oesoph.*) eintritt, ist freigelegt.
- „ 4. Medianschnitt durch den hinteren Theil der Zunge, durch Kehlkopf, Trachea, Pharynx und Oesophagus von *Ornithorhynchus*, Ansicht der linken Hälfte des Präparates von innen, 2/1.
- „ 5. Medianschnitt wie in Fig. 4 von *Echidna*, Ansicht der rechten Hälfte des Präparates von innen, 2/1. Der Spalt zwischen Plica palato-epiglottica (*Pl. pal.-ep.*) und weichem Gaumen (*Pal. molle*) ist offen dargestellt.
- „ 6. Zungenbein und Kehlkopf von *Ornithorhynchus* in ventraler Ansicht, 4/1. Die sehnige, am hinteren Rande des zweiten Thyreoidbogens ansetzende Membran, von der der Musculus thyreo = cricoideus (*M. th = cr.*) entspringt, ist durch die vom Muskel ausstrahlenden zarten Linien dargestellt. Der Ursprung eines Theiles des Musculus thyreo-crico = arytaenoideus (*M. th.-cr. = ar.*) ist freigelegt durch Entfernung der Membrana crico-thyreoidea.
- „ 7. Zungenbein und Kehlkopf von *Echidna* in ventraler Ansicht, 3,5/1. Der Musculus thyreo = cricoideus (*M. th = cr.*) verdeckt selbst und durch seine Ursprungsaponeurose (*S.*) den grössten Theil des Cricoids (*cr.*).





Tafel XVIII.

## Tafel XVIII.

- Fig. 8. Hyoid und Thyreoid von *Ornithorhynchus*, Ansicht von der rechten Seite, 4/1. *a* Fortsatz des ersten Thyreoidbogens, der mit seiner Spitze in die Valvula pharyngo-oesophagea hineinragt (vergl. Fig. 3).
- „ 9. Hyoid und Thyreoid von *Echidna*, Ansicht von der rechten Seite, 4/1. *a* s. Erklärung zu Fig. 8.
- „ 10. Thyreoid von *Ornithorhynchus*, Ansicht von der Ventralseite, 4/1. Vom ersten Bogen ist nur der knöcherne Theil dargestellt.
- „ 11. Thyreoid, Cricoid und Beginn der Trachea von *Echidna*, Ansicht von der Ventralseite, 4/1. Der Musculus thyreo = cricoideus ist entfernt, ebenso die derbe Membrana crico-thyreoides, so dass ein Theil des Musculus thyreo-crico = arytaenoideus zum Vorschein kommt (*M. th.-cr. = ar.*).
- „ 12. Cricoid, die Arytanoide und Procricoide von *Ornithorhynchus*, von der Dorsalseite, 5/1. Durch den Ausschnitt der hinteren Wand des Cricoids sieht man einen Theil der Innenfläche der Vorderwand. \* Zusammenhang beider Arytanoide.
- „ 13. Cricoid, die Arytanoide und das Procricoide von *Echidna*, Dorsalansicht, 5/1. \* Zusammenhang beider Arytanoide. *Lig.* Band zwischen den Seitentheilen des Cricoids.
- „ 14. Kehlkopf und Trachea (Skelet, Muskeln und Nerven) von *Ornithorhynchus*, von der Dorsalseite, 3,3/1. Der zweite Hyoid- und erste Thyreoidbogen beider Seiten sind gemeinsam nach aussen und vorn gebogen, da sie sonst einen Theil der hier dargestellten Muskeln verdeckt hätten (vergl. hierzu Fig. 3).
- „ 15. Kehlkopf (Skelet, Muskeln und Nerven) von *Ornithorhynchus*, Ansicht von der Dorsalseite und etwas von oben, 4,5/1. Das Hyoid, der knorpelige Theil des ersten Thyreoidbogens sind entfernt. Die Dilatatoren des Kehlkopfes sind abgetragen, um die dorsalen Theile der Schliessmuskeln übersehen zu können.
- „ 16. Kehlkopf (Skelet, Muskeln und Nerven) von *Echidna*, Ansicht von der Dorsalseite und etwas von oben, 5/1. Das Hyoid, der grösste Theil des ersten Thyreoidbogens sind entfernt. Ebenso der Dilatator der linken Seite.
- „ 17. Kehlkopf von *Ornithorhynchus* von der rechten Seite, 5/1. Das Hyoid ist ganz, der erste Thyreoidbogen fast ganz entfernt. Vom knöchernen Theil des zweiten Thyreoidbogens ist nur ein schmaler Streifen erhalten, von dem ein Theil des Musculus thyreo-crico-arytaenoideus entspringt. Der Dilatator ist abgetragen. Die Nervenäste des Muskels sind als Stümpfe stehen geblieben.
- „ 18. Kehlkopf von *Echidna*, von der linken Seite, 4,5/1. Das Hyoid und erster Thyreoidbogen sind entfernt. Ebenso der Dilatator des Kehlkopfes.





Tafel XIX.

## Tafel XIX.

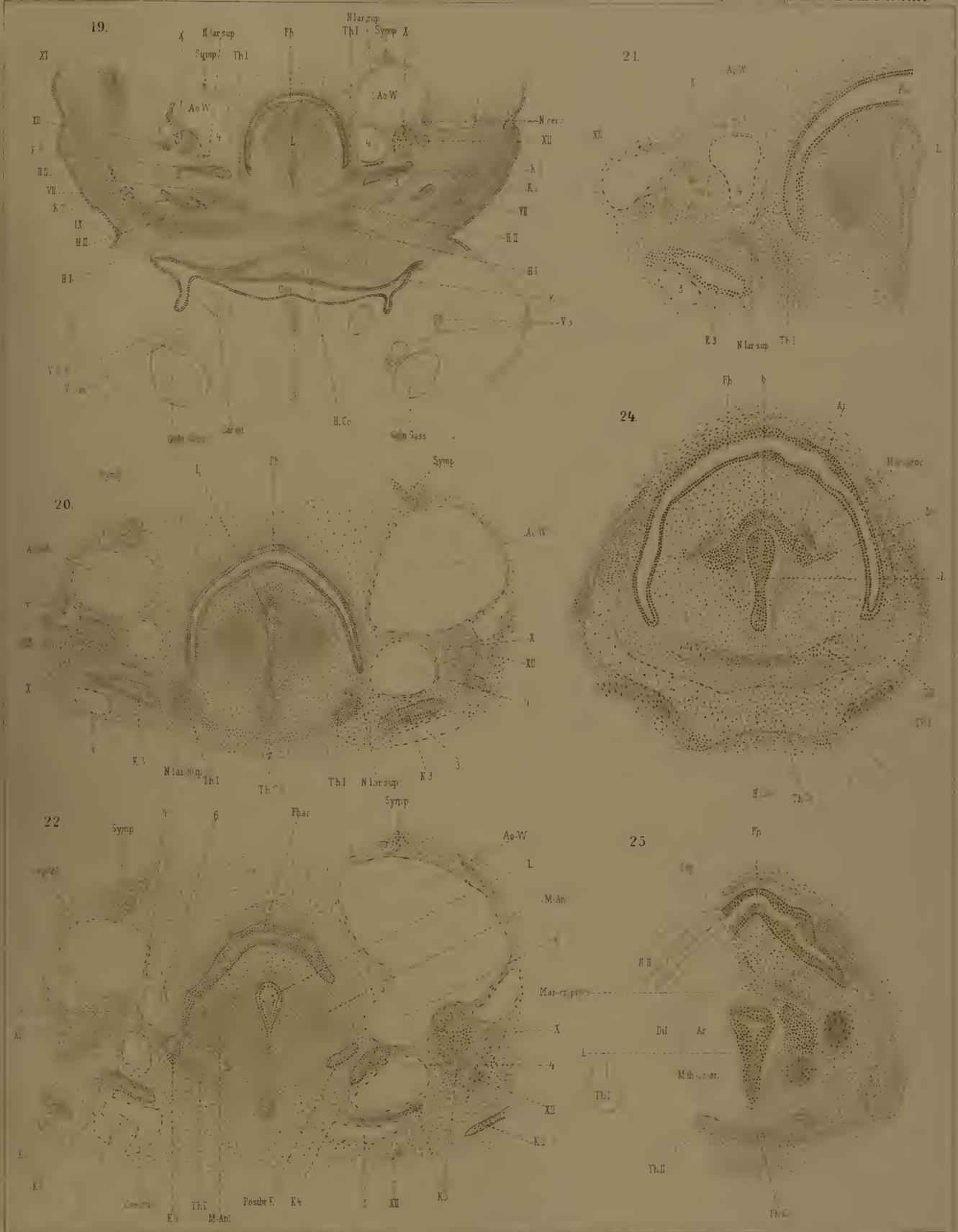
Fig. 19—32. Darstellung von Schnitten durch *Echidna*-Embryonen. (Die Numerirung der Embryonen entspricht ihren Nummern in: R. SEMON, Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen [Zool. Forschungsreisen, Bd. II].)

Zum Verständnis der Fig. 19—23 giebt die beigegefügte Abbildung (Textfigur 53) die Schnitt- richtung der Serie durch den Embryo 42 und 43 an, der die Originalpräparate für die bezeichneten Abbildungen zugehören. Den Kopf des Embryos, der mit seiner Längsaxe fast rechtwinklig zur Längsaxe des Rumpfes gestellt ist, treffen die Schnitte in annähernd genau horizontaler Richtung. Alles, was an der Grenze von Kopf und Hals liegt, dazu gehört der Larynx und der Beginn der Trachea, wird in einer Richtung geschnitten, die die Mitte zwischen Horizontal- und Querschnitt hält. In Folge dessen zeigen die Serienschnitte durch den oberen Theil des Embryos, wenn man sie in caudaler Richtung durchmustert, in ihren vorderen Theilen stets neue in dorso-ventralem Sinne auf einander folgende Theile, in ihrem hinteren Abschnitte gleichzeitig immer neue, in caudaler Richtung sich folgende Theile.



Fig. 53.

- „ 19. Embryo 42. Schräger Horizontalschnitt durch die Kiemenregion, 53/1. Uebersichtsbild. Da der Kopfdarm im Verlauf von vorn nach hinten einen dorsalwärts gerichteten Bogen beschreibt, ist er hier zweimal getroffen, vorn die Mundhöhle (*C.or.*), hinten der Pharynx (*Ph.*), der hier die Mündung des Kehlkopfes (*L.*) aufnimmt. Zwischen beiden werden die am Boden des Kopfdarmes lagernden Theile, die Kiemenbögen, mit ihren Skeletanlagen, Nerven und Blutgefäßen sichtbar. Von den Kiemenspalten ist nur die zweite und dritte getroffen (*K. 2* und *K. 3*). Der Zipfel des Kopfdarmes bei *K. 1* setzt sich in die erste Kiemenspalte fort.
- „ 20. Embryo 42. Gegend der Anlage des ersten Thyreoidbogens, 80/1. Der Schnitt, der zum Theil hier dargestellt ist, folgt dicht auf den in Fig. 19 dargestellten Schnitt. Zur Orientirung vergl. Fig. 19.
- „ 21. Embryo 43. Gegend der Anlage des ersten Thyreoidbogens mit Darstellung des Nervus laryngeus superior, 100/1. Zur Orientirung vergl. Fig. 19.
- „ 22. Embryo 42. Theil eines schrägen Horizontalschnittes durch die Kiemenregion mit der letzten Kiemenspalte, 80/1. Der hier wiedergegebene Schnitt folgt in der Serie auf den Schnitt von Fig. 20. Nach unten zu ist die Figur ähnlich zu ergänzen, wie es Fig. 19 darstellt.
- „ 24. Embryo 44. Querschnitt durch den oberen Theil des Larynx, 100/1. Bei *b* Zusammenhang zwischen beiden Arytänoiden.
- „ 25. Embryo 44. Querschnitt durch den mittleren Theil des Kehlkopfes, 100/1.



## Tafel XX.

- Fig. 23. Embryo 42. Muskelanlage und Nervus recurrens, 80/1. Hinterer Theil eines schragen Horizontal-schnittes durch die Kiemenregion. Der zugehörige Schnitt folgt in der Serie in kurzer Entfernung auf den Originalschnitt von Fig. 22. Entsprechend dem oben über die Schnittrichtung Bemerkten, ist Oesophagus und Trachea im Querschnitt getroffen. Der Truncus aortae (*Trunc. Aort.*) hat an der durchschnittenen Stelle bereits den sechsten Bogen (*b*) abgegeben.
- „ 26. Embryo 44. Querschnitt durch den mittleren Theil des Larynx (in der Höhe des Grenzbezirkes zwischen Arytänoid und Cricoid), 100/1. Der Schnitt trifft den Kehlkopf etwas unterhalb des Schnittes von Fig. 25.
- „ 27. Embryo 44. Querschnitt durch den unteren Theil des Larynx, 100/1.
- „ 28. Embryo 45. Theil eines Querschnittes durch den vordersten Theil des Larynx, 200/1. *Ep.* basale Theile des Epiglottisknorpels.
- „ 29. Embryo 46. Querschnitt durch den obersten Theil des Kehlkopfes, 100/1. Der Schnitt trifft den vordersten Theil der Copula des Thyreoids und die beiden basalen Ausläufer des Epiglottis-knorpels (*Ep.*).
- „ 30. Embryo 46. Querschnitt durch den oberen Theil des Kehlkopfes, 100/1. *a* Grenze des ersten, *c* Grenze des zweiten Hyoidbogens gegen die Hyoidcopula, *b* Zusammenhang zwischen den beiden Arytänoiden.
- „ 31. Embryo 47. Dorsaler Theil eines Querschnittes durch den oberen Theil des Kehlkopfes, 120/1. Zusammenhang des Arytänoids mit dem Procricoid.
- „ 32. Embryo 47. Querschnitt durch die beiden Arytänöide in der Höhe ihres Zusammenhanges, 120/1. Der Schnitt liegt etwas tiefer als der in Fig. 31 wiedergegebene. Bei *b* Beginn der Trennung der beiden Arytänöide von einander.

