

AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU GÖTTINGEN.

BÄITRÄGE

ZUR

ENTWICKELUNG DER ZUNGE.

I. THEIL

AMPHIBIEN UND REPTILIEN.

VON

E. KALLIUS,

GÖTTINGEN.

Mit 53 Textfiguren und 28 Figuren auf den Tafeln XLIV|XLVIII.

Einleitung.

Seit längerer Zeit beschäftigt mich die Organogenie der Zunge. Die ersten Beobachtungen sammelte ich im Anschluss an die publizierten Untersuchungen über die Entwicklung des Kehlkopfes beim Menschen. Die Differenzen in den Angaben der in der Litteratur vorhandenen Untersuchungen über die Zungenentwicklung veranlassten mich, die Säugetiere zur Vergleichung heranzuziehen, wobei ich hoffte, an dem leichter erhältlichen, lückenlosen Material grössere Klarheit zu bekommen. Die Ausdehnung der Arbeit auf verschiedene Säugetierformen zeigte nicht unerhebliche Variationen des Entwicklungsvorganges. Dies, sowie die Frage nach der Bedeutung der Unterzunge und die Hoffnung, Beiträge zu der doch äusserst mangelhaften Kenntnis der Stammesgeschichte des Organs zu finden, bestimmten mich, die Untersuchungen auf die ganze Wirbeltierreihe auszudehnen.

Gerade die Frage nach der phylogenetischen Entstehung und Ausgestaltung der Zunge hoffte ich durch organogenetische Forschungen zu klären, weil ich mit Rabl der Entwicklungsgeschichte eine sehr grosse Bedeutung zur Ermittlung verwandtschaftlicher Beziehungen zuerkenne. Hat doch auch die vergleichende Forschung, die nur die Endstadien berücksichtigt, verhältnismässig wenig zur Lösung dieser Frage beigetragen. Selbstverständlich verkenne ich keinen Augenblick die eminente

Wichtigkeit dieser Forschungsart, aber ich möchte neben ihr auch der organogenetischen Betrachtung ihren gebührenden Platz angewiesen sehen.

Als ersten Teil der Arbeit veröffentliche ich jetzt die Ergebnisse der Zungenentwicklung bei Amphibien und Reptilien. Die Fische habe ich zunächst ausser acht gelassen. Ihre prinzipielle Übereinstimmung hinsichtlich der Zungenbildung bei aller Differenz der einzelnen Species, sowie auch die Unmöglichkeit, genügendes Material zu beschaffen, bestimmten mich, vorläufig von ihnen abzusehen. Natürlich ist die allgemeine Form der Fischzunge öfter erwähnt und zum Ausgangspunkt genommen, aber die wesentlichen Verhältnisse konnten als bekannt vorausgesetzt werden, und ich verlasse mich auf die Angaben der Litteratur und nur auf sehr wenige eigene Beobachtungen. Die übrigen Vertebraten werden bald folgen, zumal schon die wesentlichsten Vorarbeiten beendet sind.

Noch möchte ich einiges über die Untersuchungsmethode sagen. Ausser der selbstverständlichen Benutzung kompletter Serien in verschiedenen Schnittrichtungen und der häufig ausserordentlich erspriesslichen makroskopischen Präparation (mit Lupe) wurden in ausgedehntester Weise Rekonstruktionen nach der Bornschen klassischen Methode angefertigt. Ohne diese ist es absolut unmöglich, auch nur ein einigermassen sicheres Bild von der Zungenentwicklung zu erlangen. Technische Angaben will ich nicht weiter machen, nur möchte ich sagen, dass ich vielfach zum Ausfüllen der Stufen des zusammengesetzten Modells und zur Ergänzung unwesentlicher Teile die bei Bildhauern gebräuchliche Plastilina benutzt habe. Obgleich sie nicht so hart wie Wachs wird, hat sie sich doch recht gut bewährt, indem sie die Arbeit abkürzt und den so gefürchteten heissen Spatel, der manche Einzelheiten verwischen kann, so gut wie überflüssig macht. Auf die möglichst vollkommene Glättung der Oberfläche wurde besonderer Wert gelegt, ebenso darauf,

dass am fertigen Modell die Entstehung aus einzelnen Platten möglichst verdeckt wurde. Zu dem Zweck wurden alle Modelle noch mit Ölfarbe überstrichen. Manche Formationen wurden dann überhaupt erst deutlich. Natürlich wurde in den Zeichnungen der Modelle, die ich zum grossen Teil der Kunst des hiesigen Universitäts-Zeichenlehrers Peters verdanke, auch niemals die Richtung der Platten, die das Modell bilden, angedeutet. Die öfter geübte Art, diese Platten zum Teil recht derb anzudeuten, halte ich für eine überflüssige, ja schädliche, pedantische Geschmacklosigkeit. Durch diese Plattenrichtung wird der Blick oft genug von wichtigen Teilen abgelenkt und die Auffassung erschwert. Wie kann man einen notwendigen Übelstand einer Methode so hervorheben? Das ist gerade so, als wenn man bei einer geometrischen Konstruktion die Hilfslinien besonders stark auftragen wollte.

Die Schwierigkeiten, in einer Ansicht des Modells alle Einzelheiten gut wiederzugeben, sind so wie so schon gross genug. Da muss die Beschreibung zu Hülfe kommen, die, wenn man alles berücksichtigen will, da doch alles in der in Betracht kommenden Gegend wichtig ist, oft schwerfällig werden muss. Hier liessen sich sehr umständliche Beschreibungen in der That nicht vollständig vermeiden, und es mag die Übersichtlichkeit der komplizierten Verhältnisse oft darunter gelitten haben. In der Absicht, wichtige Vorgänge hervorzuheben und alles klar und leicht verständlich darzustellen, wurden mitunter Wiederholungen nötig. Schliesslich hoffe ich, durch sorgfältige Zusammenfassung, ausführliche Figurenerklärung und Beifügung von schematischen Darstellungen doch noch das erstrebte Ziel erreicht zu haben.

Von Textfiguren wurde besonders reichlicher Gebrauch gemacht. Alle Textfiguren sind, soweit das nicht ausdrücklich bemerkt ist, überzeichnete Photographien, für die mit vollem Recht neuerdings Hans Virchow und Sobotta eingetreten

sind. Von der Wiedergabe der Photographien selbst wurde durchaus abgesehen, weil ich der Überzeugung bin, dass diese Mikrophotographien nur in seltenen Fällen geeignet sind, auch bei aller technischen Vollendung das klar zu zeigen, was gezeigt werden soll.

Als Grundlagen für Zeichnungen sind sie von allergrösstem Wert und übertreffen an Brauchbarkeit alle anderen Methoden. Die bei etwas stärkerer Vergrösserung als in der Wiedergabe aufgenommenen Platten¹⁾ wurden auf Salzpapier kopiert, und auf dieser Kopie wurde mit unverwaschbarer Tusche alles genau nachgezeichnet, wo nötig unter der Lupe und immer unter Kontrolle des mikroskopischen Bildes des Präparates. Einige Gewebe wurden dabei schematisiert, z. B. das äussere Epithel wurde mit einer einfachen schwarzen Linie angegeben; Knochen und Knorpel etc. wurden einheitlich ausgefüllt. Das Silberbild wurde zuerst mit Jodjodkaliumlösung und Cyankalium entfernt. Später bewährte sich aber zu dem Zwecke besonders gut der bekannte photographische Abschwächer (Ferridecyankalium-unterschweifligsaures Natron) in stärkerer Lösung. Nach sorgfältigem Auswaschen erhält man dann ein schwarzes Bild auf schneeweissem Grund, das dann zinkographisch vervielfältigt werden kann.

Über die Konservierung der Embryonen und Färbung der Serien habe ich nichts Besonderes zu sagen, es ist selbstverständlich, dass sie allen modernen Anforderungen entsprechen, soweit ich selber darauf Einfluss haben konnte²⁾.

Ich habe auch Material, das konserviert in meine Hände gelangte, benützen müssen, da es mir unmöglich war, alles selbst

1) Für diese Mikrophotographien haben sich die neuen von Winkel hergestellten Objektive ganz hervorragend bewährt.

2) Für die Konservierung der Larven der Amphibien hat sich besonders gut die Flüssigkeit von Tellyesnicky bewährt. Statt der Kalibichromicum-lösung wurde öfters die gerade vorhandene Müllersche Flüssigkeit, mit dem nötigen Eisessigquantum versetzt, verwendet.

zu beschaffen. Sehr wertvolle Embryonen verdanke ich dem liebenswürdigen Entgegenkommen folgender Herren: Gasser, Hubrecht, Keibel, M. Märtens, P. Mayer, Sobotta, Strahl, denen ich auch an dieser Stelle nochmals meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.

Ein ausführliches Litteraturverzeichnis wird am Schluss der ganzen Arbeit folgen.

I. Urodelen.

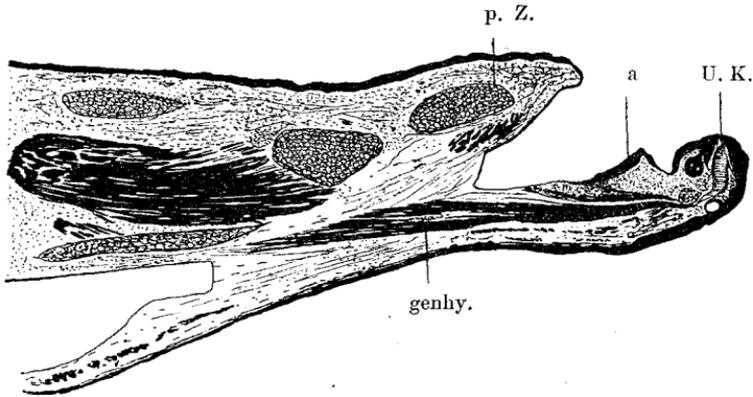
A. Salamandra und Triton.

1. Entwicklung der äusseren Form der Zunge mit ihren Drüsen.

Hauptsächlich wurden *Salamandra maculata* sowohl in Larvenform, wie im ausgewachsenen Zustand, sowie auch einige Larven von *Salamandra atra* und den einheimischen Tritonen untersucht. Zunächst können alle genannten Species der folgenden Schilderung zu Grunde gelegt werden, da bei der Ausbildung der Form der Zunge keine irgendwie erheblichen Unterschiede zwischen ihnen bemerkt wurden und sich gerade bei dem Material von *Salamandra* Lücken zeigten, die vorzüglich von dem Tritonenmaterial ausgefüllt wurden.

Die Untersuchung der jüngeren Larven giebt zunächst wenig Ausbeute, denn die Zungenanlage besteht nur aus dem Überzug des Apparates der Visceralknorpel mit ihrer Copula. Durch die vordere Grenzlinie dieses Apparates (cf. Tafelfigur 4) ist auch die vordere Kontur der Zungenanlage gegeben. Allerdings ragt die Zungenanlage über die Knorpel um ein nicht unbeträchtliches Stück hervor, sodass der vordere Teil der Zunge

frei von Stützapparaten ist. Daher ist die vordere Grenzlinie der Zunge (vergl. die punktierte Linie in Tafelfig. 4) von oben her gesehen etwas stumpfer als der Bogen, den das Hyoid mit seiner Copula bildet. Zugleich ist dieser vordere Teil der Zunge auch muskelfrei. Die Zunge ähnelt in dieser Zeit durchaus der Fischzunge, zumal da an ihr auch keine aborale Abgrenzung zu erkennen ist.



Textfigur 1.

Larve von Salam. mac. ca. 50 mm lang. Sagittalschnitt neben der Mittellinie. p. Z. die primitive Zunge, nicht mehr ganz auf der Höhe der Ausbildung; in ihr die Knorpel des Visceralskelettes, mit den an ihnen einsetzenden Muskeln. U. K. Unterkieferknorpel mit aufliegendem Knochen, der schräftigt ist. genhy. Musculus geniohyoideus (die verschiedenen Portionen dieser Muskelmasse sind hier und in den folgenden Bildern nicht besonders bezeichnet.) a ist die verdickte Epithel tragende Stelle zwischen dem Unterkiefer und der Anheftungsstelle der primitiven Zunge; von dem Unterkiefer ist dies ganze Gebiet durch eine tiefe Falte abgegrenzt. Die mit a bezeichnete Epithelverdickung bildet die Ausgangsstelle, von der aus sich die zahlreichen Drüsen späterer Stadien bilden. Zu ihr und zwischen ihr und der Anheftungsstelle der „primitiven Zunge“ strahlt, die hier nicht besonders bezeichnete Anlage des Musculus genioglossus aus, der nur in seiner dem Geniohyoideus zugewendeten Seite deutlich differenzierte Fasern enthält, in seinem der Schleimhaut zugewendeten Teile nur aus Zellen und Zellreihen besteht. Das Epithel ist wie an allen Textfiguren nur durch eine schwarze Linie dargestellt.

Vergrößerung ca. 1:20.

So bleibt die Zunge lange Zeit während des Larvenlebens; die Gestalt ändert sich nicht erheblich. Wir können diesen Zustand als den der primitiven Zunge bezeichnen, der so lange zu beobachten ist, als die Larve voll entwickelte äussere Kiemen besitzt. Dann erst, wenn diese zu schwinden beginnen, ändert sich das Aussehen der Zunge, um dann allmählich die Gestalt anzunehmen, die die Zunge des erwachsenen Tieres be-

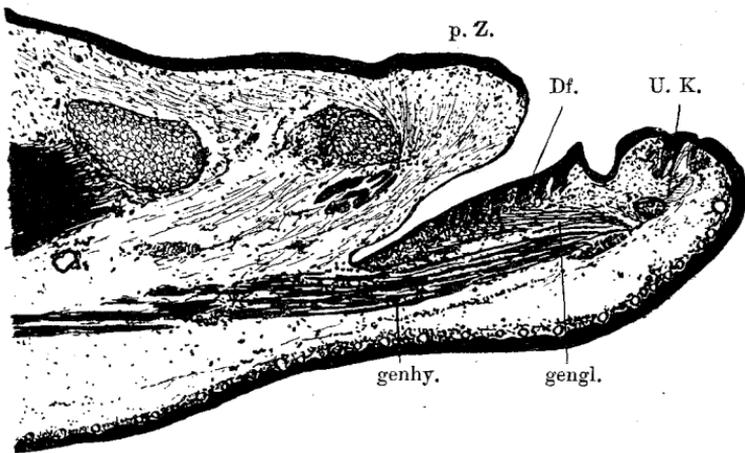
sitzt (cf. Tafelfig. 3). Salamanderlarven, die eine Länge von ca. 50 mm haben, zeigen noch diese primitive Form der Zunge. In der Textfigur 1 ist ein Sagittalschnitt durch die Zunge einer solchen Larve abgebildet.

Um diese Zeit beginnt nun eine sehr wichtige Umwandlung in dem beschriebenen Gebiete des Mundbodens, die leider so schnell zu verlaufen scheint, dass es mir nicht möglich war, alle Stadien, die in Betracht kommen, bei derselben Species zu demonstrieren, weshalb Bilder von Salamandra und Triton Verwendung finden sollen. Eine Larve (*Sal. mac.*) von ca. 55—60 mm Länge besitzt nämlich schon eine Zunge, die dem des ausgewachsenen Tieres durchaus ähnlich und gleichwertig ist.

Um diesen Vorgang deutlich zu machen, müssen wir noch bei dem Stadium verweilen, dem die Textfigur 1 entnommen ist. Der breite Raum des Mundbodens, der zwischen dem Unterkiefer, der wie diese Figur deutlich zeigt, durch eine wohl ausgeprägte Falte von dem Mundboden abgegrenzt ist, und der Stelle liegt, wo die primitive Zunge in die Mundschleimhaut umbiegt, zeigt eine mit *a* markierte Stelle. Diese ist, wie sofort sichtbar, durch bedeutend erhöhtes Epithel ausgezeichnet. Zunächst ist diese Stelle noch klein, in der Medianebene am deutlichsten und geht nach hinten und an den beiden Seiten, allmählich in die übrige Mundschleimhaut über. Nach dem Unterkiefer zu ist aber auch dort schon eine deutliche, scharfe Grenze sichtbar. In älteren Stadien dehnt sich diese Stelle nach den Seiten und namentlich auch nach hinten erheblich aus; vorn setzt die Falte gegen den Unterkiefer der Ausbreitung eine Grenze. Allmählich wird fast der ganze Teil des Mundbodens der zwischen dem Unterkiefer und der „primitiven Zunge“ gelegen ist, von erhöhtem Epithel ausgefüllt. Während dieser Ausbreitung der Epithelverdickung beginnen an allen Stellen Drüsen in die Schleimhaut hineinzuwachsen. Diese Drüsen sind einfache schlauchförmige Epithelzapfen mit und ohne Lumen.

Die mit Lumen versehenen sind die in der Entwicklung voran gehenden.

In der Tafelfigur 1 ist an einer Rekonstruktion die in Betracht kommende Gegend dargestellt. In der Tafelfig. 2, die nach direkter Zeichnung eines Präparates gewonnen wurde, sieht man zwischen dem Unterkiefer (U. K.) und der „primitiven Zunge“ eine in die Mundhöhle hervorspringende hinten in der



Textfigur 2.

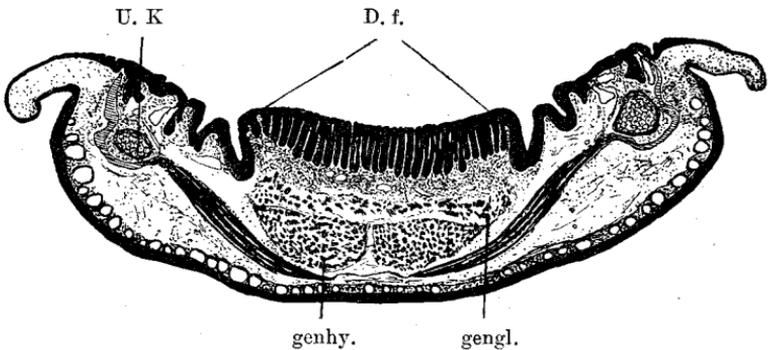
Sagittalschnitt neben der Mittellinie durch den Unterkiefer und Mundboden einer Larve von *Triton alpestris* gegen das Ende der Metamorphose, mit äusseren Kiemen, die schon in der Rückbildung begriffen sind. Die primitive Zunge (p. Z.) hat noch fast dieselbe Ausbildung, wie in Textfigur 1. In dem Felde unter und vor der primitiven Zunge sind deutliche Drüsenanlagen entstanden. Zu diesen strahlen Muskelfasern des Musculus genioglossus (gengl.). In der primitiven Zunge liegen Knorpelstücke des Hyobranchialskelettes, an die sich Muskelfasern ansetzen. In der äusseren Haut sind bereits Drüsen. U. K., Unterkiefer.

Vergrößerung ca. 1:22.

Mitte etwas vertiefte Platte, die seitlich zwei, vorn eine Falte von dem Unterkiefer trennen. Die deutlich drüsentragenden Stellen sind in der Abbildung durch eine schwarze Linie umrandet. Die umzogene Figur hat die Gestalt eines Hufeisens. Die Textfig. 3 zeigt einen Querschnitt des Unterkiefers dieser Larve; der Schnitt ist an der Stelle geführt, wo in der Tafelfig. 1 die beiden Striche angebracht sind.

Die Spitze der primitiven Zunge ist in der erwähnten Rekonstruktion (Tafelfig. 1) ebenfalls zu erkennen; sie ist sehr stumpf und im Sagittalschnitt stark abgerundet, sodass sie nicht mehr so weit frei nach vorn ragt, wie in Textfigur 1.

In der Textfigur 2, die einen Sagittalschnitt durch die primitive Zunge und den Mundboden einer ca. 35 mm langen Larve von *Triton alpestris*, bei dem die Kiemen schon in der



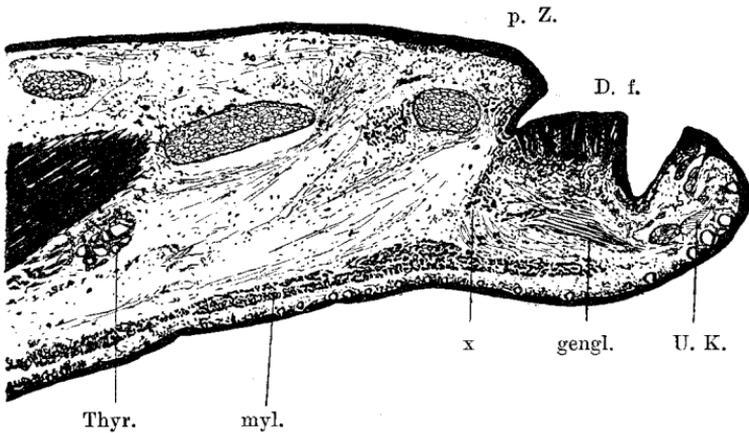
Textfigur 3.

Larve von *Salamandra mac.* 50–52 mm lang, deren äussere Kiemen schon in der Rückbildung begriffen sind. Querschnitt durch das Drüsen tragende Feld hinter dem Unterkiefer, zwischen der „primitiven Zunge“. (Vergl. auch Tafelfigur 1 mit der dazu gehörigen Erklärung. An der dort bezeichneten Stelle ist der Schnitt geführt.) U. K. Unterkiefer mit schraffierter Knochenauflagerung; an dieser setzt sich der *Musculus mylohyoideus* an, der mit dem der anderen Seite in der Mittellinie durch Bindegewebe vereinigt ist. *genhy.* *Musc. geniohyoideus*, *gengl.* *Musculus genioglossus*, dessen Fasern in der Mittellinie nicht mehr getrennt sind. D. f. das Drüsen tragende Feld, das durch eine Falte und einen niederen Wall von der Unterkiefergegend getrennt ist. Die Drüsen sind alle einfach schlauchförmig, an einzelnen ist auch das Lumen zu erkennen, namentlich an denen, die der Mittellinie nahe liegen. Am lateralen Rande des Feldes sind mehrere kleinere Drüsenanlagen ohne Lumen zu sehen. In der äusseren Haut liegen zahlreiche Drüsen.

Vergrösserung ca. 1:20.

Rückbildung begriffen sind, zeigt, haben sich fast in dem ganzen Gebiet des Mundbodens zwischen primitiver Zunge und Unterkiefer die eben erwähnten Drüsen angelegt. Noch aber liegt diese Gegend ungefähr in demselben Niveau, wie in dem Stadium der Textfigur 1. Besonders reichlich sind die Drüsen in der oralen Partie, nahe am Unterkiefer, der auch hier wieder durch eine deutliche Falte von dem Drüsengebiet abgegrenzt ist. Anders liegen die Verhältnisse in einem etwas älteren Stadium

von derselben Species (cf. Textfig. 4). Jetzt beginnt das Drüsen tragende Feld deutlich in die Mundhöhle vorzutreten. Die Drüsen sind wesentlich länger geworden; zugleich fällt aber auf, dass die fragliche Gegend des Mundbodens in oral-aboraler Richtung kürzer geworden ist. Die primitive Zunge, die in ihrer typischen Form noch wohl erhalten ist, ragt nicht mehr soweit frei oralwärts vor. Diese beiden zuletzt erwähnten Thatsachen hängen, wie eine Vergleichung der Textfiguren zeigt, durchaus von ein-



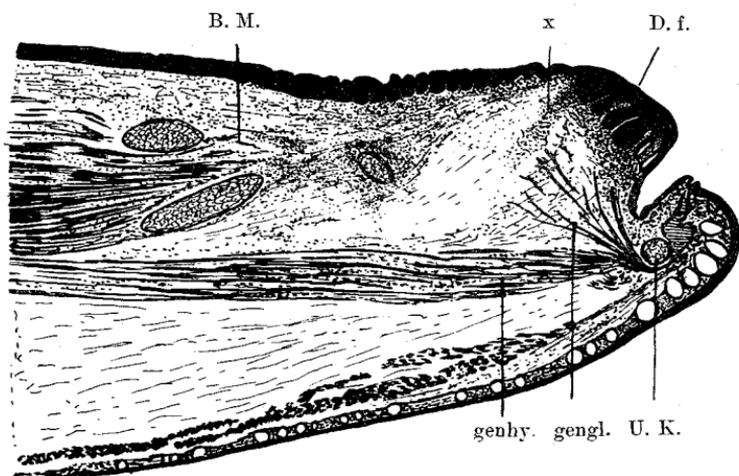
Textfigur 4.

Sagittalschnitt dicht neben der Mittellinie durch den vorderen Teil des Unterkiefers und des Mundbodens einer Larve von *Triton alpestris*, deren äussere Kiemen schon stark zurückgebildet sind. Die primitive Zunge ist noch wohl zu erkennen, ihre Unterseite ist aber nicht mehr so frei, wie in Textfigur 1 und 2, sondern mit ihr ist der aborale Teil des Drüsen tragenden Feldes (D. f.), das stark gehoben ist, verschmolzen. Die Linie, in der die Verschmelzung erfolgt ist, ist noch in dem mit x bezeichneten Bindegewebsstrange zu finden. Nur wenige Fasern des Genioglossus (gengl.), keine des Geniohyoideus sind in der Abbildung zu sehen, da der Schnitt sehr nahe der Mittellinie geführt ist. Unter der Muskelmasse, die zum Hyobranchialskelett zieht, liegt, wie in Textfigur 2 die Glandula thyreoidea (Thyr.). myl. Musculus mylohyoideus. U. K. Unterkieferknorpel.

Vergrösserung ca. 1 : 22.

ander ab. Der hintere drüsenfreie Bezirk des Gebietes vor der primitiven Zunge, der sich in der Textfigur 2 schon der unteren ventralen Fläche der primitiven Zunge genähert hatte, ist nun mit ihr verschmolzen, was dadurch auch noch bewiesen wird, dass wir die Stelle der Verschmelzung an dem in der Textfigur 4 mit x bezeichneten Orte in einem dichtere Zellmassen enthaltenden Strange finden.

Ob in diesem Strange noch Epithelzellen vorhanden sind, die da sein müssten, wenn die beiden genannten Teile sich vollkommen an einander gelegt hätten, und mit einander verschmolzen wären, habe ich mit positiver Sicherheit bei diesem Stadium nicht entscheiden können; wir werden darauf bei der Beschreibung eines späteren Stadiums noch zurückkommen. Es wäre wohl



Textfigur 5.

Larve von *Salamandra mac.*, von etwa 5 über 50 mm Länge, älteres Stadium als Textfigur 4. Sagittalschnitt neben der Mittellinie durch den vorderen Teil des Unterkiefers mit Zunge. Die „primitive Zunge“ hat sich mit dem ursprünglich vor ihr liegenden Drüsenfelde vereinigt (cf. Text). An der mit D. f. bezeichneten Stelle sind zahlreiche Drüsen sichtbar. Bei x ist die hier immer deutliche Grenze, in der sich der ursprünglich vordere Abhang der „primitiven Zunge“ mit dem drüsentragenden Abschnitt des Mundbodens vereinigt hat. Die Grenze ist auch an dem dünnen Epithelbelage kenntlich. In dem hinteren Teile liegen die nicht näher bezeichneten Schnitte durch die Knorpel des Visceralskelettes, an die von hinten her Muskeln ansetzen (B. M.). U. K. Unterkiefer mit (schraffiertem) Knochenbelag. gengl. der vom Unterkieferknochen entspringende, in die vordersten Abschnitte der Zunge einstrahlende *Musculus genioGLOSSUS*. An derselben Stelle setzt der *Musculus genioHYOIDEUS* (genhy.) an. Unter der Haut, die zahlreiche Drüsen hat, liegen die Schräg- und Querschnitte des *Musculus MYLOHYOIDEUS*.

Vergrößerung ca. 1:20.

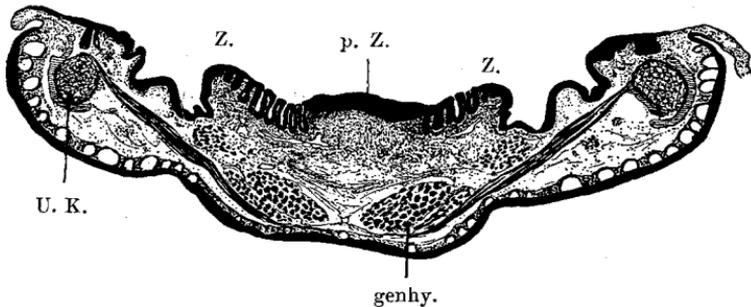
denkbar, dass die Verschmelzung so zustande käme, dass nur die bindegewebigen Teile sich an einander legten und die Epithelüberzüge schrumpften und gleichsam dorsalwärts in die Höhe geschoben würden.

Die Abbildung, die in der Textfigur 5 wiedergegeben ist, zeigt auf einem Sagittalschnitt durch eine Salamanderlarve von etwas

über 50 mm Länge wieder die in Betracht kommende Gegend. Hier ist nun von der Spitze der primitiven Zunge auf den ersten Blick nichts zu sehen. Es wird aber wohl sehr leicht klar sein, dass der Prozess, der im vorigen Stadium im Gange war, nun zu einem gewissen Abschluss gekommen ist, in dem sich das Drüsenfeld so vollkommen an die primitive Zunge angelegt hat, dass ihre Spitze verschwunden ist. Mit Hülfe des Zellstranges x , der zweifellos dem gleich bezeichneten der Textfigur 4 entspricht, indem er auch hier die Verschmelzungszone der vorderen Fläche der primitiven Zunge mit der aboralen Fläche des stark gehobenen Drüsenfeldes angiebt, wird es sehr leicht, die Spitze der primitiven Zunge auch jetzt noch zu erkennen: sie liegt genau da, wo die drüsenhaltige Schicht aufhört, und wo das zunächst noch recht dünne Epithel beginnt, das dann weiter hinten in dickeres übergeht. Der mit x bezeichnete Zellstrang — die vordere Grenze der primitiven Zunge — konnte an mehreren anderen Präparaten noch mit viel grösserer Deutlichkeit gesehen werden. Noch immer bewahrt das hinter ihm liegende Gewebe seinen spezifischen Charakter; es besteht nämlich aus ganz lockerem zellarmen Gewebe; zwischen den Zellen sind grosse Zwischenräume. Ausserdem ist an Sagittalschnitten recht auffallend, dass in dem nun am Boden der Mundhöhle liegenden einheitlichen Wulst, der vorn eine dicht mit Drüsen besetzte Spitze trägt, entsprechend seiner Entstehung aus zwei verschiedenen Abschnitten — der primitiven Zunge und dem vor ihr liegenden Mundbodenbezirk — diese beide auch jetzt noch insofern zu unterscheiden sind, als in der primitiven Zunge die Anordnung der Zellen im allgemeinen einer Wachstumsrichtung von hinten unten nach vorn oben entspricht, während in dem emporgehobenen Drüsenfelde die Zellordnung mehr ein Aufstrahlen von vorn unten nach hinten oben zeigt. Bei der Besprechung der Entwicklung der Muskulatur, die uns weitere wichtigere Beweise für die geschilderte Art der Zungenentwicklung giebt, wird diese Thatsache noch mehr in die Augen springen.

Hier in diesem Stadium findet man in dem mit x bezeichneten Strange noch Zellformen bei starker Vergrößerung, die höchst wahrscheinlich Reste von Epithelzellen sind. Sie sind in kurzen Strängen, unregelmässigen Klümpchen u. s. w. angeordnet; was weiter aus ihnen wird, kann ich nicht angeben, wahrscheinlich gehen sie zu Grunde.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung breitet sich der Drüsen tragende Abschnitt auf dem Mundbodenwulst, der nun



Textfigur 6.

Larve von *Salamandra maculata* von 55 mm Länge. Querschnitt durch den hinteren Teil der Zunge. Er hat gerade die Spitze der verwachsenen primitiven Zunge getroffen (p. Z.); eine Abgrenzung dieser von seitlichen Teilen ist nicht mehr zu erkennen, aber sehr deutlich ist, dass jener hineinragende Zwickel keine Drüsen trägt, sondern nur hohes Epithel mit den gewöhnlichen Charakteristiken des Mundhöhlenepithels; erst seitlich von dieser Stelle liegen hier mit Z bezeichnete Stellen, die viele Drüsen tragen, die aber alle zu dem Drüsen tragenden Felde gehören, das früher vor und unter der primitiven Zunge lag. U. K. Unterkiefer. genhy. Musc. geniohyoideus. Die übrigen Verhältnisse sind aus den früheren Textfiguren leicht verständlich.

Vergrößerung ca. 1 : 20.

als definitive Zunge bezeichnet werden kann, in aboraler Richtung aus, wie mir scheint auf Kosten der ziemlich stark schrumpfenden primitiven Zunge.

Immer noch ist die Verteilung der Drüsen auf der Zunge dem in Tafelfigur 2 gegebenen Bilde ähnlich. Noch ist jene hufeisenförmige Gestalt der Drüsenausbreitung zu erkennen, noch grenzt sich auch in histologischer Hinsicht die sonst vollkommen verschmolzene primitive Zunge von dem neu angelegten Teile ab. Dies ist am deutlichsten an Querschnitten zu beobachten,

die im Zungengebiet lateral am Rande der Zunge jederseits ein Drüsenteil zeigen, während in der Mitte keine Drüsen sind, sondern nur die mit hohem Epithel versehene gewöhnliche Mundschleimhaut. Textfig. 6 erläutert diese Verhältnisse. Dieser Zipfel drüsenlosen Gebietes, der von hinten her in die drüsentragende Zungenanlage hineinragt, erhält nun beim Weiterfortschreiten der Zungenentwicklung, ebenfalls drüsenähnliche Gebilde. Dass diese späten und an anderer Stelle sich entwickelnden epithelialen Einstülpungen sich histologisch anders verhalten als die früher gebildeten, habe ich an dem mir zu Gebote stehenden Material ebenso wie Holl (86) nachweisen können. Doch wollen wir, ehe wir auf diesen Punkt eingehen, die Formentwicklung der Zunge noch zu Ende führen.

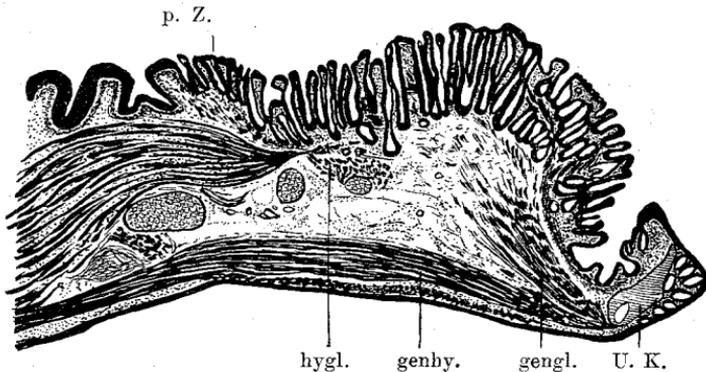
Die hintere Abgrenzung der Zunge, die bis dahin noch nicht so wie bei der ausgebildeten Zunge beschaffen war, beginnt nun deutlicher zu werden, indem das Drüsen tragende Feld hinten wallartig emporwächst, zusammen mit dem von ihm umfassten, zugespitzten Teil der primitiven Zunge.

Nun grenzt eine quer von rechts nach links verlaufende Falte die definitive Zunge von dem hinter ihr gelegenen Mundboden ab. Daraus, dass diese Falte in einer annähernd geraden, mitunter sogar etwas aboral convexen Linie verläuft, kann a priori schon geschlossen werden, dass die Spitze der Schleimhaut der Gegend der primitiven Zunge mit in die definitive Zunge hineinbezogen wird. Wenn nämlich das drüsentragende Feld allein durch eine Falte aboral begrenzt würde, dann müsste diese einen oralwärts convexen Verlauf zeigen, entsprechend der hufeisenförmigen Gestalt des Drüsenfeldes. Wir werden sogleich sehen, dass histologische Thatsachen auch noch für die Verwendung der Spitze der primitiven Zunge zur Bildung der definitiven sprechen. Die weitere Ausbildung der Zunge besteht wesentlich im Wachstum der Ränder, die pilzförmig über die Unterlage, die am Boden der Mundhöhle festgewachsen ist, hin-

über ragen. Dementsprechend breiten sich die Drüsen auch nach allen Richtungen auf der Zunge aus, mit Ausnahme des Zipfels, der von der primitiven Zunge geliefert wurde.

Die Textfig. 7 zeigt diese Drüsenausbreitung, da sie einem Sagittalschnitt entnommen wurde, nur in der Richtung nach dem Unterkiefer zu, von dem der vordere Rand der Zunge durch ein drüsenfreies Stück getrennt ist.

Dass fast alle Ränder der erwachsenen Zunge über die Anhaftungsstelle hinübergewachsen sind, kommt an der radiären



Textfigur 7.

Ausgewachsenes Exemplar von *Salamandra maculata*. Sagittalschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens mit Zunge, neben der Mittellinie. Die Zunge, vom Unterkiefer deutlich getrennt, ist vollkommen besetzt mit Drüsen, die namentlich in der Mitte ausserordentlich lang sind. Die hintere Abgrenzung ist nun auch deutlich geworden, die Grenzfolde würde bei noch mehr seitlich gelegten Schnitten noch tiefer sein. Zwischen die Drüsen strahlen Muskelfasern aus. In die Zunge gelangen Fasern des Musculus hyoglossus (hygl.) und die besonders zahlreichen des Musc. genioglossus (gengl.). Zungenbeinknorpel sind in der Zunge als Querschnitte zu erkennen. U. K. Knochen (schraffiert) des Unterkiefers. genhy. Musculus geniohyoideus. Zwischen ihm und der Haut liegen Fasern des Musculus mylohyoideus. p. Z. Gegend der primitiven Zunge.

Vergrößerung ca. 1:12.

Stellung der Drüsenreihen zum Ausdruck, die die Tafelfig. 3 gut zeigt. In der Mitte des vergrößerten Bildes der dorsalen Ansicht der Zunge sieht man ungeordnete Drüsen stehen; dann beginnen sie sich nach dem Rande hin zu ordnen, um in ziemlich regelmässige Reihen überzugehen.

In gewissem Sinne hat die Zunge des Salamanders nach hinten auch jederseits zwei Zipfel, die allerdings nicht an dem

Kontur zu erkennen sind, sondern nur daran, dass die Mitte des hinteren Randes weniger frei vorragt als die seitlichen Teile.

Vorher wurde schon kurz angedeutet, dass die Zunge des fertigen Salamanders — auf diesen beziehen sich die folgenden Angaben zunächst — auch im Hinblick auf den histologischen Bau für Entstehung aus den beiden allerdings sehr ungleichwertigen Stücken spricht. Nach den genauen Untersuchungen von Holl, die ich im wesentlichen bestätigen kann, der unter anderem die Zunge von *Salamandra maculata* besprochen hat, befinden sich auf der ganzen Zunge mit Ausnahme des sogleich zu erwähnenden Bezirkes, Drüsen, „die teils kurze, relativ weite, unverästelte Schläuche besitzen, teils aus langen, engen, meist weit in die Muskulatur hineinreichenden Schläuchen bestehen. Dagegen fehlen an dem hinteren mittleren Teile der Zunge (Zungenspitze, wie Holl sagt) eigentliche Drüsen; dafür sind massenhafte Einsenkungen bemerkbar, welche mit demselben Epithel ausgekleidet sind, wie man es an dem Zungenrande, an der Unterfläche, und ähnlich auch am Mundboden, bestehend aus lang gewimperten Flimmerzellen und Becherzellen, findet, und die eine verschiedene Tiefe haben können: sie stellen Krypten der Zunge dar. Die Furchen, die man an der oberen Fläche der hinteren Spitze der Zunge schon mit blossem Auge beobachten kann, sind nichts anderes als Krypten“. An der Tafelfigur 3, die die Ansicht der Zunge eines ausgewachsenen Salamanders mit samt dem Mundboden darstellt, ist der Teil, der sich histologisch in dem erwähnten Sinne different zeigt, mit einer schwarzen Linie umzogen und demonstriert so also das Gebiet der Urodelenzunge, das wir als Abkömmling der Spitze der primitiven Zunge aufzufassen haben. Diese Figur zeigt zugleich die Form einer gut konservierten Zunge, die hier wohl nicht weiter beschrieben zu werden braucht. Einige Differenzen, die die Beschreibung der makroskopischen Ansicht der Salamanderzunge, wie sie Holl giebt, in Vergleich zu meiner

Abbildung und Schilderung aufweist, mögen wohl durch verschiedene Konservierung, verschiedenen Kontraktionszustand etc. bedingt sein, und brauchen hier kaum des Näheren erörtert zu werden.

Dass der Rand und die Unterfläche der Zunge den Charakter der Mundhöhlenschleimhaut aufweist, braucht kaum wunder zu nehmen, denn beim Herauswachsen der ursprünglich platt dem Mundboden anliegenden Zunge werden die frei werdenden Ränder eben diese Schleimhaut mit sich nehmen.

2. Litteratur.

Es scheint wohl angebracht, bevor wir weiter die Entwicklung der Zunge besprechen, sogleich auf die Schilderungen der vorhandenen Litteratur einzugehen, die sich auf die Ausbildung der äusseren Form und der Drüsen der Urodelenzunge beziehen.

Von neueren Angaben liegen über die Entwicklung von Triton und Salamandra die Untersuchungen von Gegenbaur (94) vor, die natürlich besonderer Beachtung bedürfen, vor allem auch schon der phylogenetischen Betrachtungen wegen, die daran geknüpft werden, auf welche letztere aber erst später, wenn wir einen Überblick über sämtliche Zungenbildungen gewonnen haben, eingegangen werden kann. Gegenbaur sagt: Bei Salamandra und Triton „bieten jüngere Larven ziemlich übereinstimmende Befunde. Die Schleimhaut der Mundhöhle tritt von der Überkleidung des Skelettes der Kiemen vorn über die vorderste Copula wie über den zu dieser gelangenden Hyoidbogen hinweg und senkt sich in eine diese Teile vom Unterkiefer trennende Einfaltung, gegen welche somit der Kiemenapparat — von einer Zunge kann noch keine Rede sein — einen Vorsprung bildet.“ Damit beschreibt Gegenbaur das, was ich oben als „primitive Zunge“ bezeichnet habe. Dann fährt er fort: „Dieser Vorsprung . . . bildet den Ausgangs-

punkt wichtiger Veränderungen. Bei etwas älteren Larven zeigt die noch einfache, von bereits zweischichtigem Epithel überkleidete Schleimhaut eine Verdickung ihrer bindegewebigen Grundlage. Hyaline Intercellularsubstanz, von Bindegewebs-elementen durchsetzt, bildet am Vorderrande jenes Vorsprunges eine allmählich bedeutender werdende Schicht. Sie ist auf den Schnitten der Serie vom Epithel aus kontinuierlich bis zu den Knorpelstücken des Hyoid zu verfolgen, ohne eine Sonderung in verschiedene Straten, die etwa als Submucosa und Mucosa zu deuten wären, wahrnehmen zu lassen. Nur unmittelbar am Knorpel giebt sich aus der Stellung der Zellen ein etwas anderes Verhalten kund, sodass man von einer periostalen Schicht sprechen kann. Aber diese ist nur eine einfache, dünne Zellschicht, welche gegen die übrige Gewebsmasse völlig zurücktritt. Es ist also hier ein vom Hyoid vorragender Wulst entstanden, welcher vom Epithel überkleidet wird. Die Muskulatur des Kiemen- und Zungenapparates ist an jener Bildung gänzlich unbeteiligt und bewahrt ihre frühere Anordnung¹⁾. Die Wulstbildung hat zwar ihre grösste Ausdehnung nach vorn hin, allein sie erstreckt sich dann auch etwas nach der oberen Fläche in Überlagerung des Copularknorpels, sodass man sich den Bindegewebswulst mit gewölbter Oberfläche zu denken hat.“

Alles das stimmt vollkommen mit meinen Beobachtungen überein; die wulstartige Hervorragung der „primitiven Zunge“ ist an Tafelfigur 1 und der schematischen Figur 15a—c wohl zu erkennen. Auch die histologischen Details kann ich durchaus bestätigen.

„Die nächsten Veränderungen, wie sie mir sowohl bei Triton als auch bei Salamandra bekannt geworden, betreffen das Epithel, welches jetzt nicht mehr die regelmässige Zweischichtigkeit darbietet. Am ganzen Vorderrande der Horizontal-

1) Im Original gesperrt.

schnitte zeigen sich kleine Verdickungen in ziemlich regelmässigen Abständen verteilt und etwas in die Schleimhaut vorspringend. Sie geben sich als becherförmige Sinnesorgane zu erkennen, wie sie auch noch später auf der Zunge vorkommen. Der Zungenwulst tritt damit zuerst aus seinem indifferenten Verhalten. Auch in dem Bindegewebe sind ausser den durch ihre Ramifikationen erkennbaren Bindegewebszellen vorher fehlende rundliche Elemente zahlreich vorhanden, über deren Bedeutung ich nichts Sicheres angeben kann. (Leukocyten?).

„Das nächste Stadium war mir nur vom Triton bekannt. Der schon durch die Sinnesorgane veränderte Epithelüberzug bot Einsenkungen des Epithels in das Bindegewebe dar, welche nicht als blosse Wucherungen des ersteren gelten konnten. An einigen Stellen erscheinen sie als Grübchen. Die ersten traf ich bei Larven, bei denen die Metamorphose noch nicht begonnen hatte. Der Zungenwulst trug nur vier bis fünf solcher Grübchen, die nach vorn hin offen waren. Das ist der Anfang einer mächtigeren Bildung, welche bis in die Zeit der Metamorphose, wie es scheint, sehr rasch weiter schreitet. Während die zuerst entstandenen epithelialen Einsenkungen in längere Schläuche auswachsen, kommen in deren Umgebung neue hinzu, und so gestaltet sich der Zungenwulst zu einem von Schläuchen durchsetzten Gebilde. Dass wir es hier mit Drüsen zu thun haben, bedarf keiner Betonung. Die Grübchen sind die Anfänge von Drüenschläuchen, die ich auch beim Salamander wahrnahm. Sie bieten in ihrer grösseren Anzahl horizontalen Verlauf. Zuerst gerade gestreckt bilden sie, länger geworden, leichte Schlängelungen und zeigen sich auch im Kaliber nicht völlig gleichmässig, indem besonders terminal leichte alveoläre Buchtungen hin und wieder wahrnehmbar sind. Wie Horizontalschnitte lehren, ist die Mehrzahl dieser Drüsen in dieser selben Ebene befindlich, aber auch von der oberen Fläche her ist die gleiche Bildung erfolgt, und die von da aus entstandenen unter-

mischen sich mit den anderen. Mit diesem Vorgang ist das hyaline Bindegewebe als kompakte Masse verschwunden, indem es nunmehr zwischen den zahlreichen neu eingewucherten Drüsen­schläuchen Verbreitung fand. So erscheint das ganze Gebilde als ein **drüsiges Organ**."

Wegen der prinzipiellen Wichtigkeit der Frage habe ich den ganzen letzten Teil der Gegenbaurschen Ausführungen ununterbrochen und ungekürzt gegeben. Man ersieht daraus ganz klar, dass Gegenbaur dem Zungenwulst, oder wie ich sage und beibehalten will, der „primitiven Zunge“ die Fähigkeit zuschreibt, Drüsen zu produzieren, während ich im direkten Gegensatz dazu ausführlich dargelegt habe, dass dies Gebilde keine Drüsen, sondern nur ganz am Ende der Metamorphose kryptenartige Vertiefungen produziere, die übrigens schon in der Textfigur 5 wohl in Bildung begriffen sind.

Die Hauptmasse der Zungendrüsen hat nichts mit der primitiven Zunge zu thun. Diese spezifischen Zungendrüsen entstehen in einem ursprünglich **vor** der primitiven Zunge gelegenen Gebiet und werden an ihre vordere freie Kante durch Verwachsung angeheftet und mit ihr verschmolzen. Wenn meine Ansicht die richtige ist, wovon ich durchaus überzeugt bin, dann fallen auch einige von den Schlüssen, die Gegenbaur aus seinen Befunden zieht. Wir werden davon natürlich noch zu reden haben.

Die Erklärung der grossen Unterschiede unserer Angaben ist meiner Ansicht nach nur darin zu suchen, dass Gegenbaur die Stadien der Anlegung der beiden differenten Teile der Zunge aneinander entgangen sind, da sie ja, wie ich ausführte, ausserordentlich rasch aufeinander folgen; ja als ich die Entwicklung der Zunge mit ihren Drüsen allein untersucht hatte, wie ich zu Anfang gethan, waren mir auch diese Dinge entgangen; erst bei

der Beachtung des *Musculus genioglossus* und bei der Durchforschung von Sagittalseerien kam mir die richtige Erkenntnis.

Die von Gegenbaur mehrfach genannten Grübchen habe auch ich, wie gesagt, an dem Rande der primitiven Zunge gefunden, glaube aber nicht, dass diese mit Drüsenanlagen etwas zu thun haben. Wenn diese Krypten aber doch von anderer Seite als Anlagen von Drüsen aufgefasst werden sollten, dann kämen sie gegenüber der enorm viel grösseren Anzahl von Drüsen, die an dem „Mundbodenteil“ der Zunge entstehen, gar nicht in Betracht, und müssten sich auch erst am letzten Ende der Zungenentwicklung zu Drüsen umwandeln, um den von den „Hauptdrüsen“ freigelassenen kleinen Bezirk der Zunge allmählich anzufüllen.

Die von Gegenbaur beobachteten Sinnesorgane habe ich auf der primitiven Zunge bei Salamandra und Triton ebenfalls sehen können; sie sind in der ganzen Mundhöhle zu finden.

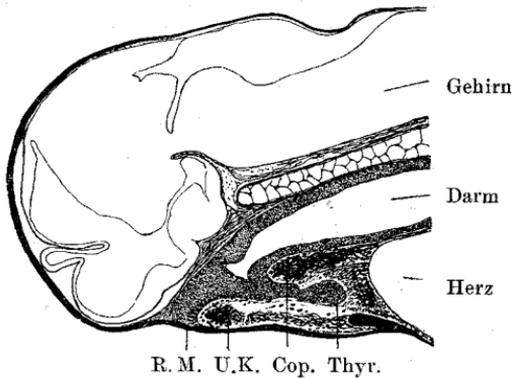
Meine Darstellung der Zungenentwicklung ist nun auch vom theoretischen Gesichtspunkt aus gut zu verwerten und für die Phylogenie des Organs von Bedeutung, ja sie fügt sich besser in die von Gegenbaur aufgestellte Hypothese hinein, als die von ihm selber gegebene Darstellung. Davon am Schluss der Arbeit mehr.

3. Verhalten der Rachenmembran.

Ehe wir zum folgenden Kapitel, der Beschreibung der Entwicklung der Muskulatur übergehen, ist es nötig, noch auf einen Punkt hinzuweisen, der für die Abstammung der Zunge und ihres Epithels von Bedeutung ist, auf den auch in der Litteratur mehrmals hingewiesen wurde. Es handelt sich nämlich darum, zu entscheiden, ob das Entoderm oder das Ektoderm das Epithel des Organs liefern, oder ob etwa beide Keimblätter sich daran beteiligen. Von ausschlaggebender Bedeutung zur

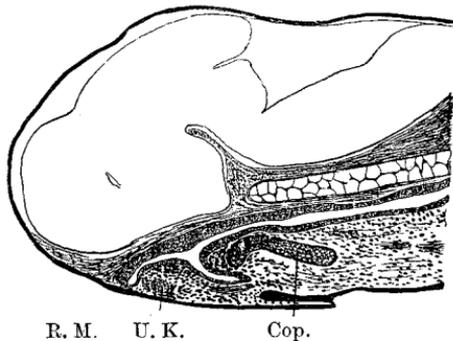
Sicherstellung dieser Frage ist die Anheftungsstelle der Rachenmembran am Unterkiefer. Alles, was oralwärts von dieser Stelle liegt, ist Ektoderm, alles, was aboral liegt, Entoderm. Für den „Zungenwulst“ (Gegenbaur s. o. S. 550), der „der primitiven Zunge“ entspricht, kann es gar keinem Zweifel unterliegen, dass er ursprünglich von Entoderm überzogen wird, denn vor ihm liegt die mediane Thyreoideaanlage, und vor dieser erst die Rachenmembran. Goette (74) nimmt deswegen auch an; und Gegenbaur folgt ihm darin, dass die Zunge des ausgebildeten Tieres von Entoderm überzogen werde. Da wir nun aber gesehen haben, dass noch ein Bezirk des Mundbodens zur Zungenbildung verwendet wird, so ist für diesen noch die Lage zur Rachenhaut genauer zu bestimmen: dazu dienen die beiden Medianschnitte von Tritonenlarven, die in Textfigur 8 und 9 wiedergegeben sind. Sie stellen zwei kurz aufeinanderfolgende Stadien dar. In dem jüngeren von beiden (8) liegt unter der Chorda dorsalis und dem Gehirn das Darmrohr, dessen dotterhaltige Zellen durch ihre stark glänzenden Körnchen im Präparat noch viel deutlicher sind als in der Abbildung. Dieses Darmrohr besitzt zum grössten Teil ein breites Lumen, das bis kurz vor die Copula des Kiemenapparates reicht, die hier schon wulstartig vorspringt und auch schon die Anlage des Skelettsystems enthält (Cop.). Nach vorn von diesem Lumen liegen die beiden Wände des Darmrohrs dicht aneinander und bilden dort einen soliden Pfropf, der auch auf keinem anderen Schnitt der Serie ein Lumen enthält. Von diesem Pfropf erstreckt sich ein Zellstrang, der ebenfalls zweifellos aus Entoblastzellen besteht, unter die Copula ziemlich weit hinunter und endet aboralwärts mit einer kolbigen Verdickung.

Dies ist natürlich die weiterhin in zwei Gipfel auslaufende, mediane Thyreoideaanlage. Ein kleiner Zipfel des Darmlumens erstreckt sich noch nach dieser Drüsenanlage hin. Der Entoblastpfropf reicht oralwärts bis über den Unterkiefer hin an das



Textfigur 8.

Medianschnitt durch den Kopf einer ca. 7,5 mm langen Larve von *Triton cristatus*. Das Bild zeigt noch keine eigentliche Rachenmembran, sondern am vorderen Ende des Darmrohres nur einen soliden Zapfen, von Entodermzellen, der bis an das hier mit einer schwarzen Linie gezeichnete Entoderm reicht. Die dem Entoderm angehörigen Zellen zeigen noch deutlich die Dotterkörnchen, und sind im Bilde fein punktiert. Der Wulst über der Copula des Branchialapparates ist schon deutlich nach vorn abgerundet, unter ihm liegt die mediane, unpaare Thyreoideaanlage (Thyr.). Cop. Copula des Visceralskelettes. U. K. Unterkieferknorpelanlage. R. M. Stelle der zukünftigen Rachenmembran. Das Gehirn ist in Umrissen angedeutet unter ihm liegt die in ganzer Ausdehnung getroffene Chorda.



Textfigur 9.

Medianschnitt durch den Kopf einer etwas älteren ca. 8 mm langen Larve von *Triton cristatus*. Das Vorderdarmrohr hat in ganzer Ausdehnung ein Lumen, der vorn liegende Pfropf ist geschwunden und eine dünne einzellige Schicht stößt an das ebenfalls schwarz gezeichnete Ektoderm. Im Unterkiefer und in der an der Unterseite schon wesentlich freier gewordenen primitiven Zunge sind die Knorpelstücke schon deutlicher abgegrenzt. Die mediane Thyreoideaanlage ist nicht mehr zu sehen. Gehirn ist ebenfalls nur im Umriss gezeichnet.

Bezeichnung wie vorher.

schwarz gezeichnete Ektoderm heran, das dort keine Einstülpung oder Einziehung zeigt. In dem Unterkiefer ist auch schon die Knorpelanlage deutlich (U. K.). Eine eigentliche Rachenmembran ist hier noch nicht vorhanden. Diese ist erst in dem nächsten Stadium (9) sichtbar. Das Entoderm, das das Darmrohr bekleidet, hat ebenfalls noch die Dotterkörnchen in seinen Zellen. Das Lumen ist viel enger geworden; die Copula des Hyobranchialskelettes ist jetzt auch von unten her frei geworden, indem das Lumen, das dorthin im vorigen Stadium einen kleinen Zipfel vorsandte, weiter unter sie (ventral) hinuntergewachsen ist. Nach vorn ist das Lumen bis an das Ektoderm vorgewachsen und berührt dies in einfacher Zelllage; jetzt ist also die typische Rachenmembran gebildet, die am vorderen Rande des Unterkiefers festgeheftet ist. Nun kann es auch gar keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Zunge vollständig von dem Entoderm mit Epithel versehen wird, denn nicht nur die primitive Zunge, sondern auch das vor ihm gelegene bis zum Unterkiefer reichende Mundhöhlengebiet liegt innerhalb der Rachenmembran. Die alte Angabe, dass die Urodelenzunge vom Entoderm überzogen werde, besteht also zurecht, auch nach der von mir gegebenen Darstellung, die ja wesentlich von den älteren abweicht. Von Salamandra standen mir keine Embryonen mit Rachenmembran zu Gebote, man wird aber wohl auch dort mit prinzipiell ähnlichen Zuständen rechnen können.

4. Muskeln und Nerven.

Die Entwicklung der Muskulatur der Zunge von Urodelen hängt so innig mit den oben geschilderten Vorgängen der Formentwicklung zusammen, dass aus der Betrachtung der bisherigen Textfiguren schon ohne grosse Schwierigkeit eine Vorstellung über deren Verlauf gewonnen werden kann.

Auf die Einzelheiten der Muskulaturentwicklung, die zu den teilweise komplizierten Apparaten der ausgebildeten Zunge hinführen, wie sie unter anderen von Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern und von Wiedersheim bei erwachsenen Tieren beschrieben sind, soll hier, so weit es möglich und nötig ist, ebenfalls eingegangen werden. Uns interessieren zunächst aber die Hauptmuskelmassen und die Art, wie sie zur Zunge gelangen.

Der Muskel, der bei weitem zuerst Beziehungen zur Zunge gewinnt, ist der *Musculus genioglossus*. Auf ihn wurde oben schon kurz hingewiesen.

Schon bei einer Larve von 22 mm Länge ist die Anlage dieses Muskels vorhanden. Wenn man bei diesem Tiere (namentlich an Sagittalschnitten ist dies Verhältnis ausserordentlich leicht zu sehen) die Unterkiefergegend durchmustert, dann sieht man dorsal (also gegen die Mundhöhle hin) von dem Ansatz des *Musculus geniohyoideus* einen nach dem Unterkieferknorpel spitz zulaufenden, nach der Mundhöhlenschleimhaut verbreitert endenden Zellhaufen liegen. Bei genauerem Zusehen bemerkt man, dass die der Mundschleimhaut zugewendete Partie nur aus Zellen besteht, die einigermassen in Reihen angeordnet sind und strahlig von dem Unterkieferknorpel nach der Mundhöhle zu verlaufen. Die Partien, die dem schon deutliche Muskelfasern aufweisenden *Musculus geniohyoideus* anliegen, zeigen einzelne feine Fäserchen, die aussehen, als strahlten Fasern dieses Hauptmuskels in die Mundschleimhaut aus. Eine Grenze zwischen den zum Kiemenapparat ziehenden und den zum Mundboden gehenden Fasern, ist nicht zu erkennen. Die Anlage des *Musculus genioglossus* ist hier nur ein Teil des *Musculus geniohyoideus*; und zwar ein Teil, der nur ganz wenige Fasern besitzt und fast ganz aus Zellen besteht. Diese Tatsache zusammen mit dem Umstand, dass die Ausbildung von wohl charakterisierbaren Muskelfäserchen in der Richtung von

dem *Musculus geniohyoideus* aus nach dem Mundboden hin zunimmt, wie die Beobachtung älterer Stadien lehrt, lässt wohl keinen Zweifel darüber aufkommen, dass die Anlage des *Genioglossus* als Abspaltung des *Geniohyoideus* aufzufassen ist, wie die vergleichende Anatomie ja auch bestätigt hat.

Bald verliert nun diese Muskelanlage den innigen Zusammenhang mit dem Ursprungsmuskel, wie die Textfig. 1 deutlich zeigt. Die Differenzierung der Zellreihen und Haufen geht in der weiteren Entwicklung sehr langsam vor sich, denn die Figur ist einem Stadium von 50 mm Länge entnommen, und immer noch bestehen Teile der Muskelanlage nur aus Zellen, namentlich in dem Abschnitt, der der Mundschleimhaut nahe liegt.

Allmählich breitet sich dieser Muskel, indem die Fasern immer mehr zunehmen, fast unter dem ganzen Drüsenfeld aus, das vor der „primitiven Zunge“, zwischen ihr und dem Unterkiefer gelegen ist. Davon geben die schematischen Textfigg. (15a—c) eine Vorstellung, wie auch von der weiteren Entwicklung des Muskels, der zunächst durchaus dem Schicksale des Drüsenfeldes folgt, das oben ja genau beschrieben ist. Es ist wohl überflüssig zu erwähnen, dass dieser Muskel natürlich paarig, also auf jeder Seite des Tieres zu beobachten ist; während aber in frühen Stadien, wie namentlich deutlich Querschnitte lehren, eine mittlere, von diesen Muskeln freie Gegend vorhanden ist, kommen später die Muskeln zur Zunge hin konvergierend zusammen, und verflechten sich in der ausgebildeten Zunge so, dass dort auch die Medianebene nicht frei von diesen Fasern ist.

Während das Drüsenfeld allmählich zur Zunge wird, und sich an die primitive Zunge anlegt, ist noch ein Stadium zu erwähnen, das für diesen Muskel bedeutungsvoll ist.

In der Textfigur 5 ist noch, wie oben erwähnt, die vordere Grenze der „primitiven Zunge“ zu sehen, dort hören auch die Fasern des *Musculus genioglossus* auf, ja viele zeigen gerade

an der Stelle eine Teilung in sekundäre Fäserchen. Zunächst ist ihnen hier Halt geboten. Diese Endigung in dem dort gelegenen Bindegewebsstrang ist von besonderem Interesse, weil hiermit an Verhältnisse angeknüpft werden kann, wie sie beim erwachsenen Tier beobachtet und beschrieben sind (Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern [84], Holl [86], Walter [87]). Es scheint angebracht, auf diese Thatsachen hier, weil sie wahrscheinlich von prinzipieller Bedeutung sind, des näheren einzugehen. Zugleich möchte ich bemerken, dass sich die folgenden Beobachtungen auf *Salamandra maculosa* beziehen, von der in der Litteratur die genauesten Angaben niedergelegt sind.

Beim erwachsenen Tier verhält sich der Genioglossus ganz ähnlich, wie er bis jetzt bei den Larven beschrieben wurde. An der Vereinigungsstelle der beiden Unterkiefer entspringt ein paariger Genioglossus. Die Muskelfasern „beginnen dann ihre fächerförmige Ausstrahlung, und zwar, nachdem dieselben eine Bogenlinie über dem vorderen kleinen Zungenbeinhorn oder dem Basibranchiale zurückgelegt haben, in der Richtung gegen die Zungenschleimhaut und in der ganzen Breite der Zunge“ (Prinz Ludwig Ferdinand). Ein Teil der Fasern „strebt dem Sternoglossus entgegen und findet an der Sehnenplatte des Muskels (s. u.) ihre fixen Punkte. Aber nicht nur an dieser, sondern auch an den kleinen Zungenbeinhörnern selbst sind eine Anzahl Bündel angeheftet“ An diesem Muskel ist „noch eine andere interessante Anordnung hervorzuheben, welche darin besteht, dass die Ausstrahlung des Muskels zwischen den langgestreckten Drüsencylindern der Schleimhaut erfolgt. Fast so weit das Drüsenlager auf die Zunge ausgedehnt ist, begeben sich die einzelnen Muskelzüge zwischen die Drüsen und umschlingen dieselben derart, dass ein sagittal gestelltes Fachwerk zu stande kommt, welches fast zwei Drittel der Höhe der Drüsencylinder umgiebt. Die hinteren Enden dieser sagittal gestellten Muskelplatten gelangen, nachdem sie sich zwischen den Drüsenschläuchen

durchgedrängt haben, gegen die sehnige Lamelle des Musculus sternoglossus, an welcher sie ihre Fixation finden“.

Nach der bei Larven gegebenen Schilderung endete im zuletzt beschriebenen Stadium die Fasermasse des Genioglossus zwischen den Drüsenanlagen und im Bindegewebe; es fehlt zur vollständigen Ähnlichkeit mit dem Zustand des erwachsenen Tieres nur noch, dass das Bindegewebe der Sehne des Sternoglossus angehört, und dass der Genioglossus an Knorpelstücken ansetzt. Letzteres habe ich an dem Objekt selber noch nicht beobachten können, aber es macht wohl keine Schwierigkeit, sich nach Analogie mit ähnlichen Vorgängen anderer Muskeln eine Vorstellung davon zu machen, wie einige Muskelfasern an dem Skelett den Ansatzpunkt gewinnen. Über den ersten Punkt können wir nur urteilen, wenn wir näheres über den zweiten Zungenmuskel in Erfahrung gebracht haben.

Der Musculus sternoglossus oder hyoglossus, auf dessen gesamte Ursprungsverhältnisse ich nicht näher einzugehen brauche, da über ihn in der genannten Litteratur sehr genaue Angaben vorliegen, und von dem uns hier doch im wesentlichen nur die Beziehungen zur Zunge selbst interessieren, kommt erst ganz am Schlusse der Zungenentwicklung zur Ausbildung. So lange das Hyobranchialskelett in der für die Larven typischen Form besteht, endet er an den aboralen Seiten der Knorpelstücke und hat auch an dem dicken Schleimhautwulst der primitiven Zunge gar keinen direkten Anteil: sie ist ganz frei von Muskulatur, wie die Zunge der Fische.

Gegenbaur hat auch schon darauf aufmerksam gemacht, dass ganz am Ende der Metamorphose erst Muskeln in die Zunge von hinterher einstrahlen. Das kann ich nach meinen Beobachtungen durchaus bestätigen, die klarlegen, dass dann erst, wenn die definitive Zunge aus den beiden Anteilen gebildet ist, zugleich mit der Umwandlung des Hyobranchialskelettes Muskelfasern von dort her in die Zunge gelangen. Da mir nun

eine Reihe von älteren Stadien fehlen, um lückenlos die ganze weitere Entwicklung dieses Muskels zu verfolgen, wollen wir zunächst den fertigen Muskel betrachten, um dann zu versuchen, an der Hand der vorliegenden entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen ein Bild von seiner Entstehung zu bekommen.

Die Fasern, die als Sterno- oder Hyoglossus in die Zunge gelangen, enden zum grossen Teil an einer Sehnenplatte, die dicht unter der Drüsenschicht der Zunge gelegen ist. An dieser Sehnenplatte setzen zahlreiche Fasern des Genioglossus an, wie oben erwähnt. Nach HOLL gehen von dieser Sehnenplatte auch einige Bündel nach vorn und vorn seitlich, um sich mit Fasern des Genioglossus an den Drüsen zu verflechten, wie ich bestätigen kann. Ein anderer Teil von Fasern geht unter dem Zungenbein schleuderförmig nach oben hinten umbiegend zum hinteren Rande der Zunge.

Die Darstellung lässt ersehen, dass im ganzen verhältnismässig wenig Muskelfasern von hinten in die Zunge strahlen. Nach dem, was ich an meinem Material beobachten konnte, muss ich die Entwicklung dieses Muskels so darstellen: Nach der Auflösung des festen Gefüges des Hyobranchialskelettes gelangen Fasern des Sternoglossus in die Zunge und zwar zunächst, da wir sie uns von hinten nach vorn vorwachsend denken müssen, an die Grenzschicht, die die primitive Zunge von jenem Drüsenfelde auch jetzt noch als bindegewebiger Strang trennt. An diesem sich verdichtenden Bindegewebe setzen sich Muskelfasern an und bilden so diesen Strang in die mehrfach erwähnte sehnige Platte um. Damit wäre die Entstehung dieser eigenartigen Sehne und zugleich auch die Thatsache erklärt, dass an dieser Sehne Fasern des Genioglossus ansetzen, der ja mit seinen Fasern an dem trennenden Zellstrang endet (cf. Textfigur 5). In die seitlichen Teile der Zunge wachsen die oben erwähnten schleuderförmigen Züge hinein, um sich mit den dort vorhandenen Genioglossusfasern zu verflechten. Damit wäre

auf plausible Weise das Verhalten des *Musculus sternoglossus* in der Zunge klargelegt. Allerdings muss ich bemerken, dass ich die einzelnen Vorgänge nicht successive an den Präparaten verfolgen konnte, so dass ich z. B. nicht mit Sicherheit angeben kann, ob der ganze trennende Zellstrang in der sehnigen Platte aufgeht, oder, was mir wahrscheinlicher ist, nur sein mehr dorsal gelegener Abschnitt. Immerhin darf ich doch sagen, dass ich nach meinen Beobachtungen an Salamanderlarven, zu denen noch ähnliche, die ich bei Tritonenlarven gemacht habe, hinzukommen, mich berechtigt glaube, diese Entstehungsweise zu vertreten. Recht gut harmoniert mit meiner Darstellung die Angabe von Holl: „In die Papillen des hinteren Teiles der Zunge hinein treten keine Bündel des Sternohyoideus (respektive *Sternoglossus*), so dass die Papillen der Zunge in der Mitte des hinteren Anteiles nicht kontraktionsfähig sind, sondern mehr weniger starre Gebilde repräsentieren“. Und „Aus dem Angeführten geht hervor, dass der mittlere Anteil des hinteren Feldes der Zunge mit seinen Drüsen und Papillen zur Muskulatur in keiner direkten Beziehung steht, und als sehniger Teil der Zunge dem fleischigen grösseren gegenüber gestellt werden könnte. Die Anordnung der Muskulatur und der sehnigen, bindegewebigen Grundlage der Zunge ist im Zusammenhange mit dem verschiedenen Aussehen der Zungenoberfläche“. Dieser muskelarme Teil ist eben der Rest der primitiven Zunge, die darin ihren alten Zustand bewahrt hat, dass sie auch jetzt noch der Muskeln entbehrt, da diese an ihr vorbei ziehen, oder nur an ihrem bindegewebigen Inneren ansetzen.

Ganz wenige Worte wären noch anhangsweise den Nerven zu widmen, über die wir, so weit sie sich auf die Drüsen beziehen, von Gaupp genau unterrichtet sind. In die Zunge tritt der ursprünglich im dritten Schlundbogen liegende *N. glossopharyngeus*, der allmählich mit der Ausbildung der definitiven Zunge zu den Drüsen und den Sinnesorganen vorwächst,

— als einziger sensibler Ast, der zugleich die Drüsen versorgt. Nervus trigeminus und facialis verteilen sich nur am lateralen Rande des Mundbodens. Für die Muskeln ist natürlich der N. hypoglossus der einzige, der in Betracht kommt, der von hinten her in den Sternoglossus und den Geniohyoideus geht, von dessen vorderem Rande er dann einen dorsal verlaufenden Ast zum Musculus genioglossus schickt. Weitere Einzelheiten habe ich nicht verfolgt.

5. Knorpel.

Betreffs der Verhältnisse des Knorpelskelettes der besprochenen Gegend bei jüngeren Larven sind meine Angaben zum grossen Teil mit den zahlreichen Beschreibungen, wie sie in Handbüchern (Gegenbauer, Wiedersheim etc.) und in Einzeldarstellungen (J. G. Fischer (64), Walter [87]) gegeben sind, in Übereinstimmung.

Tafelfigur 4 und 5 geben die Ansicht eines Unterkiefers und des Hyobranchialskeletts einer Larve von *Salamandra maculata* von ca. 29 mm Länge, die aber ganz kurz vor der Geburt stand, ventral und dorsal gesehen nach einer Plattenrekonstruktion.

Bemerkenswert scheint hier das Verhalten der Copula. An diese treten vorn seitlich die beiden ganz kurzen Hypohyalia, an ihre dorsale Seite die Hypobranchialia des vierten Visceralknorpels heran, während die des dritten Visceralknorpels an die ventrale Seite herankommen, da wo der sogenannte Zungenbeinstiel (Fischer) von der Copula entspringt.

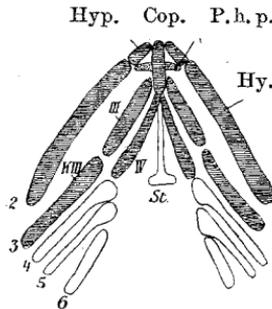
Dadurch ist die Copula von hinten etwas ausgehöhlt und nimmt in dieser Vertiefung Teile der hypobranchialen Muskulatur auf, wie man es an Sagittalschnitten von Larven oft beobachten kann. Während das Hypohyale jederseits recht kurz ist, sind die Hypobranchialia der dritten und vierten Vis-

ceralbogenknorpel sehr lang. An diese setzen sich dann die Keratobranchialia an. Das Keratobranchiale des vierten Bogens hat beim Ansatz an das Hypobranchiale eine starke Verdickung, an die sich das Keratobranchiale V anlegt, das ebenso wie das sechste kein isoliertes Hypobranchiale besitzt. Die Verhältnisse bei Salamandra sind ausserordentlich ähnlich denen von Triton, wie ich mich an einer Rekonstruktion überzeugt habe, nur das aborale Ende des Basibranchiale, das bei Salamandra deutlich zwei seitliche Zipfel zeigt, ist bei Triton mehr keulenförmig abgerundet. So hält sich der Zustand des Visceralknorpelskelettes ausserordentlich lange, eben bis zur Metamorphose.

Ein Skelett von einer Salamanderlarve von 50 mm Länge scheint mir recht bemerkenswert. Dies ist in der Rekonstruktion in Tafelfigur 6 wiedergegeben. Der Unterkieferknorpel ist fortgelassen; man sieht zur Copula die zweiten, dritten und vierten Visceralbogen in derselben Gliederung wie im vorigen Bilde ziehen. Ausserdem ist aber auf der linken Seite auch noch ein kleines spitzes, aus hyalinem Knorpel bestehendes Gebilde zu bemerken, das in der Richtung zur Copula hin verläuft, ohne sie allerdings völlig zu erreichen; diese Spange gehört dem fünften Visceralknorpel an und ist von dem hinteren kiementragenden Teil deutlich abgegliedert.

Da, wo oralwärts der hyaline Knorpel aufhört, ist noch auf eine kleine Strecke hin ein Bindegewebszug nach vorn zu verfolgen, aber nicht bis ganz zur Copula hin. Auf der rechten Seite ist nichts davon zu sehen, selbst nicht ein Bindegewebszug, der dieselbe Bedeutung haben könnte, wie dieser linke kleine Knorpel, der zweifellos als rudimentäres Hypobranchiale (des fünften Bogens) aufzufassen ist. Ob derartige rudimentäre Knorpel öfter vorkommen, konnte ich weder bei meinem zu derartiger Entscheidung natürlich geringen Material feststellen, noch nach ähnlichen Befunden der Litteratur schliessen. Jedenfalls ist das ein Vorkommnis, das auf primitivere Verhält-

nisse hinweist, als wir sie sonst bei den Urodelen zu finden gewohnt sind. Besonders interessant wird diese hier wahrscheinlich als Varietät zu deutende Bildung dadurch, dass nach den Untersuchungen von J. G. Fischer bei Perennibranchiaten zuweilen ebenfalls rudimentäre Hypobranchialia gerade an dieser Stelle zu finden sind. Am deutlichsten zeigt ein solches Knorpelstückchen, das von Fischer als Ventralsegment bezeichnet wird, seine Abbildung von *Menopoma* (junges Tier). Aber auch *Amphiuma* und *Menobranchus* haben im ausgebildeten Zustand



Textfigur 10.

Schematische Zeichnung der Umwandlung des Hyobranchialskeletts in den bleibenden Zungenbeinapparat bei Salamandra. Die arabischen Zahlen bezeichnen die Visceralbögen. Die schraffierten Teile bleiben bestehen, die leer gelassenen gehen zu Grunde, die punktierten bilden sich neu. Hyp. Hypohyale (*Proc. hyoideus ant.*), P. h. p. *Processus hyoideus posterior*, Hy. *Keratohyale*, III *Hypobranchiale III*, IV *Hypobranchiale IV*, K. III *Keratobranchiale III*, St. *Zungenbeinstiel* (*aboraler Fortsatz des Basibranchiale*), Cop. *Copula*.

Vergrößerung ca. 1:6.

derartige entsprechende Teile. Fischer sagt auch, dass dieses Knorpelstückchen an die mediale Seite des Hypobranchiale des vierten Visceralbogens angeheftet ist; dafür finde ich bei meinem Exemplar auch ein Analogon, indem vom dorsolateralen Rande, nahe an der Spitze des besagten Knorpels sich wenige dünne Bindegewebsbündel an die mediale Seite des Hypobranchiale des vierten Visceralbogen heranbegeben.

Die Ausbildung dieses Skelettes zu dem bleibenden Zungenbein hat uns nun namentlich noch in seinem vorderen Teile zu beschäftigen.

Zunächst sei kurz zusammengestellt, was von dem Skelett der Salamanderlarve beim erwachsenen Tiere erhalten bleibt. Der grösste Teil der Copula bleibt bestehen, nur seine stielförmige aborale Fortsetzung bildet sich fast vollständig zurück. Die Hypohyalia und die Keratohyalia bleiben bestehen, verlieren aber insofern ihren Zusammenhang, als das Hypohyale mit der Copula verbunden bleibt, während das Keratohyale sich von jenem ablöst. Die Hypobranchialia des dritten und vierten Bogens bleiben erhalten, ebenfalls das Keratohyale III, an dessen verbreitertes mediales Ende sich das Hypobranchiale IV anlegt. Die Keratobranchialia IV, V, VI bilden sich zurück. Bei Salamandra sind nun am oralen Ende des Zungenbeines des ausgewachsenen Tieres kleine Knorpelstückchen beschrieben, auf die wir noch unser Augenmerk zu richten haben. An der dorsalen Seite der Copula liegen je zwei seitliche ganz feine Knorpelstäbchen, die entfernt von einander medial entspringen und lateral hin konvergieren, sodass ihre freien Enden dicht aneinander stossen. Beide ragen in die Zunge hinein und bei der Besprechung der Muskulatur wurde schon erwähnt, dass Zungenmuskelfasern an ihnen inserieren. Der oral gelegene Knorpelstab wird Processus hyoideus anterior, der aborale Processus hyoideus posterior genannt. Über ihre Entstehung weichen die Angaben der Litteratur von einander ab. Gegenbaur macht darüber keine positiven Angaben. Walter bezeichnet diese beiden Knorpelstäbchen als Hypohyalia.

Wir sahen, bei der Larve besteht ein Hypohyale auf jeder Seite, woher sollen nun plötzlich zwei auftreten? Eine Teilung, die an sich schon unwahrscheinlich ist, findet nicht statt. Vielmehr habe ich durch sorgfältiges Studium bei älteren Larven feststellen können, dass der Processus hyoideus anterior das etwas verlagerte Hypohyale ist. Es ist wohl denkbar, dass dieses Knorpelstückchen, das locker mit dem Kera-

tohyale verbunden ist, durch den Muskelzug frontal gestellt wird und seine Verbindung mit jenem seitlichen Knorpel aufgibt, während es mit der Copula dauernd verbunden bleibt. Bei fast ausgebildeten Tieren habe ich immer noch einen bindegewebigen Zusammenhang mit dem Keratohyale konstatieren können, der bei älteren undeutlicher wird, aber wohl nie ganz schwindet. Nun bliebe noch der Processus hyoideus posterior. Für diesen ist beim Hyobranchialskelett offenbar kein Material vorhanden, denn ich sehe bei einer Larve von *Salamandra atra* und *maculata* an der dorsalen Seite der Copula je ein kleines Knorpelstückchen entstehen, das ziemlich genau in der Mitte zwischen dem Ansatz des Hypohyale und des Hypobranchiale des dritten Bogens mit der Copula eng durch Bindegewebe vereint ist. Der Gedanke, dass dies Knorpelchen etwa ein abgelöstes Stück dieses Hypobranchiale sein könnte, ist wohl deswegen schon von der Hand zu weisen, weil jenes ja an der ventralen Seite der Copula inseriert, wie wir oben gezeigt haben. Es bleibt also nichts anderes über, als anzunehmen, dass wir es hier mit einem neu aufgetretenen Knorpel zu thun haben, der dann erst sich bildet, wenn die Zunge fertig ist. Ob wir hier Anklänge an niedere Formen vor uns haben, ist recht ungewiss; ich habe keine derartigen Beziehungen finden können.

Wenn das Knorpelstück phylogenetische Bedeutung hat, dann müsste es, nachdem es lange verloren war, hier neu wieder auftreten, um sich in den Dienst des neuen Organes — der Zunge zu stellen. Dann hätten wir einen prinzipiell wichtigen Vorgang vor uns, der für die Zungenentwicklung überhaupt von nicht zu unterschätzender Bedeutung wäre. Vorläufig können wir wohl nicht viel mehr thun, als diese an sich auffallende Thatsache zu registrieren, deren Deutung uns vielleicht eine genauere Kenntnis der Ontogenie niederer Formen verschaffen kann.

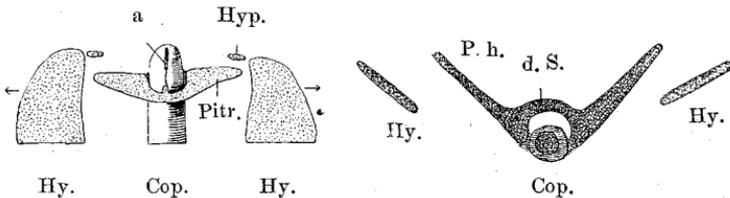
Noch komplizierter liegen die Verhältnisse bei Triton.

Zunächst wollen wir auch hier den Zustand des erwachsenen Tieres betrachten. Die Litteraturangaben scheinen darüber einig zu sein, dass Triton nur je einen derartigen kleinen in die Zunge hineinragenden Fortsatz hat. Das ist aber nicht richtig, wie ich mich an einem Triton überzeugen konnte, dessen Mundboden in toto in Querschnittserien zerlegt wurde.

Ich finde nämlich bei diesem Exemplar ein ganz minimales, hyaline Knorpelsubstanz enthaltendes Stückchen oralwärts und etwas ventral von dem wohl entwickelten anderen Processus hyoideus der Litteratur. Es liegt dort fast ganz isoliert, ohne deutliche Verbindung mit der Copula — ist dagegen durch einen bindegewebigen Strang mit dem medialen Ende des Keratohyale vereint. Dadurch ist ganz unzweifelhaft erwiesen, dass wir hier das sehr rudimentär gewordene Hypohyale vor uns haben, das anders wie bei Salamandra die Verbindung mit der Copula verloren hat, die mit dem Keratohyale dagegen noch erkennen lässt. Wir dürfen allerdings dieses Knorpelstück nicht Processus hyoideus anterior nennen, denn es ist eben kein Fortsatz des Zungenbeines, wenn es auch diesem Gebilde bei Salamandra vollkommen entspricht. Wir bezeichnen es wohl am zweckmässigsten als Hypohyale, wie der Processus hyoideus anterior von Salamandra wohl auch am besten genannt werden dürfte. Am Ende der Metamorphose haben alle Tritonen wirklich einen Processus hyoideus anterior, wie ich mich an mehreren Rekonstruktionen überzeugen konnte (cf. auch Tafelfigur 7), der noch mit der Copula zusammenhängt, während er die Beziehung mit dem Keratohyale nur durch einen Bindegewebsstrang aufrecht hält.

An ganz ähnlicher Stelle der dorsalen Seite der Copula sehen wir nun den eigentlichen Processus hyoideus (posterior) bei dem erwachsenen Triton entspringen. Aber er hat eigentümliche Besonderheiten bezüglich seines Ursprunges aufzu-

weisen. Er entspringt nämlich jederseits mit zwei Wurzeln. Die ventrale Wurzel entspringt lateral jederseits an der Copula, die dorsalen Wurzeln entspringen von einem kleinen medianen, dorsal von der Copula isoliert liegenden Knorpelstückchen, so dass dort die beiden Processus eine Knorpelspange vereinigt. Die Textfiguren 11 und 12, die etwas schematisiert eine dorsale Ansicht des oberen Endes des Zungenbeinapparates und einen Querschnitt des Processus hyoideus zeigen, werden das eben Gesagte wohl veranschaulichen. Die Copula, die schon verknöchert ist, ist in 12 kreisrund; mit ihr sind bindegewebig die ventralen



Textfigur 11.

Schematische Zeichnung des oralen Teiles des Zungenbeinapparates von Triton (erwachsen), von der dorsalen Seite her vergrößert wiedergegeben; (zur Demonstration der dorsalen Knorpelspange, die die betreffenden Wurzeln der Processus hyoidei (posteriores) (P. h.) verbindet und des kleinen isoliert liegenden, im Text beschriebenen Knorpelstückchen a.) Hy. die Keratohyalia, Hyp. Reste der Hypohyalia. Cop. Copula. Die Pfeile deuten ungefähr die Stelle an, wo der danebenstehende Querschnitt geführt ist.

Textfigur 12.

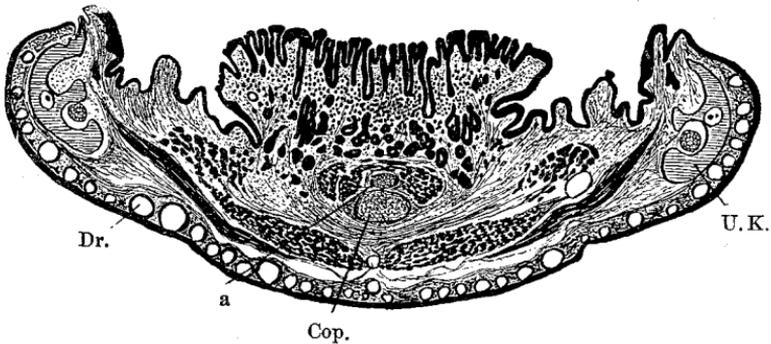
Querschnitt des nebenstehenden oberen Teiles des Zungenbeinapparates von Triton (erwachsen), etwas schematisch. Sehr deutlich sind hier die beiden Wurzeln der Processus hyoidei. Die ventrale ist bindegewebig mit der Copula verbunden, die dorsalen sind durch eine Spange vereinigt (d. S.). Hy. Keratohyalia. Der Knochen ist schraffiert. Die übrige Masse ist hyaliner Knorpel.

Vergrößerung ca. 1:15.

Wurzeln der Processus verbunden, während ihre dorsalen Wurzeln die oben liegende einheitliche Knorpelspange liefern.

Oben wurde erwähnt, dass diese dorsalen Wurzeln von einem medianen Knorpelstückchen entspringen; das ist insofern richtig, als von der medianen Stelle der Knorpelspange noch in der Serie ein fast 0,5 mm langes, rundes Knorpelstäbchen zu verfolgen ist, das oralwärts reicht und auch vollkommen isoliert von der Copula liegt. Dies setzt sich weiter oralwärts

in einen bindegewebigen Strang fort, der nach kurzer Zeit wieder in ein Knorpelstückchen übergeht, das bis an das vordere Ende der Copula reicht (cf. Textfigur 11). Dieses orale Knorpelstückchen ist in der Textfigur 13, die uns zugleich ein Bild von der ganzen Tritonenzunge giebt, und zur Ergänzung der oben gegebenen Abbildungen dient, dorsal von der Copula gut zu sehen. Ältere Larven zeigen nun, was beim erwachsenen Tier nicht mehr deutlich ist, dass die erwähnte dorsale Spange einen medianen unpaaren Knorpelkern enthält, der sich ursprüng-



Textfigur 13.

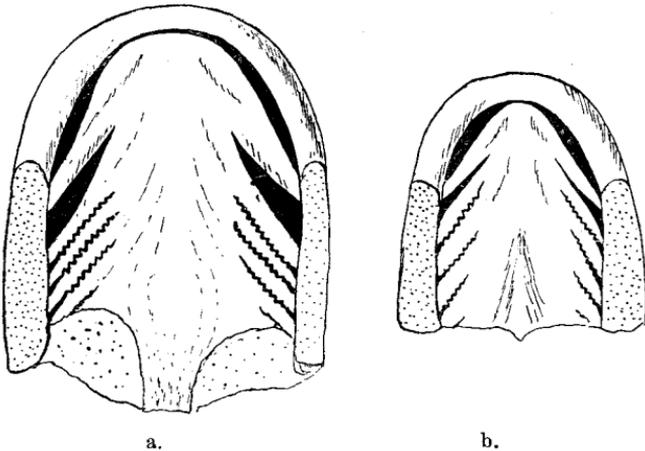
Querschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens mit der Zunge von *Triton cristatus*, zur Demonstration der Verteilung von Drüsen und Muskeln in der Zunge. Über der Copula (Cop.) liegt ein kleiner Knorpelquerschnitt, der dem in der Textfigur 11 mit a bezeichneten Stückchen entspricht. Neben ihm die an der Copula endenden Branchialmuskeln. Zwischen den Drüsen sind zahlreiche quer getroffene Muskelfasern. U. K. Unterkiefer. In der Haut sind zahlreiche Drüsen (Dr.).

Vergrößerung 1 : 19.

lich isoliert anlegt, und mit dem die dorsalen Wurzeln des Processus hyoideus erst sekundär verschmelzen (cf. Tafelfigur 7). Für die dorsalen Knorpelstäbchen, wie für die Processus hyoidei müssen wir wieder bemerken, dass hier das Gleiche gilt, wie für die Processus posteriores von *Salamandra*: es sind ganz am Ende der Larvenperiode neu auftretende Bildungen, deren Bedeutung unklar ist, die aber auch hier Beziehungen zur Zunge haben. Später werden wir, nach Kenntnis der Zungenentwicklung in der ganzen Wirbeltierreihe, auch darauf noch zurückzukommen haben.

B. Perennibranchiaten.

Im Anschluss an die Urodelen empfiehlt es sich, jetzt erst die Perennibranchiaten zu besprechen. Es standen mir eine Anzahl von älteren Larven und ausgewachsenen Tieren vom Axolotl zur Verfügung, die entweder makroskopisch präpariert oder auch in Serien zwecks mikroskopischer Untersuchung zerlegt wurden. Es ist nicht erforderlich, die einzelnen unter-



Textfigur 14.

- a) Ansicht des Mundbodens eines jungen *Siredon pisciformis*. Hinter dem Unterkiefer die Zunge als Schleimhautüberzug der Copula des Hyobranchialskelettes.
Vergrößerung 1 : 2.
- b) Ansicht des Muskelbodens einer jungen Tritonlarve, die primitive Zunge gut ausgebildet zeigt. Die Ähnlichkeit beider Bilder ist in die Augen springend.
Vergrößerung 1 : 6.

suchten Stadien ausführlich zu besprechen, da sie im wesentlichen dasselbe Resultat geben.

Die jüngste untersuchte Larve war 9,5 cm lang. Das Tier ist im Besitz einer Zunge, die vollkommen so gestaltet ist, wie die primäre Zunge der Urodelenlarven, also Fischzungencharaktere zeigt. Sie besteht aus der Copula des Kiemenapparates, die von Schleimhaut überzogen ist. An diese Copula treten die einzelnen

Visceralbogen in bekannter Weise heran, sodass also, abgesehen von der Grösse, kein ersichtlicher Unterschied zwischen der Urodelenlarvenzunge und der Perennibranchiatenzunge vorhanden ist; das wird auch klar an den gegenübergestellten Abbildungen der Zunge der genannten Tiere (Textfigur 14).

Beim Vergleich der weiteren Axolotllarven ergibt sich, dass alle genau die ähnliche Zunge besitzen, und dass auch die des erwachsenen Tieres sich prinzipiell durchaus nicht von der soeben geschilderten Form unterscheidet. Wir können also sagen: dem Äusseren nach unterscheidet sich die Perennibranchiatenzunge sowohl bei Larven als auch beim ausgebildeten Tiere nicht von der primitiven Zunge der Urodelenlarven.

Es fragt sich nun aber: sind bei der genaueren Untersuchung auf Schnitten etc. nicht doch noch Unterschiede vorhanden? Auf die Entwicklung des Kiemenskeletts des näheren einzugehen ist hier nicht am Platze. Wir besitzen darüber sehr sorgfältige und genaue Angaben (Fischer) und ausserdem ist das mir zu Gebote stehende Material an Entwicklungsstufen nicht so reichhaltig und lückenlos, dass ich eine vollkommene Untersuchung anstellen konnte.

Was die Muskeln anbelangt, so ist weder bei den untersuchten Larven noch beim ausgewachsenen Tiere zu konstatieren, dass vom Zungenbein irgend welche Muskelfasern in die Zunge einstrahlen — also genau dasselbe Verhalten wie bei der primitiven Zunge der Urodelenlarven: ein *Musculus hyoglossus* existiert nicht. Die nächste Frage wäre nun nach dem *Genioglossus*. Bei den Urodelenlarven hat dieser Muskel durchaus keine Beziehung zur primitiven Zunge, sondern er breitet sich in dem Mundbodengebiet aus, das zwischen der primären Zunge und dem Unterkieferbogen liegt.

Genau so ist das Verhalten bei dem Axolotl — bei den Larven und bei dem erwachsenen Tier —; die Fasern des, soweit ich sehen konnte, ebenso wie bei den Urodelen sich ent-

wickelnden Muskels gehen zu dem bestimmten Gebiet des Mundbodens, einige allerdings auch zum Zungenbein, jedenfalls strahlt keiner in die Zunge ein (cf. auch Fischer). Der Genioglossus verdient hier seinen Namen nicht, denn er ist kein Zungenmuskel, sondern ein Mundbodenmuskel.

Drüsen besitzt die Zunge des Axolotl ebenso wenig, wie die primitive Zunge der Urodelenlarven.

Danach wäre also in der That die Ähnlichkeit der Urodelenlarvenzunge mit der der Perennibranchiaten (Axolotl) eine vollkommene. Wir haben nur noch unser Augenmerk auf die Drüsen zu richten, die bei den Urodelenlarven in der zwischen primärer Zunge und Unterkiefer gelegenen Region schon frühzeitig zu finden sind. Derartige deutlich tubulöse Drüenschläuche, wie sie dort sehr zahlreich zu finden sind, habe ich beim Axolotl weder an den Larven noch am erwachsenen Tier finden können. Diese Thatsache ist überraschend, da sonst die Ähnlichkeit des Mundbodens der Urodelenlarven mit dem des Axolotl so überaus gross ist.

Nun liegen allerdings nach den Angaben von Pestalozzi (78), die ich für das ausgewachsene Tier bestätigen kann, am vorderen Rande des Mundbodens, am Unterkieferwinkel, papillenartige Bildungen, zwischen denen sich Krypten befinden. Wahre Drüsen können das kaum sein, da sich ihr Epithel genau so verhält, wie das des übrigen Mundbodens. Immerhin haben sie als einzige Bildungen, die wenigstens Ähnlichkeiten mit Drüsen zeigen, Beachtung zu beanspruchen, zumal da diese Krypten in der Medianebene des Mundbodens liegen und sich von da aus auf beiden Seiten etwas nach hinten eine Strecke weit verfolgen lassen. So nehmen diese papillen- und leistenartigen Erhebungen mit den zwischen ihnen liegenden Vertiefungen ein hufeisenförmiges Gebiet des Mundbodens ein, das die offene Seite des Hufeisens nach der primitiven Zunge hin kehrt.

Diese Bildungen habe ich der Form und Lage nach sehr schön an einem fast ausgewachsenen Exemplar vom Axolotl auf einer Querschnittserie des Unterkiefers mit Mundboden beobachten können. Krypten muss man die Vertiefung wohl nennen, da sie ganz niedrig und kaum so tief in die Schleimhaut des Mundbodens eingelassen sind, wie die Dicke des Epithels beträgt; man könnte sie wohl mit den ersten Anlagen von Drüsen vergleichen, da sie bei ihrem allerersten Auftreten auch kein Lumen haben. Von dem Gesichtspunkt aus betrachtet, gewinnen diese an sich recht unbedeutenden Bildungen, die sich topographisch ähnlich wie die ersten Anlagen der Drüsen auf dem Drüsenfelde der Urodelenlarven verhalten, doch einiges Interesse. Sie unterscheiden sich von den Bildungen jener Larven dadurch, dass sie sich nicht wie jene weiter ausbreiten und entwickeln, sondern als niedere Krypten bestehen bleiben, zweitens, dass sie nicht von dem Unterkieferrande durch eine tiefe Falte abgegrenzt sind, und drittens, dass sie mehr leistenartige Epitheleinsenkungen darstellen, nicht so ausgesprochene schlauchförmige Gebilde wie bei Salamandra. Trotz alledem wird sich jedem Beobachter der Vergleich mit den Zuständen der Urodelenlarven aufdrängen. Dazu kommt schliesslich noch, ein gewiss nicht unwichtiger Punkt, dass zu den kryptenartigen Formationen auch genau so wie zu dem Drüsenfelde von Salamandra etc. Portionen des Musculus genioglossus hintreten, die einzelne Fasern in die Leisten und Papillen jener Gegend einstrahlen lassen. Wenn wir nun meinten, wir hätten es bei beiden Klassen der Amphibien mit analogen Bildungen zu thun, dann wären weiterhin zwei Umstände zu bedenken. Es existiert die zuerst wohl von Boas ausgesprochene Hypothese, dass die Perennibranchiaten ein Beispiel für die in der Tierwelt weit verbreitete Neotenie wären und dass sie als geschlechtsreif gewordene Urodelenlarven anzusehen sind. Nehmen wir dies einmal als zu Recht bestehend an, dann könnten wir in

dem Falle, dass wir beim Axolotl wirklich Drüsenanlagen oder drüsenähnliche Gebilde hinter dem Unterkiefer haben, sagen: der Axolotl ist eine Larve von einem Urodel, die zu der Zeit aufgehört hat, sich progressiv weiter zu entwickeln, als die Larven eben die Anlagen von Drüsen auf dem vor der primitiven Zunge gelegenen Gebiete erhielten. Dann hätten sich diese Anlagen nicht weiter ausgebildet, sondern wären ebenso wie die Entwicklung des ganzen Tieres auf dem Larvenzustand stehen geblieben. Wie bei Salamander- und Tritonlarven diese Drüsen sich erst kurz vor dem Ende der Metamorphose anlegen, so treten sie beim Axolotl auch erst bei fast ausgewachsenen Tieren auf, denn ich habe eine allerdings nicht ganz vollständige Reihe von jüngeren Siredonlarven vergeblich auf diese Drüsen oder Krypten hin durchforscht.

Somit hätten wir ein Mittel gefunden, die Zeit zu bestimmen, zu welcher Urodelenlarven sich zu Perennibranchiaten umzuwandeln begannen: dann, wenn die ersten Drüsenanlagen deutlich werden.

Betrachten wir dagegen die Perennibranchiaten als Vorläufer der übrigen Urodelen, so dürften wir wohl auch jene Krypten als Vorläufer der Drüsen des Drüsenfeldes der Urodelen ansehen. Funktionell können die Krypten wohl mit Drüsen verglichen werden, denn die dort vergrösserte Schleimhautoberfläche wird doch auch nach Drüsenart mehr als die übrige Mundschleimhaut secernieren, aber nicht, wie wir das bei den Drüsen der übrigen höheren Urodelen nach der anderen Beschaffenheit der Zellen wohl mit Sicherheit annehmen dürfen, ein chemisch anders beschaffenes Sekret als die anderen Teile der Mundschleimhaut liefern.

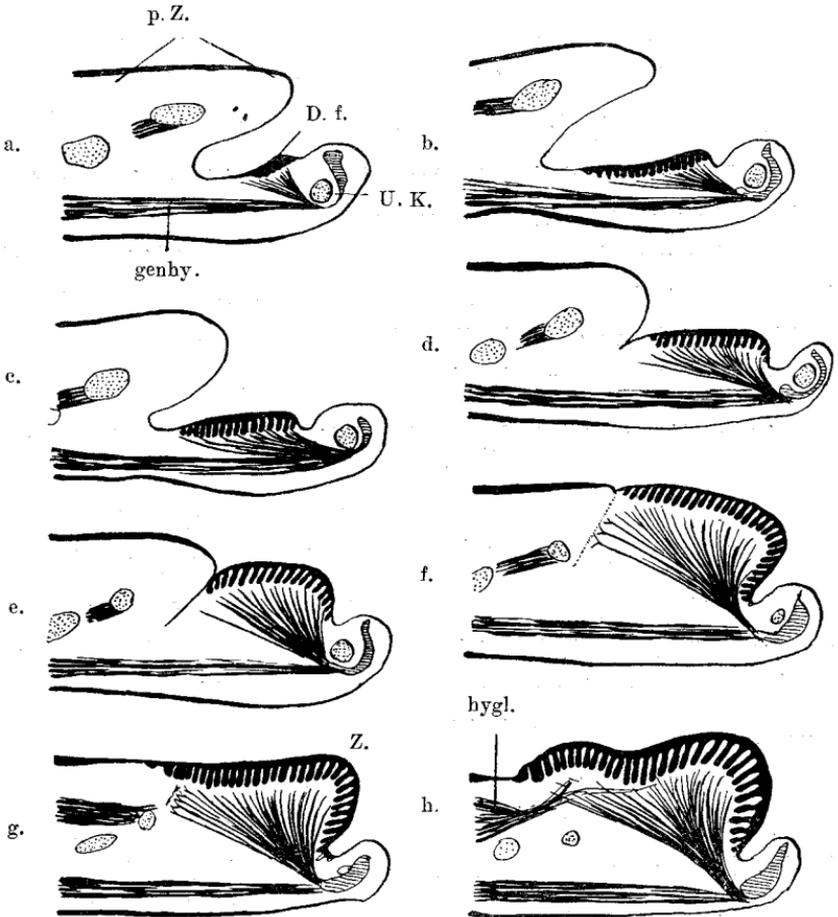
Dann müssten die veränderten Lebensbedingungen, unter denen sich die mehr (zum Teil ausschliesslich) auf dem Lande lebenden höheren Urodelen befinden, eine gewaltige Ausbildung und Umgestaltung der Drüsen, die später sogar Zungendrüsen

werden, herbeigeführt haben, denn hinsichtlich der Zunge unterscheiden sich die Perennibranchiaten sehr wesentlich von den übrigen Urodelen. Beweise für die eine oder die andere Theorie der Stellung der Perennibranchiaten im System bringt die Betrachtung der Zunge und deren Entwicklung natürlich nicht, man wird sie auch von diesem einen Organ kaum erwarten dürfen; die vorstehenden Erörterungen haben vielmehr nur den einen Zweck, die beobachteten Thatsachen im Hinblick auf jene Theorien zu besprechen. Nur dann hätten wir bei der Zungenentwicklung der Perennibranchiaten einen brauchbaren Beweis für die Theorie der Neotenie finden können, wenn wir bei ihren Larven deutliche Drüsenanlagen in ebenso grosser Anzahl, wie bei den Urodelenlarven gefunden hätten, die während der weiteren Ausbildung und dem weiteren Wachstum sich wieder zurückbilden; dann könnten wir sagen: die Perennibranchiatenlarven entsprechen zu dieser Zeit genau den Urodelenlarven, aber sie bilden die Organe (Zungendrüsen), die sie während ihres künftigen Lebens nicht brauchen, wieder zurück. Davon habe ich aber bei dem allerdings nicht ganz vollständigen Material nichts finden können.

Zusammenfassung und Vergleichung.

An der Hand der schematischen Bilder der Textfig. 15 a—h geben wir zunächst die Entstehung der Form der Urodelenzungen.

1. In der ganzen ersten Zeit des Larvenlebens (vom Auschlüpfen der Larven an) besitzen diese Tiere an dem Mundboden einen mit Schleimhaut bezogenen Wulst, in dem die oralen Teile des Hyobranchialskelettes mit ihrer Copula liegen. Dieser Wulst, der als primitive Zunge bezeichnet wurde, füllt fast den ganzen zur Verfügung stehenden Raum aus; er hat durchaus Ähnlichkeit mit der Fischzunge, zumal weder Muskeln



Textfigur 15.

Schematische Darstellung der Entwicklung der Zunge mit ihren Drüsen und Muskeln in acht verschiedenen Stadien in Sagittalschnitten durch den vorderen Teil des Mundbodens.

a) p. Z. primitive Zunge mit Knorpeln des Visceralskelettes. U. K. Unterkiefer D. f. das Drüsen bildende und später tragende Feld zwischen primitiver Zunge und Unterkiefer am Anfange der Entwicklung. genhy. Musculus genioglossus. (Die Bezeichnungen sind bei den folgenden Stadien b bis h fortgelassen, weil die Teile alle wohl leicht kenntlich sind).

Zu diesem Felde strahlt der Musculus genioglossus aus.

b) Grössere Ausdehnung des Drüsen tragenden Feldes, das schon fast bis zur Anheftungsstelle der primitiven Zunge hinreicht; absolute Vergrösserung dieses Feldes, was an der Entfernung des Unterkiefers von der Anheftungsstelle der „primitiven Zunge“ leicht ersichtlich ist.

c) Beginnende Erhebung des Drüsenfeldes. Die primitive Zunge hat eine vorn unten abgerundete Gestalt. Stärkere Entwicklung des Musculus genioglossus.

d) Weitere Erhebung des Drüsenfeldes und beginnende Anlagerung an die primitive Zunge. e) Fast vollendete Anlagerung des Drüsenfeldes an die primitive Zunge, deren vordere Grenze noch durch einen Strich bezeichnet ist. Die Erhebung des Drüsenfeldes ist in allen Figuren etwas stärker gezeichnet als es dem naturgemässen Vorgang entspricht (cf. Text).

f) Vollendete Anlagerung des Drüsenfeldes an die primitive Zunge und starke Entwicklung des Musculus genioglossus. Die punktierte Linie bezeichnet noch die Verwachsungsstelle, die auch durch eine kleine Einzeichnung an dem Epithel kenntlich ist

g) Überwuchern der Zungendrüsen nach hinten neben das ursprüngliche Gebiet der primitiven Zunge, deren vordere Grenze nun in der Figur fast vollkommen verwischt ist. Beginn der Einstrahlung der Muskelfasern des Musculus hyoglossus.

h) Fertige Zunge. an der sich nun auch die hintere Grenze durch eine kleine Furche gebildet hat. Hygl. M. hyoglossus.

Die übrige Erklärung siehe im Text.

noch Drüsen in dem skelettfreien Teil des Organes vorhanden sind. Auf der ganzen Oberfläche liegen zahlreiche knospenförmige Sinnesorgane.

2. Unter der freien Spitze dieser primitiven Zunge tritt (bei ca. 45 mm langen Salamanderlarven z. B.) in dem ganzen Gebiet, das von der angewachsenen Basis der primitiven Zunge bis zum Unterkiefer reicht, eine allmählich sich ausbreitende Epithelverdickung auf (a), die bald durch eine deutliche Furche von dem Unterkieferrande abgetrennt ist (b).

3. In diesem Felde legen sich Drüsen an, die, den Raum an der Basis der primitiven Zunge freilassend, ihren lateralen Rand umgreifen und so einen hufeisenförmigen Bezirk füllen, dessen konvexe Seite nach dem Unterkiefer hin gewendet ist.

4. Während zunächst die primitive Zunge das Drüsenfeld fast vollständig bedeckt, tritt es in späteren Stadien vor der primitiven Zunge hervor, sodass man es von der dorsalen Ansicht her, ohne die primitive Zunge aufzuheben, überblicken kann. (cf. Tafelfig. 1 und Textfig. 15 c).

5. Das Drüsenfeld beginnt nun dorsalwärts ziemlich schnell in die Höhe zu wachsen, und legt sich dabei successive an den vorderen, dadurch immer kürzer werdenden Rand der primitiven Zunge an, mit dem es vollständig verschmilzt, bis es endlich das Niveau jener Zunge erreicht hat. Während dessen vermehren sich die Drüsenanlagen, namentlich auch nach vorn hin. Als Trennungslinie zwischen der primitiven Zunge und jenem emporgehobenen Drüsenfeld bleibt ein deutlicher Zellstrang bestehen, der in den Textfiguren dann als punktierte Linie markiert ist (d. e. f.).

6. Noch immer hat das Drüsenfeld die aboral konkave Ausbuchtung, in die sich die Spitze der verschmolzenen primitiven Zunge hineingelegt hat.

Diese Spitze ist weiterhin sogar bei der ausgewachsenen Zunge zu finden, indem bei dieser sich am hinteren Rande ein kleiner Bezirk kenntlich macht, der keine Drüsen, wie sie die Hauptmasse der definitiven Zunge bekleiden, sondern nur mit Mundschleimhaut ausgekleidete Krypten besitzt.

7. Nachdem so das Material für die definitive Zunge zusammengetreten ist, wächst diese Bildung über den festgewachsenen Rand nach allen Richtungen vom Mittelpunkt der Zunge an radiär hinaus, sodass die freien, unterminierten Ränder der fertigen Zunge entstehen, auf denen die Papillen und Drüsen in radiären Reihen angeordnet sind. Der Rand der Zunge ist am wenigsten frei am hinteren medianen Teil, da wo ursprünglich die primitive Zunge lag.

8. Hand in Hand mit der Ausbildung und Umgestaltung des Drüsenfeldes geht die Entwicklung des Musculus genio-glossus, der als Abspaltung vom Geniohyoideus zuerst seine Fasern in den Bezirk zwischen primitiver Zunge und Unterkiefer jederseits, also zum ursprünglichen Mundhöhlenboden hin sendet. Allmählich kommen seine Fasern zwischen die sich dort entwickelnden DrüsenSchläuche zu liegen und strahlen endlich in die Zunge aus, wenn dieses Drüsenfeld in der geschilderten Weise zur definitiven Zungenbildung Verwendung gefunden hat.

9. Der Genioglossus behält auch in der ausgebildeten Zunge seine Beziehungen zu dem ursprünglichen Drüsenfelde bei, indem er nicht in das Gebiet der primitiven Zunge hineinstrahlt, sondern sich an eine sehnige Platte des Musculus hyoglossus ansetzt.

10. Diese sehnige Platte dieses letztgenannten Muskels ist der umgewandelte Zellstrang, der am Ende der Zungenausbildung als Grenze, die die primitive Zunge von dem ange-lagerten Drüsenfeld trennt, angegeben wurde. Zu diesem bindegewebigen Strange wachsen am Schluss der Metamorphose

während der Umbildung des Hyobranchialskelettes Muskelfasern hin, die bis dahin an den aboralen Teilen dieses Skelettes ihren Fixationspunkt hatten. Einige der Fasern wachsen auch in die seitlichen Teile der Zunge hinein, um schleuderförmig in den hinteren Rand jederseits einzustrahlen; so entsteht am Schluss der Metamorphose der *Musculus sternoglossus* mit seinen verschiedenen Portionen.

Die Zustände der fertigen Zunge lassen also bei aufmerksamer Betrachtung noch manche Anklänge an ihre Entstehung erkennen.

11. Die Lage der Rachenmembran bei jungen Larven lässt mit Sicherheit bestimmen, dass das Entoderm die epitheliale Bekleidung der ganzen Zunge der Urodelen hergibt.

12. Das Hyobranchialskelett liefert das Zungenbein der ausgewachsenen Tiere. Jenes mag nach den Textangaben als bekannt vorausgesetzt werden; die Copula bleibt erhalten, nur der aborale Fortsatz bildet sich zurück. Die Keratohyalia bleiben bestehen, verändern aber ihre Gestalt, indem sie platt, spatelförmig werden. Sie geben die Verbindung mit den Hypohyalia auf, welche letztere bei Salamandra zu den Processus hyoidei (anteriores) werden, die der Copula anliegen. Bei Triton gehen die Hypohyalia bis auf kleine isoliert liegende Knorpelstückchen zurück. Die Hypobranchialia der dritten und vierten Bogen bleiben bestehen, ebenso das mediale stark verdickte Keratobranchiale III, an das sich das Hypobranchiale IV anlegt, während die Keratobranchialia IV, V, VI zu Grunde gehen. Vorübergehend kann bei den Larven ein Hypobranchiale V vorhanden sein. Neu auftreten bei Salamandra am Ende der Larvenperiode die Processus hyoidei posteriores; bei Triton die entsprechenden Processus hyoidei, die durch eine ebenfalls neu auftretende dorsale Knorpelspange zusammenhängen. Von dieser Spange erstreckt sich oralwärts ein knorpelhaltiger Strang soweit

nach vorn, wie die Copula reicht. In der Textfig. 10 sind in dem Hyobranchialskelett die bestehenbleibenden Teile schraffiert, die zu Grunde gehenden freigelassen und die neu auftretenden punktiert.

13. Die Zunge eines Vertreters der Perennibranchiatengruppe, *Siredon pisciformis*, gleicht durchaus der primitiven Zunge der Urodelenlarven, sowohl beim ausgewachsenen Tiere wie bei den Larven; sie besitzt keine Drüsen und keine eigenen Muskeln. Der *Musculus genioglossus* kann nur indirekt die Zunge der Tiere bewegen, da seine Fasern teilweise am Hyoid ansetzen. Der grösste übrige Teil des Muskels endet in der Schleimhaut der Mundhöhle, verdient also seinen Namen kaum. Einen *Musculus sterno- oder hyoglossus* besitzen die Perennibranchiaten nicht. So ähnelt ihre Zunge der Fischzunge.

14. Drüsen besitzen die Perennibranchiaten an jener Stelle, wo sich bei den Urodelenlarven die Drüsen anlegen, nicht. Nur unmittelbar hinter dem Unterkiefer liegen Krypten der Schleimhaut, zwischen Papillen.

15. Bei der Vergleichung der Urodelenzunge mit den Zungen niederer Tiere ist bemerkenswert, dass ihre Larven Fischzungen besitzen, dass aber die definitive Zunge nicht von dieser Zunge abgeleitet werden kann, da sie nur in einem kleinen, hinteren, medianen Teil dieses Organes Verwendung findet, während der übrige grösste, drüsentragende Teil eine Neubildung ist, die bei den Fischen keinen Vorläufer hat, da von ihnen keine Species auch nur das drüsentragende Feld am vorderen Mundboden besitzt. Denn wir könnten wohl Tiere mit primitiver Zunge (Fischzunge), und mit Drüsen unter ihr am Mundboden, zu denen Muskelfasern ziehen, was die Zunge anlangt, als Ahnen der Urodelen ansehen, vorausgesetzt natürlich, dass sonst passende Verhältnisse vorliegen. Leider habe ich bis jetzt keine Gelegenheit gehabt, von *Petromyzonten* oder

Dipnoren Material darauf hin zu untersuchen, erstere sind, soweit ich nach den wenigen Litteraturangaben urteilen darf, sicher von Wichtigkeit, und ich hoffe diese Lücke später noch ausfüllen zu können.

16. Wenn wir zum Schluss noch die Frage beantworten wollen, welche Teile des Kiemenapparates für die definitive Zunge Verwendung finden, so müssen wir sagen, dass das vordere Ende der Copula, vielleicht auch noch mediane Teile des zweiten Schlundbogens verwendet werden. Dazu kommt das zwischen Copula und Unterkiefer liegende Gebiet des Mundbodens, das den allergrössten Teil der Zunge liefert; vom ersten Schlundbogen wird nichts verwendet.

II. Anuren.

Alytes obstetricans.

Kurze Bezeichnung der untersuchten Stadien der Entwicklung.

Stadium I. Äussere Kiemen auf der Höhe ihrer Entwicklung, Embryonalanlage ca. 2 mm lang. Linse des Auges ist ein Bläschen, dessen hintere Wand schon deutlich verdickt ist.

Stadium II. Äussere Kiemen noch vorhanden, Embryonalanlage ca. 3¹/₂ mm lang. Linse hat schon deutliche Fasern, ihr Hohlraum ist nur noch spaltförmig.

Stadium III. Äussere Kiemen sind nicht mehr vorhanden; Länge der Larve mit Schwanz 8 mm. Linse enthält keinen Hohlraum mehr.

Stadium IV. Gesamtlänge 11 mm, Körperlänge (Schnauzenspitze bis Anus) 4 mm.

Stadium V. Gesamtlänge 18 mm, Körperlänge ca. 8 mm.

Stadium VI. Gesamtlänge 31,5 mm, Körperlänge 13,5 mm.

Die Hinterbeine beginnen eben hervorzusprossen und sind ca. 0,5 mm lang.

Stadium VIa. In den Maassen fast ganz gleich dem Stadium VI. Bei Betrachtung des Zungenentwicklungsstadiums ergibt sich jedoch, dass es ein wenig älter als VI ist.

Stadium VII. Gesamtlänge 34 mm, Körperlänge 13 mm, Breite des Kopfes in Augenhöhe 5,5 mm. Hinterbeine sind 0,75 mm lang.

Stadium VIII. Gesamtlänge 37 mm, Körperlänge 17 mm. Kopfbreite 7 mm. Hinterbeine genau in demselben Zustand wie in Stadium VII.

Stadium IX. Gesamtlänge 38 mm, Körperlänge 18,5 mm, die Hinterbeine sind fast 2 mm lang; sonst durchaus dem Stadium VIII ähnlich.

Stadium X. Gesamtlänge 49 mm, Körperlänge 21 mm. Hinterbeine sind 2 mm lang.

Stadium XI. Gesamtlänge 50 mm (Schwanz etwas verletzt). Körperlänge 26 mm; Hinterbeine sind 2,75 mm lang und lassen schon das schaufelförmige Endglied erkennen, an dem die einzelnen Strahlen angedeutet sind.

Stadium XII. Gesamtlänge 43 mm, Körperlänge 23 mm. Hinterbeine sind 7 mm lang und lassen schon die Gliederung in Oberschenkel, Unterschenkel und Fuss, an dem die Strahlen schon über die Schwimnhäute hervorragend, erkennen.

Stadium XIII. Gesamtlänge 43 mm, Körperlänge 23 mm. Die Hinterbeine sind gebeugt und in dieser Stellung 8,5 mm lang.

Stadium XIV. Gesamtlänge der Larve 48 mm, Körperlänge 24 mm. Vorderbeine sind beide schon durchgebrochen. Schwanz noch unverkürzt.

Stadium XV. Schwanz schon stark in der Verkürzung begriffen, vierbeinige Larve, Metamorphose also fast beendet, was

auch von der schon fast vollendeten Umbildung des Larvenmaules zu dem des fertigen Tieres zu erkennen ist.

Sämtliche Maasse sind an den in Alkohol befindlichen Larven genommen.

2. Entwicklung der äusseren Form und des Hyobranchialskelettes.

Das jüngste Stadium, an dem die äusseren Kiemen noch hervorragen, bietet in Betreff der Zungenbildung noch sehr wenig, ist deswegen aber als Ausgangsstadium von grosser Bedeutung, zumal es die ersten Anfänge der mittleren Thyreoideaanlage zeigt. Der Mundboden wurde bei 60facher Vergrösserung rekonstruiert (vergl. Tafelfig. 8).

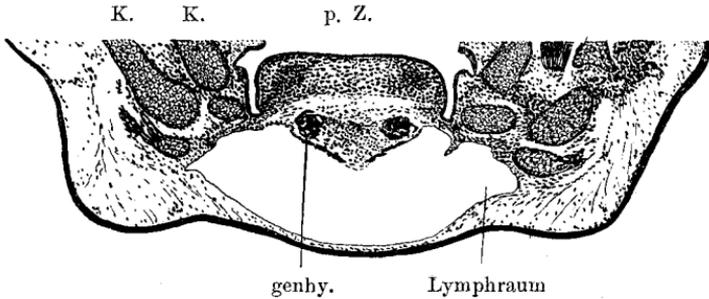
Fünf Paare von Visceralbögen sind ausgebildet; am mächtigsten sind der erste und zweite entwickelt, die zwei darauffolgenden sind weniger breit, und am schmalsten ist der fünfte. Der erste ragt schon kieferartig über den Mundboden hervor; an seinem hinteren (aboralen) Rande ist die Stelle der mittleren Thyreoideaanlage, die mit dem Epithel der Mundschleimhaut noch in Verbindung als breiter Zapfen nach unten ragt. Deutlich ist der nun folgende eigentliche Mundboden von dem Unterkieferbogen abgegrenzt; er besteht aus einem mittleren unpaaren Teil, an den sich von den beiden Seiten her die Paare von Visceralbögen anschliessen, und zwar so, dass die vorderen nahe der Mittellinie in das unpaare Stück übergehen, während die hinteren dies immer mehr entfernt von der Mittellinie thun. Dadurch wird der unpaare mittlere Teil zu einem dreieckigen Felde umgewandelt, dessen Spitze natürlich dem Munde zu, dessen breite Basis nach hinten gewendet ist. Dieses Feld ist zudem deutlich von rechts nach links gewölbt und springt in die Mundhöhle etwas vor. Diese Wölbung ist durch die darunter liegende Herzanlage und Teile des Darmes bedingt, denn das

Mesenchymgewebe des Mundbodens ist noch ausserordentlich dünn, nur an den Seiten, wo dieser in die Visceralbögen übergeht, wird es dicker. Knorpelbildungen sind noch nicht deutlich geworden.

Das zweite Stadium unterscheidet sich wenig, aber in wesentlichen Punkten von dem soeben geschilderten. Das eben beschriebene dreieckige Feld ist noch zu erkennen, aber an ihm sind nahe der Medianlinie zwei oralwärts konvergierende leichte Wülste aufgetreten, die von den Knorpelanlagen des zweiten Visceralbogens hervorgerufen werden. Knorpelsubstanz ist in diesen Bögen noch nicht zu erkennen, aber ziemlich gut abgrenzbares Chondroblastem. Die Stelle der späteren Copula ist schon zu sehen, wenn auch nicht scharf abgrenzbar; gegen das Gebiet der Kiemen ist das dreiseitige Feld schärfer abgegrenzt, als im Stadium I. Zwischen der Anlage des ersten und zweiten Visceralknorpels ist die Thyroideaanlage noch durch einen dünnen Verbindungsstrang mit dem Epithel der Mundhöhlenauskleidung im Zusammenhang. Dieser Epithelstrang zieht von der Mundhöhle aus unter dem Knorpel des zweiten Visceralbogens nach hinten, schwillt zu einem dicken rundlichen Zellhaufen an, der bald darauf von oben nach unten (dorsoventral) plattgedrückt erscheint und dann in zwei Zipfeln endet, die aboralwärts divergieren, um im Mesenchymgewebe mit abgerundeten Enden aufzuhören.

In dem nächsten Stadium (III), das auch einer noch nicht ausgeschlüpften Larve entstammt, ist der Mundboden, auf den hier hauptsächlich die Aufmerksamkeit gerichtet wurde, beträchtlich verdickt und stark in das Mundinnere vorgewölbt (cf. Tafelfig. 9). Seitlich ist die Abgrenzung durch eine tiefe Falte gegen die eigentliche Kiemenregion ausserordentlich scharf (cf. Textfig. 16); vorn ist der Mundbodenwulst, wie man die Partie wohl bezeichnen könnte, in eine stumpfe Spitze ausgezogen, die eine ganz seichte mediane Einkerbung zeigt. Ob diese stets vorhanden

ist, kann nicht mit Bestimmtheit behauptet werden; es ist sehr wohl möglich, dass sie nur durch stärkere Schrumpfung an dem Objekt, das mir konserviert übergeben wurde, erzeugt ist. Im ganzen hat dieser eben beschriebene Mundbodenwulst eine ähnliche Gestalt, wie das im ersten und zweiten Stadium beschriebene dreiseitige Feld, nur, dass hier eine Zungenform, wenn man so sagen darf, deutlich ausgeprägt ist, indem der ganze Wulst vorn und an den beiden Seiten scharf abgegrenzt in die Mundhöhle hineinragt. Es entsteht so eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem Zustand der Urodelen, der als „primi-



Textfigur 16.

Querschnitt durch den mittleren Teil des Wulstes der „primitiven Zunge“ von *Alytes obstetricans* (Stadium III) mit den daneben liegenden Teilen des Mundbodens und des Kiefers. Die Zunge (p. Z.) ist seitlich je durch eine tiefe Falte von den benachbarten Teilen scharf abgegrenzt. In ihr sind nahe am lateralen Rande Zellhaufen gezeichnet, die die oralen Enden der Knorpelanlagen sind. Die lateral von der Zunge liegenden Knorpel gehören dem Unterkiefer und Schädel an (K.). Unter der Zunge liegen die Muskelbündel des Geniohyodeus (genhy.) und darunter ein sehr grosser Lymphraum.

Vergrösserung ca. 60 fach.

tive Zunge“ bezeichnet wurde. Natürlich sind die Skelettverhältnisse dieser Gegend bei den Anuren grundverschieden von jenen Formen. Nach hinten ist keine scharfe Abgrenzung, sondern die Übergänge in den Kiemendarm etc. sind allmähliche und erfolgen annähernd in demselben Niveau.

Die Knorpel der Visceralbögen sind in diesem Stadium wohl zu erkennen, da sie Grundsubstanz besitzen und so scharf abgegrenzt sind. In der primitiven Zunge liegt die Copula der Knorpel; diese beginnt fünfzehn Schritte von der frei vor-

ragenden Spitze entfernt. (Die Schnitte sind 0,01 mm dick, also beträgt diese Entfernung an dem eingebetteten Präparat 0,15 mm.) Die Copula wird aber etwas von den an sie von beiden Seiten herantretenden Knorpeln des zweiten Visceralbogens (Hyoid) überragt, da diese an dem medialen Ende oral stark convex sind. Knorpel anderer Visceralbögen treten in der Zungenanlage selbst nicht an die Copula heran, erst in der eigentlichen Kiemenregion ist dies zu konstatieren. Die Copula ist an ihrem oralen Ende recht dünn, während sie dann aboralwärts, fast von Schnitt zu Schnitt, dicker wird.

Von Interesse ist in diesem Stadium, dass ein nicht unbedeutlicher Teil dieses Muskelbodenwulstes frei von Knorpel ist, ähnlich wie wir es bei den Urodelen gesehen; erst im mittleren Teile beginnen die Knorpel, und da kann man wohl sagen, dass die Hervorragung des Mundbodens bedingt ist durch diese voluminösen Massen, denn die Schleimhaut bildet dort nur einen verhältnismässig dünnen Überzug der Hyoidbogen.

Muskeln und Nerven sind in dem Mundbodenwulst nicht zu erkennen.

Offenbar erhält sich dieses „Urodelenstadium“ der Zunge nur kurze Zeit. Denn nur wenig ältere Larven (Stadium IV) zeigen am Mundboden ein sehr verändertes Bild. Die seitlichen tiefen Gräben, die vorhin geschildert wurden und in der Tafelfigur 9 deutlich zu sehen sind, sind verschwunden, es entsteht dadurch wieder ein mehr ebenes Feld am Mundboden, dessen hintere seitliche Partien aufsteigend in die Seitenwände der Mundhöhle übergehen. Allein in den vorderen Partien sind noch Hervorragungen zu bemerken, die nun zu schildern sind.

An einer Rekonstruktion (cf. Tafelfigur 10), die einer Larve von 11 mm entnommen ist, ist das frei hervorragende Ende des Mundbodenwulstes noch zu erkennen. Es liegt aber nicht mehr so dicht hinter dem Mundeingang, sondern zwischen den Unterkiefern und dem oralen Ende der primitiven Zunge ist

ein ziemlich breites frontal gewölbtes Feld deutlich, das gewiss seine Entstehung vor allem dem Umstand verdankt, dass der Mundeingang sich erheblich umgestaltet, da nun die rüsselartige Verlängerung dieses Teiles aufgetreten ist, die für jene nun folgenden Larvenperioden bis zum Ende der Metamorphose hin so ungemein charakteristisch ist.

Auf dem vorderen Ende der primitiven Zunge sitzen zwei lange Zotten, die von jetzt an bei vielen Stadien zu bemerken sind. In der Mitte zwischen ihnen ist nur ein ganz feiner Spalt-raum zu finden, der kaum so breit ist, wie jene sehr schlanken Zotten dick sind.

Hinter dieser leichten Erhebung des Mundbodens, auf der die Zotten sitzen, gehen nach beiden Seiten divergierend zwei Wülste nach der hinteren und seitlichen Gegend des Mundbodens, die von den beiden Hyoidknorpeln bedingt sind, die jetzt schon sehr reichliche hyaline Knorpelsubstanz besitzen. An dem Punkte des seitlichen Mundbodenabschnittes, bis zu dem die Wülste zu verfolgen sind, liegen wieder einige allerdings nur niedere Papillen. In der Mittellinie sind die Wülste durch eine deutliche Einsenkung von einander geschieden; nach hinten gehen sie allmählich in den übrigen Teil des Mundbodens ohne Abgrenzung über.

Auch das Epithel, das auf den beiden schlanken vorderen Papillen und ihrer Basis sich deutlich von dem sonstigen Mundhöhlenepithel durch seine Höhe unterscheidet, geht nach hinten ganz allmählich in das übrige niedere Epithel über. Das unter dem Epithel liegende Gewebe ist im Gebiet der Papillenbasis sehr reich an Zellen und scharf von dem darunter liegenden Gewebe abgetrennt; alsdann geht es aber ohne Grenze nach hinten in die mit ihm in demselben Niveau liegenden Knorpel über.

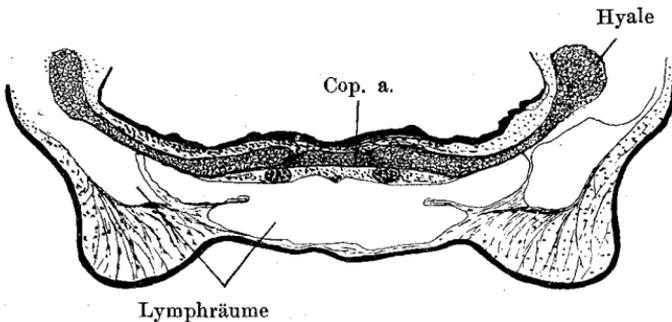
Die Knorpel sind deutlich ausgebildet und ebenfalls rekonstruiert worden (Tafelfigur 11). Bei der Bezeichnung der einzelnen Teile halte ich mich an die von Gaupp benutzte Nomenklatur. Die beiden Hyalia bei dieser Alyteslarve sind im ganzen ähnlich so gestaltet, wie Gaupp sie vom Frosch beschrieben hat. Zur allgemeinen Orientierung habe ich ein Modell benutzt, das Herr Dr. Märtens von einer ähnlich alten Alyteslarve gewonnen hat; ich habe dann auch selbst einige Partien bei stärkerer Vergrößerung rekonstruiert. Jenes Modell von Märtens umfasst das ganze Hyobranchialskelett, das ich weiterhin in dem Umfange nicht mehr beachtet habe, weil es für meine speziellen Zwecke nicht notwendig erschien.

Die Hyalia sind sehr ähnlich denen des Frosches, nur ist der Processus anterior und posterior hyalis nicht so stark entwickelt. Die Copula (in der Tafelfigur 11 durch eine schwarze Linie bezeichnet) schiebt sich weiter kranial zwischen die Hyalia als knorpelige Masse ein, so dass die Pars reuniens nicht so stark entwickelt ist, wie beim Frosch. Ebenso ragt die Copula kaudal weiter zwischen die Plana branchialia hinein, indem sie fast bis zu ihrem hinteren Ende zu verfolgen ist. Die vier Branchialia bieten keine Besonderheiten.

Nun aber ist ein bemerkenswerter Unterschied zu erwähnen, auf den Gaupp auch schon aufmerksam gemacht hat. Bei Alytes liegt dicht vor (kranial) der Pars reuniens ein breites dünnes Knorpelplättchen, das die Incisur, die zwischen den beiden Hyalia vorn bleibt, ausfüllt, aber durch einen namentlich in der Mitte deutlichen Spalt von dem Hyale getrennt ist. Dieses Knorpelstück, das beim Frosch nur ganz gering für kurze Zeit entwickelt ist, wird von Gaupp für eine Copula der Hyalia (wahrscheinlich!) gedeutet. Wir werden uns noch fernerhin mit diesem Gebilde und seiner Deutung zu beschäftigen haben. Die Ausdehnung dieses Stückes hier beträgt kraniokaudal ca. 100 μ . (Ich habe dies Gebilde zunächst mit Copula a, um nichts zu

präjudizieren, bezeichnet¹⁾; in der Textfig. 17 ist es im Querschnitt zu sehen).

Die mundwärts gelegene Oberfläche der Hyalia zeigt das Relief, das geeignet ist, die beschriebenen Wülste und Furchen des Mundbodens zu erzeugen. Die als vorderes Ende der Zungenanlage bezeichnete Stelle, die die Papillen trägt, liegt unmittelbar über jenem Knorpelstück, das vor dem Hyoid gelegen ist. (Copula a).



Textfigur 17.

Querschnitt durch den Mundboden einer Alyteslarve (Stadium IV). Unter dem Epithel, das wenige niedrige Papillen erkennen lässt, liegen die beiden Hyalia (Hy.); in der Mitte zwischen ihnen liegt die Copula (Cop a). Unter den Knorpeln liegen sehr grosse Lymphräume. Die untere schwarze Linie ist das Epithel der äusseren Haut.

Vergrösserung ca. 1:55.

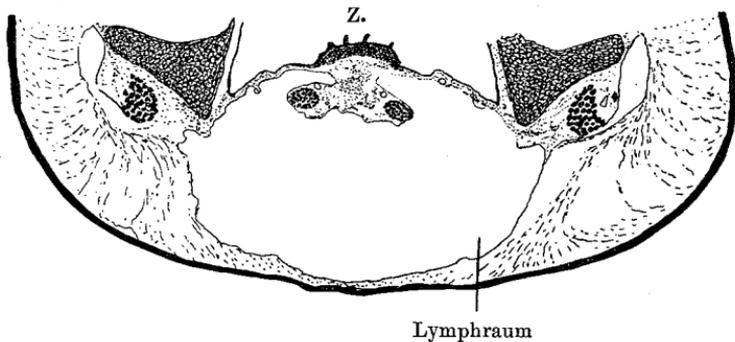
Im nächsten Stadium (V), bezeichnen statt wie eben zwei, vier niedere Papillen den Beginn der Zunge. Die Copula a ist hier 210 μ breit (kraniokaudal); sonst sind nur geringe Veränderungen eingetreten.

Bei einer etwas älteren Larve (Stadium VI) ragt der mehrfach erwähnte mittlere Wulst, der, wie in der Besprechung der jüngeren Stadien gesagt wurde, sich an der Stelle befindet, wo die Spitze der bei ganz jungen Larven urodelenlarvenähnlichen

¹⁾ Die Copula, die zwischen den Hyalia und den Plana branchialia gelegen ist, wird, wenn es die Deutlichkeit erfordert, auch mit Copula b bezeichnet.

primitiven Zunge lag, stärker in die Mundhöhle hinein und ist als ziemlich gleichmässige Rundung auf den Schnitten zu sehen. Eine Anzahl von kleineren Papillen sitzt auf ihm, auch sind sehr wohl jene beiden medialen langen Zotten zu sehen, wie sie ganz ähnlich schon beschrieben wurden.

Auch hier wieder ist das unter dem verdickten Epithel liegende Gewebe dicht mit Zellkernen durchsetzt, und sehr scharf von dem ausserordentlich lockeren Gewebe darunter abgegrenzt (cf. Textfigur 18).



Textfigur 18.

Larve von *Alytes obstetricans* (Stadium VI). Querschnitt durch den vordersten Teil der ersten Zungenanlage. Dasselbe Stadium ist in Textfigur im Längsschnitt dargestellt. In der Mitte der mit Z. bezeichneten Anlage sind zwei grössere Papillen gezeichnet, die den im Text an jener Stelle erwähnten entsprechen. Scharfe Abgrenzung eines „Zungengewebes“ von dem lockeren Gewebe der Unterlage.

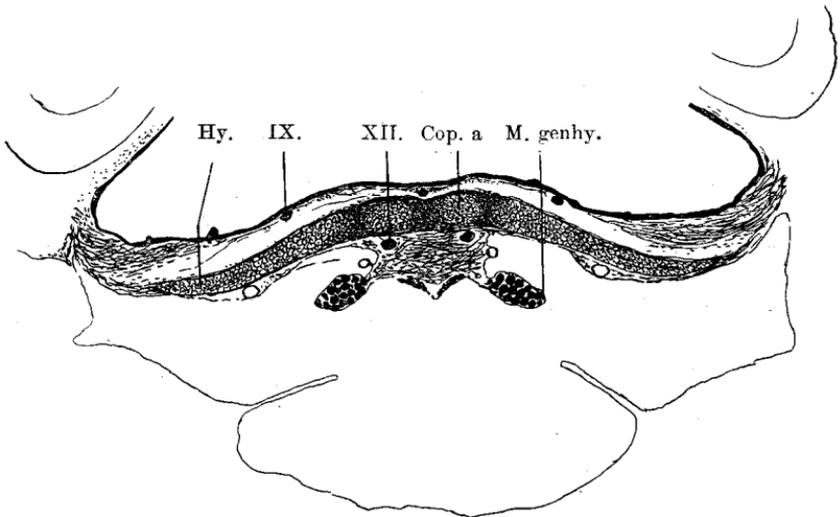
Vergrösserung ca. 1:22.

Weiter kaudalwärts geht der oben geschilderte unpaare Wulst in einen paarigen Teil über, der aus zwei symmetrisch gelagerten Erhebungen besteht, die in der Medianlinie durch eine deutliche Furche getrennt sind, ähnlich wie dies bei Stadium IV geschildert wurde. Diese beiden seitlich divergierenden Erhebungen gehen dann allmählich in die Rachenwand über.

Die ganze Strecke, die die geschilderten Eigentümlichkeiten besitzt, ist in kraniokaudaler Richtung 375μ lang.

150μ kaudal von dem Anfang der Zungenerhebungen beginnt die Copula a und ist im ganzen ca. 480μ von vorn nach

hinten breit. Sie reicht also nach hinten nicht unbeträchtlich über die Zungenanlage hinaus. Ca. 270 μ hinter ihrem Anfange beginnt eine deutliche Abgrenzung in der Mittellinie, die eine paarige Beschaffenheit des hinteren Endes dieses Knorpelstückes ausser Frage stellt (cf. Textfig. 19). Während diese Copula in der ersten Zeit des Auftretens etwas ventralwärts unter dem



Textfigur 19.

Querschnitt des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VI). Unter dem Epithel liegen die nur angeschnittenen Hyalia (Hy.) auf jeder Seite, zwischen denen die Copula a liegt, die deutlich paarig ist, d. h. aus zwei Knorpelgrundsubstanzen enthaltenden Kernen besteht, die durch vorknorpeliges Gewebe in der Medianebene zusammenhängen. (Der Schnitt hat das aborale Ende der Copula (Cop. a) getroffen, weiter oralwärts würde nichts von der paarigen Gestaltung zu sehen sein). Unter der Copula a liegt der Nervus hypoglossus (XII), und zwar der Ast, der zur Anlage des Musculus hyoglossus geht. Darunter lateral liegen die Musculi geniohyoidei (M. genhy.). Die äussere Hant der Unterfläche des Unterkiefers ist nicht gezeichnet. IX Nervus glossopharyngeus.

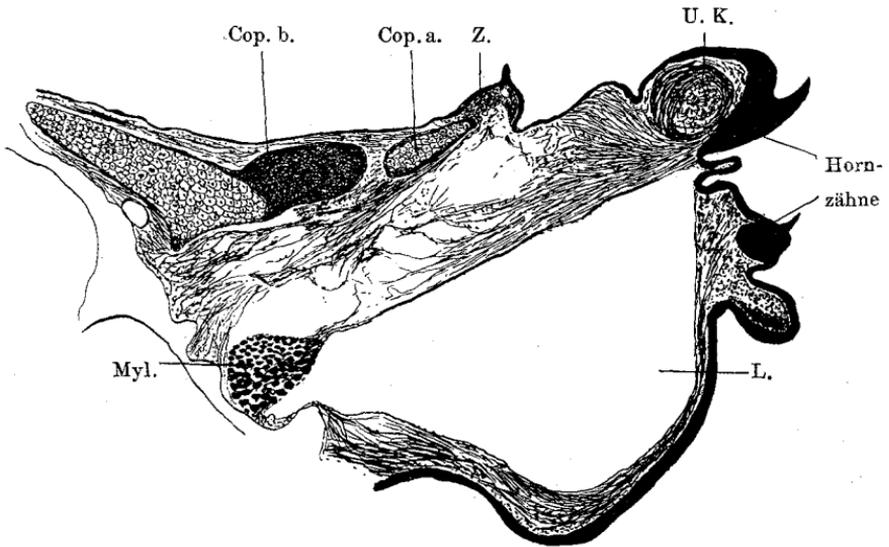
Vergrößerung ca. 1:20.

Hyoidbogen lag, ist jetzt und in späteren Stadien davon nichts mehr zu bemerken, beide Gebilde liegen durchaus in einer Höhe. Sie besteht aus wohl ausgebildetem Hyalinknorpel.

120 μ kaudal von dem Ende der Copula beginnt das Gewebe der Pars reuniens der Hyalia. Anders wie in früheren und zum Teil auch in späteren Stadien beginnt die Pars reuniens mit einer kleinen medianen Spitze in der die hyaline Grund-

substanz stärker entwickelt ist, als in dem sich seitlich daran anschliessenden Gewebe, das dem Vorknorpelgewebe ähnlich sieht. Nach hinten geht diese mediane Masse in die schon beschriebene und auch von Gaupp so benannte Copula (b) über, an die sich dann die Plana branchialia ansetzen.

Von einem ganz ähnlichen Stadium (VIa) wurde auch eine sagittale Serie angefertigt, der Textfig. 20 entnommen ist, die uns



Textfigur 20.

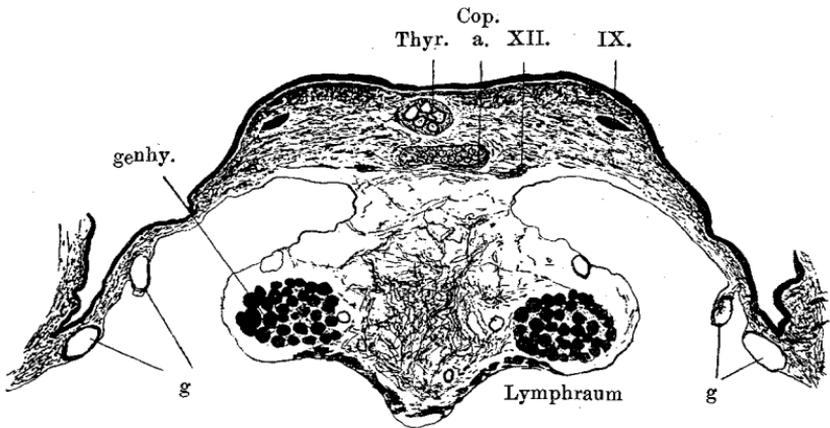
Medianschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VIa). Die Zungenanlage (Z.) nach vorn scharf abgegrenzt, nach hinten nur ganz undeutlich, in die Zunge hineinragt Copula a (Cop. a), hinter der Copula b (Cop. b) mit dem vorderen vorknorpeligen Teil liegt. Zwischen der Zungenanlage und dem Unterkiefer (U. K.) liegt ein deutlicher rundlicher Wulst (cf. Text). Am Unterkiefer und an dem verlängerten vor ihm liegenden Mundeingang liegen Hornzähne (Hz.). Myl. Musculus mylohyoideus. L. Lymphraum.

Vergrößerung ca. 1:30.

die Verhältnisse, die bisher besprochen wurden, im Übersichtsbilde demonstriert. Die nach vorn ragende Spitze der Copula ist nicht ganz so schön entwickelt, wie in dem vorhergehenden Stadium.

Bei der nächst älteren Larve (Stadium VII) ist das seltene Vorkommen einer medianen Glandula Thyreoidea in dem Ge-

webe der Zunge (Textfig. 21) zu beobachten. Sie liegt dorsal von der Copula a, unmittelbar unter der medianen Furche, die sich im hinteren Teil der Zunge befindet. Leider ist an keinem Punkte mehr ein Zusammenhang mit dem Epithel der Zunge vorhanden. Sonst zeigen sich in dieser Gegend keine weiteren Anomalien. Die primitive Zunge ragt nun schon 190μ frei nach vorn in die Mundhöhle hinein. Die seitliche Abgrenzung



Textfigur 21.

Querschnitt durch den hinter der Zunge gelegenen Abschnitt des Mundbodens von einer Alyteslarve (Stadium VII). Die Copula a (Cop. a) ist vorn angeschnitten, über ihr nach dem Epithel der Mundhöhle zu liegt eine mediane Glandula thyreidea (Varietät! cf. Text) (Thyr.); rechts und links lateral und unter der Copula liegt der Ast des Nervus hypoglossus, der zum Musculus hyoglossus geht. (XII.) IX Nervus glossopharyngeus. genhy. Musculus geniohyoideus. g Gefässe. Die äussere Haut an der Unterseite des Unterkiefers und Mundbodens ist nicht gezeichnet.

Vergrößerung ca. 1:50.

gegen den Boden der Mundhöhle ist stärker und schärfer als je zuvor (cf. Textfig. 7). Die ganze Zungenanlage ist 375μ lang.

Die Copula a ist nach 250μ deutlich paarig, im ganzen 555μ lang. Die Copula b ragt in ganz ähnlicher Weise in die Pars reuniens bis vorn hinein, wie vorher beschrieben wurde.

Von einer Larve, die sich recht gut in ihrer Entwicklung an die vorige anschliesst (Stadium VIII), wurde die Zungen-

gend und die vorderen Abschnitte der Hyalia mit den Copulae rekonstruiert (Tafelfig. 12 und 13).

Am vorderen Rande ragt die primitive Zunge abgerundet frei in die Mundhöhle vor (ca. 120 μ weit); der vordere Teil, der auch die beiden grossen Papillen trägt, die aber nicht mehr so auffallend gross sind, ist deutlich unpaar, und mit zahlreichen kleineren Papillen besetzt; nach hinten beginnt die mediane Furche dann wieder eine rechte und linke Hälfte des Mundbodens zu markieren. Die seitlich von ihr liegenden flachen Wülste verlieren sich dann allmählich nach hinten in das Niveau der gleichmässig ausgebreiteten Schleimhaut der Kiemenregion, die an der in der Tafelfig. 11 mit einem Stern bezeichneten Stelle etwas steiler anzusteigen beginnt.

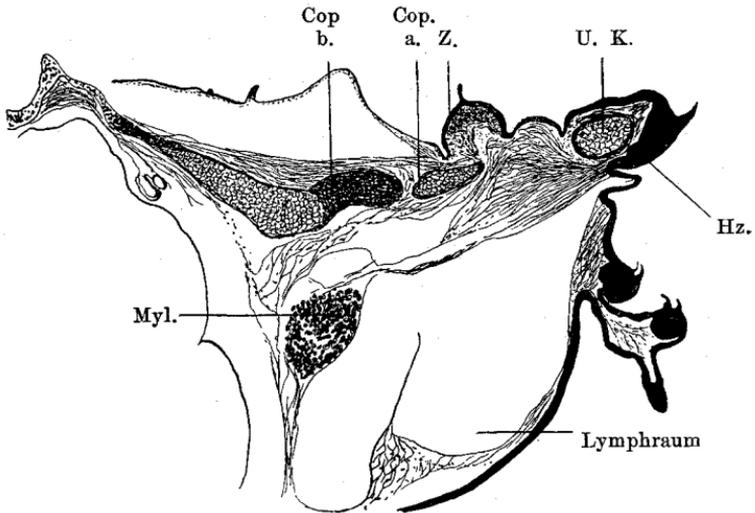
Während also die vordere und die seitliche Begrenzung der primitiven Zunge deutlicher geworden ist, ist sie hinten gegen den Mundboden immer noch recht undeutlich, aber es ist, wie die Tafelfig. 12 lehrt, doch der erste Anfang für die aborale Grenze der Zunge gegeben. Histologisch ist zu bemerken, dass im ganzen Gebiet der Zunge das Epithel deutlich verändert ist. Während im grössten Teil des Mundbodens ein niedriges, zweischichtiges Epithel vorhanden ist, ist das Epithel der Zungenanlage deutlich verdickt, und zwar namentlich dadurch, dass die basale Zelllage aus sehr hohlen Cylinderzellen besteht.

Das dichte kernhaltige Gewebe unter dem Epithel der Zunge ist nun nicht mehr so scharf von dem darunter liegenden lockeren Gewebe des Mundbodens abgegrenzt, weil aus ihm viele Züge dichten Gewebes (Muskel, Nerven etc.) in die Zunge einzustrahlen beginnen.

Die Knorpel sind mächtig entwickelt. Die Hyalia ragen mit ihren abgestumpften Processus anteriores weit nach vorn; in der Incisur zwischen ihnen liegt die Copula a, die wieder ca. 550 μ lang ist, ihre hintere Hälfte ist deutlich paarig, hinten sind sogar zwei kleine stumpfe Zipfel bemerkbar. In der Pars

reuniens zwischen den Hyalia ragt die knorplige Copula b bis ganz vorn hin. (Tafelfig. 13.)

Bei einer Larve vom Stadium IX. ist auf dem Medianschnitt nun auch eine recht deutliche caudale Abgrenzung der Zunge zu sehen (cf. Textfig. 22). Eine Rekonstruktion dieses im Gange der Zungenentwicklung sehr wichtigen Zustandes zeigt Tafelfig. 14.



Textfigur 22.

Medianschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium XI). Die Zungenanlage (Z) ist hinten nun auch gut abgegrenzt, auf der Höhe eine lange Papille, der Wulst vor der Zunge ist noch sehr deutlich. U. K. Unterkiefer. Hz. Hornzähne. Cop. a Copula a. Cop. b Copula b. Myl. Musculus Mylohyoideus.

Vergrößerung ca. 1:16.

Auf dem abgebildeten Medianschnitt sieht man, wie weit die Copula a in die Zunge hineinragt. Die Falte, die die Zunge hinten abgrenzt, halbiert ungefähr diese Copula.

Von dem Zeitpunkt an, von dem die hintere Begrenzung der Zunge deutlich geworden ist, beginnt sie auch mehr in das Lumen der Mundhöhle hineinzuragen, und indem nun auch der bindegewebige Teil der Zunge, dorsoventral gemessen, dicker wird, verschwinden die paarigen Wulste im hinteren Teil des Mund-

bodens. Das als primitive Zunge zu bezeichnende Organ rundet sich ab, und emanzipiert sich von den nun auch sich zurückbildenden Hyalia, deren Oberflächenrelief ja hauptsächlich an der Gestaltung des Mundbodens und des hinteren Teiles der Zungenanlage beteiligt war, wie wir von Anfang an gesehen hatten.

So ragt denn bei einer Larve vom Stadium XII die Zunge buckelförmig in die Mundhöhle hinein und hat schon eine Form, die zweifellos an die beim ausgebildeten Tiere erinnert, ist aber durchaus noch nicht diesem Gebilde gleichwertig.

Zu dieser Zeit beginnt nun auch die Rück- und Umbildung des beschriebenen Hyobranchialknorpelapparates. Die sehr interessanten Umbildungen der Kiemenknorpel zu dem Zungenbein des ausgebildeten Tieres hat Gaupp beim Frosch eingehend beschrieben.

Im allgemeinen sind hier bei *Alytes* ähnliche Prozesse, die ich aber nicht spezieller verfolgen will, da der gesamte Kiemenapparat nicht in das Bereich unserer Aufgabe fallen kann, ich habe hier nur die Schicksale der erwähnten vorderen Teile zu erledigen. Namentlich ist das Augenmerk auf die Copula a zu richten, die beim Frosch nicht im entferntesten so ausgebildet ist wie bei *Alytes*.

In dem zuletzt erwähnten Stadium (IX) ist im hinteren Teil der Copula a keine deutliche Abgrenzung in eine rechte und linke Hälfte mehr zu machen wie vorher. Nur hier und da sind Spuren der vorher so sehr deutlichen Halbierung zu sehen. Ihre Gesamtausdehnung ist nicht fortgeschritten, trotzdem die Zunge selbst in der Medianlinie eine Ausdehnung von 840μ hat, was gegen früher eine beträchtliche Grössenzunahme bedeutet, wenn man bedenkt, dass diese Larve trotz ihrer weiteren Entwicklung kleiner ist, als die vorher beschriebene.

In der Pars reuniens zwischen den Hyalia ist die Copula b auch nicht mehr soweit nach vorn als hyaliner Stab zu verfolgen, während sie hinten sehr wohl entwickelt ist.

In einem etwas älteren Stadium ist das Kleinerwerden der Copula sehr deutlich, sie ragt jetzt lange nicht mehr soweit in die Zungenbildung vor wie früher (cf. Textfig. 23).

Sehr auffallend ist auch, dass sich in diesem Stadium bei einer Larve, die mit Alauncochenille gefärbt war, der Knorpel der Copula a sehr viel blasser gefärbt hat, als die Knorpel der Hyalia, während früher nie ein Unterschied derart zu bemerken war.

Soweit ich sehen konnte, ist bei zweibeinigen Larven die Copula a immer noch in ähnlicher Ausdehnung, wie bisher beschrieben wurde, vorhanden; sowie aber die Vorderbeine erschienen sind, geht die Rückbildung der Copula a sehr rapide vor sich. Bei einer vierbeinigen Larve mit langem Schwanz ist sie schon so geschwunden, dass nur nach 150 μ hindurch hyaline Knorpelmasse in ihr zu erkennen ist. Dann schwindet sie vollkommen, und beim fertigen Individuum sind keine Spuren mehr von ihr zu bemerken.

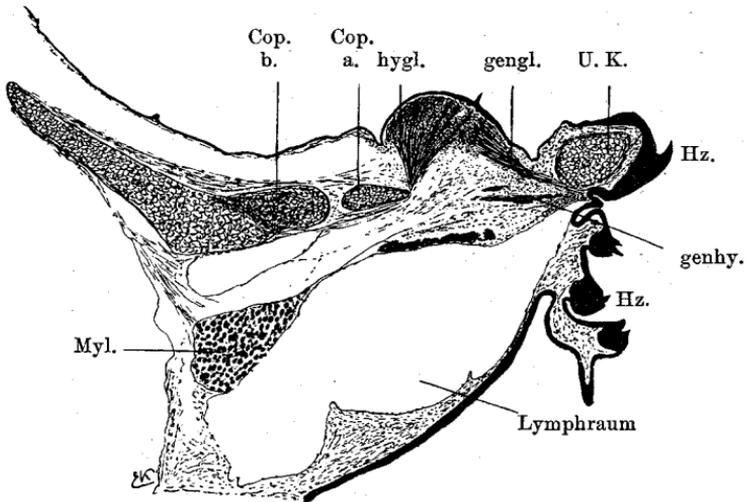
Hinsichtlich der weiteren Schicksale des Hyobranchialskelettes kann ich durchaus auf die vortrefflichen Darstellungen von Gaupp verweisen, denn soweit ich mich orientiert habe, vollzieht sich dieser Vorgang im Prinzip ebenso wie bei Rana.

Wir kehren nun zur weiteren Ausbildung der Zunge zurück.

Bei der Betrachtung des Bildes, das nach einer Rekonstruktion in Tafelfig. 14 wiedergegeben ist, fällt vor der deutlich hervorragenden Zunge ein querer Wulst auf, dessen Ausdehnung von rechts nach links erheblich bedeutender ist, als in oralaboraler Richtung. Dieser Wulst ist in allen abgebildeten Sagittalschnitten gut zu sehen.

Er trennt immer den vordersten Abhang der Zunge von dem Unterkiefer, der durch eine deutliche Falte von ihm abgegrenzt ist.

Diese Rekonstruktion zeigt auch ferner noch, dass der breite Wulst zwei dicht nebeneinander liegende Erhebungen besitzt also paarig ist. Die Ursache der beiden medial gelegenen



Textfigur 23.

Medianschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium XIII). Die medianen Teile des Muscul. hyoglossus (hygl.) und genioglossus (gengl.) strahlen in die Zunge ein; der noch eben erkennbare Wulst vor der Zunge ist in Begriff mit in den vorderen Abhang der Zunge aufgenommen zu werden. Copula a (Cop. a) ist schon bedeutend kleiner geworden. Cop. b. Copula. b. U. K. Unterkiefer. Myl. Musculus mylohyoideus. genhy. Reste des Musculus geniohyoideus. Hz. Hornzähne.

Vergrößerung ca. 1:16.

Buckel wird bei der Entwicklung der Muskel näher erläutert werden.

Dieser Wulst wird nun im Laufe der weiteren Entwicklung mit in die definitive Zunge hineingezogen, sodass diese zuletzt vom Unterkiefer durch die Falte abgegrenzt ist, die in früheren Stadien den Wulst von ihm trennte.

Wir haben also hier, wie ich wohl vorgehend bemerken darf, durchaus an die bei Urodelen beschriebenen Thatsachen erinnernde Verhältnisse; auf Besonderheiten und Unterschiede habe ich natürlich noch ausführlich einzugehen.

Hier bei *Alytes*, wie dort bei *Salamandra* und *Triton* wird der endgültige Beweis erst durch sorgsames Studium der Muskelentwicklung gebracht, auf die wir nachher noch im Zusammenhang einzugehen haben.

Diesen Vorgang habe ich in allen Einzelheiten lückenlos verfolgt, hauptsächlich an Sagittalschnitten, die für das Studium durchaus erforderlich sind. An Querschnitten allein ist es fast unmöglich, jedenfalls ohne Rekonstruktion ausserordentlich schwer Klarheit zu erlangen.

Ein wichtiges Stadium (XIII) ist in Textfig. 23 abgebildet, wir gebrauchen es nachher noch einmal für die Muskelentwicklung.

Dort sehen wir die hinten wohl abgegrenzte Zunge stark in die Mundhöhle hervorragend. Der Wulst, der in Textfig. 20 und 22 noch vor der Zunge, zwischen ihr und dem Unterkiefer liegt, ist in den vorderen, sanft abfallenden Abhang der Zunge mit hineingezogen. Der vordere Rand der Zunge liegt dicht hinter dem Unterkiefer, hinter der noch immer deutlichen Furche, die früher den queren Wulst von dem Unterkiefer trennte.

Dies wird dadurch noch weiter zur Evidenz klar gemacht, dass auch an diesem Präparat noch das ursprünglich vordere Ende der Zunge leicht kenntlich ist durch die ziemlich hohe Papille, die wir in jüngeren Stadien konstant an jenem vordersten Punkte sahen.

Zwischenstadien zwischen diesem eben geschilderten und den früheren, in denen also noch die aborale Furche des queren, vor der Zunge gelegenen Wulstes mehr oder weniger deutlich zu sehen ist, habe ich mehrfach beobachtet; wir werden sie auch noch bei der Muskelentwicklung kennen lernen (Textfig. 28).

Die Art der Einverleibung dieses Wulstes in die Zunge ist, wie ersichtlich, verschieden von dem vergleichbaren Vorgange bei Salamandra. Dort besteht ein durchaus ähnlicher Wulst, der aber durch Verwachsung (cf. Seite 542) an die primitive Zunge herankommt. Hier wird die den Wulst von der hinter ihm liegenden primitiven Zunge trennende Einziehung oder Falte dadurch zum Verschwinden gebracht, dass sie verstreicht, dass ihre tiefste Stelle durch Erhebung auf ein gleiches Niveau gebracht wird, wie die hinten liegenden Teile. Welche Ursache dies bedingt, wird uns das folgende Kapitel lehren.

Jetzt erst haben wir das Material kennen gelernt, das zur Bildung der definitiven Zunge des Tieres verwendet wird; nun ist auch die orale Grenze der Zunge da: diese liegt in der Falte, die den vorderen Wulst des Mundbodens von dem Unterkiefer trennt. Wenn wir im vorstehenden von einer Zunge oder Zungenanlage der Larven gesprochen haben, dann ist niemals damit gemeint gewesen, dass aus den so bezeichneten Gebilden die definitive Zunge wird, diese setzt sich zum wesentlichsten Teile aus dem eben als besonders wichtig geschilderten vorderen Wulst zusammen, der sich an die primitive Zunge anlegt, die den hinteren Teil und die hintere Grenze der definitiven Zunge liefert. Streng genommen dürfen wir das, was wir oft als primitive Zunge hier bei diesem Anur bezeichnet haben, eigentlich nicht so benennen. Damit muss nämlich die Vorstellung erweckt werden, als wenn diese Bildung dem gleichbenannten Organ der Urodelenlarven homolog wäre. Das ist aber nicht der Fall; nur in der allerersten Larvenzeit besitzt *Alytes* eine Zunge, die wir ohne Schwierigkeit der primitiven oder Fischzunge der Urodelenlarven gleichstellen können. Diese bleibt aber in ihrer charakteristischen Form nicht lange bestehen, nur ihre ovale Spitze, die weitere Neubildungen erfährt, erinnert der Form nach an die primitive Zunge jener niederen Klassen. Trotzdem mag die Bildung diese Bezeichnung weiter

führen, weil sie in der That eine primitive Zunge ist, die erst durch Anlagerung benachbarter Partien, die ursprünglich gar nicht zu ihr gehörten, in die definitive Zunge umgewandelt wird. Diesen Punkt haben wir später bei der Vergleichung der Zungenbildungen noch eingehender zu erörtern.

Nun sind wir mit dem Wesentlichen der Entwicklung der Form der Zunge am Ende. Wenn der in Textfigur 22 noch flache vordere Abhang der Zunge allmählich vorgebuckelt wird, dass er stärker in die Mundhöhle vorragt, und wenn die Zunge im Weiterwachsen allmählich die Anheftungsstelle am Boden des Mundes überwuchert hat, sodass die Bänder frei überhängend werden, so ist die definitive Form der Zunge des ausgebildeten Tieres bald erreicht, die also im wesentlichen nun durch gleichmässiges Weiterwachsen aller Teile des Organs entsteht.

Viele Einzelheiten werden wir allerdings noch bei der Entwicklung der Muskulatur nachzutragen haben, ohne die natürlich ein volles Verständnis der ausgebildeten Form nicht möglich ist.

3. Sublinguale Wulstbildung.

Wir müssen hier noch auf eine Bildung aufmerksam machen, die bei *Alytes* nur in sehr geringem Grade im Vergleich mit den anderen untersuchten Anuren auftritt. Betrachten wir die Textfigur 21, so fällt auf, dass die eigentliche Zunge noch auf einer breiteren Unterlage aufsitzt, die ihrerseits wohl von den seitlich gelegenen Partien des Mundbodens abgegrenzt ist; der Kontur des Seitenrandes der Zunge läuft also nicht direkt nach abwärts in den Graben, der die Zungengegend vom Mundboden trennt, sondern bildet noch einen stumpfen Höcker, der dann erst in jene Grube abfällt. Am vorderen Teile der Zunge (von dem ein Schnitt in Textfigur 30 abgebildet ist) ist

diese Bildung nur undeutlich vorhanden. Wenn man noch weiter hinten gelegene Schnitte durchsieht, dann stellt sich heraus, dass sich die Bildung hinter der Zunge allmählich in den Boden der Mundhöhle verliert. Man muss sich demnach folgendes Bild von dieser Formation machen: unter dem hinteren Teil der Zunge liegt ein Wulst am Boden der Mundhöhle, auf dem die Zunge sitzt, und der sich aboral breiter werdend noch hinter der Zunge eine Strecke weit hinzieht, um dann allmählich in das Niveau des übrigen Mundbodens überzugehen.

Die Entstehung dieses unter der Zunge gelegenen Wulstes, der zugleich breiter ist als die Zunge selbst, fällt in eine Zeit, wo die definitive Zunge schon im wesentlichen fertig ist, etwa zur Zeit des Stadium XII. Alsdann tritt an dem seitlichen Abhang der Zunge, der bis dahin gleichmässig abfiel, jene Falte auf, die die Zunge von dem unter ihr liegenden Wulst trennt. An der Zunge des vollständig ausgebildeten und des erwachsenen Tieres ist der Wulst so gut wie gar nicht mehr vorhanden. Wir haben es also in diesem sublingualen Wulst bei *Alytes* nur mit einer vorübergehenden Bildung zu thun, die wohl kaum aufgefallen wäre und die ich kaum zu beschreiben brauchte, wenn sie nicht bei anderen Anuren eine grössere Bedeutung hätte, schon deswegen, weil Fasern des *Musculus genioglossus* in sie hineingelangen. Davon habe ich aber bei *Alytes* keine Spur entdecken können. Später werden wir bei anderen Anuren noch darauf einzugehen haben. Man kann wohl mit Recht die Vermutung aussprechen, dass *Alytes* dies Gebilde deswegen nur rudimentär besitzt, weil seine Zunge fast den ganzen zwischen den Unterkiefern gelegenen Teil des Mundbodens einnimmt.

4. Entwicklung der Muskeln und Nerven.

Die Nerven und Muskeln sollen der nahen Beziehung wegen, die diese Gebilde mit einander (zum Teil wenigstens) haben, auch zusammen besprochen werden.

Als grössere Stämme treten der Nervus glossopharyngeus (IX) und die Äste des Hypoglossus (XII) in die Zunge ein. Auf diese wird hier allein zunächst Rücksicht genommen.

In den frühesten Stadien, wo von eigentlicher Zungenanlage noch nichts zu sehen ist, tritt der Nervus glossopharyngeus in den cerebralwärts gelegenen Teil des dritten Visceralbogens ein, begiebt sich aber noch nicht — so weit sich dies bei der schwierigen Unterscheidung der einzelnen Gewebe überhaupt erkennen lässt — zum Boden der Mundhöhle. Vom Nervus hypoglossus ist in der in Frage kommenden Gegend noch nichts zu erkennen.

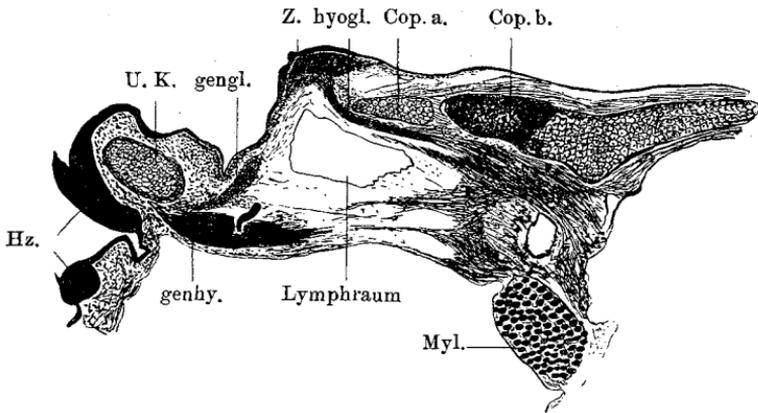
In Stadium II und III ist der Glossopharyngeus etwas weiter nach vorn hin zu verfolgen. Wir sahen, dass der Boden der Mundhöhle mit einer Spitze hervorragt; an dem lateralen Rande dieser Bildung ist der Nervus glossopharyngeus zu finden, dort endet er in der Nähe zweier niedriger Papillen, die am kranialen Ende der Hyoidknorpelanlagen, die sich schon ganz gut differenziert haben, liegen.

In dieser Zeit lässt sich auch schon der kaudokranialwärts vorwachsende Musculus geniohyoideus erkennen, der neben der Mittellinie als im Querschnitt rundlicher Strang liegt. In das kaudale Ende dieses Muskels tritt der Nervus hypoglossus ein, geht aber nicht mit nach vorn, wenigstens nicht so, dass ein irgendwie erheblicher Strang nach vorn zu verfolgen wäre. Wahrscheinlich, sogar ziemlich sicher, laufen Achsencylinder in dem Muskel nach vorn zu den vorderen Muskelfasern, aber diese sind natürlich bei den gewöhnlichen, nicht spezifischen Färbungen nicht zu erkennen.

Im Stadium V tritt der N. glossopharyngeus viel weiter nach vorn, zu jener Stelle, die oben schon als Zungenanlage gedeutet worden war; er endet nämlich unter der Stelle, an der sich die hohen schlanken Papillen befinden, die am oralen Anfang der Zungenanlage stehen; er tritt also schon zu einer Gegend,

die später Zunge wird, während er vorher weit hinter dieser Gegend endete. Über sein weiteres Verhalten ist nun nicht mehr viel zu sagen, denn seine einzelnen Äste wurden nicht im speziellen verfolgt.

Der Nervus hypoglossus tritt in den Musculus geniohyoideus ein und ist etwas weiter als im vorigen Stadium nach vorn zu verfolgen. Auf Medianschnitten ist nun besonders deutlich zu sehen, dass feine Zellreihen untermischt mit feinen Fasern unter der



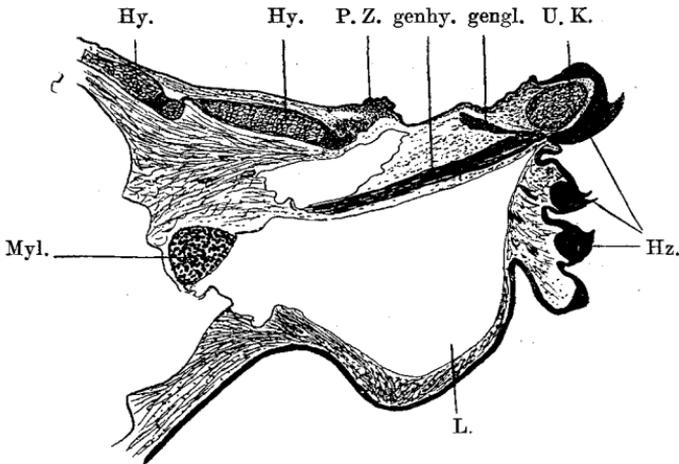
Textfigur 24.

Sagittalschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VII) dicht neben der Mittellinie. Zungenanlage (Z.) nach vorn gut, nach hinten nicht abgegrenzt. Einstrahlung der Anlage des Musculus hyoglossus (hygl.) in die Zunge. Der sonst (cf. Textfig. 22) vor der Zunge liegende Wulst liegt hier etwas nach unten, in ihm strahlt die Anlage des Musculus geniohyoideus (genhy.) an der Stelle entspringt, wo der Musculus geniohyoideus ansetzt (genhy.). In letzteren Muskel tritt der Nervus hypoglossus ein. Cop. a Copula a. Cop. b Copula b. U. K. Unterkiefer. Myl. Musculus mylohyoideus. Hz. Hornzähne. Die äussere Haut der Unterseite des Unterkiefers ist nicht gezeichnet.

Vergrößerung ca. 1:30.

Copula a entlanglaufen, um dann aufwärts stark umzubiegen und in die Zungenanlage auszustrahlen (Textfigur 24). Verfolgt man diese Reihen und Fasern kaudalwärts, dann gehen sie ganz spitzwinklig an die obere, der Mundhöhle zugewendete Seite des M. geniohyoideus und vereinigen sich dann mit Fasern, die dem N. hypoglossus angehören. Es stellt sich also heraus, dass ein Bündel von Fasern und Zellen, die vom M. geniohyoideus stammen oder wenigstens mit ihm zusammenhängen,

in die kaudal ein Ast des N. hypoglossus eintritt, in die Zungen-
gegend gelangt. Zum Teil ist es schwer, ja sogar unmöglich
die Muskelfasern von den Nervenfasern zu unterscheiden. Dass
es sich hier um die Anlage des Musculus hypoglossus handelt,
ist leicht durch Verfolgung späterer Stadien zu entscheiden.
Natürlich ist dieser Muskel paarig und tritt von jeder Seite unter
der Copula hervor, um in die Zunge auszustrahlen.



Textfigur 25.

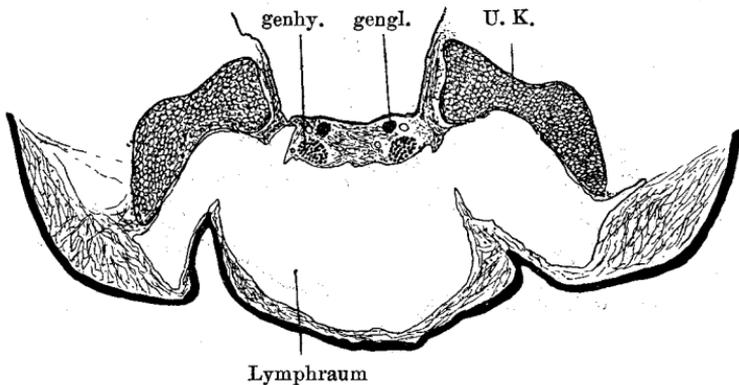
Sagittalschnitt durch den vorderen Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium VII). Der Schnitt ist neben der Medianebene geführt, so dass die Zungenanlage (P. Z.) nur angeschnitten ist. Drei Gruppen von Hornzähnen (Hz.) liegen vor, hier auch unter dem Unterkiefer (U. K.) in der unteren Wand des rüsselförmig verlängerten Mundeinganges. Myl. Musculus mylohyoideus. genhy. Musculus geniohyoideus. gengl. Anlage des Musculus genioglossus, der in ganzer Ausdehnung längs getroffen ist, und zu einem kleinen vor der Zunge gelegenen Wulst hinzieht, das Epithel aber noch nicht erreicht hat. Hy. Zungenbein. L. Lymphraum

Vergrößerung ca. 1:20.

Auch die Anlage des M. genioglossus ist jetzt zu sehen. Auch er entwickelt sich aus dem M. geniohyoideus. Man sieht nämlich dorsal von der Stelle seines Ansatzes an dem Unterkieferknorpel einen Strang von [Zellen spitzwinklig entspringen, der in fast unverminderter Stärke nach dem Mundboden hinzieht, aber nicht in die primäre Zunge einstrahlt, sondern mit kolbenförmiger Verdickung in dem vor der Zunge gelegenen schon beschriebenen Wulst

endet (Textfigur 25). Die Ausdehnung dieser Anlage, auf Querschnitten gemessen, beträgt ungefähr 90 μ . Sie besteht aus rundlichen, dicht neben einander liegenden Zellen, die auf dem Längsschnitt schon eine Anordnung in eben erkennbaren Reihen zeigen. Muskelfasern selber sind aber noch nicht zu sehen, während der Geniohyoideus schon deutliche Fasern enthält.

Ebenso sind noch keine Nervenfasern histologisch in dieser Anlage differenzierbar. Während die Anlage des M. hyoglossus



Textfigur 26.

Querschnitt durch den vordersten Teil des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium V) vor der Zungenanlage. U. K. Unterkieferknorpel. gengl. Anlage des Musculus genioglossus. genhy. Musculus geniohyoideus. Die Anlage des Musculus genioglossus ist nahe an ihrem aboralen Ende getroffen. Die untere schwarze Linie ist die Epidermis der äusseren Haut.

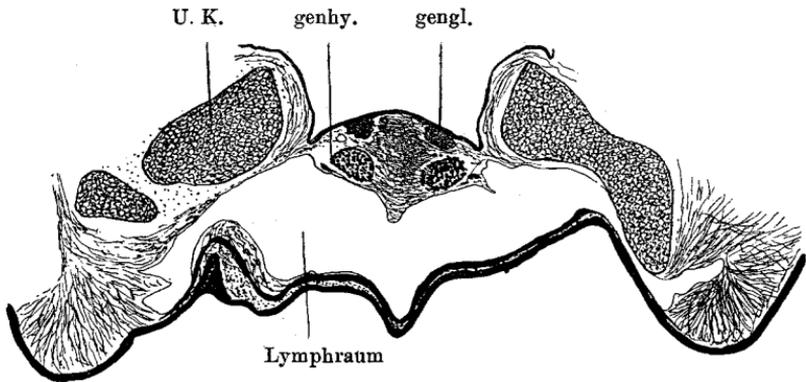
Vergrößerung ca. 1 : 20.

von Anfang an aus feinsten Fasern besteht, neben denen Zellkerne liegen, die offenbar langgestreckten Zellen angehören, besteht die Anlage dieses Muskels, dessen Beziehungen zur Zunge wir allerdings noch erst kennen lernen müssen, zunächst aus Zellhaufen oder Zellreihen, ohne dass erhebliche Mengen von Fasern sichtbar sind.

Die Entfernung des zungenwärts gerichteten Teiles dieser Anlage von dem Epithel des Mundbodens ist an der Textfigur 26 zu erkennen.

Bei etwas älteren Larven Std. VIII erreicht dann diese Muskelanlage das Epithel des Mundbodens, nimmt an Dicke nicht unbedeutend zu, aber noch keine Faser ist in die Zunge hinein zu verfolgen (Textfigur 27).

Über den *N. glossopharyngeus* ist nun, nachdem wir sein Eintreten in die Zunge schon konstatiert hatten, nicht sehr viel mehr zu sagen. Er nimmt natürlich stark an Fasermasse und an Ästen innerhalb der Zunge zu, sodass reichliche feine Äste von ihm in allen späteren Stadien gefunden werden.



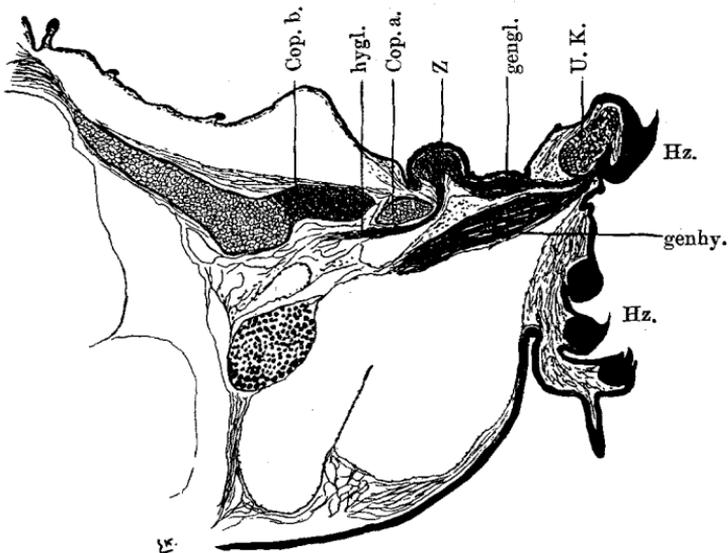
Textfigur 27.

Querschnitt durch den vor der Zunge gelegenen Wulst einer Alyteslarve (Stadium X). Direkt unter dem Mundhöhlenepithel liegt das zungenwärts gerichtete Ende der Anlage des Musculus geniohyoideus (*genhy.*), unter der der Querschnitt des Musculus genioglossus (*gengl.*) sichtbar ist. *U. K.* Unterkieferknorpel. Die untere dicke schwarze Linie ist die Epidermis der äusseren Haut der Unterseite des Unterkiefers.

Vergrößerung ca. 1 : 20.

Den *N. hypoglossus* sahen wir in den hinteren Teil der Anlage des *M. hyoglossus* eintreten. Mit dem Zunehmen der Fasermasse dieses Muskels, der aber immer noch nicht deutlich quergestreifte Muskelfasern enthält, während z. B. andere Zungenbeinmuskeln deutlich ausgebildete Fasern besitzen, wächst auch sein Volumen und er ist dann auch zungenwärts deutlicher differenzierbar und allmählich mit dem Muskel in die Zunge hinein zu verfolgen.

Die Fasern des N. hypoglossus, die man in dem M. geniohyoideus nach vorn verlaufen sieht, entsenden am Kieferende dieses Muskels einen starken Ast, der im spitzen Winkel scharf umbiegend dorsalwärts in die Anlage des M. genioglossus hineingeht (Std. V). Dieser Ast geht also in die Muskelanlage lange vorher, ehe sie die Zunge selbst erreicht hat.



Textfigur 28.

Sagittalschnitt neben der Mittellinie durch das vordere Ende des Mundbodens einer Alyteslarve (Stadium XI), Musculus hyoglossus (M. hygl.) und Musculus genioglossus (gengl.) beginnen in die Zungenanlage (Z.) einzustrahlen. Zunge nach vorn und hinten gut abgegrenzt, aber der Wulst vor der Zunge ist noch zu erkennen; in ihm lag das ursprüngliche Ende der Anlage des Musc. genioglossus, dessen Verdickung immer noch zu erkennen ist. U. K. Unterkiefer. 'genhy. Musc. geniohyoideus. Cop. a Copula a. Cop. b Copula b. Hz. Hornzähne.

Vergrößerung ca. 1:20.

Die Anlage des M. genioglossus ist noch im Stadium VI, entfernt von der Zunge, als am Ende kolbig verdickter Strang von ca. 450 μ Länge, der dicht unter dem Epithel aufhört, zu finden.

Aber im nächsten Stadium (XI) beginnt von jenem dicken zungenwärts gerichteten Ende aus bereits das Einwachsen von Fasern in die Zunge. Textfigur 28 zeigt die beiden

Muskeln, den Hyoglossus und den Genioglossus in die Zunge einstrahlen. Der Genioglossus zeigt vor der Zungenanlage deutlich die starke Verdickung, die sein früheres Ende darstellte; auch der dortliegende Wulst ist noch zu erkennen.

Der Nerv des Musculus genioglossus ist noch nicht in die Zunge hinein zu verfolgen.

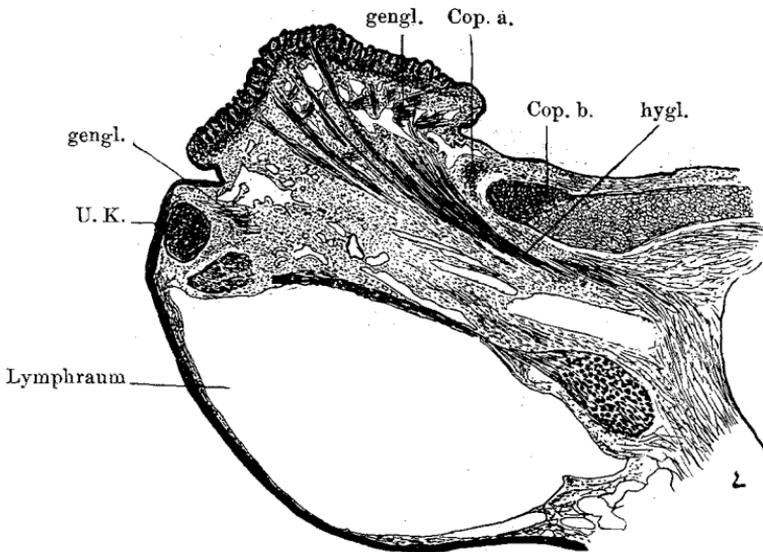
Wenn wir nun eine ältere Larve auf diesen Muskel hin ansehen, so finden wir, dass der vor der Zunge liegende Wulst des Mundbodens nicht mehr so deutlich von der Zunge selbst abzugrenzen ist, sondern in den vorderen Abschnitt der Zunge mit hinein gezogen ist. Beim Vergleich der Textfigur 28 mit der Nr. 23 wird dies Verhältnis klar werden. Der Vorzungenwulst ist zum vorderen Abhang der ziemlich stark in die Mundhöhle hineinragenden Zunge geworden. Zugleich ist der mittlere angeschwollene Teil des M. genioglossus geschwunden; letzterer zieht jetzt ähnlich wie der Hyoglossus gleichmässig ausstrahlend in die Zunge hinein. Nun ist auch der Ast des N. hypoglossus deutlich an der ventralen Seite dieser Muskelanlage weit hinein in die Zunge zu verfolgen. Dadurch, dass die Kerne des Nerven rundlich oder stumpf elliptisch sind, wird die Unterscheidung von den länglichen Muskelkernen etwas erleichtert; denn immer noch nicht sind isolierbare Muskelfasern mit Querstreifung in der Zungenmuskulatur zu sehen, wenn auch die bisher vorhandenen Zellreihen von feinen Faserchen abgelöst sind.

Die Entwicklung des M. genioglossus erklärt uns also das Verschwinden der Falte, die den vor der Zunge gelegenen Wulst ursprünglich von dem vorderen Ende der Zungenanlage trennte. Die in diesem Wulst anfänglich endende Muskelanlage drängt im Weiterwachsen, indem die Fasern nach der Zunge hin streben, die Faltenbucht in die Höhe und lässt die Falte selbst verschwinden.

Wenn wir Muskelanlage mit Muskel identifizieren dürften, so könnten wir sagen, ein Muskel der ursprünglich am Mund-

boden endete, wächst allmählich in die Zunge hinein, indem zugleich dieser Teil des Mundbodens mit zur Zungenbildung verwendet wird. Wie nahe die Zunge am Ende der Metamorphose an den Unterkiefer grenzt, demonstriert sehr deutlich die Textfigur 29.

Zu dieser Zeit beginnt noch eine bemerkenswerte Einrichtung der ausgebildeten Zunge sich zu entwickeln.



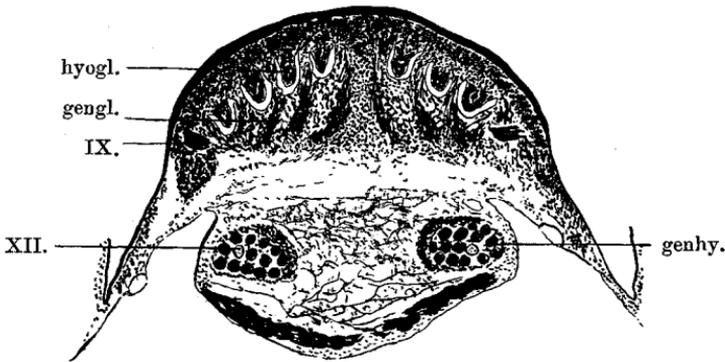
Textfigur 29.

Medianschnitt durch die Zunge und den Unterkiefer (mit äusserer Haut) einer Alyteslarve (Stadium XIV). Der Wulst vor der Zunge ist nicht mehr zu sehen, ist also vollkommen in den vorderen Teil der Zunge mit hineinbezogen. So ist die Zunge viel näher dem Unterkiefer (U. K.) gerückt. Die einstrahlenden Bündel des Muscul. hyoglossus (hygl.) sind von Lymphräumen begleitet. Nur geringe Teile des Musculus genioglossus sind zu sehen. Vor der Copula b (Cop. b) liegt der ganz rudimentäre Rest der Copula a (Cop. a).

Vergrößerung ca. 16 fach.

Die grossen Lymphräume, die sich unter dem Zungenbein und der Kiemenkiefermuskulatur schon frühzeitig finden, fangen jetzt an in die Zunge vorzuwachsen. Sie dringen dort entlang den einstrahlenden Bündeln des M. hyoglossus hinein, was man namentlich deutlich auf Sagittalschnitten verfolgen kann (Textfigur 29).

Die einzelnen Bündel dieses Muskels werden in regelmässigen Abständen von der ventralen Seite her in Lymphräume eingebettet, sie tauchen also dorsalwärts mit dem Gewebe des Zungenrückens zusammenhängend in Lymphspalten ein, wie ein Querschnitt in Textfigur 30 gut demonstriert. Da nun die Faserbündel des *M. genioglossus* sich regelmässig mit denen des *Hyoglossus* verflechten, so stossen diese — wenn man den Vergleich mit serösen Häuten machen will — an das parietale Blatt der Lymphspalte und sind also auch seitlich von diesen Räumen



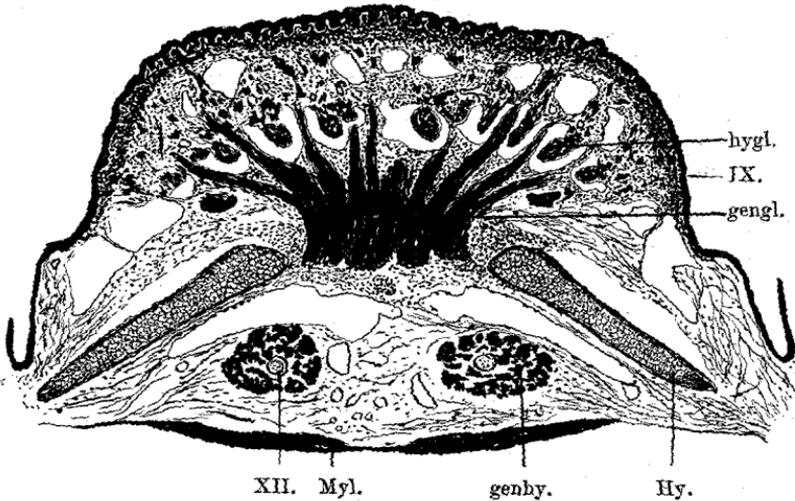
Textfigur 30.

Querschnitt durch die Zungenanlage einer *Alytes*larve (Stadium 12). Das Epithel der Zunge ist als einfache schwarze Linie gezeichnet. In der Zunge sind Querschnitte von Muskelfaserbündeln gezeichnet, die ventral von Lymphräumen bekleidet sind, diese gehören dem *Muscul. hyoglossus an* (*hyogl.*); die Schrägschnitte von Muskelbündeln, die von unten her in die Zunge einstrahlen, gehören dem *Musc. genioglossus* (*gengl.*) an. IX *Nervus glossopharyngeus*. *Genhy.* *Musc. geniohyoideus*, der im Innern seinen Nervenast vom *N. hypoglossus* enthält (XII).

Vergrößerung ca. 1 : 35.

begrenzt; eigene Räume haben diese Faserbündel nicht, sie liegen nur zwischen den Räumen, die mit dem *Hyoglossus* hineingewachsen sind. Erst in späten Stadien findet man auch dorsal von diesen Räumen andere Lymphgefässe, die unmittelbar unter dem Zungenrücken liegen. Dann kann es wohl auch vorkommen, dass *Hyoglossus*bündel vollkommen frei im Lymphraum eingeschlossen liegen, wie Textfigur 31 zeigt.

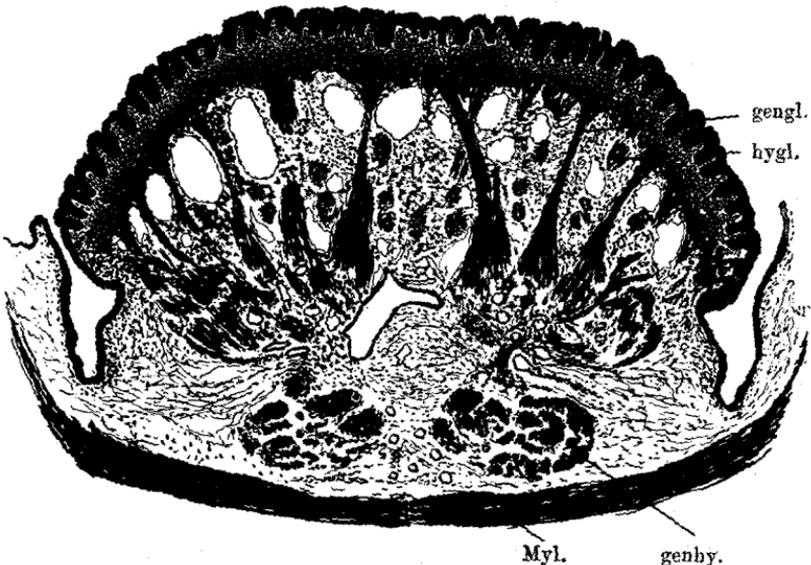
In der Zunge des erwachsenen Tieres liegen dann schliesslich alle Muskelbündel von Lymph rings umflossen, wie die Text-



Textfigur 31.

Querschnitt durch den weiter hinten gelegenen Teil der Zunge einer Alyteslarve (dasselbe Exemplar wie Textfigur 32) (Stadium XV). Besonders gut ist das Einstrahlen der Bündel des Muscul. genioglossus (gengl.) zu sehen und die Lymphräume, die ventralwärts die Bündel des Hyoglossus (hygl.) umgeben. Hy. Hyale. genhy. Musc. geniohyoideus, in dem der M. hypoglossus liegt (XII). Unten ist der hintere Rand des Musc. mylohyoideus angedeutet.

Vergrößerung ca. 40 fach.



Textfigur 32.

Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge einer Alyteslarve (Stadium XV). Das Epithel mit den Drüsenanlagen ist als einfache schwarze Linie gezeichnet. Unter dem Epithel liegt eine sich eng verflechtende Lage von Muskelfasern, in die die aufsteigenden Fasern des Muscul. genioglossus einstrahlen (gengl.). Dazwischen liegen Lymphräume und die quer getroffenen Bündel der Muscul. hyoglossi. Unter der Zunge liegen jederseits die Bündel der Muscul. geniohyoidei (genhy.) und die Musc. mylohyoidei, die nicht vollständig gezeichnet sind.

Vergrößerung ca. 45 fach.

figur 33 beweist. Nur die Fasern, die am Zungenrücken zwischen die Drüsen ausstrahlen, sind direkt vom Bindegewebe umgeben und entbehren dieser eigentümlichen Lymphspalten. So weit ich das an meinen Präparaten entscheiden konnte, stammen alle Lymphräume der Zungenmuskulatur von den mit dem *M. hyoglossus* einwandernden ab, auch die, die sich in Textfigur 32 unter dem Zungenrücken befinden.

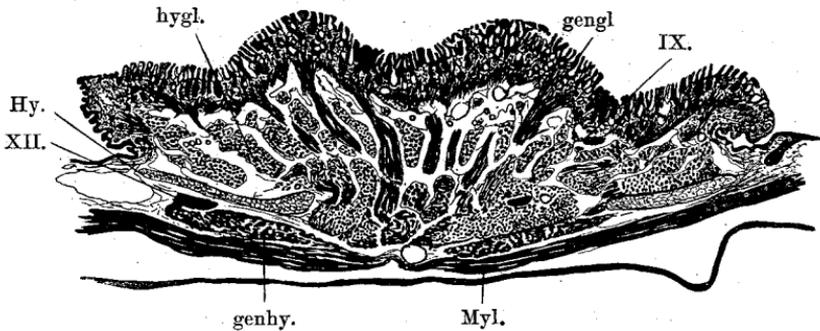
Wir haben bei der Schilderung dieses Lymphapparates der Zunge schon Rücksicht genommen auf die entwickelte Zunge, obgleich die Muskulatur so weit noch nicht verfolgt war. Dies wäre noch kurz nachzuholen. Die Querstreifung der Zungenmuskulatur wird erst bei vierbeinigen Larven am Ende der Metamorphose deutlich, ungefähr auch zu der Zeit, wenn sich das rüsselförmige Maul der Quappe in die breite Mundspalte des ausgebildeten Tieres umwandelt.

Jüngere vierbeinige Larven zeigen zuerst nur vereinzelt quergestreifte Fasern; aber auch ohne diese sind schon bei früheren Stadien die Muskelfasern als solche zu erkennen, da sie viel mehr Protoplasma besitzen und so schon eine gewisse Ähnlichkeit mit Muskeln aufweisen, während sie doch lange Zeit nur aus Zellreihen mit wenigen, bindegewebig aussehenden Fasern dazwischen, bestanden. Auf die nicht uninteressanten Unterschiede in der Histogenese der Zungenmuskulatur gegenüber der Körpermuskulatur kann hier nicht eingegangen werden.

Einen Querschnitt durch die Zunge eines grossen *Alytes* zeigt uns die Textfigur 33, an der auch die Verhältnisse der Lymphräume deutlich sind. Fast alle Bündel, die in grösseren Zügen sich in der Zunge verflechten, sind von derartigen Räumen umgeben, nur das dichte Geflecht von feineren Fasern, die im Zungenrücken unter und endlich auch zwischen den Drüsen liegen, entbehren derartige Räume.

Bis auf die angedeuteten Unterschiede zeigt die Zunge des erwachsenen Tieres auch keine besonderen Umwandlungen mehr.

Die beiden Hauptmuskeln, der Hyoglossus und der Genioglossus zerfallen in der Zunge in viele von einander getrennt verlaufende Bündel und Fasern, die sich mit einander und mit denen der anderen Seite reichlich verflechten, sodass an keiner Stelle die Andeutung eines Septum linguae vorhanden ist. Auch an dem Genioglossus, der, wie wir sehen werden, bei anderen Anuren verschiedene gut abgrenzbare Portionen aufweist, kann man ohne Zwang keine anderen Fasern nachweisen, als die, die sich in der angegebenen Weise in der Zunge verteilen; vor allem gehen von ihm keine Fasern zu dem nicht zur Zunge gehörigen



Textfigur 33.

Querschnitt durch die Mitte der Zunge des ausgewachsenen Alytes. Das Epithel mit den Drüsen ist einfach schwarz gezeichnet. Unter dieser Schicht liegen die sich verflechtenden Muskelfasern, in die hier die Fasern der Musc. genioglossi einstrahlen. Die quer getroffenen Bündel gehören alle den Musc. hyoglossi an. Lymphräume umgeben alle Bündel von Muskelfasern. Ein Septum linguae ist nicht zu erkennen. Hy. Zungenbein. genhy. Muscul. geniohyoideus. Myl. Muscul. mylohyoideus. gengl. Genioglossus. Hygl. Hyoglossus. IX Glosso-pharyngeus. XII Hypoglossus. Die untere schwarze Linie ist das Epithel der äusseren Haut.

Vergrößerung ca. 10 fach.

Mundboden oder zu dem bei Alytes ja auch nur vorübergehend auftretenden sublingualen Wulst.

Bei der Zunge des ausgebildeten Tieres ist unter dem dorsum linguae ebenfalls ein dichter Filz von Muskelfasern sichtbar, von dem aus zwischen die Drüsen der Schleimhaut reichliche feine Fasern ausstrahlen, worauf Gegenbaur auch schon aufmerksam gemacht hat, indem er auf die Bedeutung dieses Umstandes für die allmähliche Muskularisierung der Zunge in der Stammesentwicklung mit vollem Rechte hinwies.

5. Entwicklung der Drüsen.

Die Drüsen treten in der Zunge der ungeschwänzten Amphibien — denn die folgenden Beobachtungen erstrecken sich nicht nur auf *Alytes*, sondern auch noch auf die anderen untersuchten Anuren — ganz ausserordentlich spät auf. Wie die Textfiguren 29 etc. beweisen, sind Drüsenanlagen als epitheliale solide Einstülpungen erst vom Stadium XIV an zu erkennen, zu einer Zeit also, wo die Larven sich schon ganz am Ende der Metamorphose befinden, wo der Schwanz schon sich zu verkürzen beginnt. Dies ist recht überraschend im Hinblick auf die bei Urodelen geschilderten Verhältnisse, bei denen die Drüsen eher angelegt sind, ehe die Zunge der Form nach fertig ausgebildet ist. Der Entwicklungsvorgang der Drüsenbildung ist durchaus typisch und schliesst sich den sonst bekannten Bildern an. Alle diese tubulösen Zungendrüsen legen sich als solide Epithelzapfen an. Zwischen diesen Einsenkungen bleiben dann die Papillen der Zunge bestehen, die später die Träger der Sinnesorgane sind. Die auf der Zunge in früheren Entwicklungsstufen liegenden knospenförmigen Sinnesorgane verschwinden; ob sie sich in die Endscheiben des ausgebildeten Tieres umwandeln, kann ich nicht entscheiden. Ebenso bilden sich die zum Teil recht hohen, zottenartigen, über das Niveau der Schleimhaut herüberragenden Papillen allmählich zurück.

An der Zunge des Stadium XIV, in dem die Drüsenanlagen im allgemeinen recht wohl ausgebildet sind, fehlen sie nur an dem hintersten Abschnitt des *Dorsum linguae*, wo sie erst im weiteren Verlauf der definitiven Ausbildung der Zunge allmählich auftreten, denn die vollständig ausgebildete Zunge enthält auf dem ganzen *Dorsum linguae* Drüsen; aber ich habe beim erwachsenen *Alytes* doch einen Unterschied in der Form der Drüsen machen können. Während die Drüsen, die zuerst auftreten und fast das ganze *Dorsum linguae* mit Ausnahme jenes kleinen aboralen

Bezirk einnehmen, lange, teilweise kolbig verdickte Schläuche bilden, deren Epithelzellen granuliert sind und sich mit Alauncochenille ziemlich intensiv färben, sind die später am hinteren Rande auftretenden Drüsen nicht so tiefe, breitere, mit grösserem Lumen versehene kryptenartige Hohlräume, deren Zellen teilweise ganz helles Protoplasma haben, also den Schleimzellen gleichen und mit langen Flimmerhaaren besetzt sind. Die diese Krypten auskleidende Schleimhaut gleicht durchaus der, die sonst den Boden der Mundhöhle des Tieres überzieht. Flimmerhaare habe ich in den Drüsen der Hauptmasse der Zunge weder in ihren Endstücken noch in ihren Ausführungsgängen finden können. (Vergl. auch die Angaben von Holl 87a über *Rana*.)

Die Drüsen des hintersten Abschnittes der Zunge unterscheiden sich also nur quantitativ, nicht qualitativ von den secernierenden Elementen des Mundbodens, während die Drüsen der Hauptmasse der Zunge auch qualitativ bemerkenswerte Unterschiede von den erstgenannten zeigen. Die Entwicklung beider Drüsenarten zeigt auch, wie erwähnt, bemerkenswerte Unterschiede, was ich wohl behaupten darf, obwohl ich die aboralen Drüsen nicht genau daraufhin untersuchen konnte, da mir nicht alle Zwischenstadien dafür zu Gebote standen. Immerhin ist das eine schon wichtig genug, dass diese Drüsen zu der Zeit noch nicht vorhanden sind, wo die spezifischen Zungendrüsen schon wohl entwickelt sind. Die Frage liegt nun ausserordentlich nahe: stammen diese eigentlichen Zungendrüsen allein von der Gegend des Larvenmundbodens ab, die bei der Ausbildung des Genioglossus an die primitive Zunge angelegt wird und lassen sich die hinteren kryptenartigen Bildungen von der Schleimhaut der primitiven Zunge ableiten? Diese Möglichkeit, lässt sich nicht ganz von der Hand weisen, wenn man auch nicht verschweigen darf, dass man in späteren Stadien, in denen die definitive Zunge eben ausgebildet ist, kein Mittel finden

kann, die beiden Teile der Zunge anatomisch-histologisch auseinander zu halten. Wenn dem so wäre, dann müsste man doch annehmen, dass der vordere Teil der definitiven Zunge die Überhand über den hinteren gewonnen hat, was immerhin wohl möglich ist. Das einzig sichere Merkmal zur Unterscheidung der beiden zur Zungenbildung verwendeten Mundbodengebiete wäre ein eventuell vorhandener Ductus thyreoglossus, da die mediane Thyreoideaanlage zwischen diesen beiden Gebieten liegen muss. Dieser ist mir bisher aber noch nicht bekannt geworden, auch habe ich in der Litteratur darüber nichts finden können. Für die Vergleichung der Urodelenzunge mit der der Anuren ist diese Frage von Bedeutung, und es wird seiner Zeit darauf noch einmal zurück zu kommen sein.

Bei den Anuren, deren hinterer Zungenrand frei ist (z. B. *Rana*) und weiter über die Anheftungsstelle als bei *Alytes* hinüberraagt, sind auf dem Zungenrücken nur einheitliche Drüsen zu finden, die den bei *Alytes* die Hauptmasse der Zungendrüsen bildenden Formen entsprechen. Das scheint nach dem noch zu schildernden Entwicklungsgange wohl verständlich; denn bei diesen Formen muss der ursprünglich hintere Teil der Zunge mit zum Überzug der Unterseite der Zunge verwendet werden.

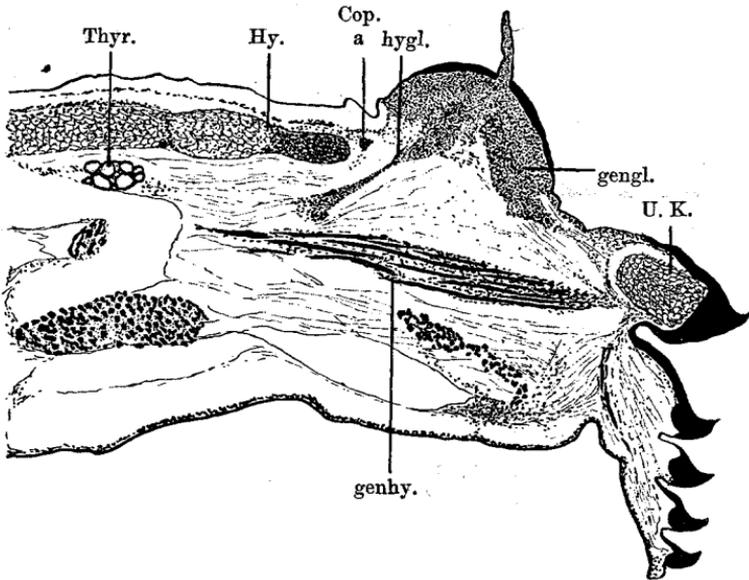
B. *Rana temporaria*.

1. Die ersten Entwicklungsvorgänge stimmen ausserordentlich genau mit den von *Alytes* geschilderten Verhältnissen überein. Es erscheint überflüssig, alle Stadien im einzelnen so detailliert zu beschreiben, wie bei jener Species. Am oralen Abschnitt des Mundbodens befindet sich die primitive Zunge, die bei *Rana* im ganzen breiter zu sein scheint als bei *Alytes* und ganz vorn auch wieder die äusserst charakteristischen langen Zotten besitzt. Sehr bald sieht man von dem Verlauf des Mus-

culus geniohyoideus feine Fasern als Anlage des Hyoglossus in die Spitze der primitiven Zunge hineinstrahlen (cf. Textfigur 34). Zu dieser Zeit ist ein ziemlich breiter Teil des Mundbodens zwischen diesem eben geschilderten Teil der Zungenanlage und dem aboralen Rande des Unterkiefers als ziemlich ebenes Feld, ähnlich wie bei *Alytes* vorhanden, zu dem allmählich eine dünne Muskelanlage sich hinbegiebt, die von dem dorsalen Teil des Ansatzes des Geniohyoideus entspringt und zum Epithel verläuft, um dort in dem beschriebenen Schleimhautgebiet vor der Spitze der primitiven Zunge zu enden. Über die genaueren Verhältnisse der Muskulatur kann ich hier keine weitergehenden Angaben machen als bei *Alytes*.

Nun vollzieht sich genau dasselbe, was wir bei *Alytes* beobachten konnten. Mit dem Stärkerwerden der Muskelanlagen, das bei beiden Zungenmuskeln gleichen Schritt hält, wird jener Bezirk der präcopularen Schleimhaut stark gehoben und legt sich an das vorspringende orale Ende der Copula oder der primitiven Zunge an. Damit strahlt dann auch der *Musculus genio-glossus* in die Fasermasse des *Hyoglossus* aus. Eigentliche Muskelfasern sind in den Zungenmuskelanlagen noch nicht zu finden, während z. B. der *Musculus genioglossus* schon wohl-differenzierte derartige Fasern enthält. Ein Stadium im Sagittalschnitt von einer Larve von *Rana temporaria*, das uns das Einstrahlen des *Musculus hyoglossus* und des *Musculus genioglossus* zeigt, ist in der Textfigur 34 abgebildet. Das ursprüngliche Ende der primitiven Zunge ist hier wieder, ganz ähnlich wie dies bei *Alytes* geschildert wurde, markiert durch einige besonders hohe Zotten (cf. Figur). Diese kommen uns hier recht gut zu statten, um die für die Zungenbildung verwendeten Bezirke des Mundbodens abzugrenzen: aboralwärts von der Zotte liegt das Gebiet der primitiven Zunge, oralwärts davon das in den Buckel der Zunge hineingewölbte Gebiet des präcopularen Mundbodens.

Nun hat *Rana* eine Zunge ganz ähnlich der, die wir bei *Alytes* gefunden haben (cf. Textfigur 23), nicht nur bei den Larven von *Alytes*, sondern auch bei dem erwachsenen Tier, denn dieses hat eine fast überall festgewachsene Zunge, die sich nur pilzförmig über die Unterlage erhebt. Die weitere Ent-



Textfigur 34.

Sagittalschnitt durch den Mundboden und die Zungenanlage einer Larve von *Rana temporaria*, deren Körperlänge 12 mm beträgt, deren Hinterbeine im Vorsprossen begriffen sind. Auf der stark gewölbten Zunge sitzt die mehrfach erwähnte lange Papille, die das vorderste Ende der „primitiven“ Zunge markiert. In die Zunge, die noch mit der ganzen Unterfläche dem Mundboden aufsitzt, strahlen die Anlagen der Musculi genioglossi und hyoglossi ein (genhl. hygl.). Hy. Hyale mit der Pars reuniens. Cop. a. die rudimentäre Copula a. genhy. Musculus geniohyoideus. Thy. Glandula thyreoidea. U. K. Unterkiefer. Dieser und der unter ihm lang herabhängende Zipfel, der den rüsselförmigen Mundeingang ventral begrenzt, tragen die Hornzähne. Die weiss gelassenen Stellen in der Abbildung sind Lymphräume.

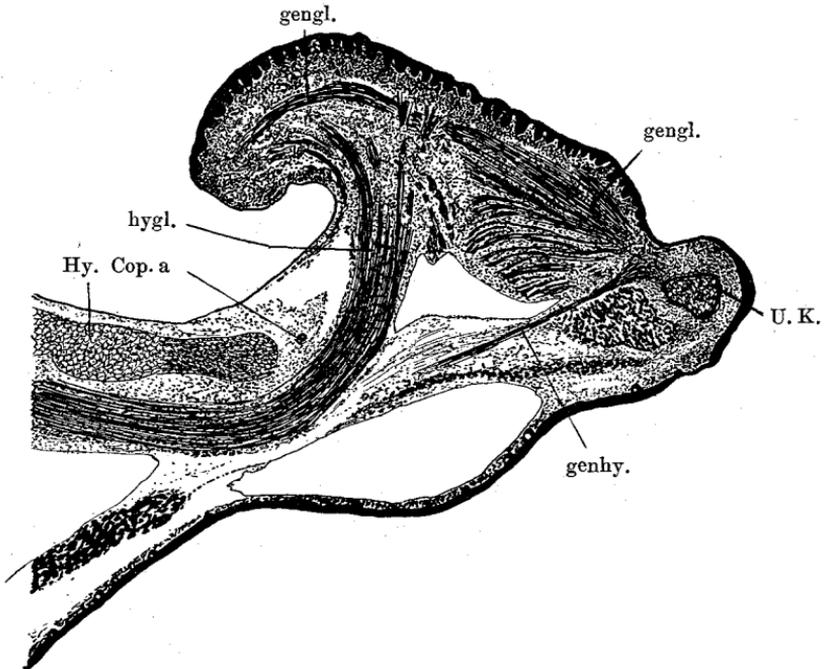
Vergrößerung 1:33.

wicklung der Zunge von *Rana* muss ich nun wesentlich von der von *Alytes* unterscheiden, denn die definitiven Formen sind bei beiden Species ja ausserordentlich different.

Dass die langen Zotten verschwinden, ist selbstverständlich, denn wir sehen bei ausgebildeten Tieren nichts davon; ebenso wenig wie bei *Alytes*. Der wichtigste Punkt bei der Weiter-

entwicklung der Zunge von *Rana* ist der, dass die Stelle, die von der rundlichen Zunge eingenommen wird (Textfigur 34), beim ausgebildeten Tier, wie leicht verständlich, dem angewachsenen Teile der nach hinten frei in die Mundhöhle hineinragenden Zunge entspricht. Danach muss also die Ausbildung der Zunge im wesentlichen fernerhin ein Wachstum der rundlichen Anlage nach hinten hin zeigen. Dass diese Annahme, die man a priori beim Vergleichen des Entwicklungsstadiums der Textfigur 34 und der ausgebildeten Zunge machen kann, wirklich richtig ist, lehrt die Durchmusterung einer Serie von verschiedenen Stadien, die sich an das eben erwähnte anschliessen. Successive kann man an Sagittalschnittserien, die zu diesem Zwecke fast ausschliesslich brauchbar sind, beobachten, wie in der Wachstumsrichtung des *Musculus genioglossus* sein aboralwärts gerichtetes Ende den an ihm liegenden Schleimhautbezirk über den aboralen Rand der buckelförmigen Zunge hinaus nach hinten frei in die Mundhöhle hinein vorschiebt. Ob mit dem Wachstum des Muskels wirklich das kausale Moment der weiteren Entwicklung der Zunge gegeben ist, ist hier nicht der Platz zu erörtern; zur Schilderung der Vorgänge können wir aber jedenfalls dies Verhalten des genannten Muskels in jenem Sinne verwerten. Ganz analog verhält sich der *Musculus hyoglossus*, nur, dass natürlich seine Fasermasse nicht in der Wachstumsrichtung der Textfigur 34 weiterwächst, sondern mit dem bei weitem grössten Teile seiner Fasern aboralwärts umgebogen wird. Ein Stadium der Zungenentwicklung dieser Zeit demonstriert die Textfigur 35, so charakteristisch, dass es überflüssig erscheint, auf sämtliche Zustände, die sonst noch beobachtet wurden, genauer einzugehen. In dieser Abbildung ragt bereits ein hakenförmig umgebogenes aborales Stück der Zunge über den mit dem Mundboden verbundenen Teil der Zunge nach hinten. In diesen Zipfel strahlen bedeutende Massen von Fasern beider Zungenmuskeln nach und nach immer mächtiger hinein.

Die bei der ausgebildeten Zunge so verwirrende Durchkreuzung der Fasern beider Muskeln beginnt auch schon deutlich zu werden (vergleiche auch Textfigur 36) und ist, soweit möglich, auch bei dieser Schnittrichtung zu erkennen. Der Hyoglossus kommt unter der Copula des Hyobranchialskelettes hervor, biegt



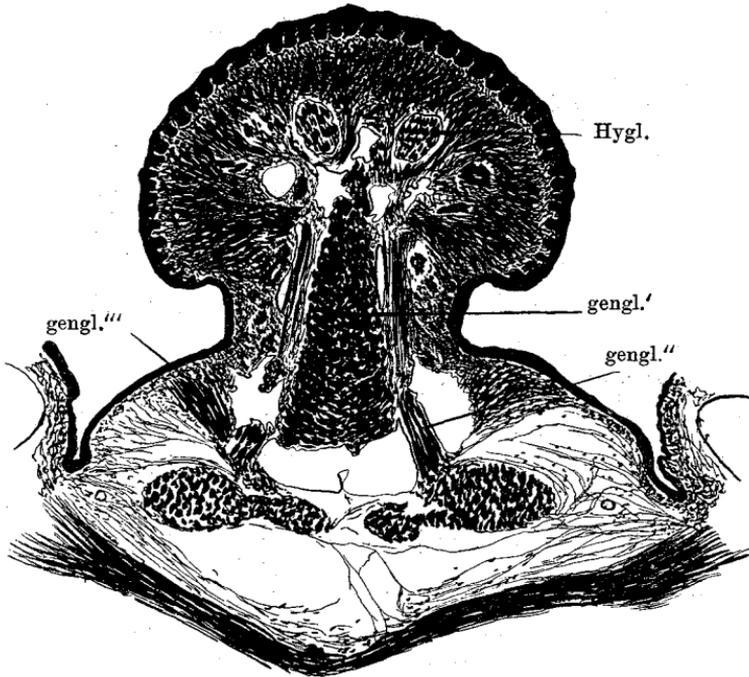
Textfigur 35.

Sagittalschnitt durch die Zunge und den Unterkiefer etc. von einer zweibeinigen Larve von *Rana temporaria*. In die aboral schon ziemlich weit frei hervorragende Zunge strahlen die Musculi hyoglossi (hygl.) und genioglossi (gengl.) hinein. Vor dem Hyale (Hy.) liegt die Pars reuniens und die ganz rudimentäre Copula a. Die Lymphräume sind ganz frei gelassen. genhy. Musculus geniohyoideus. U. K. Unterkiefer. Auf der ganzen Oberfläche der Zunge sind die Drüsenanlagen bemerkbar.

Vergrößerung 1 : 33.

im aboral konvexen Bogen rechtwinklig um, und dann strahlen seine Fasern, im Gebiet der Zungenanlage angelangt, weiter umbiegend aboralwärts in den Zipfel aus, während die ursprünglich ventral gelegenen Fasern direkt aufsteigen, oder auch etwas schräg nach vorn zur Zungenoberfläche hin verlaufen. Der Musculus

genioglossus lässt auch auf dieser Abbildung zwei, auf der Textfigur 36 (Näheres darüber unten) dagegen drei Portionen erkennen, deren Verhalten natürlich bei der Durchmusterung der ganzen Serie noch deutlicher wird. Die eine bleibt dem früheren Zustand gemäss an den lateralen Gebieten der Schleimhaut des



Textfigur 36.

Querschnitt durch die Zunge (angewachsener Teil) und den darunter liegenden Teil des Mundbodens einer dreibeinigen Larve von *Rana temporaria*. Die pilzförmige Zunge zeigt auf ihrer Oberfläche zahlreiche Drüsenanlagen. Unter diesen liegt ein dichter Filz von Muskelfasern. Hygl. Bündel des Musculus hyoglossus, daneben und darunter Lymphräume. gengl.', gengl.', gengl.' die drei im Text erwähnten Portionen des Musculus genioglossus. Am Mundboden die Musculi geniohyoidei und mylohyoidei.

Vergrößerung 1:50.

Bodens der Mundhöhle liegen (Textfigur 36 gengl.''), während seine Hauptmasse, entsprechend der Verlaufsrichtung der Fasern, zu dem aboralen Teil der Zunge hinstrahlt, und dort unter der Schleimhaut endet. Dieser Zungenteil des Muskels besteht zum Unterschied von *Alytes* aus zwei Abteilungen: einer medianen,

die mit der der anderen Seite zu einer untrennbaren, im Querschnitt (cf. Textfigur 36 gengl.) dreiseitigen Masse verschmolzen ist, aus der reichliche Mengen von Fasern in die Zunge hineinstrahlen, und je einer davon lateral liegenden (gengl.) schmäleren Partie, die mehr zu den Seitenrändern der Zunge geht. Dass die Muskelfasern der rechten Seite in die der linken übergehen, ist auch jetzt schon nachzuweisen; in verstärktem Masse ist dies bei der fortschreitenden Entwicklung und namentlich bei der ausgebildeten Zunge der Fall. Die Funktion der Muskeln, die auch durch Reizung der überlebenden Muskeln nachgewiesen wurde, ist aus dem Verlaufe leicht zu verstehen: der Genioglossus, der ausserordentlich kräftig wirkt, krümmt die Zunge dorsalwärts um und schleudert sie zugleich aus dem Munde, während der Hyoglossus, die Krümmung aufhebt, und die Zunge in die Mundhöhle zurückzieht.

Die Durchkreuzung der Muskelfasern beider Zungenhälften erlaubt natürlich nicht, dass ein Septum linguae zustande kommt. Die hintersten Teile der Zunge beteiligen sich weiterhin nicht an der Durchkreuzung der Fasern, denn es wachsen nun die beiden hinteren lateralen Ränder der Zunge selbständig weiter aboral in die Mundhöhle hinein, und erhalten, soweit ich sehen konnte, nur die Fasern des Hyoglossus und Genioglossus je einer Seite. Dadurch entstehen die bekannten hinteren Zipfel der Froschzunge. Diese sind also nicht etwa auf eine paarige Anlage des Organes zurückzuführen, sondern sind sekundäre Erscheinungen, die wohl mit der paarigen Anlage der Zungenmuskel zusammenhängen; auch sie werden, wenn man so sagen darf, durch die aboralwärts wachsenden Muskel vorgestülpt.

Somit wäre die Form und die Muskulatur der Froschzunge klargestellt, soweit sie sich von der Zunge von *Alytes* unterscheidet; eine Ähnlichkeit beider besteht noch darin, dass auch die lateralen Bezirke der Froschzunge pilzförmig über den festgewachsenen Teil hinüberraagen. Dies brauchte nicht erst er-

wähnt zu werden, wenn nicht diese Pilzform bei *Rana* noch stärker ausgebildet wäre. Ausgezeichnet demonstriert dies die Textfigur 36, die von einer dreibeinigen Froschlarve stammt. Der Stiel des Pilzes ist bei *Rana* viel schlanker als bei *Alytes*, bei dem der ganze Mundboden fast von dem Stiel eingenommen wird; hier bleibt beiderseits ein ziemlich bedeutender Teil des Mundbodens frei von der Zunge.

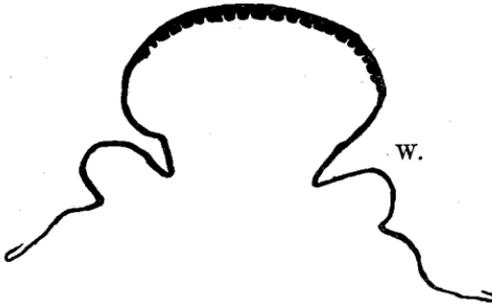
Das Hyobranchialskelett ist durch die mehrfach erwähnte Arbeit von Gaupp genau bekannt. Es unterscheidet sich von *Alytes* fast allein dadurch, dass die Copula a ganz rudimentär ist und nur kurze Zeit bestehen bleibt. Im übrigen sei auf die Darstellung von Gaupp verwiesen. (cf. Textfigur 34 u. 35 cop. a.)

Die Entwicklung der Nerven, Lymphräume etc. ist durchaus den Vorgängen bei *Alytes* ähnlich.

Über die Anlage der Drüsen ist ebenfalls auf die gleichen Verhältnisse bei *Alytes* zu weisen. Die Textfiguren 35 und 36 zeigen erste Drüsenanlagen.

2. Es ist von Interesse hier bei *Rana* sich noch nach jener sublingualen Wulstbildung umzusehen, die bei *Alytes* rudimentär ist, und während des Entwicklungsganges sogar fast vollkommen wieder verschwindet. Bei einer Larve von *Rana temporaria*, die zwei grosse Hinterbeine besass, zeigt eine Querschnittsserie nun deutlich neben dem angewachsenen Stiel der pilzförmigen Zunge je eine rundliche quergetroffene Falte (cf. Textfigur 37a), die weiter aboralwärts eine beträchtliche Strecke hin noch zu verfolgen ist, dann aber allmählich verstreicht, und sich nicht mehr vom Niveau des Mundbodens abhebt. Besonders wichtig ist, dass in die Schleimhaut dieser Falte eine Portion des *Musculus genioglossus* hineingeht, natürlich die, die, wie vorher erwähnt, in den Mundboden ausstrahlt. In der Textfigur 36 ist diese Portion mit *gengl.* bezeichnet; dort sind aber die beiden sublingualen Falten schon fast ganz wieder verstrichen, nur auf der rechten Seite ist noch eine Andeutung davon vorhanden.

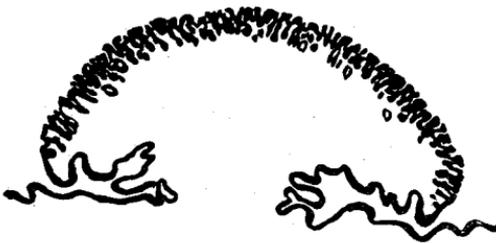
Bei älteren Stadien zeigt sich dann immer deutlicher das vollständige Verschwinden der Falte, wie die Konturzeichnung in Textfigur 37 b beweist, die den Querschnitt des angewachsenen Teiles der Zunge und des Mundbodens eines eben fertigen



Textfigur 37 a.

Umrisszeichnung des Querschnittes des angewachsenen Teiles der Zunge einer Larve von *Rana temporaria*, die zwei lange Hinterbeine hat, zur Demonstration des vorübergehenden Wulstes (W.) (cf. Textfigur 26), auf dem die pilzförmige Zunge sitzt. Auf dem Zungenrücken die ersten Drüsenanlagen.

Vergrößerung ca. 1:30.



Textfigur 37 b.

Umrisszeichnung eines Querschnittes des angewachsenen Teiles der Zunge eines eben fertigen Frosches (*Rana temporaria*). Der sublinguale Zungenwulst ist fast vollständig verschwunden; die pilzförmige Zunge mit den stark überhängenden Rändern hat das ganze Dorsum mit Zungendrüsen besetzt.

Vergrößerung ca. 1:30.

Frosches zeigt, bei dem die charakteristische Pilzform gut zu beobachten ist, und wo unter dem freien Rande der Zunge allerdings hin und wieder Falten auftreten, die aber kurz sind und nicht mit jenen vorhin geschilderten verglichen werden

können. Das Verhalten des genannten Abschnittes des *Musculus genioglossus* bleibt natürlich davon unberührt, er strahlt wie bei der Darstellung der Anatomie der Zungenmuskeln erwähnt wurde, in den Mundboden auch beim ausgebildeten Tiere aus. Wir können also zusammenfassend sagen: auch bei *Rana* sitzt in einer bestimmten Periode der Entwicklung die Zunge auf einer unter ihr gelegenen wulstigen Bildung des Mundbodens auf, in deren lateralen Rand (zum Unterschied von *Alytes*) Fasern des *Musculus genioglossus* ausstrahlen. Später glättet sich die sublinguale Partie des Mundbodens wieder, und jene Wulstbildung hat so nur eine vorüber gehende Bedeutung.

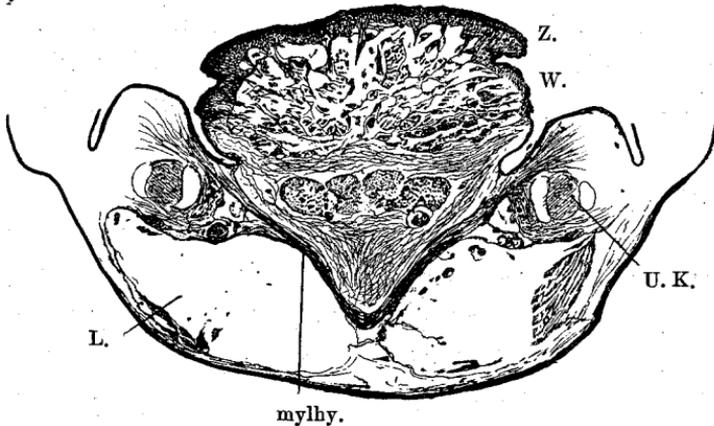
C. *Pelobates fuscus* *Hyla arborea*. *Bufo viridis*.

Ganz anders ist es mit dieser Bildung bei *Pelobates* beschaffen. Bei diesem Tier ist die Wulstbildung viel mächtiger entfaltet, hier wurde ich überhaupt zuerst darauf aufmerksam, und kontrollierte dann erst den Entwicklungsgang der übrigen Anuren, um nach ähnlichen Bildungen zu fahnden.

Da mir von dieser Species nur wenige Stadien zur Verfügung standen, verzichtete ich auf die genaue Schilderung der Entwicklung der Zunge, zumal die Haupttypen der Anurenzunge in ihrer Entstehung dargestellt sind, und wende die Aufmerksamkeit ausschliesslich jener Wulstbildung zu. Soweit ich mich übrigens sonst orientieren konnte, sind prinzipielle Unterschiede in der Anlage und Ausbildung der Zunge von den anderen Anuren nicht vorhanden.

Das erste Auftreten der sublingualen Wulstbildung erinnert durchaus an die für *Alytes* gemachten Angaben, nur dass von da ab diese Bildung durchaus nicht verschwindet, sondern immer mächtiger wird, sich ziemlich weit hinter die Zunge in das Gebiet des Mundbodens erstreckt, und ausserdem beträchtliche

Massen von Fasern des Musculus genioglossus in sich aufnimmt. Ja es ist mir sogar wahrscheinlich, dass auch Fasern des Hyoglossus, soweit sich das bei den sich verwirrend eng verflechtenden Fasermassen mit Sicherheit feststellen lässt, in diese Wulstbildung hineinstrahlen. Sehr bemerkenswert erscheint mir, dass auch Fasern der Zungenmuskulatur noch aboral von der Zunge, wenn diese längst aufgehört hat, in diesen Wulst einstrahlen.



Textfigur 38.

Querschnitt durch den hinteren Teil des angewachsenen Abschnittes der Zunge und des Mundbodens von *Pelobates fuscus*, bei dem der Schwanz ganz rudimentär geworden ist. Die hier nur ziemlich niedrige Zunge (Z.) sitzt auf einem deutlich durch eine namentlich rechts tiefe Falte von ihr abgegrenzten Wulst, dessen Seitenränder nach aussen ziemlich stark konvex sind (W.). In die Zunge und den Wulst strahlen zahlreiche Muskelfasern von der grossen Muskelmasse, die fast die ganze Zunge und den darunter gelegenen Wulst ausfüllt, aus. Im Mundboden liegen die *Musculi genioglossi* und darunter der nach aussen einen spitzen Winkel bildende *M. mylohyoideus* (myl.). Lateral davon liegen die grossen Lymphräume (L.). U. K., Unterkiefer. Die Seitenpartien sind nur im Umriss gezeichnet. Auf dem Dorsum linguae sind die ersten Drüsenanlagen zu sehen.

Vergrößerung ca. 1:10,5.

Die Textfigur 38 giebt einen Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Zunge und des Mundbodens einer Larve von *Pelobates fuscus*, die vier wohl entwickelte Extremitäten besass, und deren Schwanz fast ganz geschwunden war.

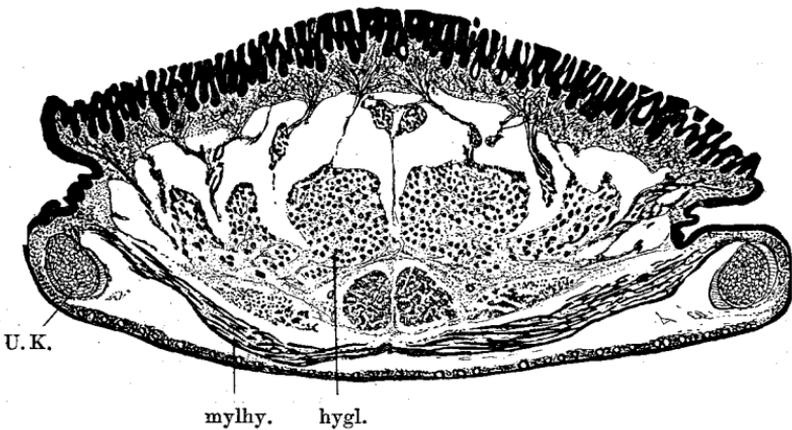
Der sublinguale Wulst ist durch eine tiefe Falte von der eigentlichen Zunge abgegrenzt; er erstreckt sich dann noch weiter nach hinten, wenn die Zunge schon längst aufgehört hat.

Wenn man den Mundboden eines fast fertigen Exemplares von *Pelobates* betrachtet, so sieht man also in dem Gebiet oral von dem Kehlkopfseingang den Mundboden lateral gegen die Unterkiefer hin durch tiefe Furchen abgegrenzt; dieser mediane sich etwas in die Mundhöhle vorwulstende Bezirk trägt weiter oralwärts die von ihm durch eine tiefe Einziehung abgegrenzte Zunge, deren Ränder namentlich hinten kräftig über ihren angewachsenen Teil hinübertragen. Nach vorn zu, unter dem vorderen Drittel der Zunge, verliert sich der Wulst in dem Seitenrande der Zunge.

Hier bei *Pelobates* ist dieser Wulst also eine auffallende Bildung, deren Mächtigkeit sich namentlich von den dagegen durchaus rudimentären Gebilden bei den übrigen untersuchten Anuren unterscheidet. Trotzdem erscheint es mir aber kaum zweifelhaft, dass die so verschieden grossen Formationen mit einander zu vergleichen sind, denn auch ihre Entwicklung ist übereinstimmend, und bei den Formen, die ihn einigermaßen gut erkennen lassen, enden in ihm auch Fasern des *Musculus genio-glossus* und des *Hyoglossus*. Seine Entwicklung hängt innig mit dieser Beziehung zu den genannten Muskeln zusammen, und geht parallel mit der Entwicklung der Zunge selber: er grenzt sich durch seitliche Falten von dem Gebiet des Mundbodens ab, das den Ursprung des angewachsenen Teiles der Zunge mit dem Unterkieferrande verbindet. Wenn wir in die Schleimhaut des Wulstes nicht die erwähnten Muskelfasern einstrahlen sähen, brauchten wir ihm kaum grössere Bedeutung zuzuschreiben. So aber verdient er doch wohl erwähnt zu werden, zumal er einige Ähnlichkeit mit gewissen Formationen bei Reptilien besitzt. Über seine Funktion kann ich keine irgendwie ausreichenden Angaben machen. Wahrscheinlich erleichtert er in irgend einer Weise das Hervorschnellen der Zunge.

Mehrere Stadien von *Hyla* und von *Bufo viridis* konnten noch auf diese sublinguale Bildung hin untersucht werden. Bei

Hyla finden sich ähnliche Verhältnisse wie bei *Alytes*. In der mittleren Larvenperiode sind Reste dieser sublingualen Wulstungen vorhanden, die später verschwinden, wie die Textfigur 39 zeigt, in der ein Querschnitt durch den angewachsenen Teil der Zunge eines eben fertigen Laubfrosches abgebildet ist. Fast der ganze Abschnitt zwischen den Unterkiefern wird von der Zunge eingenommen; daher ist dort überhaupt kaum Platz für den Wulst. Bei *Bufo* scheint der *Genioglossus* nicht in den Boden



Textfigur 39.

Querschnitt durch den Mundboden und den angewachsenen mittleren Teil der Zunge von einem eben fertigen Laubfrosch (*Hyla arborea*). Die Zunge, die wohlausgebildete Drüsen zeigt, nimmt den ganzen Raum des Mundbodens zwischen den beiden Unterkiefern (U. K.) ein. Die in die Schleimhaut der Zunge ausstrahlenden Muskelfasern des *M. hyoglossus* (*hygl.*) und *genioglossus* bilden unter den Drüsen ein zusammenhängendes Geflecht. Die einzelnen Muskelbündel in der Zunge sind von weiten Lymphräumen umgeben. In der äusseren Haut sind zahlreiche der bekannten Hautdrüsen.

Vergrößerung ca. 1:25.

der Mundhöhle auszustrahlen, und dementsprechend ist auch der Wulst recht unbedeutend und nur ganz vorübergehend ausgebildet.

Wir können demnach wohl sagen, dass bei den Formen, bei denen die ganze Fläche zwischen den vorderen Teilen der Unterkiefer von der Zunge eingenommen wird, keine sublinguale Wulstbildung vorhanden ist, und auch auch keine Portion des *Musculus genioglossus* in den Mundboden ausstrahlt; bei den

Formen dagegen, bei denen der angewachsene Teil der Zunge nur einen kleinen Bezirk des Mundbodens einnimmt, ist auch die sublinguale Bildung gut angelegt, und der Genioglossus sendet eine Portion zur Schleimhaut des Mundbodens.

Beteiligung der Schlundbogen an der Zungenbildung.

Zum Schlusse scheint es wohl angebracht, sich die Frage vorzulegen, was von dem Kiemengebiet, das dem Mundboden angehört, zur Bildung der definitiven Zunge verwendet wird. Wie bei den Urodelen ist auch hier diese Frage nicht so leicht zu lösen, denn man kann an dem mit Schleimhaut überzogenen Mundboden nicht erkennen — auch zu einer Zeit, wo die Kiemen und die Kiemenbogen noch wohl entwickelt sind — welcher Teil genau der Copula und welche den Bogen selbst angehören. Das steht jedenfalls fest, dass der vorderste Teil der Copula selber (als vorderer Teil der primitiven Zunge) für die definitive Zunge verwendet wird. Wie viele noch von den medialen Bogenenden, die an die Copula herantreten, zur Zungenbildung benützt werden, ist schwer genau anzugeben.

Mir scheint dies auch danach zu variieren, ob die Zunge des fertigen Tieres fast den ganzen Mundboden, oder nur einen kleinen Teil davon einnimmt. Jedenfalls kann mit ziemlicher Sicherheit gesagt werden, dass höchstens mediale Teile des zweiten Bogens noch zur Zunge verwendet werden; weiter aboral gelegene Bogen können nicht in Betracht kommen. Dazu kommt nun noch das vielfach erwähnte Gebiet, das zwischen dem ersten und zweiten Bogen (mit ihrer Copula) liegt; zu diesem Gebiet gehört wahrscheinlich auch die bei *Alytes* so vortrefflich entwickelte Copula a. Ob wir nun in diesem Gebiet Rudimente eines Visceralbogens haben, der zwischen dem ersten

und zweiten gelegen ist, für dessen Vorhandensein verschiedene Gründe in der Litteratur niedergelegt sind, gegen den sich aber Gegenbaur energisch wendet, — das zu erörtern ist hier noch nicht angebracht. Wir können darauf des näheren erst dann eingehen, wenn wir die Zungenentwicklung der gesamten Wirbeltierreihe kennen gelernt haben. Ebenso verspare ich bis dahin die eventuelle Vergleichung der Copula a mit dem Os entoglossum, oder dem gleichbenannten Processus entoglossus. Von dem ersten Visceralbogen wird bei Anuren jedenfalls kein Stückchen zum Aufbau der definitiven Zunge verwendet.

Vergleichung.

Es mag vielleicht auf den ersten Blick überflüssig erscheinen, der Vergleichung der Anurenzunge mit der Urodelenzunge ein besonderes Kapitel zu widmen. Doch lehrt die genauere Betrachtung, dass nicht nur die entwickelten Formen, sondern auch der Entwicklungsvorgang selbst manche interessante Unterschiede darbieten. Im ganzen kann man ja wohl sagen, dass beide Formen genetisch annähernd gleichwertige Zungen haben: bei beiden wird nur ein kleiner Teil der primitiven Zunge zur definitiven verwendet, bei beiden bildet der vordere Abschnitt des Mundhöhlenbodens durch Erhebung und Anlagerung an die primitive Zunge den grössten Teil der fertigen Zunge. Jedoch schon in dem Verhalten der primitiven Zunge beginnen Verschiedenheiten. Diese bei den Urodelenlarven so sehr lange bestehende Zungenbildung ist bei den Anuren nur ganz vorübergehend vorhanden und bleibt nur mit ihrer vordersten Spitze, auch da modifiziert bestehen. Auf dieser Spitze entwickeln sich lange Zotten, die bei Urodelen nie vorkommen, und in diese Spitze wächst sehr früh schon die Anlage des Musculus hyoglossus hinein, was bei der Spitze der primitiven Urodelenlarvenzunge überhaupt niemals der Fall ist.

Die Spitze der primitiven Zunge der Anuren ist also weiter entwickelt als die der Urodelen, indem sie schon früh Eigenschaften besitzt, die bei den Urodelen erst nach der Verschmelzung der beiden Teile der Zungenanlage zu konstatieren sind. Ja diese Eigenschaften selbst sind noch reicher bei der Anurenlarve entwickelt, als jemals bei den ausgewachsenen Urodelen: denn die Muskularisierung des verschmolzenen Teiles der primitiven Zunge ist dauernd mangelhaft, wie wir besonders gut bei Salamandern nachweisen konnten, während bei Anuren schon früh reichliche Mengen von Muskelanlagen in die Spitze der primitiven Zunge wachsen, um sich später durch die ganze Zunge gleichmässig zu verteilen. Der zweite bedeutende Unterschied prägt sich bei dem Vorgange der Angliederung des Mundbodengebietes an die primitive Zunge und der Ausbildung des *M. genioglossus* aus. Während bei Urodelen hier eine Verwachsung mit teilweise dauernd bestehen bleibender Verwachsungsgrenze (Sehnenbildung des *M. hyoglossus* etc.) zustande kommt, fällt dies bei Anuren fort, in dem die Falte zwischen primitiver Zunge und dem vor ihr liegenden Mundbodengebiet durch das Vorwachsen des *M. genioglossus* allmählich verstreicht, in dem ihr Grund in die Höhe gehoben und auf das Niveau der primitiven Zunge gebracht wird. Der *M. genioglossus* selber bleibt bei Anuren nicht wie bei Urodelen im wesentlichen im Gebiet des „Drüsenfeldes“, sondern wächst mit in die primitive Zunge hinein, um sich da sehr ausgedehnt mit den Fasern des *Hyoglossus* zu verflechten.

Dies deutet also wieder auf einen Fortschritt in der Entwicklung der Zunge, der in reichlicherer und zweckmässiger ineinandergreifender Ausbildung der Muskulatur besteht. Diese bedingt natürlich auch eine freiere, speziellen Verhältnissen dienende Beweglichkeit dieses Organs, deren Ausgestaltung bei den verschiedenen Species der Anurenformen recht variiert.

Endlich sei noch auf die Drüsen hingewiesen. Diese unterscheiden sich bei den ausgebildeten Formen nicht wesentlich, wohl aber hinsichtlich ihrer Entwicklung. Bei Urodelen bestehen die Drüsen oder doch ihre Anlagen schon zu einer Zeit, wo die definitive Zunge noch lange nicht fertig ist; bei Anuren dagegen treten sie erst kurz vor dem Ende der Metamorphose, wenn die definitive Zunge schon so gut wie fertig ist, auf. Bei beiden grenzt sich das Gebiet der primitiven Zunge wohl gegen die eigentliche drüsentragende Region ab: jenes enthält nur Krypten, die von Schleimhaut, die der des übrigen, hinteren Mundbodens ähnlich ist, ausgekleidet sind.

Während so bei den Urodelen mit Evidenz die von Gegenbaur aufgestellte Hypothese, dass die Muskularisierung der Zunge durch die Beziehung erfolge, die die Muskelfasern zu der Sekretentleerung der Drüsen haben oder gewinnen, von der oben gegebenen Darstellung der Entwicklung der Zunge sogar noch viel glänzender als durch den bisher bekannten Entwicklungsvorgang bewiesen wird, zeigen die Anuren schon eine Emanzipierung von dem phylogenetisch bedeutsamen Vorgang. Bei ihnen erfolgt die Muskularisierung der Zunge, ehe die Drüsen überhaupt angelegt sind.

Die Verwandtschaft der beiden Amphibiengruppen erscheint bei Betrachtung der ausgebildeten Formen näher als bei Durchforschung der Entwicklung, die bei den Anuren andere Prinzipien verfolgt, als bei den Urodelen.

Diese Thatsache beweist schlagend die Notwendigkeit der detaillierten Untersuchung der Ontogenie für die Beurteilung phylogenetischer Prozesse und auch wieder die Notwendigkeit der Kenntnis stammesgeschichtlicher Thatsachen zur richtigen Deutung des organogenetischen Geschehens. Zweifellos spielen funktionelle Anpassungen hierbei eine bedeutsame Rolle: die Zunge der Urodelen ist wesentlich ein beweglich gewordener Drüsenbezirk der Mundhöhle. Ein ursprünglich vollkommen ge-

trennt von dem Kiemenapparat gelegenes Drüsenfeld gewinnt Beziehungen zum Hyobronchialapparat, mit Hülfe dessen es bewegt werden kann, was dadurch erreicht wird, dass von den Kiemenmuskeln Teile zum angelagerten Drüsenfeld ausstrahlen; mitsamt dem Kiemenskelett kann das neu entstandene Organ benutzt werden. Der Genioglossus ist ursprünglich kein Bewegungsmuskel der Zunge, sondern, wie Gegenbaur sehr richtig erkannt hat, ein für die prompte Sekretion der Drüsen bestimmter Muskel; erst wenn diese mit dem Kiemenskelett verwachsen sind, und der Genioglossus Fixationspunkte am Hyoid und in der sehnigen Platte der Zunge erlangt hat, wird er wesentlicher Bewegungsmuskel der Zunge, ohne seine frühere Funktion einzubüßen.

Anders bei den Anuren. Sie benützen die reich muskularierte Zunge in viel ausgedehnterem Maasse zum Erfassen der Beute als die Urodelen. Bei der Entwicklung gilt es also zuerst den Muskelapparat zu schaffen oder umgestaltend auszubilden. Die erst später auftretenden Drüsen, die ererbte Organe sind, unterstützen dann diese neue Funktion der Zunge. Damit hängt auch die ausserordentliche Umgestaltung des Hyoidapparates der Anuren zusammen, von dem sich die Zunge viel mehr selbständig gemacht hat, als sie es bei den Urodelen konnte, die noch ein Binnenskelett der Zunge, direkt abstammend und kontinuierlich zusammenhängend mit dem allerdings auch etwas umgewandelten Kiemenskelett, besitzen.

Litteratur.

Die entwicklungsgeschichtlichen Angaben über die Zunge der Anuren sind im allgemeinen ausserordentlich dürftig und ungenau.

Die älteren Angaben können hier ganz übergangen werden, zumal sie auch schon in anderen Werken zusammengestellt

wurden. Betreffs des Stützapparates sei hier noch einmal auf die erschöpfende und vorzügliche Darstellung von Gaupp (94) erinnert, die oben schon erwähnt wurde. Einigermassen ausführlich beschäftigt sich Götte (74) an mehreren Stellen seines berühmten Werkes über die Entwicklung von Bombinator mit der Entwicklung der Zunge.

Er sagt S. 668; „Der von den grossen Zungenbeinhörnern getragene, nach vorn verschälerte und daher beinahe dreieckige Mundhöhlenboden ist anfangs glatt und eben; darauf erhält er seitlich kleine runde Papillen, aus seiner Mitte wächst aber ein ganz neues Organ hervor — die Zunge.“ Diese Angaben stimmen mit meinen oben gegebenen Schilderungen teilweise überein, wenn letztere auch viel mehr Details enthalten und eingehender diesen Vorgang erläutern. Dann fährt Götte fort: „Sie entwickelt sich unmittelbar hinter dem Ursprung der Schilddrüse, und da die Scheidewand der beiden ursprünglichen Mundräume, der äusseren Mundbucht, und der inneren Mundhöhle über dem Unterkiefer aufsteigt, so ist die Bildungsstätte der Zunge ganz unzweifelhaft der ursprüngliche Darmraum. Ihre Anlage besteht in einem nach vorn gerichteten Auswuchse des Darmblattes und des zwischen diesem und dem Zungenbeine befindlichen Bildungsgewebes der Seitenplatte . . .“

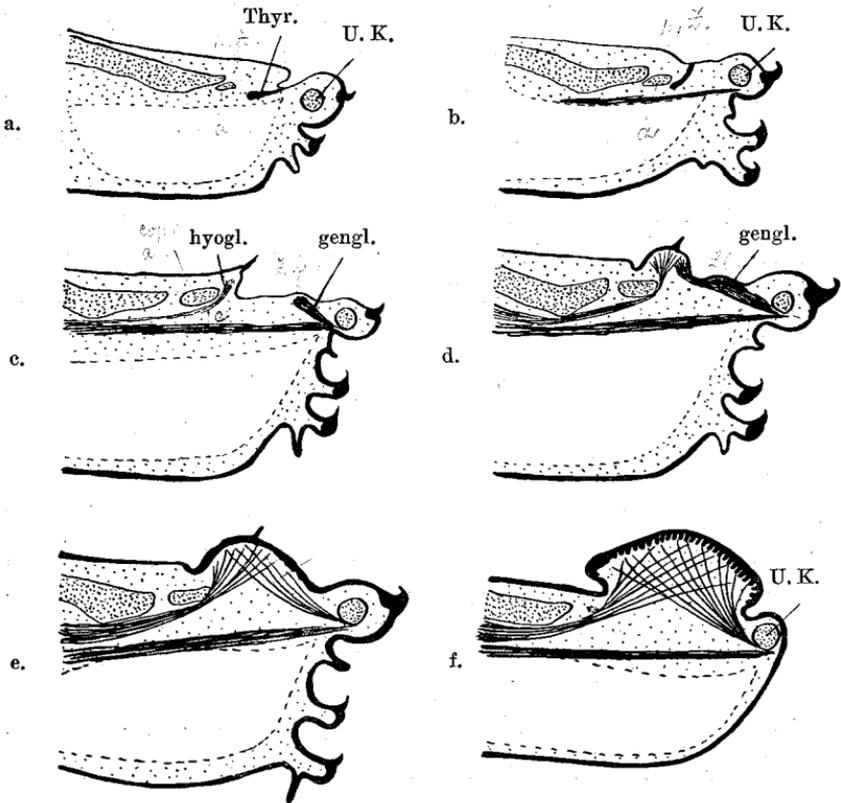
Damit berührt Götte einen sehr wichtigen Punkt, indem ich mich, wie ich sogleich hervorheben möchte, mit ihm in Übereinstimmung befinde. Über die Thatsache kann kein Zweifel bestehen, dass die Anlage der Thyreoidea dem Entoderm angehört, sie entsteht, wie Götte sicher gezeigt hat, hinter der Rachenmembran. Ich selbst habe bei *Alytes* die Rachenmembran nicht beobachtet, weil ich speziell von ihm keine dafür geeigneten Stadien untersucht habe. Wie gesagt, glaube ich auch, dass daran nicht gut zu zweifeln ist, denn wir haben, wie ich zeigen werde, in dieser Hinsicht vollkommene Übereinstimmung bei allen Wirbeltieren, die daraufhin untersucht

wurden. Weiterhin ist unbedingt richtig, dass bis zu einer gewissen Zeit der Entwicklung der Anurenlarven eine Zunge besteht, die aus dem über der Mitte der Hyalia gelegenen Entoderm nebst dem darunter liegenden Mesoderm gebildet ist; jedoch ist, wie ich gezeigt habe, nicht zu verkennen, dass ein Gebiet des Mundbodens mit in die Zunge hineingezogen wird, das vor jener, wie ich sie genannt habe, primitiven Zungenanlage liegt, in das die Anlage des *Musculus genioglossus* hineinwächst.

Dieses Gebiet liegt zwischen dem ersten und zweiten Visceralbogen, gehört also auch dem Entoderm an. Die Angaben Göttes stimmen also nicht nur für jene „primitive“ Zunge, sondern auch für die definitive, die noch ein ursprünglich vor der primitiven Zunge befindliches Gebiet in ihren vorderen Teil mit aufgenommen hat, der aber ebenfalls hinter der Rachenmembran liegt. Dass dieser Teil mit zur Zungenanlage gehört, hat Götte nicht erkannt.

Die Angaben Göttes über die Entwicklung der Zungenmuskulatur sind ganz unbestimmt, und soweit verständlich, auch unrichtig; er sagt: die Muskeln „scheinen erst während der Metamorphose aus einer einheitlichen Anlage hervorzugehen, welche von der Zungenbasis nach vorn (*M. genioglossus*) und hinten (*M. hyoglossus*) ausstrahlt, und erst nach begonnener Bildung der Muskelfasern sich in zwei Massen sondert.“ Die oben von mir gegebene Darstellung weicht bedeutend von der Göttes ab, ist auch in allen Einzelheiten so klar gelegt, dass hier kaum noch einmal des näheren darauf eingegangen zu werden braucht.

Von späteren Autoren hat sich keiner eingehend mit der Zungenentwicklung der Anuren beschäftigt.



Textfigur 40 a-f.

Schematische Darstellung der Zungenentwicklung von *Alytes obstetricans* an Median- und Sagittalschnitten.

a) Frühestes Stadium, das die „primitive Zunge“ der Salamander zeigt; unter dem die Copula überziehenden Wulst die mediane Anlage der Glandula thyroidea. U. K. Unterkiefer, nach vorn von ihm die untere Wand der rüsselförmig verlängerten Schnauze mit Hornzähnen bedeckt, die nur Figur f nicht mehr zeigt.

b) Planierung des Mundbodenfeldes, Verschwinden der „primitiven Salamanderzunge“. Stärkeres Auftreten der Copula a. Mittlere Thyroideeanlage noch zu bemerken. Ein leichter Wulst deutet die im Text beschriebenen Bildungen jener Stelle an.

c) Hervorwachsen der Spitze der primitiven Zunge auf der Copula a und scharfe Abgrenzung nach vorn. Zwischen dieser Bildung und dem Unterkiefer ein breites Feld mit leichter Wulstung an der Stelle, wo das mundwärts gerichtete Ende der Anlage des Musculus genioglossus liegt. Erste Andeutung des Einstrahlens der Hyoglossusanlage in die Zunge.

d) Die hintere Abgrenzung der Zungenanlage ist deutlich geworden. Einstrahlung zahlreicher Bündel des Musc. hyoglossus in die Zungenanlage. Der nun auch in die Zunge hineinwandernde Musculus genioglossus beginnt die Furche am vorderen Ende der Zungenanlage gegen das vor ihr liegende Feld des Mundbodens verschwinden zu lassen. Höchste Ausbildung der Copula a.

e) Der vordere Abhang der Zunge ist, nachdem der Mundbodenwulst, in dem die Anlage des Musculus genioglossus endete, mit in sie hineinbezogen worden ist, jetzt eine leicht nach der Mundhöhle hin gebogene Linie. Der Unterkiefer ist durch eine Furche von der Zunge abgesetzt. Beide Zungenmuskeln sind gut entwickelt.

f) Die Zunge ist nach vorn und nach hinten über die Anheftungsstelle pilzförmig hinüber gewachsen und hat schon fast die definitive Form erreicht. (Das hier abgebildete Stadium stammt von einem Tier, das schon das definitive Maul und einen beträchtlich verkürzten Schwanz besitzt).

Zusammenfassung.

1. In den frühesten von *Alytes* und einigen anderen Anuren untersuchten Larvenstadien findet sich eine fast den ganzen Boden der Mundhöhle einnehmende, stark gewölbte, sogenannte primitive Zunge, die der ähnlichen Bildung der Urodelenlarven zu vergleichen ist. (In der beistehenden Textfigur sind die Hauptstadien der Zungenentwicklung von *Alytes obstetricans* an Medianschnitten in schematischen Abbildungen (a—f) wiedergegeben. Die Buchstaben beziehen sich im folgenden auf diese Schemata.)

2. Darauf beginnt sich diese primitive Zunge bald fast vollständig abzuplatten, sodass der ganze Mundboden ein ziemlich ebenes Feld bildet mit Ausnahme der Stelle unmittelbar hinter der medianen Anlage der *Glandula thyreoidea* (in a und b durch einen schwarzen Zapfen bezeichnet), wo ein leichter Höcker die Spitze der primitiven Zunge bezeichnet (b).

3. Nun beginnt diese Spitze stark empor zu wachsen und an ihrer höchsten Stelle mehrere (zwei bis vier) schlanke Zotten zu bilden. In diese Spitze der primitiven Zunge ragt die bei *Alytes* besonders stark ausgebildete *Copula a* und unter dieser beginnen feine Fasern in die Mundbodenerhöhung hineinzuwachsen — die Anlage des *Musculus hyoglossus* mit seinen Nerven (c).

4. Vor dieser primitiven Zungenspitze ist bis zum hinteren Rande des Unterkiefers hin ein ziemlich breites Gebiet des Mundbodens, das zunächst noch eben ist, allmählich aber durch die in ihm gelegene aborale Endigung der Anlage des *Musculus genioglossus* auf jeder Seite neben der Mittellinie immer mehr vorgewölbt wird (c).

5. Weiterhin bezeichnet eine bald auftretende Falte am aboralen Rande der primitiven Zungenspitze die hintere Grenze der Zunge. Zahlreichere Fasern des *Musculus hyoglossus* strahlen fortwährend in die Zungenanlage hinein. Vorn wächst nun auch

das aborale Ende der Anlage des *Musculus genioglossus* in die Zungenanlage und bewirkt dabei, dass der ursprünglich vor der primitiven Zungenspitze gelegene Abschnitt des Mundbodens für die Ausbildung der definitiven Zunge benutzt wird, indem die tiefe Falte vorn an jener Spitze zum Verstreichen gebracht wird, und das genannte vordere Gebiet des Mundbodens zum vorderen Abhang der Zunge wird (d und e).

6. Die meist noch vorhandenen Spitzenzotten der primitiven Zunge grenzen auch zu dieser Zeit den aboralen Teil der Zungenanlage von dem oralen, neu hinzugekommenen Abschnitt, der bisher dem Mundhöhlenboden angehörte, deutlich ab (e).

7. Dann verschwinden diese Zotten, die Grenze zwischen den beiden Gebieten, die sich an der Zungenbildung beteiligten, ist verwischt, und beide Hauptzungenmuskeln strahlen nun in mächtigen Zügen in die Zunge ein und durchflechten ihre Fasern.

8. In der geschilderten Weise geht bis dahin wohl bei den meisten Anuren (soweit sie eben untersucht werden konnten) die Zungenanlage vor sich. Dann aber treten bei den verschiedenen Species beträchtliche Unterschiede auf.

9. Bei den Tieren, die eine breit festsitzende Zunge haben, deren Ränder mehr oder weniger pilzförmig über den angewachsenen Stiel herüberragen, für die *Alytes* als Prototyp dienen mag, geht das Wachstum der Zunge so vor sich, wie Figur f zeigt. Über die angewachsene Stelle der Zunge, deren Ausdehnung Figur e angiebt, wachsen sämtliche Zungenränder frei heraus; meist ragt auch bei diesen Formen der hintere Rand der Zunge stärker hervor als die übrigen. Mitunter zeigt er auch eine leichte Einkerbung, die an die Spitzen der sogleich zu beschreibenden Zungenformen erinnert.

10. Bei den Anuren, die wie *Rana temporaria* eine hinten freie Zunge haben, tritt kein so gleichförmiges Wachstum der Zunge vom Stadium der Figur e an auf, sondern der hintere

Abschnitt überflügelt die übrigen an Schnelligkeit des Wachsens bedeutend und ragt weit über die festgewachsene Stelle hinaus. Die beiden von der Froschzunge her bekannten hinteren Zipfel zeichnen sich mit den in sie jederseits einstrahlenden Zungenmuskeln durch besonders schnelles Wachsen aus, sodass sie auch noch die medianen Abschnitte überholen.

11. Die in die Zunge einstrahlenden Muskeln verflechten ihre Fasern nicht nur jederseits, sondern auch mit denen der anderen Seite, sodass kein Septum linguae bestehen bleiben kann.

12. Auf dem Dorsum linguae treten erst gegen Ende der Metamorphose die ersten Drüsenanlagen auf, die fast die ganze dorsale Schleimhaut der Zunge durchsetzen. Bei *Alytes* und *Pelobates* bleibt der hinterste Abschnitt der Zunge frei von diesen spezifischen Zungendrüsen. Dort treten dann beträchtlich später mit Schleimhaut ausgekleidete Krypten und drüsenartige Bildungen auf, deren Epithel sich durchaus nicht von dem des übrigen Mundbodens unterscheidet, dagegen wohl wegen der zahlreichen hellen Schleim- und Flimmerzellen von den spezifischen Zungendrüsen, die granulierte, sich leicht mit Karmin färbende Zellen ohne Flimmerhaare besitzen. Bei den übrigen Anuren sind nur spezifische Zungendrüsen auf dem Dorsum linguae vorhanden, was sich wohl aus den dort beträchtlichen Wachstumsverschiebungen erklären lässt, wodurch die hinteren ursprünglich mehr dorsal gelegenen Schleimhautgebiete mit für die Unterseite der Zunge verwendet werden. (cf. auch die Angaben von Oppel 1900.)

Diese beiden verschiedenen Drüsengebiete der Zunge von *Alytes* und *Pelobates* hängen mit den beiden entsprechenden Teilen des Mundhöhlenbodens zusammen, die für die Zungenbildung verwendet wurden (cf. Textseite 616).

13. Die Zungenmuskeln sind beide natürlich Abkömmlinge der Hypoglossusmuskulatur, speziell der Muskelmasse des Genio-

hyoideus. Sie bekommen auffallend spät ihre quergestreiften Fasern, viel später als der Geniohyoideus selber.

14. Mit dem Vorwachsen des *Musculus hyoglossus* kommen auch Lymphräume in die Zunge hinein, die nach und nach alle stärkeren Muskelbündel umgeben.

15. Das Vorwachsen des *Nervus glossopharyngeus*, der ursprünglich in hinteren Schleimhautbezirken der Mundhöhle endete, konnte Schritt für Schritt in die Zunge hinein verfolgt werden. Der *Nervus hypoglossus* wächst mit den entsprechenden Muskeln, ihrer Verlaufrichtung genau folgend, in die Zunge.

16. Bei den meisten untersuchten Anuren kommt es während der Entwicklung zur Bildung eines sublingualen Wulstes, auf dem die Zunge aufsitzt. Bei den Tieren, die eine ganz breit angewachsene Zunge besitzen, verschwindet der während des Larvenlebens angedeutete Wulst vollständig (*Alytes*, *Hyla*). Beim Frosch ist er zeitweise recht deutlich, beim ausgebildeten Tier aber fast verschwunden. Bei weitem am stärksten entwickelt fand er sich bei *Pelobates*, wo auch beim fertigen Tiere auf einem breiten Wulst des Mundbodens vorn die Zunge aufsitzt. Im vordersten Drittel der Zunge gehen beide Gebilde, Zunge und Wulst in einander über.

Bei *Pelobates* strahlen reichliche Muskelmassen in den Wulst aus, auch in den Teil aboral von der Zunge. Bei *Rana* strahlen Fasern des *Musculus genioglossus* in den Wulst hinein, die beim fertigen Tiere, bei dem der Wulst verschwunden ist, in der unter der Zunge liegenden Mundschleimhaut endigen. Derartige Fasern können bei *Alytes* und *Hyla* natürlich nicht, oder doch nur in sehr geringem Masse vorkommen, da ja der ganze Mundboden fast von der Zunge eingenommen wird.

17. Betreffs des Hyobranchialskelettes, das nur von *Alytes* genauer untersucht wurde, kann auf die Ergebnisse der Arbeit von Gaupp verwiesen werden. Nur die *Copula a* sei noch kurz erwähnt, die für *Alytes* charakteristisch ist. Sie liegt in

der Incisur zwischen den beiden Processus anteriores der Hyalia; während ihrer Entwicklung ist in ihrem aboralen Ende deutlich eine paarige Anlage zu bemerken. Kurz vor dem Ende der Metamorphose geht sie, ohne Reste zu hinterlassen, ziemlich schnell zu Grunde.

18. Wie die Anheftung der Rachenmembran ergibt, besteht die Bekleidung der gesamten Zunge der Anuren aus dem Entoderm.

19. An der Zunge beteiligen sich während der Entwicklung das orale Ende der Schleimhaut der Copula des Hyobranchialskelettes, ein kleiner Teil von den medialen Enden der zweiten Schlundbogen und der zwischen der Copula und dem Unterkieferbogen gelegene Bezirk des Mundbodens.

20. Die ausgebildeten Zungen der Anuren und der Urodelen sind bei manchen Formen ausserordentlich ähnlich, während der Entwicklungsgang recht bedeutende Verschiedenheiten aufweist. Diese bestehen einmal in der Dauer des Bestehens der primitiven (Fisch-) Zunge, zweitens in der frühe beginnenden Muskularisierung, drittens in dem Auftreten der Drüsen und viertens in der Art der Angliederung der primitiven Zunge an jenes vor ihr liegende Mundbodengebiet. Die einzelnen Punkte sollen hier nicht wiederholt erörtert werden, es kann wohl auf den zusammenfassend gehaltenen vergleichenden Teil verwiesen werden.

III. Reptilien.

Lacerta muralis und *Anguis fragilis*.

1. Kurze Charakterisierung der benützten Embryonen von *Lacerta muralis*.

Die hier folgenden Angaben dienen zur Orientierung über die bei der Zungenentwicklung verwendeten Embryonalstadien. Naturgemäss können diese Notizen nur kurz sein; auch haben sie deswegen nur bedingten Wert, weil mitunter sehr ähnliche Stadien in Bezug auf die Zungenentwicklung ziemlich verschieden sind, die Grösse der Embryonen auch durchaus nicht immer massgebend für den Entwicklungsgrad ist etc. So machte es häufig ausserordentliche Schwierigkeiten z. B. ein Zwischenstadium zwischen zwei angefertigten Rekonstruktionen zu finden, denn die Auswahl der Embryonen nach der äusseren Inspektion war recht oft unzuverlässig. Die Embryonen erhielt ich alle von der zoologischen Station in Neapel, wo sie mit Sublimat behandelt worden waren (die angegebenen Masse sind also alle am Tier in Alkohol genommen).

Stadium I. Grösste Länge des mässig gekrümmten Embryo ca. 2,2 mm. Die Linse ist auf der einen Seite ein vollständig abgeschnürtes rundes Bläschen, auf der anderen Seite hängt sie noch deutlich mit dem Epithel an einer Stelle zusammen. Die Allantois hat ungefähr einen Durchmesser von 0,5 mm.

Stadium II. Grösste Länge des ziemlich stark gekrümmten Tieres ca. 3,0 mm (in gerader Linie gemessen). Die Linse liegt als beiderseits gleichmässig abgeschnürte Blase, die überall gleich

dicke Wandungen hat, in dem Augenbecher. Der Durchmesser der Allantois ist etwas grösser als vorher.

Stadium III. Grösste Länge des stark gekrümmten Embryo 3 mm. Die Linsenanlagen dieses Embryo, der deutlich grösser und älter ist als II, hängen beiderseits noch mit dem Ektoderm zusammen.

Stadium IV. Die grösste Länge beträgt ca. 4 mm. Der Schwanz fängt an, sich zu ringeln. Der Kopf hat einen sagittalen Durchmesser von ca. 1,5 mm. Die Linse zeigt schon eine in das Lumen der Linsenhöhle sich vorwölbende, verdickte Wand. Die Extremitäten beginnen eben vorzusprossen.

Stadium V. Fast ganz genau dasselbe Stadium wie IV.

Stadium VI. Die grösste Länge des Embryo beträgt ca. 4,2 mm. Der Schwanz ist schon in einer Spirale aufgerollt. Kiemenbogen sind äusserlich sichtbar. Die Extremitäten sind als kleine Höcker wohl bemerkbar. Die Linse hat noch ein spaltförmiges Lumen. Am äusseren Blatt des Augenbeckers beginnt sich die erste Spur von Pigment abzulagern.

Stadium VII. Grösste Länge fast genau 5 mm. Am Kopf ist die Riechgrube wohl zu erkennen. Die Linse ist ähnlich entwickelt wie im Stadium VI. Die Extremitäten sind etwas stärker hervorgewachsen.

Stadium VIII. Die grösste Länge dieses Embryo ist die gleiche wie bei VII. Seine Krümmung ist etwas stärker. Die Linse zeigt nur einen ganz kleinen Spaltraum noch. Am äusseren Blatt des Augenbeckers ist deutlich und in kontinuierlicher Schicht Pigment abgelagert. Die Extremitäten sind in demselben Stadium wie bei VII.

Stadium IX. Grösste Länge ist 5,2 mm. Makroskopisch sind drei äussere Schlundbogen bemerkbar. Die vorderen Extremitäten sind nicht ganz 0,5 mm lang.

Stadium X; Kein erheblicher Unterschied von IX.

Stadium XI. Der Embryo ist mässig stark gekrümmt, und seine grösste Länge beträgt ungefähr 6 mm. Der längste sagittale Durchmesser des Kopfes beträgt 2,6 mm. An den vorderen Extremitäten ist eine Gliederung in einen kurzen runden proximalen und einen distalen schaufelförmigen Abschnitt eingetreten.

Stadium XIa. Der Embryo ist viel stärker gekrümmt als XI, daher beträgt seine grösste Länge nur knapp 5 mm. Die vorderen Extremitäten sind nicht ganz so lang, wie die von XI; sonst ist kein bemerkenswerter Altersunterschied zu machen.

Stadium XIb. Grösste Länge des mässig stark gekrümmten Embryo ist 6,2 mm. Der längste sagittale Durchmesser des Kopfes beträgt etwas über 3 mm. Der Schwanz ist stark aufgerollt. Die leicht gekrümmten oberen Extremitäten haben ungefähr eine Länge von 1,2 mm. Die unteren Extremitäten haben jetzt auch die Gliederung in zwei Abschnitte. Der sagittale Durchmesser des Auges beträgt 1,5 mm.

Stadium XII. Der grösste Durchmesser des Embryo beträgt 6 mm. Der Rücken und der Schwanz des Embryo ist stärker gekrümmt als bei XIb. Der sagittale Durchmesser des Kopfes beträgt fast 3,5 mm. Die oberen Extremitäten sind 1,5 mm lang; ihr schaufelförmiges Endglied ist deutlich von den übrigen Extremitäten abgesetzt.

Stadium XIIa. Ein äusserlich bemerkbarer Altersunterschied gegen XII ist nicht vorhanden.

Stadium XIII. Der stark gekrümmte Embryo hat einen grössten sagittalen Kopfdurchmesser von annähernd 4 mm. Das Endglied der oberen und der unteren Extremität lässt schon einzelne Strahlen und die dazwischen liegenden Schwimmbildungen erkennen. Die Extremitäten sind etwa 2 mm lang.

Stadium XIIIa. Der Embryo ist stark gekrümmt. Der dritte und vierte Strahl des Endgliedes der oberen Extremität ragt etwas weiter über den freien Rand hinaus als in XIII.

Sonst scheint kein nennenswerter Unterschied zwischen den Embryonen zu bestehen.

Stadium XIV. Der Embryo ist stark gekrümmt, die Schwanzspitze liegt auf dem Scheitel. Der längste Sagittal-durchmesser des Kopfes beträgt annähernd 5 mm. Die Extremitäten lassen deutlich ihre drei Abschnitte erkennen; sie sind ungefähr 3 mm lang. Die Finger und Zehen sind deutlich abgrenzbar, in ihrer Länge verschieden, entsprechend den Verhältnissen des erwachsenen Tieres. Die Augenlider sind, makroskopisch erkennbar, als Wülste angelegt. Der sagittale längste Durchmesser des Auges beträgt 2 mm.

Stadium XV. Fast ausgebildetes Tier. Die Länge des Kopfes beträgt vom aboralen Rande des Trommelfelles bis zur Schnauzenspitze 6 mm. Die Extremitäten sind der Form nach fast vollständig ausgebildet. Die Augenlider lassen einen Schlitz von 1 mm (in der Horizontalebene) zwischen dem vorderen und hinteren Augenwinkel offen.

2. Ausbildung der Form des Mundbodens und der Zunge.

Von den Reptilien wurden *Lacerta muralis* und *Anguis fragilis* untersucht; am ausführlichsten *Lacerta muralis*, dagegen von *Anguis* nur wenige Stadien.

Ich beginne mit der Beschreibung verschiedener Stadien von Rekonstruktionen der Schlundbogengegend von *Lacerta muralis*.

Stadium I. Bei hundertfacher Vergrößerung wurde die Kiemenregion rekonstruiert. Wohl ausgebildet, d. h. durch deutliche Grenzen oral und aboral abgeschieden, sieht man drei Paare von Visceralbogen (cf. Tafelfigur 15). Die Unterkieferbogen sind am stärksten entwickelt; eine tiefe rinnenartige Furche trennt sie und die folgenden Bogen in der Medianlinie.

Am vorderen Rande der Bogen, da, wo die Mundöffnung liegt, verbindet sie eine niedrige dünne, membranartige Leiste, die also frontal gestellt ist. Wie die Untersuchung jüngerer Stadien ergibt, auf die hier aber nicht näher eingegangen zu werden braucht, ist diese Membran als Rest der Rachenmembran anzusehen. Ein Sagittalschnitt eines jüngeren Eidechsenembryo zeigt nämlich die ganze Rachenmembran noch wohl erhalten, in unserem Stadium ist also nur ihre ventrale Anheftungsstelle noch deutlich. Natürlich ist dies von Wichtigkeit für die Frage, wie sich Entoderm und Ektoderm bei der Bildung des Epithels der Zunge verhalten.

Aboralwärts liegt als deutliche Grenze der Unterkieferbogen die erste innere Schlundtasche, die uns zugleich die orale Grenze der zweiten Visceralbogen angeibt. Diese sind viel geringer entwickelt und in der Mittellinie durch dieselbe tiefe Furche voneinander getrennt, die auch die ersten Bogen trennte, und die oralwärts von dem Rest der Rachenmembran begrenzt wird. Die erste Schlundtasche ist lateralwärts am tiefsten, dort, wo sie mit ihrer epithelialen Auskleidung an das Ektoderm anstößt. Medianwärts wird sie flacher, und sie hört an dem Rande der medianen Rinne, in die sie also nicht hineinmündet, auf; dieser Rand stellt also eine Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Visceralbogen dar, wie es auch in der Tafelfigur 15 zu erkennen ist. Da die Rinne nach hinten etwas breiter wird, sind die zweiten Bogen, von der Mundhöhle aus betrachtet, kürzer als die ersten. Aboral sind auch sie scharf abgegrenzt durch die zweite Schlundtasche, die ebenfalls das Ektoderm erreicht und an dieser Stelle auch am tiefsten ist.

Es folgt der dritte Visceralbogen, der nur ganz klein ist und noch viel weniger weit an den Boden der Mundhöhle vorragt, als der vorige. Die beiden Bogen jeder Seite sind im Gegensatz zu den ersten beiden Paaren nicht mehr durch die tiefe mediane Furche getrennt, sondern zwischen ihnen liegt im

Gegenteil ein rundlich in die Kiemendarmhöhle hineinragender Wulst, den ich fernerhin als Herzwulst bezeichnen werde, da er durch die Anlage dieses Gebildes erzeugt wird. Eine dritte ganz schmale Schlundtasche, die ebenfalls das Ektoderm erreicht, bildet die hintere Grenze dieser Bogenpaare.

Andere Bogen sind nicht zu erkennen, da keine weiteren Schlundtaschen ausgebildet sind.

In diesem Stadium ist noch keine mediane Anlage der *Glandula thyreoidea* zu finden. Der Gedanke liegt natürlich nahe, die Rinne, die sich im Gebiet der ersten beiden Visceralbogen befindet, in Zusammenhang mit diesem Organ zu bringen; dass dies zutrifft, davon habe ich mich nicht überzeugen können. Allerdings ist diese Rinne von sehr hohem Epithel ausgekleidet, ungefähr noch einmal so hohem, als sich sonst in der Gegend des Mundbodens findet, aber diese Rinne ist, soweit ich bei *Lacerta muralis* feststellen konnte, eine bald vorübergehende Bildung und hinterlässt keine dauernden Spuren.

Bei einem etwas älteren Stadium (II), das ebenfalls bei hundertfacher Vergrößerung rekonstruiert wurde, bietet die besprochene Gegend folgendes Aussehen (cf. Tafelfigur 16).

Die ersten Visceralbogen sind enorm viel dicker geworden, namentlich in dem sagittalen Durchmesser. Am Mundeingang sind sie durch eine tiefe Spalte getrennt. Die vorher noch sichtbare Anheftungsstelle der Rachenmembran ist verschwunden.

Nach der Formveränderung, die die ersten Bogen durchgemacht haben, kann man vermuten, dass namentlich der Teil von ihnen, der besonders dick geworden ist, nach vorn von der Rachenmembran liegt. Dann würde die Anheftungsstelle dieser Membran mehr nach dem Mundboden verlegt worden sein, während sie vorher mehr dem Mundeingang zulag. Wir werden auf diesen wichtigen Punkt später noch einzugehen haben. Die erste Schlundtasche grenzt auf beiden Seiten die Unterkieferbogen lateral deutlich ab. Sie berührt das Ektoderm mit ihrem

Epithel, wird aber in ihrem medialen Teil ausserordentlich flach, und weniger deutlich. Die Rinne, die im vorigen Stadium in der Medianlinie verlaufend, erste und zweite Visceralbogen, trennte, ist dort nicht mehr vorhanden. Sie ist viel mehr durch ein in die Mundhöhle vorragendes kleines Feld ausgefüllt; da, wo dieses Feld sich von den ansteigenden Wulstungen der ersten Visceralbogen abgrenzt, liegt in der Mittellinie eine epitheliale gegen das Mesenchymgewebe abgerundete Einstülpung, die nun zweifellos als mediane Thyreoidaanlage anzusprechen ist. Aboral von dieser Anlage steigt das eben erwähnte mediane Feld zu dem stark in die Mundhöhle hineinragenden zweiten Mundbogen an und endet an einer kleinen, quergestellten Leiste, die diese Bogen in der Mittellinie vereinigt und wohl als ihre Copula bezeichnet werden kann. Die Leiste ist jedoch nur an ihrem oralen Teile vorhanden, denn in ihrem aboralen hinteren Teile sind diese Bogen durch eine tiefer, sich weiter nach hinten erstreckende Rinne geschieden, die also gleich hinter der kleinen queren Leiste beginnt. Man kann aus diesem Vorgange wohl entnehmen, dass die Vereinigung der Visceralbogenpaare in der Mittellinie, also die Copulabildung in der Richtung von vorn nach hinten, oral-aboralwärts fortschreitet, ebenso wie die Differenzierung der Visceralbogen selbst. Zwischen den ersten Bogen kommt es nicht zu einer Copulabildung, wie sie die zweiten Bogen zu besitzen anfangen, sie stossen vielmehr nur durch eine schmale Rinne getrennt an einander. Wohl ziemlich sicher darf man vermuten, dass diese enge Spalte aus der vorher ziemlich breiten Rinne entstanden ist (Stadium I), indem die sich stärker wulstenden Bogen diese eingeengt haben. Eine tiefe, das Ektoderm berührende Schlundtasche grenzt die zweiten Schlundbogen gegen die nun folgenden dritten ab.

Diese sind kürzer und etwas weniger breit als die zweiten. Die vorhererwähnte Rinne scheidet sie in der Medianlinie vollständig. Während also im früheren Stadium die ersten und

zweiten Bogen durch eine tiefe Rinne getrennt waren, sind es jetzt die zweiten (wenigstens im grösseren aboralen Teil) und die dritten. Das was die Rinne jetzt aboral im Gebiet der dritten Visceralbogen gewonnen hat, hat sie oral wieder verloren, da der vordere Abschnitt ja nun ausgefüllt worden ist. Den lateralen (rechten wie linken) Rand der Rinne bildet, wie es auch die Abbildung erkennen lässt, eine kleine ungefähr sagittal verlaufende Leiste, die eine sagittal verlaufende Verbindung zwischen dem zweiten und dritten Bogen jederseits herstellt. Das Epithel der Rinne ist nicht wesentlich höher als das des übrigen Mundbodens; darin besteht also ein wichtiger Unterschied gegen die Verhältnisse, die im vorigen Stadium an der Rinne zwischen ersten und zweiten Bogenpaaren, die sehr hohes Epithel trug, beobachtet wurden.

Die dritte, das Ektoderm berührende Schlundtasche giebt die hintere Grenze der dritten Schlundbogen, auf die nun noch ein Paar, das vierte folgt. Dies besteht aber aus sehr kurzen schmalen Bogen, die viel weniger weit nach der Mittellinie hinreichen, als die dritten. Die vierten Schlundtaschen, die sie begrenzen, sind ebenfalls klein und wenig tief und reichen nicht bis an das Ektoderm.

Die mehrfach erwähnte mediane Rinne setzt sich aboralwärts weiter in das nun rundlich werdende Darmrohr fort und erweitert sich sehr stark; deswegen treten die vierten Bogen auch kaum mehr in irgend welche Beziehung zu der Wand der vorher erwähnten Rinne. Die im ersten Stadium zwischen den dritten Bogenpaaren sichtbare rundliche Erhabenheit (Herzwulst) ist nicht mehr vorhanden, denn an ihrer Stelle liegt ja die Rinne. Es hat den Anschein, als drängten sich die immer mehr vortretenden Visceralbogen jene Bildung von dem Darmrohre ab.

Weitere Visceralbogen sind noch nicht ausgebildet.

Wie ein etwas älteres rekonstruiertes, aber nicht abgebildetes Stadium III lehrt, nimmt die soeben schon gesehene Verbreite-

rung des ersten Visceralbogens weiterhin zu; und damit wenden sich in sagittaler Richtung allmählich immer breiter werdende Flächen dieses Bogens dem Mundboden zu. Die mediane Thyreoideaanlage liegt nun am oralen Abhange der vorhin in der ersten Anlage beobachteten Copula, nicht mehr so dicht an dem hinteren Rande der ersten Bogen, von denen sie nämlich durch ein kleines ebenes Gebiet allmählich weiter abgedrängt wird. Dieses kleine plane Feld gehört nicht den ersten Bogen an, da ihre starke Wulstung sich auch in der Medianlinie deutlich von dieser Stelle abhebt, aber auch nicht den zweiten Bogen, da die mediane Thyreoideaanlage gegen diese oder besser gegen deren Copula eine deutliche Grenze giebt. Die Copula selbst hat beträchtlich an Ausdehnung gewonnen, denn jetzt haben sich nicht nur die zweiten, sondern auch die dritten Bogen in der Mittellinie vereinigt. Es ist im Gebiet der zweiten und dritten Visceralbogen ein medianer, leicht in das Lumen der Mundhöhle vorspringender Abschnitt erkennbar, an den von vorn her, etwas nach hinten umbiegend die zweiten Bogenpaare herantreten, an den von hinten her gestreckt in frontaler Ebene verlaufend die dritten Paare gehen. Die vorher kenntliche, tiefe mediane Rinne ist somit also ganz aus dem Gebiet des zweiten und dritten Bogen verdrängt worden, und hat dort einer leichten buckelförmigen Erhebung Platz gemacht; nur im Gebiete des vierten Bogen existiert die flacher gewordene Rinne und geht in die ventrale Wand des Darmrohres über. Damit ist eine charakteristische Erscheinung eingeleitet, die auch an späteren Stadien leicht sichtbar ist: die zweiten Bogen bilden in ihrem Verlauf einen nach vorn offenen stumpfen Winkel; an der Spitze des Winkels liegt die Vereinigungsstelle der Schlundbogen (Copula), und in diesen Winkel beginnt sich das plane Feld einzuschieben, das am hinteren Rande des ersten Bogenpaares in der Mittellinie lag und weder direkt zum ersten noch zum zweiten Bogen gehörte.

Die mediane Thyreoidaanlage liegt in diesem Felde in einer Linie, die als Verbindungslinie der ersten Schlundtaschen gedacht ist.

Zwei Rekonstruktionen von ganz wenig älteren Stadien (IV. V) wurden bei 100facher Vergrößerung ausgeführt; beide zeigen durchaus ähnliche Verhältnisse, und sind, da sie doch nur kleine Fortschritte zeigen, nicht abgebildet¹⁾.

Die Unterkieferbogen haben wieder an Grösse und Dicke stark zugenommen; besonders auffallend ist, dass sie ihre ursprünglich mehr nach vorn gewendete Fläche ganz nach oben, also in den Mundboden gewendet haben. Dadurch sind die hinter ihnen gelegenen Abschnitte der Kiemenregion weiter von dem Mundeingang entfernt worden. In der Mittellinie ist eine tiefe Einziehung zwischen beiden Bogen zu sehen; von dem Grunde dieser Einziehung steigen die vorderen Konturen der Unterkieferbogen beiderseits steil in die Höhe, um dann nach beiden Seiten wieder abzufallen, allerdings weniger steil als der Anstieg war. Nach unten (ventral) springen die Bogen neben der Mittellinie als starke Wülste vor.

Die ersten Schlundtaschen sind nach dem Ektoderm zu, das sie berühren, etwas tiefer, als nach den medialen Gegenden hin. Sie sind aber im ganzen flacher als vorher. Sie verlieren sich medianwärts auf dem planen Felde, das auch hier wieder hinter dem Unterkieferbogen zu bemerken ist. Die Bogen selber sind von dem Felde durch eine ungefähr ihrem äusseren Randkontur parallel laufende Furche abgegrenzt.

Das plane Feld hat nun eine vierseitige Gestalt angenommen. Zwei seitliche Spitzen ragen nach den ersten Schlundtaschen hin. Die beiden vorderen Begrenzungslinien werden

¹⁾ Die wichtigsten Veränderungen, namentlich im oralen Gebiet der uns interessierenden Gegend sind auch in der Tafelfig. 17 noch zu erkennen, da diese von einem nur wenig älteren Stadium stammt. Ich bitte daher diese bei der folgenden Schilderung zu vergleichen.

durch die eben geschilderten aboralen Randlinien der Wülste der Unterkieferbogen gebildet. Eine vordere Spitze ragt nach der Furche hin, die die beiden Unterkieferbogen in der Mittellinie trennen. Die beiden hinteren Seiten des planen Feldes werden von den vorderen Rändern der zweiten Visceralbogen gebildet. Da diese etwas nach hinten gerichtet verlaufen, so bilden diese hinteren Seiten einen nach vorn offenen stumpfen Winkel. An der Spitze dieses Winkels, also genau in der Medianlinie, liegt die noch erkennbare mediane Thyreoideaanlage. Diese besteht aus einem dünnen epithelialen Strang, der an besagter Stelle mit dem Epithel des Mundbodens zusammenhängt und gegen die ventrale Fläche der Kiemengegend hin im Mesenchymgewebe mit einer starken rundlichen Verdickung endet.

Die schon eben erwähnten zweiten Schlundbogen sind auch entsprechend der Zunahme der ganzen Gegend gewachsen. Wie gesagt, trennt sie nur eine flache Furche (die erste Schlundtasche) von den vorderen eben beschriebenen Regionen. Nach hinten sind sie durch die zweiten Schlundtaschen abgegrenzt, die vollkommen durchgebrochen sind, sodass dort also eine Kommunikation der Mundhöhle mit der dem Embryo umgebenden Höhle vorhanden ist. Zu welcher Zeit der Durchbruch der ursprünglich bestimmt verschlossenen Schlundspalte genau erfolgt, kann ich nicht ganz sicher angeben. Immerhin sind die beiden zuletzt beschriebenen Stadien in ihrer Entwicklung so wenig weit auseinander, dass kein weiterer Spielraum für diesen Zeitpunkt bleibt.

Von der ersten Schlundtasche ist hingegen zu berichten, dass, wie ich sogleich vorweg nehmen will, niemals bei ihr ein solcher Durchbruch statt hat. Mit den anderen Taschen werden wir uns noch zu beschäftigen haben.

Die namentlich in ihrem medialen Abschnitt etwas nach hinten gerichtet verlaufenden zweiten Bogen begeben sich in der Mittellinie zu dem schon im vorigen Stadium beschriebenen medianen, in die Mundhöhle vorspringenden Wulst, der nun

noch dicker geworden ist. In dem Mesenchymgewebe dieses Wulstes liegt das hintere und untere Ende der Thyreoideaanlage und unter ihr der Truncus arteriosus mit den grossen Kiemenarterien, weiter unten folgt dann das Herz selbst. Genau in der Mittellinie springt der Wulst leistenartig vor. An ihn begeben sich auch die dritten Schlundbogen, die ungefähr gleich gut und mächtig ausgebildet sind wie die zweiten; sie verlaufen aber, wenn man so sagen darf, genau frontal. Die sie nach unten abgrenzenden dritten Schlundtaschen sind ebenfalls durchbrochen.

Im Gebiet der nun folgenden Schlundbogen ist die untere Grenze des eben beschriebenen medianen Wulstes zu finden. An seiner Stelle folgt eine abgeflachte Strecke, die dann in das eigentliche Darmrohr übergeht. Entsprechend dem nun stetig nach unten fortschreitenden Engerwerden des Kiemendarmes, werden auch die Schlundbogen kleiner. Die vierten Bogen sind viel kürzer als die vorhergehenden, aber noch ungefähr ebenso breit. In der Mittellinie sind sie, wie eben schon angedeutet, durch eine abgeflachte Partie verbunden, die dann weiterhin in eine Rinne übergeht, die die ventrale Wand des Darmrohres bildet. Die vierten Schlundtaschen grenzen die vierten Bogen nach unten ab. Sie erreichen das Ektoderm, das mit dem Entoderm der inneren Tasche eine Verschlussmembran bildet, die ganz vollständig ist.

Die fünften Bogen, die bisher noch nicht erkennbar waren, sind ganz kurz und verlieren sich weit von der Medianlinie entfernt in der Wand des Darmrohres. Dementsprechend sind auch ganz gering die fünften Schlundtaschen, die hier eben in der Anlage zu sein scheinen und noch nicht bis an das Ektoderm heranreichen. Weitere Bogen sind nicht zu erkennen.

Die früher beschriebene breite und tiefe mediane Rinne ist, wie man aus der gegebenen Schilderung ersehen kann, durch die mächtiger werdende Copula also immer weiter aboral ver-

drängt, und existiert nur noch schwach angedeutet im Gebiet der vierten und fünften Bogen.

In einem etwas älteren Stadium (VI) sind Verhältnisse zu sehen, die sich durchaus an das eben beschriebene Stadium anlehnen (cf. Tafelfigur 17). Die Unterkieferbogen haben sich so gut wie gar nicht verändert, auch das hinter ihnen liegende plane Feld ist kaum anders geworden. Die zweiten Visceralbogen zeigen nun in ihrem ganzen Verlauf eine Neigung nach hinten, nicht nur, wie bisher an ihren medialen Enden. Zwischen ihnen und dem planen Felde liegt in der Mittellinie an bekannter Stelle die mediane Thyreoideaanlage.

Der mediane Wulst (Copula), in den die zweiten Bogen in der Mittellinie übergangen, hat seine Gestalt nicht unbeträchtlich verändert. Er ist im ganzen stärker prominent geworden und ist gegen die zweiten Bogen jederseits durch eine kleine Furche abgetrennt. Auch ist jetzt sehr deutlich, dass er mit einer kleinen medianen Spitze nach dem planen Felde hinragt, und gerade an der Thyreoideaanlage endet. An diesen Wulst begeben sich auch die dritten Bogen und zwar gerade dorthin, wo sich seine höchste Erhabenheit befindet. Der Wulst kann wohl unbedenklich als Copula gedeutet werden, wie bisher in der Beschreibung auch schon gethan wurde, jedoch natürlich nur als Copula der Schlundbogen selber, denn Knorpel sind noch nicht entwickelt und noch nicht erkennbar. Aber diese Bezeichnung, die von dem Knorpelskelett übernommen ist, darf hierauf, ohne Verwechslungen und Unklarheiten zu veranlassen, wohl übertragen werden. Die Thatsache, dass hier bei *Lacerta* am Mundboden ein so eigenartiges Relief entsteht, muss besonders hervorgehoben werden, denn bei den bisher beschriebenen Tieren ist ein derartiges Relief fast immer nur durch Knorpel veranlasst worden, die mehr oder weniger dicht unter der Schleimhaut lagen und so Wülste oder zwischen ihnen liegende Vertiefungen erzeugten. Bei den Eidechsen und den höheren Tieren ist eine

derartige Ursache zunächst nicht vorhanden. Hier spielen die Gefäße, die in oder unter der Kiemenregion liegen, eine zur Erzeugung der eigenartigen Formen nicht unwesentliche Rolle. Auf die Prominenz am Mundboden, die von dem Herzen und der es umgebenden serösen Höhle erzeugt wird, wurde bei der Beschreibung der ersten Stadien schon hingewiesen. Es scheint angebracht sich diese Unterschiede in der Bedeutung der angewendeten Bezeichnungen klar zu machen und darauf hinzuweisen, dass das Wort Copula hier in übertragener Bedeutung angewendet wird.

Die dritten Bogen zeigen jetzt auch schon eine den zweiten ähnliche Verlaufsrichtung, während sie vorher genau frontal gestellt waren. Die dritten Schlundtaschen besitzen bei diesem wohlerhaltenen Tier nur in ihrem dorsalen Abschnitt eine deutliche Durchbruchsöffnung; in ihrem ventralen Abschnitt ist noch eine Verschlussmembran vorhanden. Es mag wohl an dem Erhaltungszustand des vorigen Stadiums liegen, dass dort gar nichts von einer Verschlussmembran zu erkennen war.

Die vierten und fünften Schlundbogen sind jetzt stärker und deutlicher ausgebildet als vorher, ebenso die sie aboral abgrenzenden Schlundtaschen; die fünfte Tasche ist auch hier durch Mesodermgewebe von dem Ektoderm getrennt. Der mediane Wulst ist jetzt im Gebiet dieser Bogen nicht mehr vorhanden, wohl aber ist eine deutliche Rinne in der Medianlinie zu bemerken, in deren Tiefe genau median verlaufend eine kleine Leiste hervorspringt. Jenseits der fünften Schlundtasche ist diese Rinne und die in ihr liegende Leiste nicht mehr vorhanden, dort beginnt schon das ziemlich enge, rundliche Darmrohr.

So liegen eigentlich hier zwischen diesen Schlundbogen in der Mitte zwei Rinnen, die durch die mediane Leiste von einander, und durch kleine laterale Leisten von den Schlundbogen selber getrennt sind; zugleich bewirken diese lateralen Leisten, dass die in Betracht kommenden Schlundbogen durch sie unter-

einander und oralwärts auch mit der Copula in Zusammenhang stehen. Dadurch ist eine nicht ganz uninteressante Ähnlichkeit des Verhaltens des Schlundbogenreliefs von *Lacerta* mit dem der Knorpel der Urodelenlarven entstanden. Hier sehen wir, dass die vierten und fünften Bogen durch die eben geschilderte Leiste mit der Copula in Zusammenhang stehen, und ähnlich sehen wir bei jenen Amphibien auch nicht direkt die aboralen Bogen an die Copula herantreten, sondern sich mit ihren medialen Enden aneinander legen, sodass dann schliesslich ein indirekter Zusammenhang mit der Copula und diesen Bogen entsteht. Natürlich darf auf Einzelheiten dieser Vergleich nicht ausgedehnt werden.

Die Entstehung der Rinne braucht nach den früher gegebenen Beschreibungen nicht erklärt zu werden, wohl aber die Leisten, vor allem die mediane. Querschnitte beweisen, dass die Leiste im oberen Abschnitt aus verdicktem Mesenchymgewebe besteht, im unteren Abschnitt findet man aber nicht weit von der Oberfläche entfernt in ihr den ventralen Teil des Perikardialraumes liegen. Nun sahen wir in früheren Stadien in der distalen Kiemenregion das Herz einen Wulst erzeugen. Ich stelle mir die Entstehung des jetzigen Zustandes so vor, dass mit der Weiterentwicklung der unteren Schlundbogen diese an Dicke und Länge zunehmen, gewissermassen das Herz überwachsen, und so von der Rachenhöhle wegdrängen; nur in der Mittellinie, wo die Schlundbogen nicht hinkommen, nach vergleichend-anatomischen Erwägungen (cf. o.) auch kaum hinkommen können, bleibt der ursprüngliche Herzwulst als „Herzleiste“ bestehen.

Jenseits (aboral) der fünften Schlundtasche treten hier recht deutlich die sechsten Schlundbogen als kräftige Wülste auf. Sie sind in ihrer Verlaufsrichtung mehr sagittal gestellt als die oral gelegenen, was zweifellos mit der Enge des Darmrohres an dieser Stelle zusammenhängt. Trotzdem keine sechsten Taschen

diese Bogen aboral begrenzt, stehe ich nach früher gegebenen Erörterungen nicht an, sie doch als Visceralbogen anzusehen (cf. Kallius 97).

Stadium VII, dessen Rekonstruktion in Figur 18 der Tafel abgebildet ist, zeigt eine weitere mächtige Entwicklung der ersten Schlundbogen. Ihre tiefe mediane Einziehung ist nur noch als seichte Furche vorhanden. Sie haben wiederum nach der Mundhöhle zu in sagittaler Ausdehnung eine beträchtliche Verbreiterung erfahren, und zeigen dort nun zwei neben der Mittellinie liegende flache Wülste, die sich von den Schlundbogen selbst durch eine deutliche laterale Furche abgrenzen. Diese rundlichen Wülste an der der Mundhöhle zugewendeten Seite der ersten Bogen haben später besondere Bedeutung für die Entwicklung der Zunge. Die erste Schlundtasche, die schon im vorher beschriebenen Stadium sehr flach war, hat hier eine ähnliche Gestalt und reicht an keiner Stelle des Mundbodens an das Ektoderm, von dem sie durch dicke Bindegewebslagen getrennt ist. Die zweiten Bogen haben im wesentlichen eine ähnliche Gestalt wie die des Stadium VI, nur sind sie schon wieder etwas mehr frontal gestellt, nähern sich also dem ursprünglich beschriebenen Verhalten. Forschen wir nun nach dem planen Feld, das schon mehrfach erwähnt wurde, so sehen wir an seiner Stelle zwischen den ersten und zweiten Bogen in der Medianlinie oral von der immer noch deutlichen medianen Thyreoideaanlage eine kleine buckelförmige Erhabenheit, die lateralwärts in stumpfe Spitzen ausläuft, und sich im Niveau nicht mehr von der hinter ihr gelegenen Copula unterscheidet. Auch gegen die ersten Bogen hin legt sie sich ohne beträchtliche Niveaudifferenz an ihren hinteren Abhang an.

So ist aus dem planen Felde, das unpaar in der Medianlinie lag, ein Tuberculum geworden, das seitlich mit kleinen Spitzen gegen die ersten Schlundtaschen hin verläuft und vorn

und hinten die Höhe der benachbarten Teile ungefähr erreicht hat. Die Ähnlichkeit dieses Höckers mit dem von His an derselben Stelle beim Menschen beschriebenen Tuberculum impar ist evident und infolge dessen soll fernerhin dies Gebilde auch mit dem von His gewählten Namen belegt werden, ohne dass ich mich vorläufig auf die Homologien mit diesem Teile der Säugetierzunge einlassen will.

Die Teile der Copula, an die sich das Tuberculum impar angelegt hat, sind wesentlich kleiner geworden; der starke runde Höcker (Tafelfigur 17) ist verschwunden, an seiner Stelle liegt nur noch eine schmale Leiste, die gegen die zweiten Schlundbogen stärker abgegrenzt ist als vorher. Übrigens scheint der Höcker der Copula nicht immer so schnell wie bei diesem Embryo zu verschwinden und sich zurückzubilden, denn bei einem älteren Embryo, den wir im Stadium IX kennen lernen werden, ist er noch recht wohl ausgebildet. In wieweit derartige kleine Verschiedenheiten, die ich recht häufig bei der Zungenentwicklung fand, auf individuelle Variation, und in wieweit sie auf die Konservierung zurückzuführen sind, konnte bei dem doch verhältnismässig geringem Material nicht mit genügender Sicherheit in jedem Falle entschieden werden; dass aber die Variation häufig eine grosse Rolle spielt, kann wohl behauptet werden.

Die zweiten Schlundtaschen sind vollständig durchgängig, und klaffen recht weit. Die dritten Bogen sind genau frontal gestellt. Auch zwischen ihnen ist die Copula wesentlich kleiner und schmaler geworden. Die vierten, fünften und sechsten Bogen bieten nicht viel neues; die Rinne zwischen ihnen, die in der Tiefe die mediane Leiste recht deutlich zeigt, ist tief und stark ausgebildet. So kommt es, dass auch die laterale Begrenzung der Rinne, die jene Leisten bildet, die die medialen Enden der genannten Bogen verbindet, recht kräftig vorspringt.

Das folgende rekonstruierte, aber nicht abgebildete Stadium VIII schliesst sich nicht ganz ohne Lücke an VII an, lässt aber doch die wichtigsten Veränderungen nach den bisher gewonnenen Kenntnissen verstehen. Diese Veränderungen betreffen vor allem die oralen Gebiete des Mundbodens. Von der Mundhöhle her gesehen, lassen die ersten Bogen keine mediane Spalte mehr erkennen, sie ist nur noch an der ventralen Seite zu sehen, wo sie noch lange bestehen bleibt. Die Bogen sind noch breiter geworden, die sie abgrenzende erste Tasche noch flacher. Das vorher recht gut abgrenzbare Tuberculum impar ist nicht auf den ersten Blick wieder zu erkennen. Es ist bedeutend grösser geworden und der orale Teil, der sich schon im letzten Stadium an die ersten Bogen anlegte, hat sich als breite Leiste zwischen die ersten Bogen in der Medianebene vorgeschoben. Diese stark vorgeschobene Leiste ist zugleich der Grund, warum die mediane Spalte zwischen den ersten Bogen nicht mehr zu sehen ist: sie ist eben durch den vorderen Teil des Tuberculum impar ausgefüllt.

Zu beiden Seiten der langgewachsenen Spitze des Tuberculum, also schon im Gebiet der ersten Schlundbogen liegen die beiden Wülste, deren Abgliederung von dem Niveau dieser Bogen wir im Stadium VII beobachtet hatten, sie haben sich nun an die orale leistenförmige Spitze des Tuberculum impar angelegt von der sie etwas überragt werden.

Ich werde diese seitlichen Hervorragungen der ersten Bogen von jetzt an als „seitliche Zungenwülste“ bezeichnen. Diese Bildungen sind für die Gestaltung der Zunge aller weiter zu untersuchenden Tiere von grosser Bedeutung.

Am hinteren Rande des Tuberculum impar müsste die mediane Thyreoideaanlage zu suchen sein, leider ist aber die Verbindung dieses Organes mit dem Mundboden vollkommen verloren gegangen und auch in späteren Stadien nicht wiederzufinden.

Die zweiten und dritten Schlundbogen zeigen wenig Veränderungen. Ihre Verlaufsrichtung ist aber nun wieder, wie zu Anfang schon, mehr frontal gerichtet, nur im medialen Teil ist der zweite Bogen deutlich aboralwärts gewendet. Die Copula ist auch in diesem Stadium, wie im vorhergehenden, recht schmal und niedrig, bietet auch sonst keine wesentlichen Veränderungen. Die Gebiete der vierten und fünften Bogen haben sich ebenfalls sehr wenig verändert, sodass auf sie nicht näher eingegangen zu werden braucht.

Im folgenden Stadium IX, das sich recht gut an das eben erwähnte anschliesst, betrifft die Hauptveränderung das Tuberculum impar, das schon vorher so eigenartige Entwicklung zeigte (cf. Tafelfigur 19).

Dies Tuberculum ragt als abgerundeter, immerhin ziemlich niedriger Höcker in die Mundhöhle vor; nach vorn läuft es in eine deutliche Leiste aus, die dem spitzen Ende des planen Feldes, das in früheren Stadien schon beschrieben wurde, entspricht. Nach beiden Seiten rechts und links verläuft der Höcker zur ersten Schlundspalte hin und hört ohne scharfe Grenze auf. Nach hinten (nach dem zweiten Bogenpaare hin) endet der Höcker auch zugespitzt und stösst dort an das orale Ende des als Copula gedeuteten Stückes, das im Stadium VI so besonders stark ausgebildet war, sich im folgenden Stadium aber schon wieder verkleinert hatte. Zu beiden Seiten des Tuberculum impar, und etwas nach vorn von seiner dicksten Stelle liegen die schon vorher beschriebenen, nun noch deutlicher gewordenen seitlichen Zungenwülste. Sie sind sowohl gegen das Tuberculum, als auch gegen das Gebiet der ersten Schlundbogen wohl abgegrenzt. Namentlich die Abgrenzung gegen die dem Munde zugewendeten Flächen der ersten Bogen, von denen diese Wülste ja ihren Ursprung genommen haben, ist deutlicher, die trennende Furche am lateralen Rande der Wülste tiefer geworden, wie die Tafelfigur 19 wohl auch gut erkennen lässt.

Im hinteren Abschnitt ist die Trennung der seitlichen Zungenwülste von dem Tuberculum impar nicht so scharf wie im vorderen. Daher macht es dort den Eindruck, als gehörten Tuberculum und Zungenwülste zusammen, ja als wenn die Zungenwülste sogar von dem Seitenrande des Tuberculums entsprängen. Die Verfolgung der einzelnen Stadien zeigt aber den wahren Sachverhalt deutlich, und es ist unnötig, diesen im einzelnen nochmals zu wiederholen.

Die orale Begrenzung der zweiten Schlundbogen ist scharf. Diese Bogen selbst sind stark in die Mundhöhle hineingewölbt und viel kräftiger ausgebildet als in einem der früheren Stadien. Die sie aboralwärts begrenzende zweite Schlundtasche ist spaltförmig und führt noch immer von der Mund-Rachenhöhle nach aussen. Am medialen Abschnitt der zweiten Bogen ist insofern eine Veränderung eingetreten, als sie jederseits durch eine tiefe Furche von der Copula in der Mittellinie abgegrenzt sind. Die Copula selbst ist noch kräftig und deutlich hervorragend; über ihre orale Zuspitzung wurde vorher schon gesprochen. Dadurch, dass die Rinne zwischen dem medialen Rande der zweiten Bogen und der Copula sich jederseits in das Gebiet der dritten Bogen hinein fortsetzt, hängen die zweiten und dritten medialen Bogenenden durch eine Art Leiste zusammen (cf. Tafelfigur 19). Die Verlaufsrichtung der Längsachse der zweiten Bogen ist fast genau frontal, sie bildet also mit der Medianlinie einen rechten Winkel, während dieser Winkel im Stadium VI noch (oralwärts offen) ungefähr 60° betrug. Auf diesen Punkt werden wir im weiteren Verlauf der Entwicklung wohl zu achten haben.

Die Verlaufsrichtung der Längsachse der dritten Bogen ist parallel der der zweiten. Durch die dritte Schlundspalte kommuniziert die Mundhöhle noch mit dem den Embryo umgebenden Medium. Bei keiner von den folgenden Taschen ist dies der Fall. Über die weiteren Bogen ist nichts Bemerkenswertes zu

berichten. Wir werden beim nächsten Stadium erst auf die dortigen Verhältnisse genauer zurückzukommen haben.

Bei dem nun zu schildernden Stadium X sind wieder eine Reihe von wichtigen Veränderungen zu bemerken (Tafelfigur 20). Das beim ersten Blick auffallendste Gebilde ist eine in der Medianlinie vom vordersten Rande der ersten Bogen bis zu den sechsten hin verlaufende Leiste, die in dieser Schärfe bisher auch nicht annähernd ähnlich bestand. Natürlich werden wir sie aus den in dieser Gegend bei jüngeren Stadien befindlichen Bildungen herzuleiten haben; das macht auch nicht allzuviel Schwierigkeiten. Wir beginnen die Schilderung also damit, diese Leiste zu erklären, die übrigen Veränderungen sind nicht allzu bedeutend. Zunächst interessiert uns ihr vorderstes Ende.

Wenn man den Mundeingang betrachtet, die Rekonstruktionen also von der oralen Seite und etwas von oben her inspiert, dann springt sofort in die Augen, dass das vorderste Ende der Leiste weit über den vorderen Rand der ersten Schlundbogen herüberraagt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieser starke Fortsatz als die weiter vorgewachsene Spitze zu erklären ist, die auch in Stadium VIII und IX zu bemerken war. Die Schwierigkeit liegt nur darin, zu entscheiden, ist diese Leiste das nach vorn gewachsene orale Ende des Tuberculum impar, oder ist sie ein medianes nach vorn herausgewachsenes Stück aus der Vereinigungsstelle der ersten Schlundbogen. Wir werden auf diese Frage noch einzugehen haben bei der histologischen Durchforschung der in Rede stehenden Gebiete, immerhin ist es aber wohl nötig, doch auch hier schon zu dieser Frage Stellung zu nehmen. Die Leiste schreitet ungefähr in demselben Maasse fort, als sich im Laufe der Weiterentwicklung die seitlichen Zungenwülste oralwärts hin vergrössern, und während diese unzweifelhaft von dem Gebiete der ersten Bogen, so weit sie mundwärts schauen, abgetreunt werden, so scheint mir der vorderste jetzt so sehr vorspringende Teil der medianen

Leiste doch durch das oralwärts vorgerichtete Vorwachsen der Spitze des Tuberculum impar entstanden zu sein. Auffallend bleibt dabei natürlich der Umstand, dass ein ursprünglich durchaus nicht in diese Gegend gehöriges Gebilde — denn das Tuberculum impar legt sich ja aboral von dem ersten Bogenpaar an — so weit vorwächst, dass es schliesslich sogar diese selber nicht unbeträchtlich überragt. Denkbar wäre wohl noch die andere eben gestreifte Möglichkeit. Man könnte sich vorstellen, dass im vorigen Stadium z. B. das Wachstum der Spitze des Tuberculum aufhört und sich an diese Spitze weiter oralwärts eine Leiste anlegt, die sich aus dem medialen Gebiet der ersten Bogen differenziert, also eine im Gebiet dieser Bogen jetzt auftretende Copula wäre. Theoretisch liesse sich nicht allzuviel gegen eine derartige Auffassung einwenden. Aber die Durchmusterung der Schnittserien spricht gegen die Annahme, dass die vorderen Abschnitte der Leiste aus zwei Abteilungen bestehen, man müsste dann doch zu irgend einer Zeit eine Differenz in der Struktur jener Leiste finden können. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Die Leiste besteht vom Tuberculum impar bis zum oralen Rande hin aus vollständig einheitlichem Gewebe, während deutlich in der Anordnung der Zellen zu beiden Seiten von ihr, also im Gebiet der seitlichen Zungenwülste, erkennbar ist, dass diese sich an den mittleren Abschnitt heranlegen. Dazu kommt, dass in ihr eine Bildung aufzutreten beginnt, die im ganzen Verlauf durchaus einheitlich ist, und deren oral gerichtetes Vorwachsen auch weiterhin zu verfolgen ist, nämlich das Knorpelskelett der Leiste, das als Processus entoglossus dauernd bestehen bleibt. Selbstverständlich haben wir auf dieses Organ später noch genau einzugehen, aber es ist doch nötig im Interesse der Lösung dieser prinzipiell wichtigen Frage, hier schon auf diesen wichtigen Beweispunkt hinzudeuten. Es bleibt also durchaus nichts weiter über, als zu sagen: die orale Spitze des Tuberculum impar ist

in diesem Stadium über die orale Grenze der ersten Bogen in der Medianlinie hinausgewachsen und während dieses Vorganges legen sich daran die sich immer stärker verbreiternden seitlichen Zungenwülste. Damit ist diesem Teil des Tuberculum impar eine mächtige, weit reichende Beeinflussung der Gestaltung der vorderen Mundhöhlengegend zugefallen.

An der Leiste fällt ferner auf, dass sie, wie das auch die Tafelfigur 20 erkennen lässt, an ihrem oralen Ende ungefähr noch einmal so dick ist, wie an dem Ende, wo das Tuberculum an die Copula im vorderen Gebiet der zweiten Schlundbogen angrenzt.

Forschen wir nun nach den übrigen Teilen des Tuberculum, so ist beim Vergleich mit dem Stadium IX, wo es recht gut als rundlicher breiter Höcker entwickelt war, zu bemerken, dass in der Medianebene auch eine Leiste entstanden ist, die nach vorn in die eben beschriebene Leiste übergeht, also keine scharfe Grenze hat. Nur dadurch ist die Leiste des hinteren Teiles des Tuberculum ausgezeichnet, dass sie nicht so stark vorspringt, also niedriger, flacher ist als der vordere Abschnitt. Aboralwärts geht die aus dem aboralen Abschnitt des Tuberculum impar entstandene Leiste kontinuierlich höher werdend in eine auch etwas verbreiterte Leiste über, die zweifellos der früheren gut isolierbaren Copula entspricht, oder wohl besser, aus ihr entstanden ist. Jetzt befinden wir uns im Gebiet der zweiten und dritten Visceralbogen. Weiter aboralwärts geht diese „Copularleiste“ in eine deutlich hervorspringende, nach hinten etwas schmaler werdende Leiste über, die bis zum Ende des Branchialgebietes zu verfolgen ist. Dieses letzte Ende entspricht ganz offenbar jener Leiste, die im Stadium VI genauer beschrieben wurde und die sich dort noch gegen die Copula im Gebiet des zweiten und dritten Bogens gut abgrenzte, was jetzt nicht mehr der Fall ist.

In jenem Stadium brachten wir diese Leiste noch in Beziehung zu unter ihr und zum Teil in ihr liegenden Abschnitten des Gefäßapparates; das ist jetzt nicht mehr gut zugänglich, wir werden später von den dort befindlichen Gebilden zu reden haben, die dem Skelettapparat angehören, und deren Entwicklung wohl die Gefäße von der Nähe des Mundbodens abgedrängt haben.

So sehen wir also in diesem interessanten Stadium eine mediane Leiste das ganze Branchialgebiet durchziehen, die aus drei ursprünglich mehr oder weniger getrennten Stücken zusammengesetzt ist: oral zunächst aus der medianen vorderen Spitze und dem hinteren „Körper“ des Tuberculum impar, dann aus der Copula zwischen dem zweiten und dritten Bogen, und endlich aus einer Leiste im Gebiete der vierten, fünften und sechsten Bogen.

Es liegt nun gewiss nahe, diese mediane Leiste ohne weiteres als Copula der Visceralbogen zu bezeichnen. Wie schon besprochen, dürfte dies aber aus verschiedenen angeführten Gründen Schwierigkeiten haben. Der Zerfall in einzelne Stücke, die sich während der Entwicklung aneinander anlegen, brauchte allerdings kein Gegengrund zu sein, denn auch bei niedrigerstehenden Tieren setzt sich die Copula aus einzelnen Teilen zusammen. Vergleichen wir aber einmal das Relief des Mundbodens dieses Stadiums von *Lacerta* mit den homologen Bildungen bei Amphibien, so weit sie uns durch frühere Untersuchungen bekannt geworden sind, so ergeben sich doch sehr bemerkenswerte Unterschiede¹⁾. Wenn diese Leiste eine Copula sein sollte, dann verhält sie sich ganz anders als bei den Am-

1) Auf die Berechtigung der Übertragung der bei niederen Tieren gebräuchlichen Bezeichnungen des Visceralskelettes auf die Reliefbildungen am Boden der Mundhöhle von *Lacerta*, die allerdings auch zum Teil durch Knorpelbildungen erzeugt werden, brauche ich hier nicht noch einmal einzugehen.

phibien, dort treten die zweiten bis sechsten Bogen an ein kurzes oralwärts gelegenes Stück der Copula heran, während hier vom ersten Bogen an bis zum sechsten die Copula vorhanden wäre, genau so lang wie das ganze Branchialgebiet selbst, sodass die kürzesten Bogen noch direkt zur Copula gelangen. Dieser Zustand würde uns also auf viel niedrigere Zustände, als wir sie bei den Amphibien finden, verweisen. Deswegen wären also schwere Bedenken gerechtfertigt, die Leiste mit einer Copula vergleichen zu wollen, zumal da wir schon bei jüngeren Stadien von *Lacerta* eine gewisse Ähnlichkeit mit Amphibien nachweisen konnten. Dieser hier nicht ganz zu umgehenden Erörterung werden wir später noch weitere Ausgestaltung zu geben haben.

Sehen wir uns nun, oral-aboral in gewohnter Weise vorgehend, die weiteren Veränderungen an.

Die ersten Bogen haben nun statt der früheren Einkerbung im vorderen Rand dort die mediane Leiste, die weit nach vorn vorragt. Nur auf der ventralen Fläche finden wir noch eine leichte Furche, die die beiden Bogen in der Mittellinie trennt. Die beiden seitlichen Zungenwülste sind wohl ausgebildet, lateral sind sie durch eine Furche von dem Bogen, aus dem sie entstanden sind, medial von der medianen Leiste getrennt. Die erste Schlundtasche ist noch gut zu erkennen.

Trotzdem die zum Teil schon beschriebenen Veränderungen mit dem Tuberculum impar vor sich gegangen sind, ist dieses doch immer noch zu erkennen und abzugrenzen. Allerdings verdient es nun nicht mehr seinen Namen, der aber gleichwohl beibehalten werden mag. Die mediane Leiste wurde schon erwähnt, an diese schliessen sich zu beiden Seiten sehr wenig prominierende dreiseitige Flächen, die mit der Basis nach der Medianlinie zu, mit der Spitze den ersten Schlundtaschen zugewendet sind. Beim Vergleich mit Stadium IX ergibt sich, dass das Gebiet des Tuberculum sich etwas lateralwärts ausgedehnt hat, und dass seine Abgrenzung gegen die zweiten

Schlundbogen bei weitem nicht mehr so scharf ist, wie im vorigen Stadium (cf. Tafelfigur 19 u. 20).

Die zweiten und dritten Bogenpaare haben sich kaum verändert. Die zweiten und dritten Schlundtaschen sind durchgängig, ebenso wie nun auch die vierten. Die vierten Bogen sind ausserordentlich kurz und verlaufen in frontaler Richtung. Die fünften Bogen sind die allerkleinsten, sie sind durch eine fünfte Tasche aboralwärts begrenzt, die nicht schlitzförmig wie die anderen ist, sondern eine ründliche Grube bildet. Sie verlaufen nicht frontal, sondern schräg von dorsal-lateral nach ventral-medial. Aboral von ihnen befindet sich noch je ein Wulst auf jeder Seite, der ziemlich genau dorsal-ventral in sagittaler Richtung verläuft. Diese Wülste können entsprechend dem, was ich seiner Zeit beim Säugetier- und menschlichen Kehlkopf (Kallius 97) auseinander gesetzt und oben auch schon einmal erwähnt habe, als sechste Visceralbogen bezeichnet werden, die sich immer deutlicher zu den Arytänoidwülsten umgestalten und später den Kehlkopfeingang begrenzen. Während nun die zweiten, dritten, vierten und sechsten Bogen an ihrer medialen Seite durch einen ziemlich breiten leistenartigen Vorsprung zusammenhängen, der mit dem der anderen Seite dann die zuerst geschilderte mediane Leiste einschliesst (cf. Tafelfigur 20), reichen die fünften Bogen eben wegen ihres geschilderten Verlaufes nicht an diese Verbindungsleisten heran, womit schon gekennzeichnet ist, dass sie eine untergeordnete Rolle spielen, und ihr späteres Verschwinden weiterhin in die Wege geleitet ist.

Durch die mächtig hervorragenden Arytänoidwülste oder sechsten Visceralbogen ist das Lumen des Darmrohres, das früher fast kreisrund war, stark abgeplattet und stellt einen Schlitz dar, der in dorsoventraler Richtung verläuft.

Einen nicht unbeträchtlich weiter entwickelten Zustand stellt die Rekonstruktion des Stadiums XI dar, dessen Abbildung in

Tafelfigur 21 gegeben ist. Trotzdem schliesst es sich aber sehr gut an das eben beschriebene Stadium an. Auch sind jetzt schon die Knorpelanlagen, die in vorhergehenden Stadien in den Schlundbogen recht undeutlich waren, besser abzugrenzen; auf diese wird hier aber zunächst keine Rücksicht genommen, da sie ja im Zusammenhang dargestellt werden müssen. Die hauptsächlichsten Veränderungen betreffen jetzt den oralen und aboralen Teil der Kiemenregion, während die mittleren Partien im ganzen wenig verändert sind.

Immer noch, wenn auch nicht mehr im ganzen Verlaufe gleich deutlich, ist die im vorigen Stadium so besonders ausgeprägte mediane Leiste zu erkennen. Sie geht vom vorderen Rande des Unterkiefers bis zum Kehlkopfseingang hin. Wir werden ihrer bei den einzelnen Gegenden, die zu beschreiben sind, gedenken.

Der erste Schlundbogen, der Unterkieferbogen, ist ganz besonders auffallend verändert. Bisher lag die ganze Region, die wir besprochen haben, ziemlich gut ausgebreitet fast in einer Ebene. Nur im Gebiet der Copula zwischen den zweiten und dritten Paaren der Schlundbogen fiel die Gegend nach hinten etwas ab, sodass der Medianschnitt durch den Mundboden dort die Spitze eines stumpfen Winkels zeigt, der ventralwärts offen ist. Jetzt ist das aber wesentlich anders geworden. Zwar ist der Knick an der eben genannten Stelle noch vorhanden, aber der Unterkiefer ist in seinem vordersten Teil fast rechtwinklig ventralwärts gebogen. Er ist nach vorn schnabelförmig verlängert, und diese Verlängerung weist an seiner obersten Fläche dieselben Eigentümlichkeiten auf, die an dem hinteren Teile des Bogens schon im Stadium X zur Beobachtung kamen. Man sieht also die vorn sich verbreiternde mediane Leiste bis fast zum vordersten Rande des Kiefers reichen; neben ihr liegen die nach vorn fortgeführten seitlichen Zungenwülste, die an der rechtwinkligen Biegung sehr scharf vom Gebiet des

Unterkiefers selbst abgegrenzt sind, während weiter nach vorn, in dem also jetzt neu hinzugekommenen Teile, die Abgrenzung weniger scharf und nur durch eine seichte Furche bezeichnet ist. Der vorderste Teil, der Unterkiefer selbst, ragt jetzt etwas über die genannten Bildungen hervor, was früher nicht der Fall war, indem noch in Stadium X die mediane Leiste den Kiefer nicht unbeträchtlich überragte. Diese rechtwinklige Biegung des Unterkiefers scheint mir besonders bemerkenswert. Sie wird bei etwas älteren Tieren noch stärker, fällt deswegen so auf, weil hierdurch ein Zustand herbeigeführt wird, der sehr wenig ähnlich mit dem des ausgebildeten Tieres ist. Dort liegt der Unterkiefer mit der Längsachse des Tieres parallel, während er hier mit ihr, soweit man bei den gekrümmten Embryonen die Längsachse als Vergleichsmoment benutzen kann, einen rechten Winkel bildet, also an Zustände erinnert, die wir bei Vögeln und bei Säugetieren in älteren Embryonalstadien und bei ausgewachsenen Individuen finden. Ob diese bei Reptilien vorübergehende Stellung (denn schon bei älteren Embryonen finden wir Zustände, die dem ausgewachsenen Tiere gleichen) nur auf mechanische Ursachen zurückzuführen sind¹⁾ oder ob hier phylogenetisch wichtige Momente in Frage kommen, ist zu erwägen. Denkbar wäre schon, dass Reptilienvorfahren einen mehr schnabelförmigen Kiefer besessen hätten, und dass seine in der Längsachse des Körpers gelegene Stellung bei den Lacerten durch Anpassung erworben wäre. Doch wird bei der Betrachtung der bisher beschriebenen Rekonstruktionen ohne weiteres klar, dass gerade die dorsale Fläche der vorderen Mundhöhlengegend sich durch schnelles Wachstum und durch mächtige Neubildungen auszeichnet, sodass diese Knickung wohl allein durch mechanische Ursachen bedingt sein könnte. Solange wir keine weiteren Gründe stammesentwicklungsgeschicht-

1) Rathke (39) hat auf diese Biegung bei der Natter aufmerksam gemacht, und führt sie auf mechanische Bedingungen zurück.

licher Natur haben, dürfen wir diese mechanische Erklärung wohl als allein berechtigte ansehen.

Wir beobachten also eine beträchtliche Verlängerung des Unterkiefers, verbunden mit Verlängerung der auf ihm gelegenen Bildungen, die aus den seitlichen Zungenwülsten und der zwischen ihnen liegenden weit vorgewachsenen Spitze des Tuberculum impar bestehen.

Sehen wir uns nun nach dem Gebiete des aboralen Teiles des Tuberculum impar um, so scheint es, als wenn es jetzt wieder etwas deutlicher abgrenzbar wäre, als in dem vorigen Stadium¹⁾. An der Stelle, wo wir es zu suchen haben, ist die mediane Leiste weniger vorspringend, und seitlich von ihr befindet sich je ein kleines, etwas eingesunkenes Feld, das an der Figur wohl eben noch zu bemerken ist. Im ganzen hat die Stelle die Form eines gleichschenkeligen Dreieckes, dessen Basis auf den zweiten Schlundbogen ruht und dessen Spitze fast bis dorthin in der medianen Leiste reicht, wo sie mit dem ganzen Unterkiefer die rechtwinklige Biegung zeigt. Ähnlich wie im vorigen Stadium ist die Grenze der Gegend des Tuberculum impar gegen die zweiten Bogen mehr verwischt, sie werden in ihrem medialen Abschnitt gewissermassen mit in die Bildung des vorderen Teiles der nun wohl unverkennbaren Zungenanlage hineingezogen. Das zeigt sich ferner auch darin, dass ihre Längsachsen deutlich von hinten aussen nach vorn innen verlaufen, also nach vorn und nach der Mittellinie hin convergieren und einen aboralwärts offenen stumpfen Winkel bilden, während vorher (IX) ein gestreckter, noch früher (VI) ein dort oralwärts offener Winkel vorhanden war. Diese Stellungsänderung ist offenbar mechanisch zu erklären, indem die medialen vorn

1) Dies tritt bei der Vergleichung der Tafelfiguren 20 und 21 nicht so deutlich hervor, wie bei der Betrachtung der Modelle selber, die man von verschiedenen Seiten und bei verschiedener Beleuchtung viel genauer untersuchen kann.

gelegenen Gebiete der Kiemenregion durch ihr rapides Wachstum in der That einen Zug an den hinter ihnen gelegenen Partien ausüben. Auch auf die dritten Schlundbogen erstreckt sich dieser Einfluss.

Im Gebiet dieser zweiten und dritten Bogen ist die mediane Leiste, die aus der Copula entstanden war, nicht mehr ganz so deutlich ausgebildet, aber doch immer noch zu erkennen. Die zweiten und dritten Schlundtaschen sind noch durchgängig. Die vierten Bogen sind sehr kurz und etwas verbreitert. Die fünften Bogen sind nur ganz klein, sodass sie in der Tafelfigur nicht mehr zu erkennen sind. Die vierte Schlundtasche ist ganz schmal, ist aber an dem mir zur Verfügung stehenden Embryo durchgängig

Die sechsten Bogen, die als Arytänoidwülste bezeichnet worden waren, sind breit und dick und legen sich in der Mittellinie dicht an einander, in ganz ähnlicher Art, wie es von mir bei den Säugetieren beschrieben worden ist. Jetzt kann man somit auch bei diesem Tiere von einem wohl erkennbaren Larynx-eingang sprechen; bis zu ihm reicht die im Gebiet der zuletzt besprochenen Schlundbogen wohl ausgebildete Fortsetzung der medianen Leiste. Die höchste Wölbung der Arytänoidwülste steht ungefähr in derselben frontalen Ebene, die durch die fünften Schlundtaschen gelegt werden kann, woraus sich ergibt, dass sie schon auf dem Wege sind, in oraler Richtung vorzürücken.

Im nun folgenden Stadium XII sind Veränderungen vor sich gegangen, die für die definitive Gestaltung der Zunge von allergrösster Bedeutung sind (Tafelfigur 22).

Das Gebiet der ersten Schlundbogen hat im Wachstum alle anderen weit überflügelt. Auf ihm ist nun auch ein Gebilde, das man Zunge nennen darf, wohl abzugrenzen. Bei der Ansicht von der dorsalen, also der Seite der Mundhöhle her, sieht man zunächst die beiden Unterkieferbogen nach der Mittellinie

hin konvergieren. In der Mitte sind sie am vorderen Rande von einander durch eine deutliche Furche getrennt. Die Verlaufsrichtung der beiden Bogen wird angezeigt durch ihren seitlichen Rand¹⁾. Diese beiden Ränder bilden zusammen einen Winkel von ca. 60°. In dem eben beschriebenen jüngeren Stadium beträgt derselbe Winkel ungefähr 100°, während er bei noch jüngeren Embryonen gegen 180° betragen mag. Aus diesen Zahlen ergibt sich schon ein deutliches, oralwärts gerichtetes Hervorwachsen der medialen Teile der beiden Bogen, auf das schon mehrfach hingewiesen wurde, das aber noch nie so rapide vor sich gegangen war, wie in der Zeit zwischen Stadium XI und XII.

Dementsprechend sehen wir nun auch die beiden seitlichen Zungenwülste, die zwischen sich die mediane Leiste fassen, und die im zuletzt geschilderten Stadium vorn an der Grenze in das Niveau der ersten Schlundbogen übergangen, ausserordentlich mächtig vergrößert.

Noch ist die mediane Leiste ebenfalls zu erkennen, aber sie hört ein nicht unbeträchtliches Stück aboralwärts von der erwähnten Incisur, die die beiden Unterkieferbogen in der Mitte abgrenzt, auf deutlich hervorzuragen und verliert sich ganz allmählich in dem medianen Gebiet, in dem die Bogenhälften aneinander stossen. An diese Leiste legen sich die seitlichen Zungenwülste an, die jetzt sehr scharf von dem Gebiet der Schlundbogen durch eine tiefe Furche abgegrenzt sind.

Im Gebiet des ersten Bogens entsteht somit eine mittlere, durchaus zungenförmig zu nennende Hervorragung, die breit dieser Gegend aufsitzt. In der Medianlinie ragt eine leistenförmige Bildung über die an sie grenzenden seitlichen Zungenwülste hinaus, die nach vorn sich verschmälernd zugespitzt zu-

¹⁾ Ausserdem natürlich auch durch die in ihnen gelegenen Knorpelanlagen, auf die ja aber hier noch nicht eingegangen werden soll.

sammen mit der medianen Leiste enden. So kommt also auch eine Art Zungenspitze zustande, die aber nicht über die Unterlage, wie man es sonst zu sehen gewohnt ist, zipfelförmig hervorragt.

Verfolgen wir die Zungenanlage nun nach hinten, so ist an dieser Rekonstruktion besonders deutlich der auch im vorigen Stadium schon gebührend hervorgehobene rechte Winkel, in dem die ganze Zungenanlage ventralwärts umbiegt, zu finden. An dieser Stelle hatten wir noch im vorigen Stadium die Abkömmlinge des Tuberculum impar erkennen können und die jetzt beschriebene Rekonstruktion schliesst sich hier so gut an früheres an, dass wir ebenfalls bestimmt sagen können: wir befinden uns nun im Gebiet des ehemaligen Tuberculum impar.

Auch hier ist wieder, sogar noch etwas deutlicher als vorher, die mediane Leiste zu finden, die sich ganz kontinuierlich an die im Gebiet des ersten Bogens beschriebene anfügt. Dann ist aber ein Fortschritt gegen vorher darin zu bemerken, dass die vorderen medianen Abschnitte des zweiten Visceralbogens vollständig mit hineingezogen sind in die Gegend des Tuberculum. Von diesem Vorgang waren die Anfänge schon im Stadium XI deutlich zu erkennen. Jetzt ist es an der Rekonstruktion nicht mehr möglich zu unterscheiden, welche Teile dieses Abschnittes der Zungenanlage dem Tuberculum, und welche dem zweiten Schlundbogen angehören. Die zweiten Bogen strahlen also, sich medial verbreiternd in die Zunge hinein. Die Verlaufsrichtungen der beiden Bogen jederseits bilden einen aboralwärts offenen Winkel, der spitzer geworden ist, als im letzten Stadium. Der Winkel mag jetzt ungefähr 90° messen. Die dritten Bogen verlaufen den zweiten parallel und sind nur durch eine seichte (zweite) Schlundtasche von ihnen getrennt. Natürlich ist diese Schlundtasche nicht mehr durchgängig und erreicht auch nicht mehr das Ektoderm. Wie im einzelnen der Verschluss der Tasche erfolgt, habe ich nicht genauer feststellen können, da mir Zwischenstadien fehlen. Auch scheint der Verschluss sehr

schnell vor sich zu gehen. Wahrscheinlich legen sich die zu der Tasche zugehörigen Bogen eng aneinander und dort, wo sie sich berühren, verschwindet dann die trennende doppelte Epithellage.

Im ganzen Gebiet der dritten und auch im aboralen Teil der zweiten Bogen ist ausserdem eine für die Zungenanlage äusserst wichtige Falte zu bemerken. Sie verläuft an der Grenze des lateralen und mittleren Drittels des dritten Bogens in einer lateral konvexen Biegung, deren orales Ende noch auf den hinteren Teil des zweiten Bogens übergeht. Dort liegt das orale Ende der Falte weiter lateral als der eben beschriebene Anfang, der sich am hinteren Rande des dritten Bogens befindet. Diese Falte dient offenbar dazu, die Gebiete des dritten und zweiten Bogens, die zur Zungenbildung benutzt werden, von denen, die den übrigen Teil des Mundbodens bilden, abzugrenzen.

Die dritten Schlundtaschen sind nach der Mundhöhle zu ganz flach. Als solider Epithelstrang sind sie noch eine kleine Strecke weit in das Bindegewebe hinein zu verfolgen. Natürlich sind diese Taschen auch nicht mehr durchgängig. Die vierten Bogen sind als irgend wie beträchtliche Wülste nicht mehr zu erkennen, vor allen Dingen deswegen nicht, weil die vierten Taschen verschwunden sind, nur ein solider Epithelstrang zeigt durch seine Verbindung mit dem Epithel der Mundhöhle die ehemalige Lage der Tasche an. Die fünften Bogen und Taschen sind gänzlich geschwunden. Aber in das Gebiet dieser zuletzt genannten Bogenpaare erstreckt sich die aborale Fortsetzung der Falte hinein, die wir im Gebiet des dritten und teilweise auch im Gebiet des zweiten Bogens gefunden haben. Sie grenzt scharf von jeder Seite her ein medianes Gebiet des Bodens der Rachenhöhle ab, das sich kontinuierlich an die vorher bis zum dritten Bogen hinab verfolgte Zungenanlage anschliesst. Am hintersten Ende dieser Region liegt die von zwei rundlichen,

flachen Wülsten begrenzte Öffnung des Kehlkopfes. Da wir diese nach den Betrachtungen, die wir bei Stadium XI angestellt haben, genau in dem Bereich der sechsten Bogen lokalisieren konnten, so finden wir also in den eben genannten Wülsten die sechsten Bogen wieder. Allerdings müssen sich diese, da die ganze Gegend des Aditus laryngis recht stark in das Lumen der Rachenhöhle hervorragt, gehoben, ja sogar oralwärts vorgeschoben haben, denn das rundliche Loch des Aditus liegt nun etwa in der Höhe der vierten Schlundbogen. Hier vollzieht sich also ein ganz ähnlicher Vorgang, wie ich ihn seiner Zeit bei der Entwicklung des Säugetierkehlkopfes beschrieben habe und wie ihn Gegenbaur (92) auch vergleichend anatomisch durch Betrachten der ausgebildeten Formen der verschiedenen Tierklassen erwiesen hat. Der Anfang dieses Vorrückens war schon im vorigen Stadium zu beobachten.

Es scheint bemerkenswert, dass die ganze hintere Wand des Kehlkopfes und auch die vordere des dann aboralwärts folgenden Ösophagus fest mit der anliegenden Schleimhaut verwachsen ist, sodass dort keine Spur eines Lumens zu erkennen ist. Erst nach einer geraumen Strecke zeigt der Ösophagus dann wieder ein Lumen (cf. auch Textfigur 42).

Nicht ohne Mühe lässt sich das nächst ältere mir zur Verfügung stehende Stadium XII mit den eben geschilderten Verhältnissen in Beziehung bringen. Trotz vielfacher Bemühungen ist es mir nicht gelungen, ein Zwischenstadium zwischen XII und XIII zu erhalten, woraus ich zugleich entnehme, dass die Umbildungen ganz ausserordentlich schnell vor sich gehen. Jedoch bei genauer Erwägung und bei Rücksichtnahme auf die Knorpel, von denen bald die Rede sein wird, kommt man wohl über die grössten Schwierigkeiten hinweg.

Bei Betrachtung der Rekonstruktion ist besonders auffallend, dass jetzt die ganze Gegend des Unterkiefers sich mit dem Kehlkopfeingang in die Längsachse des Körpers gestreckt hat. Jetzt

besteht also nicht mehr die vorhin an der Zungenanlage geschilderte rechtwinklige Knickung, sondern die Verhältnisse ähneln nun durchaus denen des erwachsenen Tieres, bei dem der Unterkiefer mit den Teilen des Bodens der Mundhöhle in der Längsachse des ganzen Körpers liegt.

Man kann jetzt sehr wohl schon eine allseitig abgrenzbare „Zunge“ erkennen, die im Vergleich mit den Bildungen des vorigen Stadiums, aus denen sie doch entstanden ist, ziemlich klein ist. Mit diesem deutlichen Zurückbleiben im Wachstum und mit dem nachweisbaren nicht unbeträchtlichen Vor- und in die Länge Wachsen des Unterkiefers selbst, mag die eben erwähnte Streckung wohl zusammenhängen.

Die Inspizierung des vorderen Teiles der Rekonstruktion ergibt, dass die beiden seitlichen Zungenwülste jetzt durch eine tiefe Furche lateral von dem Gebiet des Unterkiefers getrennt sind. Auch am vordersten Ende, wo sie im vorigen Stadium noch undeutlich vom Unterkiefer abzugrenzen waren, sind diese Wülste durch tiefe Furchen getrennt, springen sogar als zwei seitliche Spitzen der Zunge nicht unbeträchtlich über die Unterlage hervor, und überragen die sogleich zu erwähnende, von früheren Stadien her bekannte mediane Leiste. So zeigt die Zunge also hier vorn zwei laterale Spitzen, die als vorderste Teile der Zungenwülste, die sich von dem Boden der Mundhöhle abgelöst haben, aufzufassen sind. Die Furchen, die seitlich die Zungenwülste vom Unterkiefer trennen, konvergieren median- und ventralwärts, sodass nun die Anheftungsstelle der Zunge am Boden der Mundhöhle schmaler ist als am Dorsum linguae. Von einem solchen kann man nun wohl sprechen, denn ähnlich wie im vorigen Stadium setzen sich die Seitenflächen der Zungenwülste rechtwinkelig gegen die ziemlich plane obere (dorsale) Fläche ab, an der die sogleich zu erwähnenden Einzelheiten noch an den früheren Zustand erinnern. Zwischen den beiden Spitzen der Zunge liegt in der Mittelebene die bekannte mediane Leiste,

allerdings nur schwach ausgebildet. Sie verläuft ventralwärts nach dem Boden der Mundhöhle zu und verliert sich in ihm. Während sie in früheren Stadien die seitlichen Zungenwülste vorn überragt, ist dies nicht mehr der Fall, ja sie ist dort sogar an die ventrale Seite der Zunge verlagert worden, da die Zungenwülste gewissermassen über sie hinausgewachsen sind. Aus ihr ist also eine Bildung entstanden, die durchaus dem Frenulum der erwachsenen Zunge entspricht.

Auf dem Rücken der Zunge ist namentlich im hinteren Abschnitt diese mediane Leiste auch deutlich zu sehen, sie ragt aber nicht mehr wie früher über die seitlichen Zungenwülste hinüber, sondern diese liegen mit ihren höchsten Stellen in demselben Niveau mit ihr. Daraus ergibt sich, dass ein beträchtliches Hervorwachsen der Zungenwülste in dorsaler Richtung, also in die Mundhöhle hinein, stattgefunden hat. Im hinteren Teile der Zunge, ungefähr an der Grenze des dritten und vierten Viertels der ganzen Länge (von vorn her gerechnet) ist ein höchster Punkt der medianen Leiste zu erkennen; bis zu diesem steigt die Leiste von vorn nach hinten an, um dann wieder abzufallen. Es liegt nahe diesen Punkt mit der bis zum vorigen Stadium mit ziemlicher Sicherheit zu erkennen vorderen medianen Grenze des Körpers des Tuberculum impar in Beziehung zu bringen; meiner Meinung nach ist man dazu auch berechtigt, wie ich aus genauer Betrachtung der Rekonstruktionen schliesse. An den Abbildungen ist dies natürlich nicht mit derselben Deutlichkeit zu erkennen, denn sonst müsste man zu viel Ansichten der Modelle von verschiedenen Seiten hergeben, was aber kaum ausführbar ist.

Die mediane Leiste ist bis zum Kehlkopfseingang hin zu verfolgen. Dieser liegt, wie erwähnt, in einer Richtung mit dem Verlaufe der Längsachse des Unterkiefers und der Zunge, liegt aber so dicht hinter der Zunge, dass man, wie die Vergleichung mit früheren Stadien ergibt, in denen sich dieser Vorgang schon

vorbereitete, weiterhin ein beträchtliches Vorrücken dieses Organes in oraler Richtung annehmen muss. (cf. Tafelfigur 20—24.)

Da wir in der Mittellinie eine Grenze des Körpers des Tuberculum impar noch angedeutet fanden, haben wir natürlich nachzusehen, ob eine solche sich auch in den lateralen Teilen findet. Dies ist aber nicht mehr der Fall; die seitlichen Zungenränder zeigen von vorn bis zu ihrem laryngealen Ende keine abgrenzbaren Bezirke mehr, höchstens darin, dass eine Verbreiterung des hinteren Endes gegen das mittlere Gebiet wohl zu bemerken ist. Diese gehört allerdings mit einiger Wahrscheinlichkeit dem Tuberculum impar, oder dem Orte, wo es sich in Beziehung mit den zweiten Schlundbogen gesetzt hat, an; davon nachher noch einiges.

Die seitlichen Zungenwülste hatten wir als Derivate der ersten Schlundbogen kennen gelernt. Wir fragen nun, wo sind die zweiten und folgenden Bogen zu erkennen? Zu dem Zweck haben wir zunächst natürlich nach der ersten Schlundtasche zu suchen. Diese ist am oralen Rande der eben erwähnten hinteren Verbreiterung der Zunge zu erkennen, denn dort befindet sich noch eine deutliche Vertiefung (cf. Tafelfigur 24 I.), die nach vorn in die Rinne ausläuft, die die seitliche Begrenzung der Zunge angiebt. Wie die Tafelfigur 24 weiter lehrt, liegt nach hinten von dieser Furche eine kleine Wulstung, vermittels der die Zunge mit der seitlichen Rachenwand in Verbindung steht. Diese kleine Wulstung ist nach hinten durch eine kleine Rinne begrenzt, auf die wieder eine Wulstung folgt, die zur Grenze zwischen Kehlkopf und Zunge geht. Es liegt nahe, die Wulstung hinter der ersten Schlundtasche als zweiten, die von ihr durch die kleine Rinne getrennte Wulstung als dritten Schlundbogen aufzufassen. Dem entspricht aber nicht das Verhalten der hier wohl ausgebildeten Knorpel. In dem hinter der ersten Schlundtasche gelegenen Wulste liegt nicht der zweite Visceralknorpel, sondern dieser liegt in dem letzten

Wulste, der zur Grenze zwischen Zunge und Kehlkopf hinführt. Wenn man an diesen Umstand anlehnend behaupten wollte: weil unter diesem Wulst der zweite Schlundbogenknorpel liegt, muss er auch der zweite Schlundbogen sein, so würde man zweifellos einen grossen Fehler begehen, denn es ist leicht an der Hand verschiedener Rekonstruktionen (cf. auch Textfiguren 52 a—d) nachzuweisen, dass in dieser Zeit der Zungenentwicklung eine beträchtliche Verschiebung oralwärts beginnt, die die Teile der Zunge selbst über jene Knorpelspannen hinausschiebt. Auf diesen wichtigen Vorgang können wir erst später im Zusammenhang eingehen; hier sei eben nur das erwähnt, dass es durchaus unmöglich ist die Lage der Knorpel zu den Gebilden des Mundbodens in der Weise in Beziehung zu bringen, dass man sagt, die über einem der Zahl nach bestimmten Knorpel liegenden Bildungen gehören dem Schlundbogen derselben Zahl an. Wir können in dem Falle nur das eine sagen, dass jene zur Seite der Zunge befindlichen Wülste wohl dem zweiten resp. dritten Bogen angehören können, wenn auch die Lage der Knorpel dagegen zu sprechen scheint¹⁾. Allerdings sind dann diese Bogen ganz ausserordentlich schmal und klein geworden, was aber nicht auffallen darf, da es ja feststeht, dass sie im Laufe der Entwicklung allmählich immer weiter aufgebraucht werden. Ehe wir aber auf die Abkömmlinge der einzelnen Bogen eingehen, haben wir die vorliegenden Bildungen erst genau weiter zu beschreiben.

Auch im aboralen Abschnitt ist die Zunge sehr deutlich durch die vom Dorsum linguae abfallenden Seitenränder von dem übrigen Mundboden und von der eben beschriebenen Gegend geschieden. Die im Stadium XII sich dort anbahnende

¹⁾ Ähnlich wie mit den Knorpeln verhält es sich auch mit den Nerven, die sich ebenfalls in einem so späten Stadium nicht mehr zur genauen Lokalisierung der Schlundbogengebiete eignen. Davon später noch mehr.

Grenze ist also vollständig geworden. An der Seite der Zunge, die nach dem Kehlkopf hinsieht, ist auch ein Abfall von dem im ganzen planen Dorsum her zum genannten Organ vorhanden, der aber nicht so steil ist, wie an den schon beschriebenen Seitenrändern. Dieser hintere Abhang zeigt ausser der schon erwähnten medianen Leiste, die sich bis zum Larynx hin fortsetzt, eine neben ihr auf jeder Seite sagittal verlaufende niedrige Leiste. Von dem lateralen Rande dieser hinteren Zungenfläche, der da liegt, wo sie mit den seitlichen Zungenflächen zusammenstösst, ist die eben erwähnte Leiste durch eine Furche abgegrenzt, sodass diese lateralen Ränder auch wieder nach hinten leistenförmig hervorragen, und man diese Leisten als Randleisten bezeichnen könnte. Die Verlaufsrichtung der Ränder divergiert etwas gegen den Boden der Mundhöhle zu, und ist also nicht parallel der Richtung der soeben genannten Leisten. So zeigt dieses Stadium an dieser hinteren Zungenfläche im ganzen fünf Leisten, die auf der Tafelfigur 24 dargestellt sind.

Aboral von der nun vollständig beschriebenen Zunge liegt der sich stark in die Rachenhöhle vorwölbende Larynx. Sein Eingang schaut als kleines rundliches Loch fast genau dorsalwärts. Er liegt dicht hinter der Zunge, von ihr nur durch ein kleines rundliches Höckerchen getrennt, zu dem, wie das auch die Abbildung gut wiedergiebt, von der seitlichen Rachenwand her zwei schmale Falten herantreten. An diesem medianen Höckerchen endet oral die mediane Leiste der Zunge, die sich dort zugleich etwas verbreitert. Dieses Höckerchen sieht so wie eine kleine rudimentäre Epiglottis aus, deren seitliche Falten den Aditus laryngis zu umgreifen scheinen, an die die Zungenleiste als eine Art Frenulum epiglottidis herantritt. Jedoch will ich diesen Vergleich nicht zu weit ausspinnen, was mir im Hinblick darauf, dass ich nichts absolut Sicheres über die Entstehung und über das konstante Auftreten dieser Bildung sagen kann, auch zu gewagt erscheint. Dass das Höckerchen ein Teil

der ursprünglich zwischen die Arytänoidwülste verlaufenden medianen Leiste ist, scheint mir sicher zu sein; ob die seitlichen Falten jedoch reduzierte Schlundbogen (vierte?) sind, ist äusserst zweifelhaft. Diese Formationen bilden sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung fast vollständig zurück. Die ganze Kehlkopfgegend ist nun durch eine tiefe Furche von der Zunge definitiv getrennt.

Wir haben noch die äusserst wichtige Frage zu beantworten: welche der im Stadium XII beschriebenen Schlundbogen oder sonstige Bildungen sind in den hinteren Abschnitt der Zunge mit hineinbezogen. Wie das Tuberculum impar mit seiner vorderen langausgezogenen Spitze verwendet wurde, ist eben schon ausführlich dargelegt worden. Der hintere Hauptteil dieses Tuberculum und seine seitlichen Fortsätze werden sicher ebenfalls für die Zungenbildung verwendet, und zwar reichen diese letzteren sicher bis an ihren lateralen Rand und enden dort nicht weit oral von der beschriebenen hinteren Randleiste der Zunge. Eine sichere Abgrenzung ist aber nicht zu geben, da auch die histologischen Bilder jener Gegend keine präzisere Differenzierung erlauben wegen der von verschiedenen Seiten hineinwachsenden Knorpel, Muskeln und Nerven. Ferner erscheint es mir zweifellos, dass die im Stadium XII durch die dort beschriebene Falte abgegrenzten Teile der zweiten und dritten Schlundbogen mit für den Aufbau der Zunge verwendet werden, jedoch ist auch hier eine scharfe Begrenzung der einzelnen Bildungen unmöglich, zumal da ja auch im Stadium XII an den medial von jener Falte liegenden Schlundbogensgebieten eine Art Planierung der Oberfläche begann, durch die die Schlundtaschen und somit eine sichere äussere Abgrenzung der einzelnen Bogen illusorisch wird. Dass jene an der hinteren Zungenfläche liegenden Leisten, die lateral von der medianen Leiste zu sehen waren, mit dem Oberflächenrelief der beiden hier verwendeten Schlundbogen, woran

man wohl denken könnte, in Zusammenhang gebracht werden dürfen, sodass die Randleiste dem zweiten, die mediale Leiste dem dritten Bogen gehören, ist wohl mit Sicherheit auszu-schliessen, zumal wenn man die eben erwähnte Planierung dieser Gegend bedenkt, die schon im Stadium XII begann. Ob diese Leisten nur Faltenbildungen sind, die vorübergehende Bedeutung haben, etwa bedingt durch Wachstumsverhältnisse im Innern der Zunge kann ich nicht mit Gewissheit entscheiden. Mit Abdrücken von Reliefbildungen am Dache der Rachen-höhle, woran man wohl auch denken könnte, hängen sie nicht zusammen. Sie haben für die weitere Formgestaltung der Zunge keine Bedeutung, denn sie verschwinden recht bald vollständig.

Die im vorigen Stadium bestehende Verklebung des Öso-phagus ist noch vorhanden.

Die wesentlichsten Teile der Zunge sind nun angelegt und ihrer Herkunft nach sichergestellt; immerhin bestehen noch beträchtliche Unterschiede mit dem ausgebildeten Zustand. Deshalb wurde noch eine Rekonstruktion bei 60 facher Vergrösserung von einem älteren Embryo (Stadium XIV) angefertigt, die in Tafelfigur 25 abgebildet ist.

In diesem Stadium hat die Zunge eine ähnliche Form wie im eben beschriebenen. An der Zunge sind nun zwei deutliche Spitzen vorhanden, die durch weiteres Vorwachsen der freien vorderen Enden der seitlichen Zungenwülste entstanden sind.

Das vorhin noch deutliche Frenulum, das wir aus der medianen Leiste entstehen sahen, liegt als ganz kurzes Gebilde nur auf der Unterseite der Zunge. Ähnlich wie nach vorn die Zungenwülste über die mediane Leiste hinausgewachsen sind, so sind sie es auch auf dem Dorsum linguae, wenigstens in dem bei weitem grössten Teile der Zunge. So kommt es, dass an Stelle einer medianen Leiste eine mediane Rinne zwischen den beiden Zungenwülsten zu sehen ist. Nur im hinteren Teil hat sich die mediane Leiste erhalten und zieht

in bekannter Weise zu dem Kehlkopf hin. Die Rinnen, oder tiefen Furchen, die die Seitenteile der Zunge gegen die lateralen Gegenden des Mundboden abgrenzen, sind tiefer geworden.

Mit dem erwähnten Vorwachsen der Zunge hängt natürlich zusammen, dass der ganze Unterkiefer länger und zugleich spitzer geworden ist. Die Spitze ist dadurch zustande gekommen, dass namentlich die vordersten Teile stark gewachsen sind, was sich auch in der Gestaltung der Zunge selbst deutlich ausspricht.

Jetzt ist es nun kaum mehr möglich, das Gebiet des Tuberculum impar irgendwie sicher abzugrenzen, es müsste denn sein, dass man in dem hinteren Teil der Zunge, dort wo die mediane Leiste noch sichtbar ist, jenes Gebiet wieder erkennt; zwingende Gründe sind dafür aber nicht vorhanden. Eben- sowenig sind jetzt noch erkennbare Schlundbogen am hinteren Teil der Zunge und an den seitlichen Rachenwänden zu sehen.

Am laryngealen Rande der Zunge tritt lateral je eine Spitze deutlich hervor, die sich an der Stelle befindet, wo im vorigen Stadium, das die Hinterseite der Zunge fast rechteckig gestaltet zeigte, die langen Seitenflächen mit der queren Hinterwand zusammenstießen; dadurch ist die für die Eidechsenzunge so ungemein charakteristische Form, mit den nach hinten divergierenden Zipfeln eingeleitet. Nach dem, was beim vorigen Stadium angegeben war, darf man wohl in diesen Zipfeln noch Gebiete der zweiten oder dritten Schlundbogen vermuten.

Der Kehlkopf berührt jetzt nicht nur den hinteren Rand der Zunge, sondern hat sich zwischen die hinteren Zipfel der Organe zwischengeschoben. Das Höckerchen am lingualen Rande des Larynx ist ebenso wie die von ihm ausgehenden Falten verschwunden. Die Verklebung des Ösophagus ist in der Medianlinie teilweise noch erhalten.

Obgleich nun die Zunge des eben bezeichneten Tieres sehr ähnlich der des erwachsenen ist, so habe ich doch noch, um Klar-

heit über die unter der Zunge liegenden Bildungen zu erhalten, eine Rekonstruktion von einem fast ausgebildeten Tier (Stadium XV) gemacht, die in Tafelfigur 27 abgebildet ist. Über diese Bildungen, die mir doch von Interesse zu sein scheinen, habe ich in der Litteratur sehr wenig Angaben gefunden, weswegen ich doch noch auf sie, auch beim erwachsenen Tiere, eingehen muss.

Zunächst will ich die Rekonstruktion beschreiben. Die Zunge hat, von dorsal her gesehen, durchaus die Gestalt wie beim erwachsenen Tiere. Vorn sind die beiden Zipfel deutlich ausgebildet, die auch in der letzten Rekonstruktion schon zu erkennen waren. Diese beiden Zipfel und ein hinter ihnen liegendes beträchtliches Stück des vorderen Teiles der Zunge ragen frei nach vorn hervor. Dieses freie Ende der Zunge ist annähernd so gross, wie beim erwachsenen Tier. Es ist in seinem unpaaren Abschnitt deutlich rinnenförmig, ebenso wie noch ein kleiner Bezirk des festgewachsenen Teiles der Zunge.

Den Rand der Rinne bildet der Rand der Zunge, der fast zugespitzt erscheint. Der darauf folgende Abschnitt der Zunge zeigt keine Rinne, sondern ist im Gegenteil schwach in frontaler Richtung gewölbt. Die hinteren beiden Zipfel der Zunge ragen jetzt als abgerundete Gebilde nach hinten stark hervor und umfassen den Kehlkopfseingang, wie beim erwachsenen Tier. Der Zungengrund, soweit er unpaar ist, zeigt wieder eine leichte Rinne, die aber flacher ist, als die im vorderen Teil beschriebene¹⁾.

Zwischen dem hinteren Ende der Zunge und dem Kehlkopf ist nur ein schmaler Spalt, in dem keine Reste der Copula (der medianen Leiste) mehr zu sehen sind. Der Kehlkopf ist

¹⁾ Die vorderen und hinteren dorsalen Rinnen der Zunge sind auch in der Tafelfigur, die eine Seitenansicht der Rekonstruktion giebt, wohl zu erkennen.

also noch näher an den hinteren Zungenrand herangerückt, als bei dem zuletzt beschriebenen Stadium. Auch in diesem Punkte ist die Ähnlichkeit dieses Embryo mit dem Zustande des erwachsenen Tieres vollkommen.

Betrachten wir nun die Unterseite der Zunge, so ist an ihrem vollständig freien Teil, soweit er unpaar ist, dort, wo die untere Fläche mit dem Seitenrande der Zunge zusammenstösst, eine seichte Furche zu bemerken, die der Längsachse der Zunge parallel verläuft und auch auf den angewachsenen Teil der Zunge hin zu verfolgen ist; dort wird sie namentlich im hinteren Drittel der Zunge sehr deutlich und tief.

Nimmt man nun den freien Teil der Zunge in die Höhe, so sieht man unter ihm eine bemerkenswerte Bildung. Der fest gewachsene Teil der Zunge ist durch je eine nach der Mittellinie hin ventralwärts konvergierende Furche von den seitlichen Teilen des Mundbodens abgegrenzt; dadurch ist also die ventrale Fläche der Zunge viel schmaler als das Dorsum. Diese Falten hören nun nicht, wie man vermuten sollte, unter dem freien Teil der Zunge auf, sondern sind noch ein beträchtliches Stück nach vorn hin zu verfolgen; sie verlaufen oralwärts und ventralwärts konvergierend, und hören, dicht neben der Mittellinie liegend, ein beträchtliches Stück von der Spitze des Unterkiefers entfernt auf (cf. Tafelfigur 27).

So wird unter dem freien Teil der Zunge ein nach vorn spitz in dem Mundboden verlaufendes Gebilde abgetrennt, das nach hinten in den Körper der Zunge übergeht, da dieselbe Furche, die jederseits den festgewachsenen Teil der Zunge abgrenzt, auch diesen vorderen Abschnitt, der unter der Zungenspitze liegt, von dem übrigen Mundboden trennt. Aboralwärts hört am festgewachsenen Teil der Zunge die eigenartige Bildung nicht vollkommen auf, sondern ist in die untere Fläche der Zunge hin zu verfolgen, wo sie durch eine mehr oder weniger gut entwickelte Furche vom Körper der Zunge abgeschieden

ist. Die Tafelfigur zeigt diese unter der Zunge liegende Formation recht gut, sowie auch, da sie eine Seitenansicht der Rekonstruktion giebt, den ganzen Verlauf der eben beschriebenen Furche an der seitlichen Unterfläche der Zunge; im hintersten Teile der Zunge ist sie nicht mehr vom Zungenkörper abzugrenzen. Die Textfigur 47 zeigt einen Querschnitt dieses Organes im Gebiet des vorderen freien Teiles der Zunge; Textfigur 50 und 51 zeigt je einen Querschnitt durch den hinteren festgewachsenen Körper der Zunge und lässt deutlich die eben beschriebene Furche am unteren Umfang des Seitenrandes der Zunge erkennen. Diese drei Textfiguren sind von dem Embryo, dessen Zunge in Tafelfigur 27 (Stadium XV) abgebildet ist. Textfigur 46 ist ein Querschnitt der Zunge des erwachsenen Tieres in ähnlicher Gegend angelegt, wie der des Embryo von Textfigur 51.

Zweifellos ist in diesem Gebilde das vorher beschriebene *Frenulum linguae* enthalten, das man sich auch durch Aufheben und Anziehen der Zungenspitze sichtbar machen kann. Aber so weit ich mich an meinem, in diesen älteren Stadien nicht ganz lückenlosen Material, unterrichten konnte, werden auch Teile des Mundbodens, oder richtiger gesagt des Mundbodens und der Zunge (denn, da die Zunge, wie wir gesehen haben, sich aus bestimmten Teilen des Mundbodens entwickelt, ist ursprünglich keine Trennung dieser beiden Abschnitte vorhanden) zu seiner Bildung verwendet; nach hinten geht es ja auch direkt in den Seitenrand der Zunge über.

Man kann sich die Entstehung dieser Bildung ungefähr folgendermassen vorstellen: Zunächst bilden sich in einem Stadium, in dem die Zunge noch platt dem ganzen Mundboden aufliegt, die beiden tief einschneidenden Furchen aus, die die Seitenränder der ganzen Zungenanlage scharf von den lateralen Gebieten des Mundbodens trennen. Dann beginnt das Verwachsen der Zungenspitzen, das aber wohl nicht genügt, um

die Zunge vorn so frei werden zu lassen, wie es nötig ist; der unpaare vordere Teil der Zunge wird auch noch frei und zwar geschieht das wohl durch eine oral-aboralwärts unter der Zunge parallel mit dem Dorsum linguae nach hinten vorwachsene Einbuchtung, die ein gewisses Stück weit Teile der Zunge vom Mundboden trennt, die früher unter dem festgewachsenen vorderen Abschnitt der Zunge lagen. Natürlich kann man mit demselben Rechte sagen: durch diesen Prozess werden Teile des Mundbodens von der Zunge abgetrennt, denn eine Grenze zwischen dem unter der Zunge liegenden Teil des Mundbodens und der Zunge selbst giebt es zu jener frühen Zeit nicht. Selbstverständlich werden die Furchen, die die Seitenränder der festgewachsenen Zunge vom seitlichen Mundboden trennten, nun den unter der freien Zunge liegenden Mundbodenabschnitt auch lateral von den übrigen Gegenden des Bodens abtrennen. So entsteht unter der Zunge ein seitlich scharf abgegrenzter medianer Bezirk, der nach hinten in den festgewachsenen Teil der Zunge übergeht, an dem die Abgrenzung vom Körper nur unvollkommen und nur seitlich an ihren Rändern durch jene vorher beschriebene Furchen vor sich gegangen ist. Diese Erklärung giebt vollständigen Aufschluss über die Entstehung der merkwürdigen Bildung, bei der natürlich neben dem eben geschilderten Vorgang auch noch Wachstumsvorgänge mitspielen, die man aber kaum Schritt für Schritt verfolgen können, ebensowenig, wie die im erwähnten Faltenbildungsprozess.

Beim erwachsenen Tier ist die in Rede stehende Formation nicht in derselben Masse ausgebildet; prinzipiell dieselbe Bildung ist vorhanden, aber sie ist nicht gleich mächtig entwickelt, woraus man vielleicht schliessen kann, dass man es hier mit einem reduzierten Organ zu thun hat. Am besten kann man es beim ausgewachsenen Tier beobachten, wenn man die Zungenspitze mit der Pincette aufhebt und nach vorn und oben

zieht. Dabei werden die Seitenränder der Bildung stark angezogen und zwischen ihnen entsteht dann eine sehr deutliche mediane Rinne, die im Ruhezustand nicht so ausgebildet ist. Meiner Ansicht nach hängt diese Bildung nun mit der Scheidenbildung, die wir an der Zunge verschiedener Saurier finden, zusammen und man kann sie wohl als vorderes Ende einer rudimentären Scheide der Eidechsenzunge bezeichnen.

Bei *Anguis fragilis* habe ich auch geradezu beobachten können, dass die kontrahierte, d. h. zurückgezogene Zunge auf der Unterseite in diese Bildung des Mundbodens eingeschoben ist. Den Lacertiden fehlt die Zungenscheide nicht vollständig, wie gewöhnlich angegeben wird, sondern sie ist nur rudimentär entwickelt.

Hierher gehören zweifellos auch die sehr interessanten Bildungen z. B., die Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern (84) bei *Phrynosoma cornutum* beschrieben hat.

An zwei Exemplaren dieser Species aus der Sammlung des hiesigen zoologischen Instituts, deren Ansicht mir Herr Geheimrat Professor Ehlers freundlichst gestattet hat, konnte ich am geöffneten Maule des Tieres die Verhältnisse der Zunge untersuchen. Zu beiden Seiten der Zunge liegen zwei Wülste, die hinten mit dem Grunde der Zunge zusammenhängen und mit ihr fast den ganzen Boden der Mundhöhle ausfüllen. Nach vorn spitzen sich diese Wülste schmaler werdend zu und verlieren sich im Mundboden neben dem *Frenulum linguae*. Ganz ähnlich so schildert auch Prinz Ludwig Ferdinand diese Zunge und die von ihm als Nebenzungen bezeichneten Wülste.

„Dieselben sind an der Zungenwurzel mit der mittleren Hauptzunge innig verbunden, trennen sich aber weiter vorn an der Zunge in der Weise, dass drei selbständige Abteilungen entstehen, welche nur in der Tiefe einen Zusammenhang haben.“ Seine Abbildungen beweisen deutlich, dass diese „Nebenzungen“

nichts weiter sind als jene von mir geschilderten Scheidentelle, die bei diesem Saurier sich weiter nach hinten von der Zunge emanzipiert haben und als scheinbar selbständige Bildungen mächtig hervorragen. Vorn vereinigen sich die Nebenzungen unter dem freien Teil der Zunge zu einem unpaaren medianen Gebilde, das im Querschnitt fast genau dieselbe Gestalt aufweist wie meine Textfigur 47 (cf. Ludwig Ferdinand; Tafel 17, Figur 5). Bei *Phrynosoma* sind diese Nebenzungen als Teile der Zunge noch dadurch charakterisiert, dass sie in den Gebieten lateral von der eigentlichen Zunge Papillen und Drüsen tragen, genau wie diese selbst¹⁾. Die Entwicklung der Zunge von *Phrynosoma* würde, davon bin ich fest überzeugt, zunächst ganz ähnlich dem Gange sein, den die Zunge von *Lacerta* einschlägt; später würden dann diese Nebenzungen als in gewissem Sinne selbständig gewordene Teile der Zungenanlage genau in derselben Weise sich von dieser abgliedern, wie die so rudimentäre Scheide von *Lacerta muralis*. Auf die übrigen Scheidenbildungen, die bei Reptilien vorkommen, hier näher einzugehen, ist mir leider wegen Materialmangel versagt.

Bei der Besprechung der Muskulatur, die auch bei *Lacerta* Beziehungen zu der Scheide hat, wie in natürlich äusserst verstärkter Masse bei *Phrynosoma*, werden wir auf diese interessante Gebilde noch einmal zurückkommen.

So haben wir die Entstehung der äusseren Form der Eidechsenzunge in ziemlich lückenloser Reihe verfolgen können.

1) Besonders interessant erschien mir bei der Betrachtung des Bildes des Mundhöhlenbodens dieses Tieres, dass der Wulst, der am hinteren Zungenrande sich lateral aus den beiden „Nebenzungen“, median aus der eigentlichen Zunge zusammensetzt, noch weiter aboral zu verfolgen ist, indem sich die lateral von den „Nebenzungen“ liegenden Furchen noch ein beträchtliches Stück bis über die Höhe des Aditus laryngis hinaus nach hinten verfolgen lassen. So sieht es aus, als wenn Zunge und Kehlkopf auf einem breiten Wulst des Mundbodens aufsitzen, der nach vorn unter der Zungenspitze aufhört. Dies erinnert ausserordentlich an jene sublinguale Wulstbildung, die wir bei *Pelobates* z. B. fanden, die auch noch weit aboral von der Zunge zu verfolgen war.

Leider stand mir von übrigen Reptilien nicht genügend Material zur Verfügung, dass ich Vergleiche anstellen könnte.

Nur von *Anguis fragilis*, die, zur Gruppe der *Brevilinguia* gehörig, einen etwas anderen Typus der Zunge zeigt, standen mir einige Embryonen zur Verfügung. Eine Rekonstruktion ist in Tafelfigur 28 abgebildet, diese, wie andere Stichproben, die gemacht wurden, zeigen, dass die Entwicklung der Zunge offenbar in ganz ähnlicher Weise verläuft, wie bei *Lacerta*.

Das abgebildete Stadium ähnelt so sehr dem von *Lacerta* beschriebenen, dass ich hier von einer Beschreibung absehen kann. Einige Bemerkungen enthält die Erklärung der Figuren.

Litteratur.

Die Litteratur über die Entwicklung der Eidechsenzunge ist ausserordentlich dürftig. In allerneuester Zeit hat Bayer (99) eine Schilderung dieser Verhältnisse gegeben, aber auch diese sind sehr mangelhaft, wenigstens nach dem im morphologischen Jahrbuch mitgeteilten Auszug seiner ausführlichen Arbeit. Ich will die kurzen Bemerkungen im Originaltext wiedergeben. „Die Grundlage der Zunge bilden ihre von einer Schleimhaut überzogenen Muskeln. Aber zur Zeit, wo sich die Zunge zu bilden beginnt, sind die Elemente ihrer beiden Hauptmuskeln von dem künftigen *Dorsum linguae* noch ziemlich entfernt.“ Der erste Teil des Satzes ist in der Fassung durchaus unrichtig, denn die ersten Formverhältnisse des Mundbodens, aus denen sich die Zunge entwickelt, haben mit Muskelanlagen gar nichts zu thun.

„Die erste Spur dieses *Dorsum linguae* ist in dem Stadium, wo der Zellenstrang von Bemmelen in die Unterkiefergegend schon eingedrungen ist, nur unterhalb der medianen Rinne zwischen den beiden Hälften des ersten Kiemenbogens zu suchen, wo z. B. bei zweitägigen Embryonen (nach der Eiablage) das Epithel stets mächtiger zu sein pflegt. Diese elementare, „Zunge“

fand ich einmal nur in sieben Querschnitten einer und derselben Serie. Aber schon etwa nach einem Tage hat das künftige Dorsum linguae die Form eines Längswulstes, am sechsten Tage nach der Eiablage ist dieser Längswulst durch eine mediane Rinne in zwei parallele Wülste geteilt, noch später (etwa am achten Tage) sehen wir auf der Oberfläche der Zunge drei Längswülste und zwei Furchen. Seit dieser Zeit ist die Zunge auch schärfer vom Mundhöhlenboden abgegrenzt. Nur die vordere Spitze der Zunge ist zu dieser Zeit noch immer einfach, ungeteilt und dazu am Mundhöhlenboden fest angewachsen. Erst bei neuntägigen Embryonen fand ich statt der unpaaren Spitze der Zunge zwei kleinwinzige Auswüchse — die künftigen Spitzen der gabelförmig geteilten Eidechsenzunge. Ihr ferneres, ziemlich rasches Wachstum (nach vorn) erklären uns zahlreiche im Gewebe der Spitzen eingebettete Blutgefässe. Unser Bild zeigt deutlich, dass diese beiden Spitzen nicht aus einer paarigen Anlage hervowachsen (Leydig); die allererste Anlage der Zunge ist freilich paarig, aber das hat mit den künftigen Spitzen derselben gar nichts zu thun.“ Von dem zuletzt beschriebenen „Stadium ist es schon zur fertigen Zunge nicht weit; es erscheinen auch hinten die beiden lateralen Zipfel und die Zunge hat also ziemlich bald — ich fand es schon am achzehnten Tage — ihre bekannte äussere Form. Ihre Oberfläche ist nicht nur gerunzelt, sondern auch immer im ganzen ausgehöhlt. In ihren hinteren Partien ist die Zunge niedriger als breit, nach vorn hin verhältnismässig etwas höher; das Frenulum linguae wird schmaler und schmaler, bis endlich (an Querschnitten) oberhalb derselben der freie Vorderteil der Zunge gelagert ist. In jüngeren Stadien (z. B. bei neuntägigen Embryonen) reicht das Frenulum linguae knapp bis zu den beiden Vorderspitzen der Zunge.“

Obgleich ich zugeben muss, dass mir manches an dieser Darstellung unklar geblieben ist und auch durch die Abbildungen nicht klarer geworden ist, glaube ich nach dem, was ich ver-

standen habe, doch sagen zu können, dass Bayer sehr wesentliche Punkte der Zungententwicklung übersehen und falsch verstanden hat. Ich glaube nicht, dass es nötig ist, auf Einzelheiten seiner Arbeit näher einzugehen, ich darf wohl auf meine Schilderungen, eventuell auf die am Schlusse gegebene Zusammenfassung verweisen. Auch meine Darstellung der Eidechsenzunge, halte ich nicht für widerlegt durch die eigenartigen Angaben des Verfassers. Soweit ich sehen kann, hat Bayer nicht nach Rekonstruktionen gearbeitet, sondern nur nach Schnitten und wohl nach makroskopischen Präparaten des Mundbodens älterer Embryonen. Natürlich können derartige Präparate die Rekonstruktionen teilweise ersetzen, aber bei jüngeren Embryonen ist eben ohne Rekonstruktionen gar nicht auszukommen; nur diese zeigen uns die Entstehung der Zunge in allen ihren Teilen. Aus der Betrachtung der Schnitte allein ist ein völliges Verständnis der Formen bei diesen komplizierten Verhältnissen absolut unmöglich. Zudem halte ich es für unbedingt erforderlich, dass die gesamte Kiemenregion in Betracht zu ziehen ist, denn wenn eine Abgrenzung der Zunge zu erkennen ist, dann ist es viel zu spät sagen zu können, welche Bezirke Material für dies Organ geliefert haben.

Entwicklung und Lage der Knorpelbildungen.

Auf die allererste Anlage der Knorpel ist hier nicht nötig einzugehen. In einem Stadium, das etwas jünger ist als Stadium XI, sind schon Knorpelanlagen deutlich zu erkennen, jedoch im Zusammenhang nicht so scharf abgrenzbar, dass eine gute Rekonstruktion davon gemacht werden könnte. Sehr früh ist in der Mittellinie, also in der Gegend der Copula eine verdickte Zellmasse zu erkennen, die als Anlage des dort später vorhandenen starken Knorpels zu deuten ist; soviel ich sehe, hat diese nur lockeren Zusammenhang mit den in den Schlund-

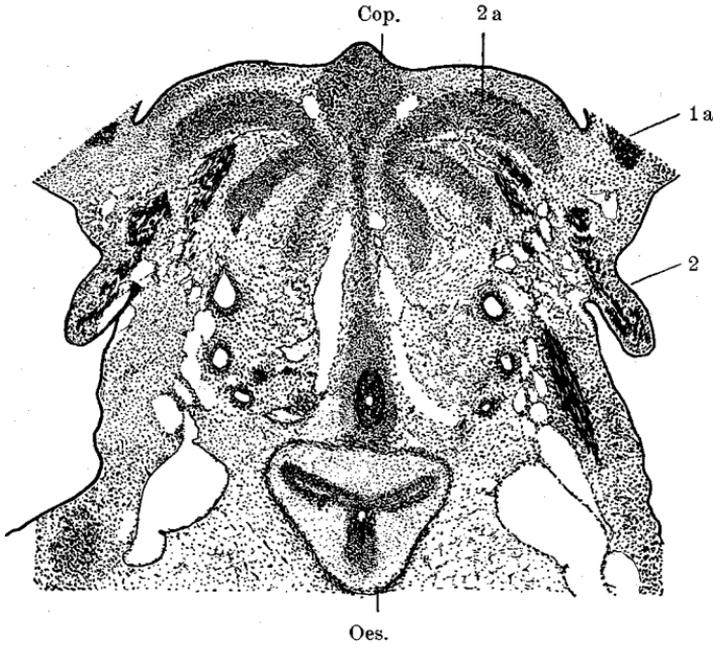
bogen selber auftretenden Zellenhaufen. Nach hinten erstreckt sich diese Copulaanlage bis an das Epithel der medianen Leiste, die im Gebiet der aboralen Schlundbogen, z. B. in Stadium IX, beschrieben und in der dazu gehörigen Abbildung (Tafelfigur 20) deutlich ist. Sie liegt dem Epithel dort so dicht an, dass eine deutliche Grenze bei der Schnittrichtung, die bei diesen Stadien gewählt ist, kaum zu sehen ist.

Recht gut abgrenzbar ist das Chondroblastem der Kiemenknorpel in Stadium XI, wo die wesentlichen Teile des Skelettes schon zu erkennen sind. Ausser der Knorpelanlage im Unterkieferbogen sind in den folgenden drei Bogen ebenfalls derartige Anlagen zu bemerken. Diese vereinigen sich nach der Mittellinie zu mit der vorher schon erwähnten Copulaanlage, die immer noch bis an die vorhin erwähnte Stelle des Mundbodenepithels heran reicht (Textfigur 42). In den fünften Schlundbogen sind keine deutlich erkennbaren Chondroblastemmassen zu sehen, wohl aber in den Arytänoidwülsten (sechsten Schlundbogen) sehr beträchtliche Mengen davon. Diese hängen zweifellos mit dem aboralen Ende der Copulaanlage kontinuierlich zusammen; auf sie soll fernerhin aber keine Rücksicht weiter genommen werden, da dieses Gebiet zu sehr ausserhalb des Bereiches der Arbeit liegt.

Von dem Stadium XI wurde eine Rekonstruktion der Knorpelanlagen der in Betracht kommenden Gegend gemacht (Tafelfigur 23). Immer noch ist keine Knorpelgrundsubstanz zu erkennen, aber die Abgrenzung des Chondroblastems ist recht scharf und deutlich, sodass die Umrisse gut gezeichnet werden konnten. Im ganzen sind die Formen der Anlagen durchaus ähnlich den früheren Stadien, sodass auf ihre Rekonstruktion wohl verzichtet werden konnte.

Die Tafelfigur 23 zeigt eine verkleinerte Abbildung der Rekonstruktion; fortgelassen sind die lateralen Teile des Skelettapparates, so z. B. seine Beziehungen zum Schädel u. a. m.

Die Meckelschen Knorpel sind als rundliche Stäbe, die vorn nicht zusammenhängen, zu sehen. Die Knorpel der zweiten, dritten und vierten Bogen haben das gemeinsame, dass sie in



Textfigur 41.

Frontalschnitt durch die Kiemengegend eines Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XII). Zur Veranschaulichung der Lage der Knorpelanlagen. Die obere schwarze Linie ist das durchschnitene Epithel der Oberfläche der Zungenanlage. Der mediane Höcker ist der Querschnitt der medianen Leiste ungefähr im Gebiet der zweiten Bogenpaare. 2 bezeichnet den Zipfel der aussen am Embryo sichtbaren zweiten Bogen. Unter der medianen Leiste liegt der mächtige Körper der Copula (Cop.) der ebenso, wie alle anderen Visceralskelettanlagen aus Chondroblastengewebe besteht. Von diesem Körper geht ein feiner Strang verdichteten Gewebes, das sich nicht vom Chondroblastengewebe unterscheidet, zum quer getroffenen Kehlkopflumen. Zu beiden Seiten der Copula liegen die schräg (nicht genau längs) getroffenen Anlagen der zweiten, dritten und vierten Visceralknorpelpaare. Nur der zweite ist mit 2a bezeichnet. Oes. Querschnitt des Oesophagus, dessen Lumen teilweise verklebt ist. Sonst liegen in dem Gewebe Querschnitte von Arterien, Venen und Muskeln. Der Knorpel des ersten Bogens ist nur angeschnitten (1 a).

Vergrößerung ca. 1 : 70.

ihren medianen Teilen untereinander und mit der gleichzuschildernden Copula zusammenhängen. Der zweite Knorpel läuft zu diesem Vereinigungspunkte in einem, starken dorsalwärts konvexen Bogen, während die übrigen Knorpel nahezu gestreckt

verlaufen. Die vierten Knorpelpaare sind bei weitem die kürzesten und sind auf dem Bilde auch in ganzer Ausdehnung zu sehen, während die andern Paare abgeschnitten sind. Die Lage dieser drei letzten Knorpelpaare ist aus der Textfigur 41 zu ersehen.

Die Copula ist ein voluminöses Gebilde, das aus drei verschieden gestalteten Teilen besteht. Natürlich ist sie histologisch durchaus einheitlich und wird nur für die Beschreibung in diese Abschnitte zerlegt. Ihr hinterer, sehr dicker Teil, der als Körper bezeichnet werden mag, hat einen nahezu runden Querschnitt. Seine Grössenverhältnisse sind in der Textfigur 41 deutlich zu sehen. Nach vorn von dem Körper erstreckt sich ein langer, immer dünner werdender Fortsatz, der in seinem ganzen Verlauf ebenso wie der Körper selbst in der medianen Leiste liegt, die bei der Beschreibung der äusseren Form dieses Stadiums erwähnt wurde. Das orale Ende des Fortsatzes liegt 0,5 mm von der äusseren Spitze des Unterkiefers entfernt. Wir haben es natürlich hier mit der Anlage des Processus entoglossus zu thun.

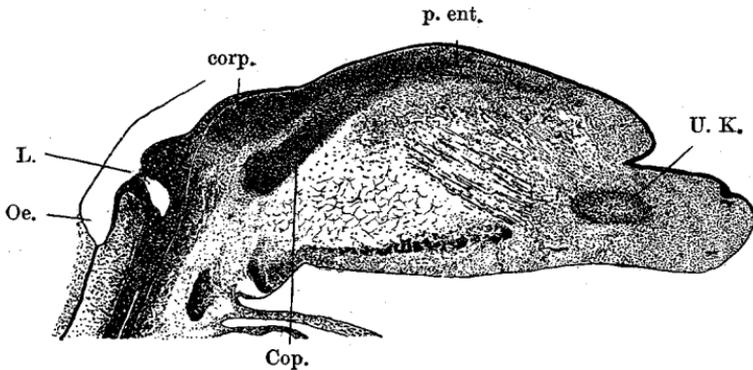
Ausserdem geht von dem Körper ventralwärts eine breite, längliche Platte hinab, die zum Ansatz der vorher genannten Bogenpaare dient. Da wo diese Bogen ansetzen, ist diese Platte nicht von ihnen geschieden; wir haben hier ein durchaus einheitliches Chondroblastengewebe vor uns, das einzelne Gliederungen nicht erkennen lässt. Ventralwärts von den Bogen geht die Platte in zwei stumpfe Zipfel aus, die Muskeln zum Ansatz dienen.

Schliesslich besitzt die Copula noch einen dorsal von den Bogen gelegenen Fortsatz, der vorher schon beschrieben wurde, der bis an das Epithel der aboralen Kiemenregion reichte und dort mit den in den Arytänoidwülsten gelegenen Knorpelanlagen zusammenhängt (cf. Tafelfigur 23).

Die Textfigur 42 zeigt einen Medianschnitt der Copula von einem durchaus ähnlichen Stadium, an dem der Körper, der

Processus entoglossus, die Platte mit ihrem hier natürlich abgerundeten Ende und der Zusammenhang mit dem Kehlkopfengang zu sehen ist. An der einen Zeichnung der Rekonstruktion ist das alles nicht so deutlich zu machen, man müsste die Rekonstruktion sonst von verschiedenen Seiten her zeichnen.

Es mag noch darauf hingewiesen werden, wie die Copula mit ihren anhängenden Bogenpaaren im Körper des Embryo



Textfigur 42.

Medianschnitt durch die Kiemengegend (Zungenanlage) von einem Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XIIa) zur Veranschaulichung des Verhältnisses der medianen Partien der Copula des Visceralskelettes. Die Zunge ist vorn schon recht deutlich durch eine Falte abgegrenzt. Am Rücken der Zunge liegt der als verdichtetes Bindegewebe kenntliche Processus entoglossus (P. ent.), dicht unter dem Epithel. Er geht zum Kehlkopf zu in den hinteren Wulst des Körpers (corp.) der Copula über, von dem am Larynx entlang das verdichtete Bindegewebe weiter zieht. Als direkte Fortsetzung des Processus entoglossus nach unten hinten erscheint die Platte der Copula (cop.), an die die drei Knorpelpaare (2-4) ansetzen, die hier natürlich nicht im Schnitt getroffen sind. Vorn unter der Spitze der Zunge liegt der angeschnittene Unterkieferknorpel, von dem Fasern des Musculus genioglossus in die Zunge einstrahlen. Die an der unteren Peripherie des Schnittes liegenden quergetroffenen Bündel gehören dem Musculus mylohyoideus an. Der Aditus laryngis ist mit L. bezeichnet; ein Lumen ist nicht vollständig getroffen. Die dorsale Wand des Ösophagus (Oe.) ist als einfache schwarze Linie gezeichnet. Unter dieser liegt die verklebte Stelle dieses Organes.

orientiert ist. Betrachtet man die Rekonstruktion von der Seite her und stellt man die Knorpel des Unterkiefers horizontal, dann bildet der Processus entoglossus mit der Horizontalen einen oral offenen spitzen Winkel; das Ende des Processus liegt dabei etwas dorsal über der horizontalen Ebene; die Platte der Copula steht nahezu im rechten Winkel zu dem Verlauf des Processus entoglossus und ganz ähnlich so verlaufen auch die sich an die

Platte anlegenden Bogenpaare. Auch im Knorpelskelett ist also der beinahe rechtwinklige Knick zu bemerken, der vorhin bei der Besprechung der Entwicklung der äusseren Form der Zunge erwähnt wurde. Nachher ändert sich bekanntlich dieses Verhältnis, indem diese Gegend gestreckt wird, und an späteren Stadien sehen wir, wie ich im voraus bemerken will, die Bogenpaare mit dem Processus entoglossus und den Unterkieferknorpeln annähernd in einer Ebene liegen.

Die Änderungen, die das Schlundbogenskelett weiterhin durchzumachen hat, sind im grossen und ganzen recht geringförmig.

Im Stadium XIII ist schon Knorpelgrundsubstanz zu erkennen, die nun natürlich die Abgrenzung der Bildungen sehr erleichtert. Von diesem Stadium und von St. XIV wurde eine Rekonstruktion angefertigt; die letztere ist in der Tafelfigur 26 abgebildet.

Die Lage der Teile zu einander wurde soeben besprochen. Die Unterkiefer bilden mächtige Knorpelspannen, nach aussen und dorsalwärts etwas ausgeschweift. Die drei folgenden Bogenpaare haben ähnliche Form, wie sie das vorige Modell zeigte; in allen ist Knorpelsubstanz aufgetreten. Die zweiten Schlundbogenknorpel begeben sich in ähnlichem Bogen zur Copula, wie vorher. Ihr laterales Ende legt sich dorsal über das laterale Ende der dritten Knorpel. Die vierten Knorpel sind etwas länger als vorhin, laufen einander fast parallel, während die zweiten und dritten Paare lateralwärts stark divergieren. Die Copula lässt auch wieder einen Körper erkennen, der aber verhältnismässig nicht mehr so voluminös ist. Die vorher noch deutliche Platte ist verschwunden, oder ragt wenigstens nicht mehr über den Ansatz der Kiemenknorpel hinaus; an der Stelle, wo diese Knorpel ansetzen, ist nur noch eine Verbreiterung des Körpers der Copula zu erkennen.

Der Processus entoglossus ist länger geworden und ebenfalls hyalinknorpelig. Seine Substanz hängt ohne Grenze kontinuierlich mit der Copula zusammen; ebenso verhalten sich die zweiten und vierten Bogen, während der dritte schon eine bindegewebige Grenzlage an seinem medialen Ende gegen die Copula zeigt. Es mag hier sogleich erwähnt werden, dass in dem ältesten untersuchten Stadium auch der zweite Bogen an jener Stelle die bindegewebige Grenzschicht zeigt, während der vierte kontinuierlich mit dem hinteren Ende der Copula zusammenhängt; damit sind dann Verhältnisse erreicht, die dauernd bestehen bleiben.

Forschen wir nun nach der mehrfach erwähnten Verbindung der Copula mit dem Knorpelgewebe des Kehlkopfeinganges, so ist solche vorhanden, aber nur noch gering. Von dem eben Grundsubstanz zeigenden Knorpel des Larynx zieht ein bindegewebiger, dünner Strang in der Mittellinie nach vorn, setzt sich aber nicht an dem hinteren Teil des Körpers der Copula an, sondern an der Grenze des hinteren und mittleren Drittels des Processus entoglossus. Daraus darf man wohl mit Recht schliessen, dass beim starken Vorwachsen der Zunge Teile des Körpers der Copula gleichsam nach vorn gezogen und so noch mit zum Processus entoglossus verwendet worden sind.

Der einander parallele Verlauf der vierten Bogen ist dadurch bedingt, dass diese lange Strecken hindurch an der Trachea entlang ziehen. Die kranialen Enden der Knorpelspannen wurden auch hier nicht weiter untersucht.

Damit sind im wesentlichen die Formen des Zungenbeinapparates des erwachsenen Tieres erreicht, wenn wir absehen von den plattenartigen Verbreiterungen, die sich am vorderen Ende der zweiten Bogen bilden und von der Verknöcherung, deren erstes Auftreten nicht beobachtet werden konnte. Es bestätigt sich also das anfangs gesagte, dass grosse Umgestaltungen des Hyobranchialapparates bei der Eidechse nicht zu bemerken sind und dass sie sich dadurch sehr wesentlich von den Amphibien

unterscheidet. Eine einfach gehaltene Abbildung von dem Apparat des erwachsenen Tieres findet sich in der Textfig. 52d.

Schliesslich sei auch hier schon auf die Lage des Processus entoglossus während der Entwicklung aufmerksam gemacht. Wir sahen, und die Textfigur 42 zeigt das auch deutlich, diesen Fortsatz zuerst dicht unter der Oberfläche der Zunge liegen, in einer äusserlich sogar sichtbaren Leiste, denn die mediane Leiste der Zungenanlage enthält ungefähr von Stadium X an diesen Fortsatz; wenn diese Leiste verschwindet, verändert auch der Fortsatz seine Lage. Bei Durchschnitten durch die Zunge älterer Embryonen sehen wir, dass er im hinteren Teil auch dann noch nahe der Oberfläche liegt, dass er aber im vorderen Teil immer mehr ventralwärts hinabgeht und schliesslich nahe an die Unterseite der Zunge kommt. Dies hängt mit den zum Teil schon angedeuteten Wachstumsverhältnissen der Zunge zusammen, auf die aber erst des näheren eingegangen werden kann, wenn wir auch die Muskulatur der Zunge kennen gelernt haben. Das vordere Ende des Processus entoglossus liegt, so weit ich mich überzeugen konnte, bei älteren Embryonen sowohl wie beim erwachsenen Tiere nur in dem angewachsenen Teil der Zunge, eine Angabe, die auch Oppel (1900) durchaus bestätigt fand.

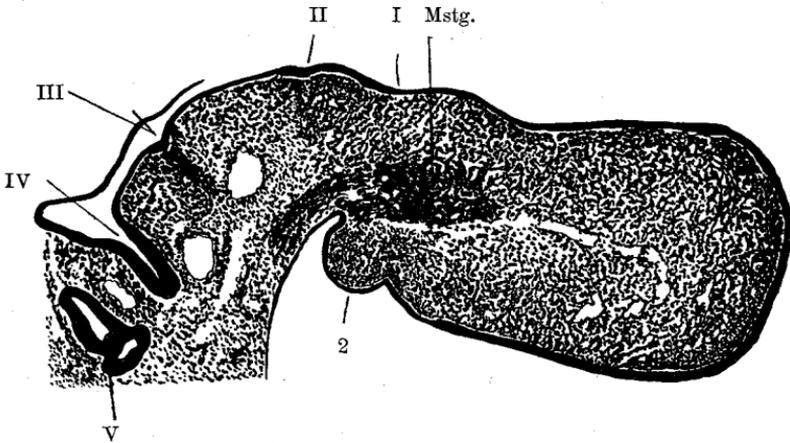
Ausbildung der Zungenmuskulatur.

Litteratur.

Über die Anlage und Ausbildung der Zungenmuskulatur der Eidechse liegen eine Reihe von vortrefflichen Untersuchungen vor (Hoffmann (86, 88), van Beneden (89), Mollier (95), Corning (99)). Die Entstehung des Zungenmuskelstranges, der zunächst einheitlichen Masse, aus der sich sämtliche Zungenmuskeln differenzieren, ist jüngst noch von Corning so eingehend beschrieben, dass ich es unterlasse, hier noch einmal

auf diese Verhältnisse von neuem einzugehen, zumal es meiner augenblicklichen Arbeit fern liegt, diese ersten Anlagen genauer zu behandeln.

Nach diesem Autor bildet sich die gesamte Hypoglossusmuskulatur aus den ventralen Fortsätzen der zweiten bis fünften Myotome. An diese zur Zungengegend hinziehenden Anlagen, die zu beiden Seiten der Medianlinie durch einen dünnen Streifen



Textfigur 43.

Sagittalschnitt durch die Kiemengegend eines Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XIa). Der Unterkieferbogen sieht nach rechts in der Abbildung, hinter ihm liegt an der unteren Seite der zweite Schlundbogen (2). Die übrigen Bogen sind teilweise angeschnitten, ebenso wie die betreffenden Taschen (I, II, III, IV, V). Oberhalb des zweiten Bogens liegt im embryonalen Bindegewebe ein dichter Zellhaufen, der von hinten her in den Unterkieferbogen einstrahlt und dort verdickt endet. Dies ist der mit Mstg. bezeichnete van Bemmelensche Zungenmuskelstrang. Die an der dorsalen Oberfläche der Zunge, rechts von dem Verweisungsstrich des Muskelstranges liegende rundliche Erhabenheit ist ein Teil des lateralen Abschnittes des Tuberculum impar. Die dorsale Wand der Rachenhöhle ist nur teilweise durch einen einfachen schwarzen Strich angegeben.

Vergrößerung ca. 1:100.

von Bindegewebe von einander getrennt liegen, geht der Nervus hypoglossus heran, der ventral und lateral von ihnen liegt (cf. Textfigur 48).

Wir haben uns nun weiterhin mit den Schicksalen dieser in der Zungengegend ursprünglich einheitlichen Muskelanlage zu beschäftigen.

Die Lage der Zellmasse wird durch Textfigur 43 veranschaulicht.

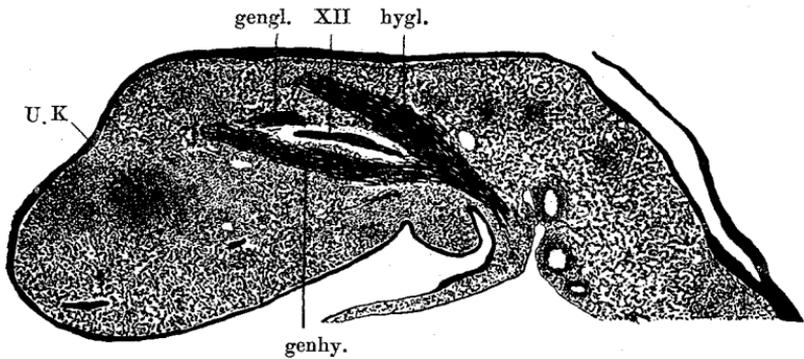
Sie zieht nur in den hinteren Teil der hier in Betracht kommenden Visceralbogengegend hinein, und hat die Richtung nach der Mundhöhle zu, nicht wie man erwarten sollte, nach dem vorderen, oralen Rande des ersten Bogens hin. Diese Anlage besteht aus einem ziemlich kompakten Gewebe, das gut gegen die Nachbarschaft abgegrenzt ist. Am leichtesten ist das Verhalten der Zellenmasse an Sagittalschnitten zu übersehen, die mir allerdings nicht von jedem Stadium zur Verfügung standen.

Bei etwas älteren Stadien bemerkt man, dass die Muskelanlage weiter oralwärts vorgewachsen ist und schon etwas mehr als vorher ventralwärts sich neigt. Am dorsalen Abschnitt hat eine Teilung stattgefunden, sodass aus einer aboral gemeinsamen Masse zwei Stränge nach vorn ziehen; der dorsal liegende ist zunächst noch der kürzere. Beide Stränge sind noch immer kompakte Zellmassen, die keine Auffaserung an den Enden zeigen (cf. Textfigur 43). Nach dem, was spätere Stadien zeigen, wird aus dem dorsalen Teil der Anlage der *Musc. hyoglossus*, während der ventrale Abschnitt, das Material für die *Musc. geniohyoideus*¹⁾ resp. *cervicohyoideus* und *genioglossus* enthält. Der *Nervus hypoglossus* findet sich nun zwischen diesen beiden Abteilungen, die eben geschildert worden sind, er ist also gegen früher nicht unwesentlich verschoben und von den Muskelanlagen förmlich umwachsen.

Wie die Textfigur 44 zeigt, hat kein Teil der Muskelanlagen irgend welche Beziehungen zum Knorpel des Unterkiefers, der in seiner Anlage deutlich zu erkennen ist; sie liegen noch immer dorsal von diesem Skelettstück. Während der weiteren Ausbildung der Muskeln wächst nun der als *Hyoglossus* bezeichnete Teil der Anlage mehr nach dem *Dorsum linguae*

1) Der *Geniohyoideus* ist nur der orale Teil dieser Muskelsprosse. Das Zungenbein trennt sie später in den *Geniohyoideus* und *Cervicohyoideus*.

hin, wo er als ziemlich kompakter Zellstrang nahe der Oberfläche der Zunge zu sehen ist. Der ventrale Abschnitt der Muskelanlage wächst dagegen ventralwärts hin und kommt so schliesslich in die Nähe der Anlage des Meckelschen Knorpels. Wie zu erwarten, setzt er sich aber nicht etwa an diesem Gebilde an, sondern endet in einiger Entfernung von ihm im Bindegewebe, das später die Knochenlamelle des Unterkiefers zu bilden bestimmt ist.



Textfigur 44.

Sagittalschnitt durch den Mundboden eines Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XIb) zur Demonstration der weiteren Entwicklungsvorgänge bei der Differenzierung der Zungenmuskelanlagen. Die seitlichen Zungenwülste sind vom Unterkieferbogen, in dem der Knorpelstab (U. K.) schon differenziert ist, durch eine Furche abgetrennt, die gerade dort sich befindet, wo in der Figur U. K. steht. Im hinteren Teil der Zungenanlage sind ebenfalls die Knorpelanlagen der Bogen 2 bis 4 zu erkennen. Die Muskelanlagen, die schon eine deutliche Streifung der Zellmassen zeigen, sind bezeichnet. Der Geniohyoideus (genhy.) und der Hyoglossus (hygl.) strahlen aus einer hinten (hier rechts) noch gemeinsamen Masse nach vorn. Zwischen beiden ist der Nervus hypoglossus (XII) längsgetroffen. Man beachte die Lage des Musculus geniohyoideus zum Unterkieferknorpel. Am vorderen dorsalen Rande des Geniohyoideus ist die Anlage des von ihm abgespaltenen Musculus genioglossus mit gengl. bezeichnet. Am hinteren Abhang des Mundbodens ist die dorsale Wand des Ösophagus mit einer einfachen schwarzen Linie (Epithel) angegeben. Am rechten Rande des Bildes ist ein Stück der Epithelverklebung des Ösophagus gezeichnet.

Vergrosserung ca. 1:80.

Zwischen den beiden Abschnitten der Muskelmassen liegt, wie erwähnt, der Nervus hypoglossus und embryonales Bindegewebe. Jedoch am oralen Ende der Geniohyoideusanlage befindet sich dorsal ein zunächst nur geringer Haufen von Zellen, die zweifellos auch Muskelbildungszellen sind. Sie bilden einen länglichen kurzen Strang von dichtgedrängten Zellen, deren Richtung, soweit solche überhaupt deutlich zu erkennen ist,

nicht dem Verlauf des Geniohyoideus parallel ist; vielmehr ziehen sie etwas schräg von dem oralen Ende dieser Muskelanlage nach hinten dorsalwärts hin.

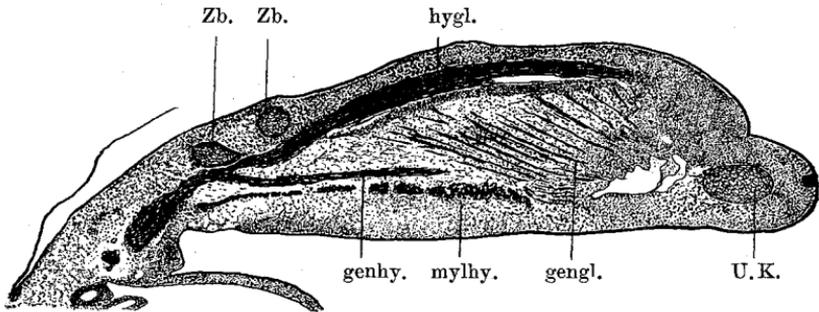
Soweit das natürlich nicht lückenlose Material erkennen lässt, haben wir es hier mit einem Spross der Muskelanlage des Geniohyoideus zu thun, der, wie mit Sicherheit anzunehmen ist, vom oralen Ende des Geniohyoideustranges aboral und dorsalwärts in die Zungenanlage hineinwächst; natürlich müssen wir in diesem Spross die Anlage des *Musculus genioglossus* sehen. In dem Maasse, wie der *Musculus geniohyoideus* sich weiterhin ventralwärts im Laufe der Entwicklung senkt, wird der Raum zwischen dem *Hyoglossus* und dem *Geniohyoideus* grösser, und so für den sich nun bald ausbreitenden *Genioglossus* Platz geschaffen.

Damit ist das Wesentliche der Anlage der Zungenmuskulatur geschildert worden. Bei der weiteren Ausbildung bekommt der *Geniohyoideus*, der hier eigentlich nicht weiter hinzu gehört, aber doch wegen seiner Abstammung von der gemeinsamen Anlage erwähnt zu werden verdient, bald sein definitives Aussehen, indem er sich an den knöchernen Unterkiefer ansetzt.

Der *Musculus hyoglossus* zerfällt, indem er in seinem Verlaufe zum Zungenbein Beziehung gewinnt, in zwei Teile: den *Cervicohyoideus* und den *Hyoglossus*. Dieser zieht dicht unter dem *Dorsum linguae* zur Spitze der Zunge nach vorn. Er ist sehr bald von einer Lage dicht gedrängter Zellen umgeben, die eine Art Scheide für den Muskel bilden. Der *Genioglossus* ist — verschieden von den eben geschilderten Muskeln — kein zusammenhängender Strang, sondern besteht aus einzelnen fächerförmig sich ausbreitenden Fasern, die zum Teil an der erwähnten Scheide des *Hyoglossus* ansetzen. (Alle diese Verhältnisse sind in der Textfigur 45 zu sehen.) An dem *Os entoglossum* setzen seine Fasern nicht an. Wie Querschnitte von älteren Stadien lehren (XIV—XV) gehen keine Fasern von der rechten in die

linke Seite der Zunge oder umgekehrt, es bleibt also vorläufig immer noch ein medianer schmaler Bezirk in der Zunge, der nur aus Bindegewebe besteht (Septum)¹⁾.

Bei alten Embryonen und bei erwachsenen Tieren, bei denen in den Muskeln deutliche quergestreifte Muskelfasern zu sehen sind, ist keine scharfe Trennung zwischen den Fasern des *Musc. geniohyoideus* und des *genioglossus* zu machen, sie liegen zum Teil



Textfigur 45.

Sagittalschnitt durch die Zungenanlage und den Unterkiefer eines Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XIIIa). Weitere Entwicklung der Zungenmuskulatur. Der *Musculus hyoglossus* liegt jetzt ganz am *Dorsum linguae* während seines ganzen Verlaufes. Er enthält deutliche Fasern (*hygl.*). Hinten hängt er mit dem Ursprung des *Geniohyoideus* *genhy.* zusammen, wie in früheren Stadien; dieser ist nicht in seiner ganzen Länge getroffen. An der ventralen Seite des *Hyoglossus* liegen dicht gehäufte Zellen als länglicher Strang, in die die Fasern des *Genioglossus* (*gengl.*) hineinstrahlen. Dieser Zungenmuskel zeigt jetzt seinen typischen fächerförmigen Faserverlauf. Die Fasern entspringen aus dem um den Unterkiefer (*U. K.*) herum liegenden Gewebe. An dem Meckelschen Knorpel liegen ziemlich grosse Räume, die zum Teil mit Blutkörperchen (fortgelassen in der Zeichnung) gefüllt sind; es handelt sich hier wohl zweifellos um künstlich erweiterte Gefässe. *Zb.* Zungenbeinbogen. *mylhy.* *Musculus mylohyoideus*. Hinten ist wieder die dorsale Epithelbekleidung der Rachenwand mit einer einfachen schwarzen Linie angegeben.

Vergrößerung ca. 1:70.

ganz dicht neben einander, und nur der Ort ihrer Endigung (Zunge oder Kiefer resp. Zungenbein) entscheidet, zu welchem

1) Gewöhnlich wird als charakteristischer Unterschied zwischen der Säugetier- und der Reptilienzunge angegeben, dass letztere kein Septum, an dem sich Muskelfasern ansetzen, besitzt. Das ist auch richtig, so weit es sich auf die ausgebildeten Tiere bezieht. Bei *Lacerta*-embryonen besteht aber in der Mitte der Zunge ein längsverlaufendes Gebiet, das frei von Muskelfasern ist, aus Bindegewebe besteht und in seinem dorsalen Teile den *Processus entoglossus* besitzt. Später verschwindet diese Scheidewand, da die Muskelfasern der einen Seite in die andere ausstrahlen.

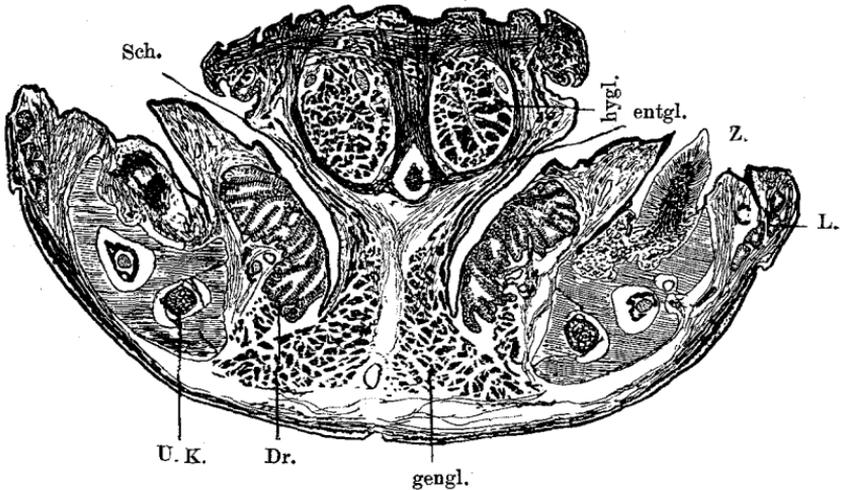
Muskel die Fasern gehören. Das ist aber kein eigentlich primärer Zustand, denn bei der verhältnissmässig kurzen Zunge der Embryonen haben die ventralen Fasern des Muskels noch nicht den gestreckten Verlauf wie bei der so sehr in die Länge gewachsenen Zunge des ausgebildeten oder erwachsenen Tieres.

Über die weitere Entwicklung des *Musculus hyoglossus* ist nur noch zu sagen, dass das vordere Ende des Muskels jeder Seite mit der Ausbildung der Zunge weiter nach vorn wächst und bis in die Spitze hinein zu verfolgen ist, wo er aber nicht als geschlossener Strang endet, sondern sich in einzelne Fasern auflöst, die sich mit den übrigen dort befindlichen Muskeln verfilzen.

Die in früheren Embryonalstadien schon beschriebene Scheide des Muskels enthält beim ausgebildeten Tiere zahlreiche cirkulär verlaufende Muskelfasern, die sich zum Teil abzweigen und noch eine muskulöse Hülle für das *Os entoglossum* liefern. Nach dem Dorsum *linguae* strahlen die ringförmigen Muskelfasern teilweise in die dichte Schicht aus, die unter der Schleimhaut liegt, und sind in die Fasern des *Musculus transversus linguae* und *longitudinalis superior* eingewebt.

Die Herkunft dieser speziellen Muskeln der Zunge ist schwierig zu untersuchen. Ich glaube aber trotz des lückenhaften Materials gerade der älteren Stadien sagen zu können, dass die cirkulären und queren Muskelzüge, die eben aufgezählt worden sind, von dort hin ausstrahlenden Zügen der *Musculi genioglossi* abstammen. Von dem Übergang der Fasern des *Genioglossus* in die Scheide des *Hyoglossus* war vorher schon die Rede. Man sieht an den dort befindlichen Enden der Muskelfasern deutlich den Übergang in embryonales Muskelgewebe, das eben nur aus rundlichen, dicht gelagerten Zellen, mitunter Zellreihen besteht. Beim ausgebildeten Tier ist der Zusammenhang der *Musc. genioglossi* mit den genannten Binnenmuskeln der Zunge nicht mehr so eng wie bei älteren Embryonen

und man kann wohl sagen, dass beim ersten Blick auf Querschnittspräparaten einerseits die Binnenmuskel, andererseits die Genioglossi von einander wohl gesondert sind; jedoch bei genauerem Durchmustern der Präparate sieht man an vielen Stellen Zusammenhänge wenigstens durch einzelne Fasern, die



Textfigur 46.

Querschnitt durch den vorderen Teil des angewachsenen Abschnittes der Zunge von einer erwachsenen *Lacerta muralis*. Auf der Zungenoberfläche sind niedere, breite Papillen, zwischen denen hier die Krypten recht flach sind; unter dem Seitenrand der Zunge ist eine tiefe Falte jederseits, die nach unten von ihr einen Zipfel der Seitenfläche der Zunge hervortreten lässt, der leicht als hinterer Teil der mehrfach erwähnten rudimentären Scheide (Sch.) wieder zu erkennen ist. (cf. auch Textfigur 47, 50 und 51.) In der Zunge liegen die beiden Musculi hyoglossi (hygl.) (quer getroffen), und sind von der muskulösen Scheide umgeben. Diese Scheide, die keine vollständig cirkulär verlaufenden Fasern enthält, wird oben vervollständigt von dem Musculus transversalis linguae. Unter dem Epithel liegen einige quergetroffene Bündel des Musculus longitudinalis linguae zwischen den Scheiden der Hyoglossi liegt ventral der Processus entoglossus (ent.), der ebenfalls von Muskelfasern umringt wird. Von unten her strahlen in die Zungenscheide und die Zunge selbst Fasern des Musculus genioglossus ein, der am Mundboden nicht von dem Musculus geniohyoideus zu trennen ist. Ein Septum linguae besteht nicht, wohl aber ein Septum des Mundbodens. Neben der Zunge liegen die Sublingualdrüsen (Dr.), deren Zellen, ebenso wie die der Labialdrüsen (L.) angedeutet sind. Rechts im Kiefer sitzt ein Zahn. Der Knochen des Kiefers ist schraffiert.

Vergrößerung 1:25.

sich natürlich leicht aus den Vorgängen bei der Entwicklung erklären lassen.

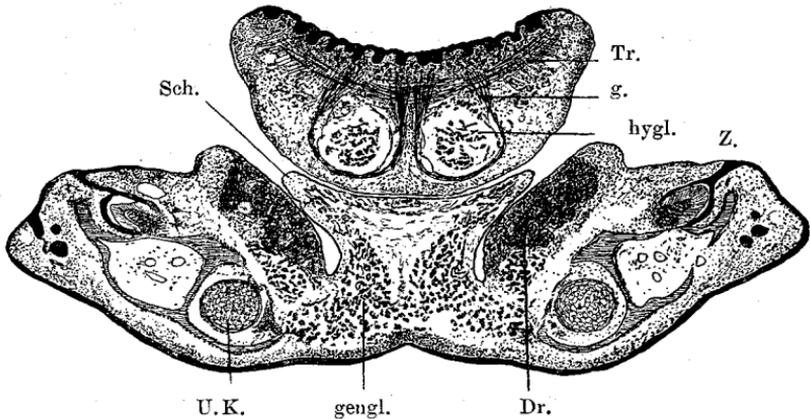
Der Musculus longitudinalis linguae scheint jedoch vom dorsalen Rande der Anlage des Hyoglossus geliefert zu werden, denn an jener Seite des Muskels ist während der Entwicklung

niemals die Grenze so scharf wie an seiner ventralen Seite; man findet mehrfach sich abspaltende Teile dorsal in das Bindegewebe übergehen, wodurch eben die Grenze an jener Stelle undeutlich erscheint. Auch beim ausgebildeten Tiere liegen wenigstens in dem bei weitem grössten, vorderen Teil der Zunge die Fasern des *Musculus longitudinalis* ziemlich dicht dem *Hyoglossus* auf, denn die erwähnte Scheide der *Hyoglossi* geht dort nicht cirkulär um die Muskelstränge herum, sondern sie stellt nur eine Hohlrinne für diese dar, die dorsalwärts offen ist (cf. Textfigur 46, 47). Im hintersten Abschnitt der Zunge besteht allerdings die Muskelscheide aus geschlossenen, cirkulären Fasern.

Es erübrigt noch zu sagen, was sich teilweise aus der gegebenen Darstellung schon ergibt, dass jetzt in der Zunge kein eigentliches *Septum linguae* mehr vorhanden ist, da sich die Fasern vielfach in der Mittellinie kreuzen und verfilzen. Irgendwie erhebliche Massen von Bindegewebe sind nicht mehr vorhanden mit Ausnahme natürlich von der unmittelbaren Umgebung des *Os entoglossum*, das in der Medianlinie gelegen ist.

Schliesslich wäre noch der Beziehungen zu gedenken, die die Muskulatur zu der oben ausführlich geschilderten Scheidenbildung der Zunge von *Lacerta muralis* hat, die sich zum grössten Teil unter der Zunge befindet. Einen Querschnitt durch diese Gegend der Zunge, wo die Scheide (Sch) vorzüglich entwickelt ist, zeigt die Textfigur 47. Dort ist ersichtlich, dass Fasern des *Musculus genioglossus* in den freien Rand der Scheide ausstrahlen, die zum grossen Teil in diesem Rande zur Zungenunterfläche weiterlaufen und dann auch in die Zunge selbst ausstrahlen. Sehr charakteristisch ist auch das Verhalten dieses Muskels in dem hinteren, festgewachsenen Teil der Zunge, durch den der Querschnitt der Textfigur 51 gelegt ist. Hier begeben sich die Fasern des *Genioglossus* auch zu dem Rand der Scheide, der hier allerdings von der Unterfläche der Zunge nicht getrennt ist, aber doch durch eine deutliche Falte (F) von ihr

abgegrenzt wird, und von diesem Rande der Scheide strahlen die Fasern dann erst in die Zunge ein. Natürlich machen nicht etwa alle Fasern dieses Muskels diesen Umweg, um zur Zunge zu gelangen: Sagittalschnitte beweisen ja, dass fortwährend Fasern von dem Muskel in seiner ganzen Breite in die Zunge abgegeben werden. Die Abbildungen des Prinzen Ludwig Ferdinand



Textfigur 47.

Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge und des Unterkiefers von einem Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XV) zur Demonstration der „Scheide“ der Zunge. Man sieht oben den Querschnitt der rinnenförmig am Dorsum ausgehöhlten Zunge mit den Drüsen- (Papillen-) Anlagen. In der Zunge ist der Musculus hyoglossus (hygl.) auf jeder Seite quer getroffen. Ihn umgibt die im Text erwähnte muskulöse Scheide, deren Fasern in das Dorsum linguae austreten (g.). Die Scheide bildet hier eine recht deutliche oben offene Rinne, die dort von den Fasern des Musculus transversalis linguae (Tr.) bedeckt wird. Querschnitte des Longitudinalis linguae liegen unter der dorsalen Schleimhaut. Unter der Zunge befindet sich die Scheide, (Sch.), die vom Mundboden schmal entspringt, nach oben breiter wird, und dicht unter der Zunge abgeplattet mit zwei seitlichen Zipfeln aufhört. Ihr oberer Rand folgt der Kontur der Zungenunterfläche. In diese Scheide, die in der Mitte eine dreieckige muskelfreie Bindegewebsmasse enthält, strahlen seitlich bis zum Rand Fasern des Geniohyoideus (genhy.) ein. Auch an der oberen Fläche der Scheide liegen einige quer getroffene Fasern desselben Muskels. Neben der Scheide liegen am Mundboden die massigen Sublingualdrüsen (Dr.), ausserdem der Unterkieferknorpel (U. K.) mit den Knochenplatten; oben liegen die Zahnleisten mit Zahnanlagen (Z.).

Vergrößerung ca. 1:70.

von Bayern von der Zunge von *Phrynosoma cornutum*, das, wie erwähnt, jenes Organ riesig ausgebildet enthält, beweisen, dass dort ebenfalls der entsprechend mächtig ausgebildete Genio-glossus reichlich diese „Nebenzungen“ (Prinz L. F. v. B.) versorgt. Nur im hintersten Teil scheinen auch Fasern des Hyoglossus in diese Scheide zu gelangen.

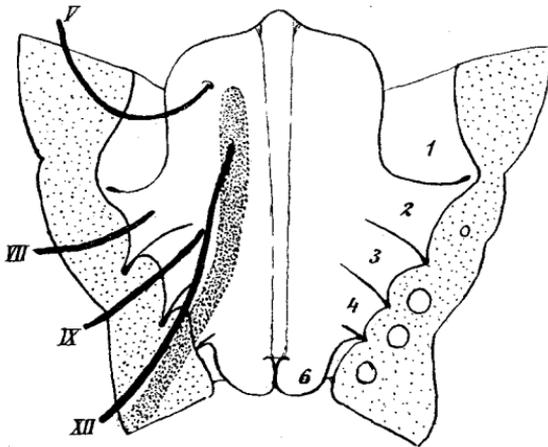
Die Verhältnisse der Muskulatur der Zunge des erwachsenen Tieres sind ausführlich unter andern von Prinz Ludwig Ferdinand untersucht worden. Allerdings hat er speziell *L. viridis* und *ocellata* geschildert, die jedoch nur ganz geringfügig von *L. muralis* differieren.

Die spätere Entwicklung der Zungenmuskulatur hat Mollier (95) an *L. muralis* untersucht; seinen Ausführungen schliesst sich Corning an. Im wesentlichen habe auch ich diese Angaben bestätigen können, nur in Bezug auf die Darstellung der Entwicklung des *Musculus genioglossus* habe ich etwas präzisere und ausführlichere Schilderungen geben können. Mollier sagt nur ganz kurz: der zwischen dem *Hyoglossus* und *Geniohyoideus* „gelegene Teil des primären Muskelstranges ordnet seine Fasern konvergent gegen das vordere Ende der Unterkieferanlage, wo er bald darauf dauernden Ansatz gewinnt und so zum *M. genioglossus* wird“. Ich habe Gewicht darauf gelegt, dass der *Genioglossus* als Teil des *Geniohyoideus* aufzufassen ist, der in den freien Raum zwischen diesem Muskel und dem *Hyoglossus* mit seinen Fasern divergierend hineinwächst. Die geringe Differenz zwischen Molliers Darstellung und der oben gegebenen ist wesentlich in der Auffassung der Thatsachen begründet, zu der ich vor allem durch die Erfahrungen bei Amphibien gelangt bin. Über die Entwicklung der Binnenmuskulatur der Zunge macht Mollier keine Angaben.

Entwicklung der Nerven der Zunge.

Die Entwicklung der Nerven der Zunge und ihrer Umgebung ist bei *Lacerta* mehrfach Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen. Ich kann hier nur noch einmal an die wichtigen Arbeiten erinnern, die bei der Schilderung der Muskulatur schon erwähnt wurden. Wir dürfen auf diese Arbeiten um so eher verweisen, als es hier ja nicht meine Aufgabe sein

kann, auf die ersten Anlagen der Nerven zurückzugehen, denn diese greifen zu weit in andere Fragen über, die hier gar nicht zur Erörterung kommen können. Die Darstellung mag mit einem Stadium beginnen, dessen schematische Abbildung in Textfigur 48 gegeben ist (Stadium XI.). In die Umrisse der Kiemenbogengegend sind die in Betracht kommenden Nerven hineingezeichnet worden; der punktierte Strang



Textfigur 48.

Schematische Zeichnung des Mundbodens eines Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XI) cf. Tafelfigur 21. Dargestellt ist in Umrisslinien die Zungenanlage mit den in Frage kommenden Visceralbögen (1, 2, 3, 4, 6). Die Schnittflächen sind punktiert; rechts sind darin die Kiemenarterien angedeutet. In die linke Hälfte der Zeichnung sind die Nerven schematisch ohne ihre Äste eingezeichnet, wie sie durch zeichnerische Rekonstruktion bei diesem Embryo gefunden wurden: Trigeminus (III Art) V, Facialis VII, Glossopharyngeus IX, Hypoglossus XII. Neben dem Hypoglossus ist der Zungenmuskelstrang (eng punktiert) eingezeichnet. Der Nerv (XII) liegt an der lateralen Seite dieses Stranges.

Vergrößerung ca. 1 : 50.

stellt die Anlage der Zungenmuskulatur dar. Hier liegen, wie leicht zu bemerken ist, durchaus nicht mehr ganz primäre Verhältnisse vor, denn der N. hypoglossus hat schon die Wanderung in ein Gebiet angetreten, wohin er seiner Anlage nach nicht gehört, aber dennoch eignet sich das Stadium wohl zum Ausgang unserer kurzen Betrachtungen. Die ersten drei Visceralbögen enthalten die Nerven, die ihnen nach allgemein gültigen Regeln zukommen. In den ersten Bogen hinein wächst

der bezeichnete Zweig vom Trigeminus; im zweiten liegt der Facialis, der vorläufig nicht mehr erwähnt zu werden braucht, da er für die Zunge keine direkte Bedeutung hat.

Im dritten Bogen ist der Verlauf des Glossopharyngeus angegeben, während die Zweige des Vagus, weil sie die Übersicht nur erschweren würden und hier doch keine Wichtigkeit für unsere Gegend haben, fortgelassen sind. Dafür ist der schon erwähnte N. hypoglossus angemerkt mit der ihm zugehörigen Muskelanlage. Der Nerv liegt in diesem Stadium sicher lateralwärts von der Muskelanlage. Corning macht eine Angabe, dass in späteren Stadien ¹⁾ der Nervus hypoglossus „dem Muskelstrang medianwärts anliegt“, fügt aber hinzu: „übrigens ist auch hier zu sehen, dass der Nerv von der Muskelanlage allmählich umwachsen wird.“ Auf diese Umwachsung wurde früher schon hingewiesen, sie ist auch der Grund, warum eine genaue Bezeichnung der Lage des Nerven zur Muskelanlage später nicht mehr gegeben werden kann.

Der dritte Ast des Nervus Trigeminus, soweit er hier in Betracht kommt, teilt sich in zwei Hauptäste, die auch bald bei den Embryonen zu finden sind: der eine bleibt als Nervus alveolaris inferior am Knochen, der andere tritt als Nervus lingualis zur Zungengegend. An ihn legt sich später die vom Facialis kommende Chorda tympani. Der uns nicht weiter interessierende Musculus mylohyoideus bekommt auch einen Ast vom Alveolaris inferior.

Der Facialis beteiligt sich nur mit der Chorda tympani an der Versorgung der in Betracht kommenden Gegend, über seinen Stamm folgen deswegen keine Angaben mehr. Der Nervus glossopharyngeus, der im dritten Bogen liegt, nimmt in

¹⁾ Genauere Angaben macht Corning über das Stadium nicht, da er überhaupt nur gelegentlich auf die weitere Umbildung der von ihm untersuchten Muskelanlagen zu sprechen kommt; er spricht hier nur von einem „recht späten Stadium“ (cf. S. 88 l. c.).

der weiteren Entwicklung die Verbindungszweige vom Facialis auf und legt sich ganz dicht an den Nervus hypoglossus an, mit dem er bei manchen Reptilienformen sogar verschmilzt (Fischer 53). Er entsendet stark sich verästelnde Zweige in die Zunge, über deren Beziehungen zu der Schleimhaut und den Drüsen¹⁾ Gaupp (88) genaue Angaben macht.

Der Hypoglossus, der bei den Reptilien teilweise Hirn- und Rückenmarksnerv ist, sich also von dem der Amphibien wesentlich unterscheidet, ist in seinem Verlauf bei der oben gegebenen Erklärung der schematischen Textfigur und auch bei der Schilderung der Muskulatur genauer berücksichtigt worden. Hier soll überhaupt nur dies wenige von den Zungennerven erwähnt werden, da wir sowohl betreffs der Entwicklung als auch über den Verlauf der Nerven beim erwachsenen Tier durch vorzügliche Arbeiten unterrichtet sind, auf die ich hier wohl verweisen kann. (Vogt, Bendz, Fischer, Corning, Mollier, van Bemmelen, Gaupp etc.)

Natürlich sind Wachstumsverhältnisse der ganzen Zunge und ihrer Muskulatur, auf die sogleich noch des näheren eingegangen werden soll, auch von Einfluss auf den Verlauf und das spätere Verhalten der Nerven.

Nur dann, wenn die Visceralbogen noch durch Taschen abgrenzbar erhalten sind, kann man hoffen, den durch die vergleichend anatomischen Ergebnisse dort etwa nachgewiesenen Nerven zu finden, wenn man auch in verhältnismässig frühen Stadien schon Verschiebungen zu finden erwarten muss. Sobald die Bogen auch nicht äusserlich mehr sichtbar sind, hat man an der Lage der ursprünglich zu ihnen gehörigen Nerven keinen Anhalt mehr, die Reste des Bogens zu bestimmen. Weil der glossopharyngeus in die Zunge tritt, ist damit durchaus noch

1) Bei dem Kapitel Drüsen kommen wir auch auf die Nerven und die wichtige Arbeit von Gaupp noch zu sprechen.

nicht gesagt, dass deswegen a priori auch der dritte Bogen zur Zungenbildung verwendet wird. Um derartige Fragen wie die nach der Teilnahme der Visceralbogen an der Konstituierung der Zunge zu entscheiden, müssen die verschiedensten Vorkommnisse bei der Entwicklung berücksichtigt werden, wobei unter anderen die Nerven auch zu beachten sind, denn es wäre thöricht diesen Gebilden, die sich schon für so manche wichtige Entscheidung äusserst wertvoll erwiesen haben, ihren Wert abzusprechen. Zum Schluss werden wir auch darauf noch zurückzukommen haben.

Entwicklung der Drüsen.

Die Drüsen der Zunge von *Lacerta muralis* habe ich auch in ihrer Entwicklung untersucht. Leydig leugnete das Vorhandensein von Drüsen bei *Lacerta*, Reichel und Gaupp sahen sie dagegen, wenn beide Autoren auch keine speziellen Angaben für *Lacerta muralis* machen, v. Seiller (91) nimmt eine vermittelnde Stellung ein.

Bei dem Stadium XV, dessen rekonstruierte Zunge in der Tafelfigur 27 abgebildet ist, findet man Drüsenanlagen auf der Zunge deutlich ausgebildet, sie bestehen aus kurzen soliden Epithelzapfen, die von der Oberfläche ausgehen und zwischen den zum Dorsum linguae ausstrahlenden Muskelfasern enden. (cf. Textfigur 46, 47). Sie sind fast über die ganze Zunge ausgebreitet, nur fehlen sie an den vordersten Enden der beiden vorderen Spitzen der Zunge (die hinteren Teile dieser Spitzen besitzen sie), und im hinteren Abschnitt der Zunge in einem dreieckigen medianen Felde, das in der Rinne liegt, die oben bei der Beschreibung der Rekonstruktion der Zunge geschildert wurde; die Basis des Dreiecks liegt nach dem Kehlkopf zu, die Spitze liegt nach vorn gewendet in der Mittellinie der Zunge. Am Seitenrande der Zunge sind nur dicht an seinem Übergange

zum Dorsum linguae Drüsen zu sehen; die früher beschriebene Ausstrahlung der Zungenscheide ist frei von Drüsenanlagen (cf. Textfigur 47). Die weiteren Schicksale dieser Anlagen habe ich nicht verfolgen können. Ähnliche Angaben über die Anlage der Lingualdrüsen hat Bayer gemacht, der aber auch mässig verzweigte Drüsen beschreibt.

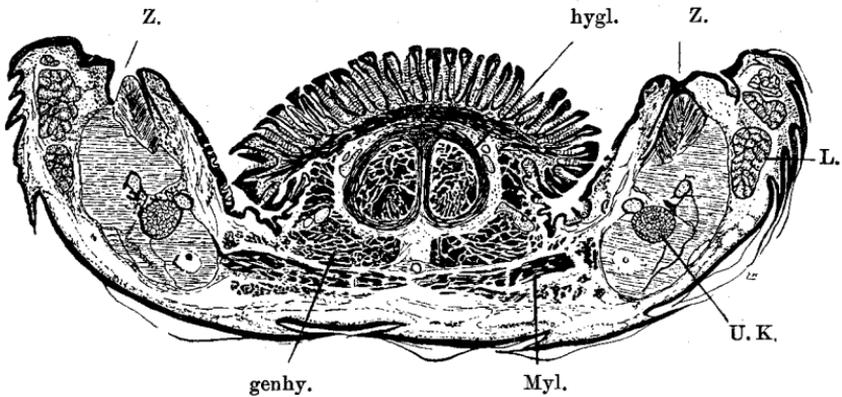
Bei der erwachsenen *Lacerta muralis* sind die drüsigen Bildungen viel kleiner als man nach den Anlagen beim Embryo erwarten sollte. Man findet dort zwischen den Papillen, die in dem Drüsenanlagen enthaltenden Teile der Zunge allenthalben vorhanden sind, Einbuchtungen, die secernierende Elemente (nach Art der Schleimzellen) besitzen. Je nach der Ansicht der betreffenden Autoren, ob sie diese Krypten als echte Drüsen auffassen oder nicht, wechseln auch die Angaben über das Vorkommen, beziehungsweise das Fehlen von Drüsen. Darauf wurde eben schon hingewiesen. Nach den Bildern, die die Entwicklungsgeschichte aufweist, möchte ich wohl sagen, dass man be rechtigt ist, an wahre Drüsen auf der Zunge von *Lacerta* zu glauben. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Anguis fragilis*,¹⁾ nur dass dort die Krypten beim ausgebildeten Tiere noch viel tiefer sind. Einen Querschnitt durch den vorderen Teil der Zunge von *Anguis* giebt die Textfigur 49 wieder.

Was die in der Litteratur mehrfach erwähnten Beziehungen der Lingualdrüsen zu den Sublingualdrüsen anlangt, so ist entwicklungsgeschichtlich niemals etwa ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen den beiden Drüsengruppen zu bemerken. Beide sind am angewachsenen Teil der Zunge bei *Lacerta muralis* immer getrennt durch die geschilderte Scheide der Zunge (cf. Textfigur 46, 47).

Leydig hat die Ansicht aufgestellt, dass die Sublingualdrüsen der Lacerten durch Herabrücken von der Zunge auf den

¹⁾ Leydig, der die Zunge von *Anguis* ganz genau beschreibt, erwähnt z. B. nicht, dass Drüsen auf ihr gefunden werden. Vergl. auch Oppel (1900),

Mundhöhlenboden aus den Zungendrüsen der Amphibien entstanden und demnach einem Teil der letzteren homolog seien. Reichel schliesst sich diesem Gedanken Leydig's an, indem er ausführt: „Erwägen wir, dass die Zunge durch Erhebung und Ablösung der Muskulatur des Mundhöhlenbodens entstanden ist, dass diese Erhebung auch die ihr aufliegende Schleimhaut mit den in ihr auftretenden Gebilden in die Höhe zieht, und



Textfigur 49.

Querschnitt des vorderen angewachsenen Teiles der Zunge von einem erwachsenen *Anguis fragilis* mit dem Unterkiefer. An der Oberfläche der hier im Bilde pilzförmig gestalteten Zunge sieht man die dicht nebeneinanderstehenden Drüsenschläuche (Krypten?) in der Schleimhaut. In diesen Drüsen sind auch die Zellen angegeben, entgegen der sonstigen Gewohnheit bei diesen Textfiguren das Epithel nur als schwarze Linie zu zeichnen. Die Muskulatur der Zunge ist recht ähnlich der bei *Laerta*. Um den Hyoglossus (*hygl.*) bildet hier die cirkuläre Muskulatur einen vollständigen Ring, an dessen oberer (dorsaler) Seite Fasern der einen Seite in die andere übergehen. Der starke Genioglossus biegt sich zum Seitenrand der Zunge, unter ihm liegt der punktierte Nervenast des Hypoglossus auf jeder Seite sichtbar (links zwei!). Die ventral von ihm liegende Muskelmasse gehört dem Geniohyoideus an (*genhy.*). Die Muskeln des Mundbodens sind ebenfalls gut gesondert zu erkennen. In den Seitenteilen des Kiefers (Knochen schraffiert) liegen noch die Zähne und die Labialdrüsen (*L.*). Der *Processus entoglossus* ist nicht auf dem Schnitt getroffen; er liegt auf weiter aboralwärts geführten Querschnitten in der ventralen Rinne zwischen den beiden Scheiden der *Musculi hyoglossi*.

Vergrößerung ca. 1 : 20.

dass schliesslich die Zunge der Amphibien fast die ganze Breite des Mundhöhlenbodens einnimmt, die aller höheren Tiere indes nur den mittleren Abschnitt betrifft, so hat die Leydig'sche Auffassung nichts Befremdendes.“

Die Zunge der Anuren nimmt nun durchaus nicht regelmässig die ganze Breite des Mundbodens ein, sondern bisweilen

nur recht kleine Abschnitte. Für die Urodelen stimmt diese Angabe, wie wir gesehen haben, allerdings.

Gaupp sagt bei der Besprechung der Reichelschen Arbeit: „ich möchte in direktem Gegensatze dazu annehmen, dass bei den Sauriern nicht nur kein „Herabrücken“, sondern vielmehr ein weiteres „Heraufziehen“ von neuen Schleimhautpartien, die ursprünglich lateral lagen, auf die Zunge stattgefunden hat. Diese Annahme findet ihre wesentlichste Stütze in dem Auftreten eines Ramus lingualis des Trigemini in den lateralen Partien der Zunge.“

Die vorliegenden Untersuchungen scheinen mir für die Ansicht Gaupp in letzter Hinsicht zu sprechen, allerdings sprechen sie wohl kaum für das „Heraufrücken“ von Drüsen auf die Zunge, denn wir haben gesehen, dass bei Urodelen in der That Drüsen auf dem ganzen vorderen Gebiet des Mundbodens vorhanden sind. Von diesen Drüsen stammen direkt die Zungendrüsen ab; der Mundboden kann sehr wohl die Fähigkeit Drüsen zu produzieren beibehalten, und es werden, wenn die Zunge so frei geworden ist, wie bei *Lacerta*, unter ihr wiederum Drüsen geliefert werden. Wenn Gaupp schliesslich sagt: „ich stimme der Reichelschen Ansicht, dass Zungen-, und Unterzungendrüsen nichts prinzipiell Verschiedenes, sondern vielmehr alle nur Teile der, ursprünglich gleichmässig über den Mundhöhlenboden verbreiteten (allerdings nur hypothetischen!) Drüschicht sind, durchaus bei“, so geben ihm meine Untersuchungen entschieden recht, denn sie sprechen durchaus für die morphologische Gleichwertigkeit der beiden Drüsenarten, da die Zungendrüsen entwicklungsgeschichtlich ursprünglich Mundhöhlenbodendrüsen sind. In der Entwicklungsgeschichte ist die Reichelsche Drüschicht nicht einmal hypothetisch, denn bei *Salamandra* und *Triton* haben wir unter und vor der Copula des Kiemenapparates in der That eine gleichmässige Drüschicht nachweisen können.

Bei aller Übereinstimmung mit der Gauppschen Ansicht geben meine Beobachtungen doch in mancher Hinsicht eine Erweiterung und tiefere Begründung jener Hypothesen.

Entwicklung der Sublingualdrüsen.

Ganz kurz mag hier noch auf die Entwicklung der Sublingualdrüsen hingewiesen werden. Zunächst sei darauf aufmerksam gemacht, dass O p p e l (1900) deren Verhältnisse genauer untersucht hat. Er sagt darüber: „Bei dem von mir untersuchten Exemplar von *Lacerta* (es liess sich nachträglich nicht mehr feststellen, ob es sich um *muralis* oder *agilis* handelte, doch ist mir letzteres wahrscheinlicher) besteht die Sublingualdrüse aus zwei topographisch wie histologisch scharf getrennten Teilen, deren einen ich den vorderen unpaaren, deren anderen ich den hinteren unpaarigen Teil nenne. Die vordere unpaare Sublingualdrüse beginnt unpaar in der Mittellinie dicht hinter den Zähnen des Unterkiefers. Sie mündet mit zahlreichen Ausführungsgängen zunächst in der Mittellinie und zu beiden Seiten derselben in eine Furche. Weiter hinten tritt nach aussen beiderseits eine neue Drüsenmasse auf, welche gleichfalls Ausführungsgänge zur Oberfläche schickt und sich mit dem mittleren unpaaren Teil verbindet. Der mittlere, unpaare Teil spaltet sich dann in der Mittellinie und seine beiden Teilstücke verbinden sich, je eines mit einem der seitlichen Teile. — Diese beiden so entstandenen Teile laufen nun weiter nach hinten aus, mehr in die Tiefe tretend. Die hintere paarige Sublingualis beginnt sofort hinter der Teilungsstelle der unpaaren Drüse und erstreckt sich über den beiden Ausläufern der unpaaren gelagert und weiter als diese beiderseits am Boden der Mundhöhle im Bereiche des angewachsenen Teiles der Zunge nach hinten.“

Die Zellen der unpaaren vorderen Drüsen nähern sich im Aussehen den Eiweissdrüsenzellen der Säuger, während die der

paarigen hinteren Drüsen mehr Ähnlichkeit mit Schleimzellen haben.

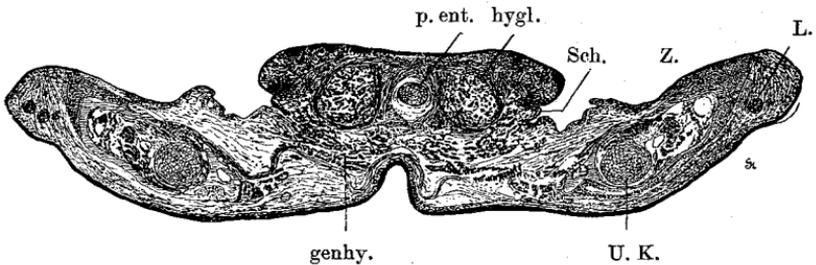
Für *Lacerta muralis* kann ich die Oppelschen Angaben durchaus bestätigen. Auch bei älteren Embryonen (Stadium XV) kann man die beiden Drüsengruppen schon in der ersten Anlage von einander unterscheiden. Sie liegen ganz ähnlich, wie beim erwachsenen Tier, nur dass der unpaare Teil der vorderen Drüse sich nicht unpaar anlegt. Man sieht in ihrem ganzen oralen Ausdehnungsbezirk kleine, solide Drüsenanlagen als kurze epitheliale Zapfen allenthalben sich in die Schleimhaut einsenken, die stets ein schmales Gebiet der Mittellinie freilassen, sich also auch vorn paarig anlegen. Erst später kann dann also eine Art Verschmelzung der sich auf einem kleinen Raum mächtig ausdehnenden Drüsen eintreten, wobei auch die Mittellinie nicht frei von Drüsen bleibt und der ganze Drüsenkomplex vorn dann unpaar erscheint.

Die hinteren Sublingualdrüsen legen sich ebenfalls als äusserst zahlreiche, dicht nebeneinander gedrängte Epitheleinsenkungen an, die sehr viel dichter stehen als die vorderen Organe, wie das Opperl auch beim erwachsenen Tier beobachtet hat. Streng genommen darf man nicht von je einer Sublingualdrüse reden, sondern von einem Drüsenkomplex, der aus zahlreichen Einzeldrüsen besteht, die alle gesondert an der Oberfläche münden.

Topographie des Zungenbeines und Wachstum der Zunge.

Betreffs der histologischen Differenzierung des Gewebes, aus dem die Zungenanlage besteht, ist das Wesentliche bei der Schilderung der Entwicklung der Knorpel, Muskel etc. gesagt, die allmählich in dem zunächst ganz gleichartigen Gewebe entstehen oder dort hineinwachsen. Es mögen hier nur noch einige, wenn ich so sagen darf topographische Verhältnisse besprochen werden.

Bei der Entwicklung der Knorpel des Kiemenapparates wurde schon kurz auf die Verschiebung der Lage des Processus entoglossus hingewiesen. Textfigur 42 zeigt die primitive Lage des Fortsatzes in seiner ganzen Ausdehnung auf einem Sagittalschnitt. Er beginnt oralwärts vom Kehlkopfeingang und zieht bis nahe zur Spitze der Zungenanlage hin. Zunächst liegt der hintere Teil in einiger Entfernung von der Oberfläche der Mundhöhlenschleimhaut, dann nähert er sich dieser Oberfläche, um im



Textfigur 50.

Querschnitt durch den hinteren Teil der Zunge und des Unterkiefers eines Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XV). Die Zunge springt mässig stark in die Mundhöhle vor. Vereinzelt Drüsenanlagen sind an ihrer lateralen Oberfläche zu sehen. In der Zunge sind die Querschnitte der Musculi hyoglossi (hygl.) von einer zirkulären Muskelscheide umgeben. Die beiden Muskelstränge liegen von der Medianlinie entfernt und haben zwischen sich den Processus entoglossus (p. ent.) liegen, der ebenfalls eine Scheide bekommen hat. Dieser Processus liegt hier ziemlich nahe der dorsalen Fläche der Zunge (cf. Textfigur 47 u. 51). Unter den Hyoglossi liegen Fasern des Geniohyoideus quer getroffen. Am Seitenrande der Zunge ist der hinterste Rest der Zungenscheide (Sch.) noch zu sehen, der durch eine deutliche Falte von dem bogigen Rande der Zunge abgegrenzt ist. Im Kiefer ist der Meckelsche Knorpel (U. K.) auf jeder Seite zu sehen mit den um ihn liegenden Knochenplatten (schraffiert). Lateral von den ebenfalls abgebildeten Zähnen (Z.) liegen Reste der Labialdrüsen (L.).

Vergrößerung 1:45.

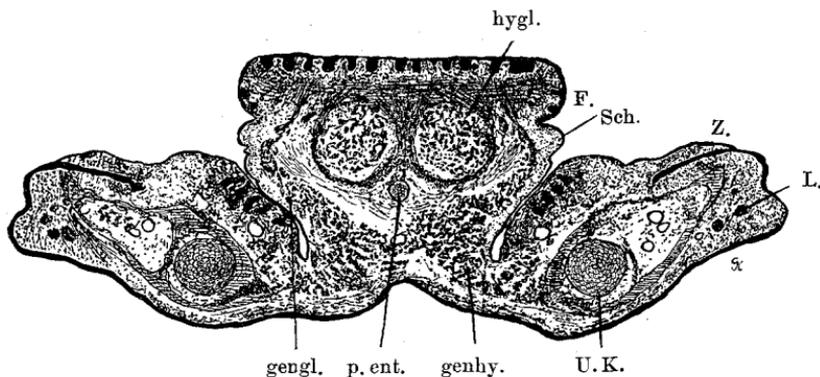
ganzen weiteren Verlaufe dicht unter ihr in ziemlich gleich bleibender Entfernung zu liegen. In älteren Stadien zeigen Querschnitte aus verschiedenen Regionen der Zunge, dass eine wesentliche Änderung in diesem Verhalten eingetreten ist (cf. Textfiguren 50, 51).

Im hinteren Abschnitt liegt der Processus nahe dem Dorsum linguae, von einer Scheide, die beim ausgebildeten Tiere Muskelfasern enthält, umgeben; neben ihm liegen die Querschnitte der Musculi hyoglossi, ebenfalls von einer oben beschriebenen

Scheide umhüllt, als drehrunde Stränge. Weiter oralwärts fallende Querschnitte (Textfigur 51 und 46) zeigen dann aber diesen Processus ganz nach der Unterseite der Zunge hin verlagert, sodass die beiden Musculi hyoglossi vollkommen dorsal von ihm gelegen sind. Natürlich ist diese Verlagerung des Processus eine durchaus passive, er wird von diesen beiden Muskelwülsten oralwärts überwachsen, wie wir ja auch bei der Entwicklung der Form der Zunge sahen, dass die mediane Leiste durch die beiden seitlichen Längswülste verdrängt wird: dies findet hier also erst seine Erklärung. Das Streben der beiden Muskeln eine derartige Lage einzunehmen, zeigt sich schon frühzeitig, nachdem sie sich als selbständige Anlage differenziert haben. Textfigur 44 lässt dies schon deutlich erkennen, denn die oralen Enden der Hyoglossusanlage streben nach der Oberfläche der Zunge hin und im weiteren Verlauf der Entfaltung wölben sie die Schleimhaut der Zunge hervor und erzeugen die in jenen Stadien beschriebenen Wülste an der Mundhöhlenfläche der Zunge und drängen dadurch den Knorpelstab des Processus entoglossus ventralwärts. Das ist aber nicht so wörtlich zu nehmen, dass dabei der Knorpelstab etwa ventralwärts verbogen wird, denn davon ist nichts zu bemerken, wie eine Reihe von Rekonstruktionen, die von den verschiedenen Stadien der Ausbildung des Knorpelskelettes gemacht wurden, beweisen, sondern die Zunge mit den genannten Muskeln wächst über das Niveau des Knorpels heraus, ein Vorgang der Hand in Hand geht mit der Befreiung der ganzen Zunge von der Unterlage — vom Mundboden.

Das Konvergieren der beiden Musculi hyoglossi, das beim Vergleichen der Textfiguren 50 und 51 deutlich ist, ist auch schon in der Anlage der Muskeln zu bemerken, wie sehr deutlich Schnitte durch den Kopf von Embryonen erweisen, die parallel dem Verlaufe dieser Muskeln geführt sind. Bei der weiteren Ausdehnung der Muskeln wird diese Konvergenz oral-

wärts immer stärker, sodass sie sich beide in der Mittellinie fast berühren wie Textfigur 51 zeigt. Die Zungenspitzengegend entsteht also, wie auch diese Betrachtung ergibt, durch das Vorwachsen des betreffenden Teiles über die ursprüngliche Anlage hinaus, während im Vergleich dazu der hintere Abschnitt, der Zungengrund, teilweise wenigstens seinen ursprünglichen Charakter beibehält. Der vordere Teil wächst jedenfalls viel



Textfigur 51.

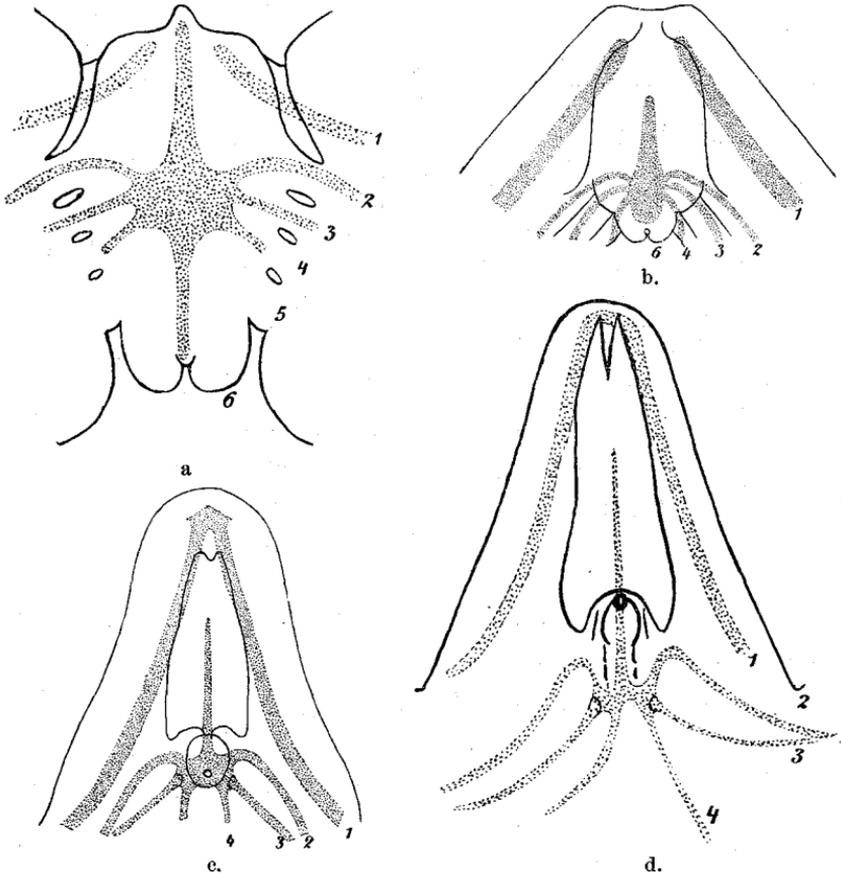
Querschnitt durch den vorderen angewachsenen Teil von der Zunge und dem Kiefer von einem Embryo von *Lacerta muralis* (XV). Auf dem Dorsum der Zunge sind zahlreiche Drüsenanlagen. In der Zunge liegen die Querschnitte der beiden Musculi hyoglossi (hygl.) dicht nebeneinander, von ihrer muskulösen Scheide umgeben, die in die Schleimhaut des Dorsum linguae ausstrahlen; dort zieht quer herüber der Musculus transversalis linguae. Ventralwärts in der Rinne zwischen den beiden Hyoglossi liegt der Processus entoglossus (p. ent.) (vergl. Textfigur 50). Von unten her strahlt in die Scheide (Sch.) der Zunge, die vom eigentlichen Zungenkörper durch die tiefe Falte (F.) abgegrenzt ist, der Musculus genioglossus, um dann von dort in den Rücken der Zunge überzugehen. Mit ihm hängt der Musculus geniohyoideus am Boden der Mundhöhle zusammen. Lateral von der Zunge liegen die Sublingualdrüsen in dem für sie bestimmten, oder vielmehr von ihnen gebildeten Schleimhautwulst. Der Unterkieferknorpel (U. K.) ist von einer dünnen Knochenmasse (schraffiert) umgeben. Lateral am Kieferrande liegen die Zahnleisten und die Labialdrüsen.

Vergrößerung ca. 1 : 60.

schneller als der hintere, wie das auch deutlich erwiesen wird durch die Betrachtung der schematischen Abbildungen 52a bis d, an denen die stark und schnell zunehmende Konvergenz der Unterkieferskelettstücke dargestellt ist, die nur durch die angedeutete Form des Wachstums zu erklären ist. Auf weitere wichtige Wachstumsverhältnisse, die durch diese Abbildungen veranschaulicht werden, werden wir sogleich des näheren eingehen;

es sei hier nur noch bemerkt, dass die Eidechsenzunge auch in ihrem hinteren Abschnitt im Vergleiche mit den Zuständen der Embryonalzeit weitgehende Umbildungen zeigt, die eine starke Differenzierung und eine spezialisiere Ausbildung dieser Gegend veranlassen, als wir sie z. B. bei der Säugetierzunge finden; denn wie wir sahen, wachsen bei *Lacerta* hinten noch die beiden Zipfel heraus, die eine viel schärfere Abgrenzung und also auch eine speziellere Ausbildung zeigen, als es jemals bei der Säugetierzunge der Fall ist. Trotz alledem kann aber der obige Satz von dem Wachstum des vorderen Teiles der Zunge voll aufrecht erhalten werden, denn diesem gegenüber sind die Umbildungen hinten doch nur gering.

Wie erwähnt zeigen die Textfiguren 52a bis d noch ein anderes nicht ganz unwichtiges Verhalten der sich entwickelnden Zunge. In die Umriss der Kiemengegend resp. der Zungenanlage und der ausgebildeten Zunge sind dort die Formationen der Knorpel resp. Knochen des Unterkiefers und des Zungenbeinapparates punktiert hineingezeichnet, projiziert auf die Oberfläche der Zunge. In Textfigur 52a liegen die Knorpelanlagen vollkommen in den zugehörigen Visceralbogen, die noch deutlich abgrenzbar sind. Vier Bogen enthalten Knorpelanlagen; die drei letzten vereinigen sich zu der median gelegenen Copula, die eine deutliche Platte darstellt, von der oralwärts der *Processus entoglossus* ausgeht, während sich aboralwärts chondroblastemartiges Gewebe bis zum Kehlkopfeingang hin erstreckt. Entsprechend der annähernd frontalen Stellung der Visceralbogen stehen die Knorpelanlagen auch frontal, nur die Unterkieferbogen konvergieren schon deutlich nach dem Munde zu, in Wirklichkeit noch etwas stärker als es in der Abbildung dargestellt werden konnte, da die Knorpel senkrecht zur Ebene der Zeichnung weiter nach vorn treten, was bei der Projektion natürlich nicht klar gemacht werden kann. Die auf der Zeichnung ersichtliche vordere Spitze der Zungenanlage ist auch nicht die Spitze der Zunge, denn



Textfigur 52 a bis d.

Schematische Abbildungen, die in vier verschiedenen Stadien die Beziehungen des Visceralskelettes zu der Zungenanlage bzw. zur Zunge selbst zeigen sollen.

a. Umrisszeichnung der Rekonstruktion, die in Tafelfigur 21 (Stadium XI) abgebildet ist, und in die die punktierten Visceralknorpelanlagen hineingezeichnet sind. Diese Knorpel sind in allen Figuren in der Blickrichtung, in der man die durchsichtig gedachten Modelle ansieht, auf ihre dorsale Oberfläche projiziert gedacht. Hier sind vier Paare von Knorpeln gezeichnet; alle liegen in den Bogen, in denen sie entstanden sind. Die Bogen sind durch schlitzförmige Taschen abgegrenzt, und mit den Zahlen 1—6 bezeichnet. Die ersten Knorpel sind leicht gebogene Spangen, die zweiten, dritten und vierten Knorpel sind von vorn nach hinten kürzer werdende Stäbe, die in der Mittellinie mit der breiten Copulaplatte zusammenhängen. Von dieser geht nach vorn der Processus entoglossus in die Zungenanlage, nach hinten der früher beschriebene Zusammenhang mit der Gegend des Aditus laryngis.

Vergrößerung 1 : 50.

b. Der hintere Teil der Zungenanlage zu dem Kehlkopf hin ist stark verkürzt gedacht. cf. Tafelfig. 22 der Rekonstruktion desselben Stadium (XII). Die ersten Bogen enthalten die stärker oralwärts konvergierenden Spangen der Meckelschen Knorpel. Am hinteren Zungenrande sind noch drei Bogen zu erkennen. Die Taschen sind durch einfache Linien bezeichnet. Die zweiten, dritten und vierten Knorpel liegen noch ziemlich genau in den zugehörigen Bogen. Processus entoglossus geht von dem verdickten Körper der Copula nach vorn. Die Platte der Copula, an der die drei Bogenpaare ansetzen, ist von dem Körper verdickt.

Vergrößerung 1 : 25.

c. Umrisszeichnung von der Rekonstruktion, die in der Tafelfigur 25 abgebildet ist (Stadium XIV). Die Bogen sind durch Schlundtaschen nicht mehr abgrenzbar. Die Unterkieferknorpel, die in der Mitte vereint sind, konvergieren jetzt ganz spitzwinklig. Die drei hinteren Knorpelpaare sind jetzt aus dem Bereich der Zunge vollständig herausgerückt. Der Aditus laryngis liegt auf der Copula. Der Processus entoglossus ragt weit in die Zunge vor.

Vergrößerung 1 : 25.

d. Umrisszeichnung der Zunge, des Kehlkopfes und des Kiefers nach einem Kaliglycerinpräparate der erwachsenen Eidechse. Die Unterkiefer sind ähnlich wie in der vorigen Figur gestaltet. Auch der Larynxeingang ist jetzt weit über die Copula des Zungenbeines oralwärts hinausgerückt. Die Verlaufsrichtung der hinteren drei Bogen ist etwas verändert, sie sind aber auf den ersten Blick mit jenen der früheren Stadien zu identifizieren. Von der Copula ragt der Proc. entoglossus in den festgewachsenen Teil der Zunge hinein.

Vergrößerung ca. 1 : 4.

diese ist, wie das früher ausführlich dargestellt wurde, umgebogen und nach vorn noch weiter zu verfolgen; das ist aber für die hier zu erörternden Dinge ohne Belang.

In der Textfigur 52b ist schon eine bedeutende Verschiebung eingetreten. Hier ist die ganze Zungenanlage zu übersehen, die Zunge selbst schon gut abgrenzbar. Vier Visceralbogen sind auch hier noch zu erkennen, in denen die zugehörigen Knorpelanlagen liegen. Die Vergleichung mit Textfigur 52c lässt wohl erkennen, dass der Zungenbeinapparat zum Kehlkopfeingang, der am hinteren Rande als kreisförmige Öffnung sichtbar ist, hin verschoben ist; hier sind die drei letzten Bogenpaare zusammengedrängt, während der erste deutlich verbreitert und oralwärts verschoben ist. Die Konvergenz sämtlicher Knorpelspangen ist, wie leicht ersichtlich, stärker geworden. In der Textfigur ist die Zunge und der ganze vordere Rand des Unterkiefers deutlich in eine lange, vorn abgestumpfte spitze Form ausgezogen, was besonders gut in die Augen fällt bei der Betrachtung der Unterkieferknorpel, die jetzt zusammen einen aboralwärts offenen, spitzen Winkel von ca. 40° bilden, während sie kurz vorher noch einen solchen von 90° bildeten. Die Abgrenzung der einzelnen Bogen ist nicht mehr erkennbar, wohl erhalten sind aber die drei Knorpel der zweiten bis vierten Bogen, die Copula und der Processus entoglossus. Der Aditus laryngis ist um ein beträchtliches Stück weiter oral verschoben, in dem Sinne also, wie es im vorher beschriebenen Stadium angebahnt war. Die Textfigur 52d zeigt uns nun die Verhältnisse bei einem ausgewachsenen Tiere. Das dieser Zeichnung zu Grunde liegende Präparat wurde so gewonnen, dass der Unterkiefer einer erwachsenen *Lacerta muralis* nach der Vorschrift von O. Schultze in Kalilauge-Glycerin aufgehellt wurde. Dann wurde bei vierfacher Vergrößerung eine Photographie angefertigt, deren Überzeichnung das vorliegende Bild geliefert hat. Hier ist das Verwachsen der Zunge über den Zungenbeinapparat

hinaus besonders auffallend geworden; ihr ist der Kehlkopfs eingang gefolgt, der jetzt am vorderen Ende des hinteren Drittels des Processus entoglossus liegt. Aufs allerbeste zeigt also die Ontogenie der Zunge und des Kehlkopfes bei einer Species den von Gegenbaur in der Reihe der höheren Wirbeltiere vergleichend anatomisch bewiesenen Satz von dem oralwärts Vorwachsen der Halseingeweide über das Visceralskelett heraus. Die Knorpel selbst bieten kein wesentliches Interesse mehr, sie sind vollkommen dem entsprechend gestaltet, wie sie sich zu früher Zeit schon angelegt hatten, und sie machen in ihrer Deutung beim ausgewachsenen Tiere als Gebilde des zweiten, dritten und vierten Visceralbogens absolut keine Schwierigkeiten. Darin unterscheidet sich der Zungenbeinapparat der Lacerten nicht unwesentlich von dem der Urodelen und Anuren, bei denen viel weitergehendere Umbildungen statt haben, die vielleicht nicht nur durch die Entwicklung der Zunge bedingt sein können, denn diese ist, wie wir auch in dem vergleichenden Teile sehen werden, bei den Amphibien sicher primitiver als bei den Reptilien.

Lage der Zungenanlagen zur Rachenmembran.

Die Beziehung der einzelnen zur Zungenanlage verwendeten Gebiete des Mundbodens zur Rachenmembran muss hier noch im Zusammenhang beachtet werden, da wir auf diesen Punkt bei den Amphibien ebenfalls unsere spezielle Aufmerksamkeit gerichtet hatten. In der Rekonstruktion des Stadiums I von *Lacerta muralis* sahen wir den Ansatz der Rachenmembran am Unterkiefer noch in einer kleinen Leiste, die frontal gestellt war, angedeutet (cf. Tafelfigur 15). Aus der Lage der Rachenmembran, die auch noch an Stadien beobachtet wurde, die sie vollständig ausgebildet enthielten, kann mit Sicherheit entnommen werden, dass das Gebiet des Tuberculum impar und natürlich

aller von ihm aboral liegenden Teile des Mundbodens, die zur Zunge verwendet werden, vom Entoderm abstammende Epithelialüberzüge jenem Organ liefern. Dagegen ist dies nicht so leicht bei den ersten Schlundbogen zu entscheiden. Die Rachenmembran setzt zwar am vorderen Rand der hier noch sehr schmalen Schlundbogen an. Diese verbreitern sich aber im Laufe der weiteren Entwicklung ganz ausserordentlich und wenden immer breiter werdende Flächen der eigentlichen Mundhöhle zu, wie wir oben mehrfach erwähnten. Ein grosser Abschnitt der ersten Schlundbogen liefert die von mir so benannten seitlichen Zungenwülste, die ja bei der Ausbildung der Zunge eine sehr grosse Rolle spielen. Wenn diese ganz von den innerhalb (aboral) der Rachenmembran, die leider zu früh verschwindet, liegenden Teilen der Unterkieferbogen geliefert werden, dann müssten diese Abschnitte gerade besonders stark sich ausdehnen, was allerdings nicht von der Hand zu weisen ist.

Bei genauer Betrachtung hat es aber doch den Anschein, als wenn auch Gebiete, die ausserhalb der Rachenmembran liegen, zur Ausbildung der so mächtigen seitlichen Zungenwülste verwendet würden. Dann käme also auch das Ektoderm bei der Bildung des epithelialen Überzuges der Zunge in Betracht. Nach dem, was ich bei Säugetieren über dieselben Verhältnisse gesehen habe, liegen dort die Dinge z. T. klarer, und wir müssen wohl die definitive Beantwortung dieser Frage bis nach der Schilderung jener Vorgänge verschieben.

Vergleichung.

Wir unternehmen nun auf Grund der vorliegenden Untersuchungen die Zunge der Reptilien mit der der Amphibien zu vergleichen. Zunächst erwägen wir, welche Gebiete des embryonalen Mundbodens bei der Zungenbildung verwendet werden

und daraus wird sich dann eventuell ergeben, ob die Zungen der Amphibien und Reptilien ganz oder nur teilweise ihrer Entstehung nach homolog sind. Wir brauchen zu dem Zwecke keinen besonderen Unterschied zwischen der Urodelen- und Anurenzunge zu machen, sondern können allgemein von der Amphibienzunge reden, da wohl genetisch zwischen den beiden Ordnungen Unterschiede konstatiert werden konnten, die aber doch nicht so bedeutend waren, dass wir nicht annehmen dürften, beide Organe seien im grossen und ganzen gleichwertig.

Bei den Amphibien entsteht die Zunge aus dem vordersten Teile der Copula und einem vor ihr und dem Unterkiefer gelegenen Gebiet des Mundbodens; beide Teile verschmelzen so innig mit einander, dass beim ausgebildeten Tier keine Trennung mehr besteht¹⁾.

Bei den Reptilien besteht zwischen den medialen Abschnitten der Visceralbogen ein mesobranchiales Gebiet, das wir wohl mit der Copula der niederen Tiere vergleichen dürfen. Allerdings bestehen Unterschiede im Verhalten der Copula bei älteren Larven der Amphibien und den Embryonen von *Lacerta*. Bei jenen Amphibien haben wir eine oralwärts gelegene ziemlich kurze Copula, zu der von hinten nach vorn konvergierend die einzelnen Visceralbogen herantreten, ein Verhalten, das wir erst in ziemlich späten Stadien bei *Lacerta* ähnlich wiederfinden.

In früheren Stadien sehen wir bei *Lacerta* einen sehr viel primitiveren Zustand, indem die annähernd frontal gerichteten Visceralbogen an die durch die ganze Ausdehnung der Kiemenregion median ziehende Copula herantreten (vgl. hierzu die Tafelfiguren 20 und 21 und auch die Textfigur 52a, bei denen

1) Nur die Drüsen geben bei *Alytes*, *Pelobates*, *Salamandra* etc. einen Anhalt zur Abgrenzung beider Teile.

an den eingezeichneten Knorpeln diese Thatsache wohl noch erkannt werden kann).

Später erst tritt dann eine Reduktion des aboralen Teiles der Copula ein, womit dann die erwähnte Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Amphibien erreicht wird. Wir dürfen also den rundlichen vorspringenden Höcker, wie er am vorderen breiten Ende der Copula in Tafelfigur 17 zu sehen ist, wohl gleichsetzen mit dem bei Urodelenlarven so ausserordentlich scharf vorragenden oralen Rande der Copula (primitive Zunge), zumal auch bei *Lacerta*, wie bei den Amphibien, oralwärts von ihm die mediane Anlage der Thyreoidea zu finden ist. Diese Copula wird in ihrem vorderen Teil ebenso wie bei den Amphibien auch bei *Lacerta* zur Zungenbildung verwendet, und zugleich mit ihr die angrenzenden Teile der herantretenden Visceralbogen (2 u. 3). Darin besteht also zwischen den beiden Tierklassen wohl Übereinstimmung. Allerdings darf man annehmen, dass eine fortschreitende Entwicklung bei den Reptilien gegenüber den Amphibien zu konstatieren ist, indem sicher grössere Abschnitte der an die Copula herantretenden Bogen bei *Lacerta* mit in die Zunge hineinbezogen werden als bei den untersuchten Amphibien, wo nur die unmittelbar an die Copula grenzenden Teile der zweiten Bogen Verwendung finden. Diese Entscheidung hat aber deswegen bei den Amphibien gewisse Schwierigkeiten, weil dort die Abgrenzung der Weichteile der Bogen gegen die Copula nicht so deutlich ist, wie bei den Reptilien, bei denen die auch namentlich noch in späteren Stadien sehr gut und scharf vorspringende Copula leicht zu erkennen ist.

Die zweite Anlage der Amphibienzunge, die bei weitem die wichtigste Rolle spielt, war das Gebiet, das zwischen Copula und Unterkieferbogen gelegen ist. Es fragt sich, finden wir auch bei Reptilien einen ähnlichen Abschnitt, der für die Zungenbildung verwendet wird? Die Antwort auf diese Frage giebt die

obige ausführliche Darstellung, in der wir auf ein sich allmählich immer mehr hervorwölbendes und vorschiebendes Gebiet aufmerksam machten, das genau an jener Stelle liegt, die wir bei den Amphibien als besonders wichtig erkannten. Wir nannten den Abschnitt bei der Eidechse, indem wir eine alte Bezeichnung wieder aufnahmen, *Tuberculum impar*. Ich stehe also nicht an, dieses gleichzusetzen dem präcopularen Abschnitt des Mundbodens der Amphibien, der ihnen den Hauptteil der Zunge liefert. Ganz ähnlich wie dort, erhebt sich bei *Lacerta* das ursprünglich plane Gebiet, legt sich an den oralen Rand der Copula an, und wird, das ist ja die Hauptsache, mit zur Zungenbildung verwendet. Im einzelnen bestehen natürlich noch Unterschiede. So zeigt dies *Tuberculum impar* sehr bald mehrere Abschnitte: einen median gelegenen First, der mit der Copula verschmilzt und zwei seitliche Flügel, die an die vorderen, oralen Ränder der zweiten Visceralbogen anstossen. Jedoch auch bei Amphibien kann man bald in diesem präcopularen Gebiet einen mittleren und zwei seitliche Teile unterscheiden, indem hier die *Musculi genioglossi* hineinwachsen. Der Raum zwischen ihnen entspricht dem medianen Teil des *Tuberculum impar*, die primären Endigungsstellen der Muskelanlagen den eben genannten seitlichen Flügeln. Ein weiterer bemerkenswerter Unterschied besteht bei beiden Klassen darin, dass die Amphibien (das betrifft die Urodelen allein) schon an jener Stelle Drüsen besitzen und so ein histologisch und funktionell wohl differenziertes Feld in die Zungenbildung mit aufnehmen; davon ist natürlich bei den Reptilien durchaus keine Rede. Hier wird das Feld für die Zungenanlage viel früher verwendet, ja sogar ehe die Muskeln sich zu diesem *Tuberculum* hinbegeben haben; wenn die *Musculi genioglossi* sich entwickeln, ist das *Tuberculum* schon so vollständig mit den anderen Teilen der Zungenanlage verschmolzen, dass es nicht mit Sicherheit mehr von ihr abgegrenzt werden kann.

Damit wäre also gezeigt, dass die Teile des Mundbodens, die bei den Amphibien für die Zungenbildung verwendet werden, auch bei *Lacerta* demselben Zwecke dienen. Bei *Lacerta* wird aber noch mehr vom zweiten Bogen dazu gebraucht als bei den Amphibien und ausserdem ist es oben höchst wahrscheinlich gemacht worden, dass auch Teile der medialen Abschnitte der dritten Bogen für die hintersten Partien der Reptilienzunge verwendet werden (cf. auch die Zusammenfassung).

Wie die oben gegebene Schilderung ersehen lässt, ist aber die Zunge von der Eidechse noch lange nicht fertig, es fehlen noch die bedeutendsten Stücke, nämlich die sogenannten seitlichen Zungenwülste, die als abgegliederte paarige Teile von den ventralen Flächen der ersten Schlundbogen geliefert werden und sich an die Copula des Tuberculum impar und an seine seitlichen Flügel ansetzen. Diese bilden mit dem grössten Teil der Zunge fast den ganzen Körper und sicher die beiden Spitzen. Diesen Wülsten entsprechen keine Bildungen bei den Amphibien; sie sind neue Erwerbungen der Reptilien, die einen bedeutenden Zuwachs der Masse der Zunge bedingen und natürlich auch wesentlich zur Vervollkommnung des Organes beitragen. Dem Bedürfnis, die Zunge erweiterter Funktionen fähig zu machen, konnte also in der phylogenetischen Entwicklung nicht dadurch abgeholfen werden, dass die von den Amphibien ererbte Zunge bei den Reptilien stärker wuchs, sondern es musste neues Bildungsmaterial herbeigebracht werden, das sich in Abschnitten der ersten Schlundbogen vorfand, die bisher sich gar nicht an der Zungenbildung beteiligt hatten und in den oben erwähnten Teilen der dritten Bogen.

Wie der erste Bogen dazu kommt sich bei der Zungenbildung nützlich zu machen, dafür können wir keinen Grund einsehen, er schliesst sich aber aufs beste der Entwicklung der Zungen in der Vertebratenreihe an, indem von der primitiven Fischzunge ausgehend, bei den Amphibien oralwärts von der

primitiven Zunge gelegene Mundbodengebiete für die definitive Zunge gebraucht werden und bei den Reptilien noch weiter oralwärts gelegene Teile des ersten Bogens dem Zweck der Vervollkommnung dienen. Der Fortschritt in der Ausbildung dieses Organes geht, trotzdem sich die Bildungsstätten des verwendeten Materiales nahe berühren, doch in grossen Sprüngen, sodass wir auch hier wieder die riesigen Lücken klaffen sehen, die die genannten Tierklassen trennen. Immerhin ist aber doch durch diese entogenetische Forschung ein gewisser Zusammenhang der scheinbar unvermittelt sich gegenüberstehenden Formen erreicht worden, der vielleicht noch vollständiger wird, wenn wir alle Reptilien und Amphibienordnungen genau in Hinblick auf den Bau und die Entwicklung der Zunge kennen. Die vergleichende Forschung, die nur ausgebildete Formen untersucht, hat für das Verständnis der Bildung der Zunge bis jetzt ähnliches nicht erreichen können.

Nun wird es auch erklärlich, warum ein neuer Nerv in den vorderen und seitlichen Gebieten der Zunge der Reptilien aufgetreten ist, der den Amphibien durchaus fehlt. Vom ersten Schlundbogen beteiligen sich nun bestimmte Abschnitte an der Zungenbildung und daher giebt der Trigeminus einen besonderen Ast dieser vom ersten Bogen abgespaltenen Partie mit: den Nervus lingualis. Gaupp, der die Zungennerven genau verfolgt hat, hat auch diesen Umstand richtig erkannt, indem er sagt: bei den Lacerten findet ein weiteres Heraufrücken von neuen Schleimhautpartien, die ursprünglich lateral lagen, auf die Zunge statt. Aber erst die Entwicklungsgeschichte giebt genauen Anhalt, welche Gebiete für die Vergrösserung der Zunge in Frage kommen.

Eine phylogenetische Deutung des Gebietes des Tuberculum impar und der ihm bei Amphibien entsprechenden präcopularen Mundbodengegend schon hier zu geben, ist unmöglich. Wir haben

vorher erst die übrigen höheren Tierklassen hinsichtlich der Zungenbildung zu untersuchen, bei welchen wir dies Tuberculum in viel beträchtlicherer Ausbildung beobachten werden.

Dass die Drüsenbildungen bei den Reptilien sich nicht so primitiv verhalten, wie bei den Amphibien, zumal speziell wie bei den Urodelen, ist verständlich, da wir ja schon bei Anuren bedeutende Abweichungen in der Zeit der Anlage der Drüsen von den Urodelen finden. Auch bei *Lacerta* treten drüsenähnliche Gebilde ganz am Ende der Embryonalzeit auf. Bei den Amphibien konnten wir schliesslich sagen, dass die spezifischen Drüsen der Zunge ausschliesslich von dem präcopularen Mundbodengebiet geliefert wurden. Diesem Gebiet homologisierten wir den als Tuberculum impar bezeichneten ebenfalls präcopularen Mundhöhlenboden bei *Lacerta*. Liefert dieses nun etwa nur die drüsenähnlichen Bildungen auf der Eidechsenzunge? Wir haben oben schon auseinandergesetzt, wie schwankend die Angaben über Drüsen der Zunge von *Lacerta* sind, auch bei den neuesten Litteraturangaben finden wir ähnliches. Ich glaube, wir haben auf der ganzen Zunge meistens Krypten, nur sehr wenige spezifische Drüsen. Als sehr voluminöse Organe liegen dagegen unter der Zunge wahre Drüsen, die ihrer Bedeutung nach schon gewürdigt worden sind (cf. S. 719). Ihnen entsprechen bei den Amphibien keine an gleicher Stelle liegende Gebilde. Deswegen können wir die oben gestellte Frage an dem vorliegenden Reptilienmaterial nur so beantworten, indem wir sagen, dass hier auf der Zunge nur die Anlagen von drüsenartigen Epitheleinstülpungen während des Embryonallebens gefunden werden. Diese liegen im Gebiet des Tuberculum impar und auf den seitlichen Zungenwülsten, nicht auf dem Gebiet „der primitiven Zunge“. Später finden wir dann auf der ganzen Zunge nur die Charaktere der übrigen Mundschleimhaut (Krypten, Schleimzellen etc.), während die Bildung der spezifischen Drüsen teilweise unterdrückt ist, das Tuberculum impar also seine spe-

zielle Beziehung zu jenen Drüsen zu entfalten keine Gelegenheit fand¹⁾.

Holl (87 b Figur 3) hat eine schöne Abbildung der Oberfläche der Zunge von *Lacerta* gegeben, an der verschiedene Abschnitte makroskopisch recht deutlich unterschieden werden können. Man sieht dort in einem mittleren Bezirk unregelmässig neben einander gestellte Papillen liegen, während sich zum Rande hin in Leisten angeordnete Papillen in regelmässiger Verteilung anschliessen. Diese beiden Hauptteile der Zungenoberfläche entsprechen aber nicht etwa Teilen, die in der Entwicklungsgeschichte der Zunge sich aneinandergelegt haben, denn die Papillen legen sich zu einer Zeit an, wenn sämtliche zur Zunge zusammentretende Abschnitte schon vollkommen miteinander verschmolzen sind. Beim Weiterwachsen der Zunge müssen natürlich die Randpartien besonders stark wachsen, und jene Papillenreihen, die als blattartige Erhebungen zu erkennen sind, zeigen recht schön die Wachstumsrichtung der betreffenden Teile der Zunge. Diese geht im mittleren und vorderen Abschnitt der Zunge von der medianen Fläche nach rechts und links (lateral), während sie im hinteren Teil deutlich aboral ist, entsprechend den dort hervorstwachsenden hinteren Spitzen. Ganz ähnlich fanden wir auch auf der Zungenoberfläche der Salamander jene Wachstumsrichtung angedeutet (Tafel-figur 3).

Bei den Amphibien sahen wir ferner die Beziehungen, die der *Musculus genioglossus* zu dem präcopularen Mundhöhlenboden hat, sowohl bei Urodelen wie bei Anuren. Bei den Reptilien ist eine Verwischung der primitiven Verhältnisse eingetreten, indem eine deutliche Abgliederung des *Genioglossus* erst erfolgt,

¹⁾ Man vergleiche damit aber die Angaben von der Anlage epithelialer Einstülpungen auf der ganzen Zunge mit Ausnahme eines kleinen, hinteren Gebietes.

wenn das Gebiet des *Tuberculum impar* schon so mit der Zungenanlage verschmolzen ist, dass es nur noch undeutlich abzugrenzen ist. Immerhin können wir wohl sagen, dass die Richtung der ersten Zellreihen des Muskels ungefähr nach der höchsten Erhebung des Gebietes des *Tuberculum* hinweist. Zu detaillierte Ähnlichkeit dürfen wir hierin zwischen beiden Tierklassen kaum erwarten.

Schliesslich wäre noch der Scheidenbildung der Zunge der Reptilien zu gedenken und zu fragen, ob wir ähnliches bei Amphibien sehen. Der wichtigste Punkt in der Anatomie dieser bei *Lacerta muralis* rudimentären Scheide war neben der Form, dass Muskelfasern des *Genioglossus* in sie hineinstrahlten. Bei Urodelen haben wir gewiss keine ihr vergleichbare Bildung. Bei Anuren dagegen wurde bei mehreren Formen auf eine sublinguale Wulstbildung hingewiesen, die ebenfalls Muskelfasern des *Musculus genioglossus* aufnimmt, die sich zugleich mit der Zunge von dem sublingualen Mundboden abhebt. Wenn auch die Formation, die ihrer Funktion nach wenig verständlich ist, sicher nicht als Scheide für die Zunge bei den untersuchten Batrachiern dient, so dürfen wir sie doch wohl mit der rudimentären Scheide der Lacertiden vergleichen und die Vermutung aussprechen, dass wir bei den Batrachiern eine Bildung in den ersten Anfängen finden, die sich bei den Reptilien in besonderer Weise sehr viel weiter entwickelt hat. Recht auffallend ist die Ähnlichkeit der Wulstbildung von *Pelobates* mit dem breiten, dicken Wulst, auf dem die Zunge von *Phrynosoma cornutum* aufliegt. Wenn man mehr Formen auf diese Bildungen hin untersuchen könnte, würde man gewiss allerlei interessante Übergänge finden, und auch die eigenartig gebildete Zunge von *Chamaeleo* besser verstehen können.

Das Hyobranchialskelett der Amphibien unterscheidet sich sehr beträchtlich von dem der Reptilien. Voll zustimmen kann ich nach meinen Untersuchungen den von Gegenbaur

(98) ausgesprochenen Sätzen: „Der bei den Amphibien aus dem Kiemenskelett entstandene Zungenbeinapparat bewegt seine Zustände bei den Sauropsiden in etwas engeren Grenzen, da von dem gesamten Visceralskelett, wie es bis jetzt den Anschein hat, nur der bleibende Teil zur Anlage gelangt. Das steht damit in Zusammenhang, dass auch nur vorübergehend keine Kiemen mehr auftreten. Die Ontogenese bringt also auch hier nichts, was der Organismus nicht für seinen definitiven Zustand bedarf, und erscheint nicht mit Zeugnissen für dessen Vergangenheit belastet.“ Auf einzelne Punkte der Entwicklung des Visceralskelettes brauche ich hier natürlich nicht mehr einzugehen. In den überhaupt angelegten Bogenstücken zeigt sich bei *Lacerta* doch ein bei primitiven Verhältnissen beharrender Zustand, der sehr von den komplizierten Umbildungsprozessen des Zungenbeins der Anuren abweicht, und sich entschieden mehr an die definitiven Formen der Urodelen anlehnt. Nur der *Processus entoglossus* ist eine den Reptilien eigene Bildung, der an die bei Fischen vorhandene Formation erinnert. Dieser *Processus* sitzt auf dem verbreiterten medianen Stück, an das die zweiten, dritten und vierten Bogen herantreten. Dieses letztere ist sicher, wie auch *Gegenbaur* meint als *Basibranchiale* aufzufassen. Ob der *Processus entoglossus* ein *Glossohyale* darstellt, das mit der *Copula* in *Konkrescenz* begriffen ist, lässt *Gegenbaur* unentschieden. Die Thatsache, dass in der ganzen Entwicklung die *Copula* mit dem *Processus entoglossus* immer eine einheitliche Masse bildet, die niemals eine Gliederung erkennen lässt, und der Umstand, dass nachgewiesenermassen Teile des ursprünglichen Körpers der *Copula* während des Wachstums zum hinteren Ende des *Processus* umgewandelt werden, scheint eher gegen jene Annahme zu sprechen. Bei *Lacerta* ist dieser *Processus* das einzige Binnenskelett der Zunge, bei Urodelen fanden wir zwei kleine paarige Fortsätze der *Copula*, *Processus hyoideus anterior* (*Hypohyale*) und *posterior*,

die jedenfalls keine entsprechende Vertretung bei den Lacertiden haben.

Die Beziehung des Hyobranchialskelettes der Lacerten zum Kehlkopf, die ebenfalls erwähnt wurde, ist wie Gegenbaur hervorhebt, eine Neueinrichtung dieser Reptilen. Ob der aborale, niemals Knorpelsubstanz ausbildende Fortsatz der Copula zum Larynx hin, den wir bei *Lacerta* mehrfach fanden, mit dem Zungenbeinstiel der Urodelen zu vergleichen ist, erscheint zweifelhaft.

Zusammenfassung.

I. Entwicklung der Form der Zunge.

1. Die für die Entwicklung der Zunge in Betracht kommende Gegend des Vorderdarmes weist sechs Paare von Visceralbögen auf, die von teilweise durchgängigen Visceraltaschen oder -Spalten von einander geschieden sind. Der sechste Visceralbogen (die Zählung beginnt an der Mundöffnung) ist aboralwärts nicht durch eine Tasche begrenzt. Die zweiten bis sechsten Bogen sind in der Medianlinie durch eine oral verdickte Leiste vereint, die man als Copula bezeichnen kann. Vor dem oralen Ende dieser Copula liegt die mediane Thyreoideaanlage, also in einem Gebiet zwischen zweitem und erstem Schlundbogen, aber doch nahe am oralen Rande der Gegend des zweiten Bogens.

Vor dieser Thyreoideaanlage liegt zwischen den sich in die Mundhöhle etwas vorwölbenden ersten Schlundbogen ein kleines planes Feld, das weiterhin bei der Entwicklung der Zunge eine wesentliche Rolle spielt.

2. Dieses interbranchiale Feld wird im Laufe der Entwicklung zu einem kleinen Höcker umgestaltet, Tuberculum

impar, das bald einen medianen stärker hervorspringenden Teil erkennen lässt, an den sich jederseits lateral zugespitzte Flügel ansetzen, die sich dann im Niveau der ersten Schlundtasche verlieren.

3. Bald darauf (der Zeitpunkt ist nicht an ein ganz genau bestimmtes Stadium gebunden) verschmilzt der aborale Teil des Tuberculum impar mit dem oralen Rande der Copula und eine median sich oralwärts ausbildende Spitze des Tuberculum schiebt sich in den Spalt, der die beiden ersten Bogen von einander trennt, vor, sodass auch die ersten Bogen durch eine mediane Leiste von einander geschieden sind.

Es erstreckt sich dann also zu einer gewissen Zeit vom oralen Rande des Unterkiefers eine mediane kontinuierliche Leiste bis in die Gegend der sechsten Schlundbogen.

4. Unterdessen hat sich von dem dorsalen Gebiet der ersten Schlundbogen lateral von der eben beschriebenen Leiste je ein rundlicher Teil abgegrenzt, der sich jederseits aboralwärts an den oralen Rand der Flügel des Tuberculum impar anlegt, medial sich immer inniger an die mediane Leiste anschmiegt und sich lateralwärts von den anderen Teilen des ersten Bogens durch eine allmählich sich vertiefende Furche abgrenzt. Diese wulstartigen Erhebungen sind bezeichnet worden als seitliche Zungenwülste.

5. Das eben genannte Gebiet der lateralen Zungenwülste und das des Tuberculum impar zeichnet sich nun weiterhin durch unverhältnismässig starkes Wachstum aus im Vergleich mit dem aboralwärts liegenden eigentlichen Kiemengebiet, das sogar Veränderungen im Sinne einer Reduktion der Zahl und Grösse der einzelnen Bogen durchmacht. (Genauerer i. Text.)

6. Verhältnismässig lange bleiben wohlentwickelt und deutlich die zweiten und dritten Bogen, während die vierten weniger

schnell, die fünften sehr schnell reduziert werden, ja fast vollständig verschwinden. Die sechsten Bogen jedoch nehmen an Grösse zu, um als Arytänoidwülste den Kehlkopfengang zu begrenzen.

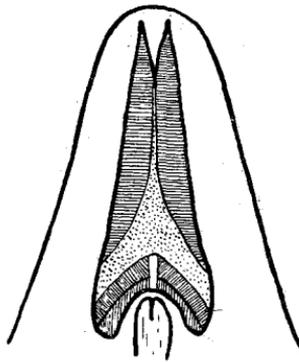
7. Während dieser Neubildungen erleidet die ganze in Betracht kommende Gegend, ungefähr im Gebiet des Tuberculum impar (sicher kann dieses schon nicht mehr begrenzt werden) eine fast rechtwinklige Knickung; der Scheitel des Winkels ist dorsal gerichtet. Diese Knickung gleicht sich aber in den nun folgenden Entwicklungsstadien immer mehr aus, bis später die Zungengegend wieder gestreckt ist, wie beim erwachsenen Tier.

8. Die zuerst noch ziemlich deutliche Abgrenzung der Gegend des Tuberculum impar gegen die seitlichen Zungenwülste und die oralen Partien der zweiten Schlundbogen wird immer undeutlicher. Dagegen wird die Abgrenzung einer medianen Masse, die die eigentliche Zunge liefert, gegen die lateralen Teile der Visceralbogen, die sich zum Mundboden zu planieren beginnen, immer schärfer.

9. Die Reduktion der Gebiete der vierten und fünften Schlundbogen lässt ein oralwärts gerichtetes Höhersteigen des Kehlkopfenganges (sechste Bogen) zustande kommen. Dieser schiebt sich soweit nach vorn, dass er allmählich in die Region der aboralen Enden der nach hinten stark divergierenden (also nicht mehr frontal wie zuerst verlaufenden) dritten, ja sogar zweiten Bogen zu liegen kommt (cf. Tafelfigur 24).

10. Entsprechend der Breite des vorderen, oralen Teiles der Zungenanlage, die durch die Falten an dem lateralen Rande der seitlichen Zungenwülste gut und scharf abgegrenzt ist, entwickelt sich nun auch jederseits eine Falte, die vom zweiten und vom dritten Bogen die Partien abschneiden, die fernerhin zum Mundboden gehören und zur Zunge verwendet werden (Tafelfigur 22).

11. Sobald dies erfolgt, die seitliche Abgrenzung der Zunge also gegeben ist, ist es unmöglich die einzelnen Visceralbogen selbst weiterhin zu erkennen, da die Taschen, die allmählich schon sehr flach geworden sind, immer mehr verschwinden. Da der Kehlkopfengang bei der Weiterentwicklung noch immer mehr sich oralwärts schiebt, so ist es wahrscheinlich, dass der Platz auf Kosten und durch die Reduktion eines Teiles der dritten Visceralbogen gewonnen wird.



Textfigur 53.

Diese schematische Abbildung soll demonstrieren, wie sich die einzelnen Gebiete der Schlundbogen, die die Zunge bilden, in die Masse der fertigen Zunge teilen. Die Grenzen sind nicht nach bestimmten Gesetzen eingezeichnet, denn die Darstellung im Text hat ja gezeigt, dass die exakte Abgrenzung der einzelnen Bogengebiete unmöglich ist; aber ungefähr mögen die Trennungslinien wenigstens mit dem wirklichen Verhalten übereinstimmen. Zur Einzeichnung wurden die Konturen einer erwachsenen Eidechsenzunge bei viermaliger Vergrößerung benutzt. Die horizontal schraffierten Gebiete zeigen den Anteil der seitlichen Zungenwülste an der Bildung der Zunge. Das punktierte Mittelfeld ist das Gebiet des Tuberculum impar. Die schräg schraffierten Teile bezeichnen den in die Zunge einbezogenen zweiten Bogen; die vertikal schraffierten hintersten Abschnitte den Teil des für die Zunge verwerteten dritten Bogens. Der zwischen diesen beiden Teilen freigelassene kleine Bezirk deutet die Copula dieser beiden Bogen an.

12. Wir sagen demnach: der hintere Teil der Zunge wird sicher von den medianen Teilen der zweiten und von einem Teil der dritten Schlundbogen gebildet. Der bei weitem grössere vordere Teil der Zunge wird unmittelbar angrenzend an die schon erörterten von sämtlichen Abschnitten des Tuberculum impar und von den sich an dessen Umbildungen anschmiegenden seitlichen Zungenwülsten, die als abgegliederte dorsale, also

in die Mundhöhle schauende Teile des ersten Schlundbogens aufzufassen sind, geliefert. Selbstverständlich ist dabei miteinbegriffen das Gebiet der zu den Bogen gehörigen Copula (zweite und dritte Bogen) an deren oralem Ende sich der mediane Teil des Tuberculum impar anlegt, der bis zur Spitze der Zungenanlage reicht. Zur Erläuterung der Zusammensetzung der Zunge aus den verschiedenen Abschnitten der Visceralbogengegend dient die schematische Zungenzeichnung der Textfigur 53, in der die einzelnen Teile des Mundbodens, die sich an der Ausbildung des Organs beteiligen, durch verschiedene Ausfüllung hervorgehoben sind (näheres s. in der Figurenerklärung).

13. Bis jetzt liegt die ganze Anlage platt dem Mundboden auf; die weitere Entwicklung geschieht vor allem dadurch, dass die Zunge über die bisher gegebenen Grenzen hinauswächst. Zunächst wachsen die oralen Enden der beiden seitlichen Zungenwülste über die zwischen ihnen gelegene Copulaleiste hinaus und bilden die beiden Spitzen der fertigen Zunge. In ähnlicher Weise bilden sich die beiden am Zungenrande hinten befindlichen Zacken aus. Zugleich grenzt sich seitlich die Zunge vom Mundboden schärfer ab, indem die schon vorhandenen Furchen am Seitenrande der Zungenanlage tiefer werden, und die lateralen Gebiete der Zunge sich über die ursprüngliche Grenze hinauswölben.

14. Durch das Vorwachsen der Zungenspitzen kommt ein Teil der Copulaleiste an die sich damit zugleich ausbildende freie Unterfläche zu liegen (denn so lange die ganze Zungenanlage platt auf den Mundboden aufliegt, kann man auch nicht von einer unteren Fläche der Zunge reden). Dort bleibt sie als das mehr oder weniger deutliche Frenulum linguae bestehen.

15. Das Freiwerden des vorderen Teiles der sehr in die Länge wachsenden Zunge geschieht jedoch nicht nur durch das Herauswachsen über die Unterlage hinweg, sondern es trennt

auch noch eine horizontal, also annähernd parallel zum Dorsum linguae verlaufende Falte ein zwischen jenen lateralen Falten liegendes Stück des definitiven Mundbodens von der Zunge ab; da wo die Trennung der Zunge vom Mundboden nun nicht weiter erfolgt, hört diese Falte nicht vollständig auf, sondern macht am Seitenrande der Zunge nur seichte Einkerbungen. Wir finden dann also vorn unter dem freien Teil der Zunge ein nach dem Kieferbogen hin zugespitztes Stück, das nach hinten zu sich verbreitert, an dem festgewachsenen Teil der Zunge in ihren Seitenrand übergeht und dort bis nahe an den hinteren Zungenrand, durch eine Falte abgegrenzt, zu verfolgen ist. Wir haben dies Gebilde als eine unvollkommen ausgebildete Scheide der Zunge aufzufassen, das aber beim ganz jungen Tiere und beim Embryo mächtiger entwickelt ist, als beim erwachsenen. Damit ist dann die Form der Zunge ausgebildet.

II. Entwicklung des Skelettsystemes der Zunge.

1. Sobald die Anlage von Knorpeln als verdicktes embryonales Gewebe zu erkennen ist, lässt sich im zweiten, dritten und vierten Visceralbogen je eine Knorpelspange konstatieren, die scheinbar zu derselben Zeit auftreten. Sie vereinen sich alle in der Mediangegend zu einer breiten Platte, mit der sie kontinuierlich zusammenhängen. Von dieser Platte geht ein oralwärts gerichteter langer Fortsatz aus, der als Anlage des Processus entoglossus zu erkennen ist. Aboralwärts geht von dieser Platte, ebenfalls in der Medianlinie gelegen, ein Strang desselben Gewebes zum Aditus laryngis hin. Die Knorpelanlagen der Bogen stehen in frontaler Richtung. Im fünften Bogen sind keine Knorpelanlagen zu erkennen.

2. Die geschilderte Anlage enthält sämtliche Teile des ausgebildeten Visceralskelettes, das nur noch geringe Umwandlungen

durchzumachen hat. Im weiteren Verlauf der Entwicklung ändert sich die Stellung der Knorpelspangen in dem Sinne, dass sie allmählich die frontale Stellung verlassen und in schräger Richtung von hinten lateral nach der mittleren Platte (Copula) hin konvergieren.

3. Die Knorpel der zweiten und dritten Bogen überragen an Längenausdehnung sehr bald beträchtlich die der vierten. Sobald Knorpelgrundsubstanz in diesem Skelett aufgetreten ist, verkleinert sich relativ bedeutend die Copulaplatte, namentlich im oral-aboralen Durchmesser und mit dem oralwärts gerichteten Vorrücken des Kehlkopfeinganges verringert sich immer mehr die Chondroblastenmasse, die sich aboral an die Copula anschloss.

4. Der Knorpel des dritten Schlundbogens zeigt, so wie hyaline Grundsubstanz erkennbar ist, dicht an seinem medialen Ende eine deutliche dauernde Abgliederung von der Copula, die nur bindegewebig mit ihm verbunden ist.

5. Der Processus entoglossus, der ursprünglich durchaus an der dorsalen Seite der Zungenanlage zu finden ist, verändert diese Lage im Laufe der weiteren Ausbildung dahin, dass er nur im hintersten Abschnitt der Zunge annähernd so wie früher liegen bleibt, während der vordere Abschnitt durch den sich in die Mundhöhle vorwölbenden Zungenrücken mehr nach dem ventralen Teil der Zunge hin verdrängt wird (Ursache hiervon sind die sich mächtig dorsalwärts entwickelten Muskeln).

6. Die Verlagerung der ganzen Skelettanlage während des Wachstums der Zunge zeigen am besten die Textfiguren 52 a bis d, auf die hier verwiesen werden mag.

III. Entwicklung der Muskeln der Zunge.

1. Die erste Anlage der Muskulatur, die innerhalb der Zungenanlage zu finden ist, besteht aus einem einheitlichen

Strang von Muskelbildungsgewebe, an dessen lateraler Seite der hinzutretende N. hypoglossus liegt. Dieser Strang strahlt nach der Stelle der Zungenanlage zu, wo sich ungefähr das Tuberculum impar befindet, ohne aber die Oberfläche zu erreichen.

2. Bald gliedert sich dieser einheitliche Strang in zwei Abteilungen, eine dorsale, aus der der Hyoglossus wird und eine ventrale, die Material für den Geniohyoideus liefert. Zugleich macht sich ein gestreckterer Verlauf dieser Anlagen bemerkbar (namentlich beim Genioglossus), sodass sie mehr der Oberfläche der Zunge parallel verlaufen.

3. Zwischen dem oralen Ende des Hyoglossus und des Geniohyoideus findet sich dann später die Anlage des Genioglossus, der, vom Geniohyoideus oral und dorsal sich abgliedernd, in der Richtung nach dem Zungenrücken zu auszuwachsen beginnt.

4. Der Geniohyoideus gewinnt Beziehung zur Unterkieferlage (seinem Ansatzpunkt), ebenso wie der Genioglossus, der dort entspringt.

Die Zungenbeinhörner nehmen dann die von ihnen entspringenden Muskelfasern auf und geben so eine feste Grenze für die Musculi geniohyoidei und hyoglossi. Der Genioglossus breitet sich entsprechend seinem späteren Verhalten fächerförmig aus.

6. Der Hyoglossus wird von einer rinnenförmigen, dorsalwärts/ offenen cirkulären Scheide von Muskelfasern umgeben, die vom Genioglossus geliefert werden. Ebenso scheint der grösste Teil des *M. transversalis linguae* von diesem Muskel geliefert zu werden. Mit beiden Muskelarten hängen die ursprünglichen Genioglossusfasern teilweise dauernd zusammen.

Auch für den Processus entoglossus des Zungenbeines wird eine muskulöse Scheide von dem genannten Muskel geliefert. Der Longitudinalis linguae wird von der dorsalen Seite des Hyoglossus abgegliedert.

IV. Nerven der Zunge.

1. Im ersten Schlundbogen liegt der dritte Ast des Trigemini, der den Ramus lingualis zur Zunge sendet. Im zweiten Bogen der Facialis, der die Chorda tympani zum Trigemini-Ast schickt. Im dritten Bogen liegt der N. glossopharyngeus, der dicht neben dem N. hypoglossus verläuft und bei *Lacerta* gesondert in die Zunge tritt.

Der N. hypoglossus liegt zuerst lateral von dem Zungenmuskelstrang, tritt dann aber in die Muskelanlage, von der er umwachsen wird, und folgt dann den sich entwickelnden Muskeln.

V. Drüsen der Zunge.

Auf dem grössten Teil des papillenträgenden Abschnittes der Zunge (cf. Fig. 47) zeigen sich während der Entwicklung epitheliale Einsenkungen, die wie Drüsenanlagen aussehen und die Vertiefungen auf der Oberfläche der erwachsenen Zunge erzeugen, die mit secernierenden Zellen ausgekleidet sind. Darin, dass diese Organe bei *Lacerta muralis* viel weniger kräftig ausgebildet sind als bei manchen anderen Reptilien, glaubte man einen Grund zu finden, sie nicht als Drüsen aufzufassen, die sie ihrer Funktion nach sicher sind (näheres im Text). Die Sublingualdrüsen entwickeln sich als viele einzelne Drüsenabteilungen selbständig nebeneinander, in derselben Anzahl, wie beim ausgebildeten Tier selbständige Ausführungsgänge da sind (über die beiden Arten von Sublingualdrüsen cf. Text).

VI. Wachstum der Zunge.

1. Wann die Zunge als solche sich anlegt, ist schwer zu sagen, da ganz allmählich einzelne Abschnitte durch bestimmte

Differenzierungen des Visceralbogengebietes geliefert werden. Von dem Wachstum der Zunge kann man erst reden, wenn dies Organ im grossen und ganzen fertig umgrenzt ist. Trotzdem machen sich die Anfänge der später deutlich in die Augen tretenden Wachstumserscheinungen schon früh kenntlich.

2. Während ursprünglich die ganze in Betracht kommende Gegend annähernd in einer Ebene liegt, zeigt sich später, wenn die wichtigsten Teile der Zunge schon erkennbar sind, eine Knickung ungefähr in dem Gebiete des Tuberculum impar, so dass dort ein oral von ihm gelegener Teil der Zunge mit den aboral von ihm liegenden in einen Winkel, der etwas grösser als ein Rechter ist, zusammenstossen.

Es ist wahrscheinlich, dass diese Biegung durch den so mächtig sich vergrössernden vorderen Teil der Zunge veranlasst ist; ob diese Gestaltung aber auch noch phylogenetische Bedeutung hat, lassen wir dahingestellt.

3. Durch das enorm starke Wachsen des oralen Gebietes der Zunge, das namentlich die Derivate des Tuberculum impar und der seitlichen Zungenwülste betrifft, wird zugleich die ganze Zunge in oraler Richtung verschoben, wie das am deutlichsten sich in der Betrachtung der Textfiguren 52a bis d zeigt, die jede weitere Besprechung überflüssig machen.

VII. Vergleichung der Reptilienzunge mit der Zunge niederer Vertebraten.

1. Bei der Vergleichung der Lacertazunge mit der Urodelen- und Amphibienzunge hat sich ergeben, dass die Reptilienzunge ein sehr viel weiter entwickeltes Organ ist als die jener niederen Species und dass auch in dieser Hinsicht beide Klassen eine fast unausfüllbare Kluft trennt.

2. Bei den Amphibien besteht die Zunge im wesentlichen aus dem vorderen Abschnitt der Copulagegend der primitiven (fischzungenähnlichen) Zunge der Larven, der sich ein ursprünglich getrennt liegendes Gebiet angegliedert hat, das zwischen Copula und Unterkiefer liegt und das dann den Hauptteil der definitiven Zunge bildet.

Auch bei *Lacerta* wird der vordere Teil der Copula und der vor ihr bis zum Unterkieferbogen reichende Abschnitt des Mundbodens (*Tuberculum impar*) zur Zunge verwendet. Dazu kommt aber auch ein medialer Abschnitt des zweiten, ein kleinerer des dritten und die so überaus mächtigen seitlichen Zungenwülste, die Abgliederungen des ersten Visceralbogens sind. Letzterer Umstand bedingt dann, das ein neuer Nerv zur Zunge hinzutritt, der den Amphibien fehlt, der Ast des Trigemini.

3. Die bei einigen Anuren beschriebene sublinguale Wulstbildung konnte hinsichtlich der Endigung von Fasern des *M. hyoglossus* mit der „Scheidenbildung“ bei Reptilienzungen verglichen werden.

Weitere Einzelheiten der Vergleichung der Muskeln, Drüsen und Knorpel der Zunge sind in dem der Vergleichung gewidmeten Kapitel nachzusehen, das noch eine beträchtliche Erweiterung nach Kenntnis der höheren Tierklassen erfahren wird.

Göttingen, 6. November 1900.

Erklärung der Tafelfiguren.

Figur 1. Rekonstruktion des vorderen Teiles des Unterkiefers und der primitiven Zunge (p. Z.) einer Larve von *Salamandra maculata* (ca. 50 mm lang). Zwischen dem vorderen Rande der primitiven Zunge und dem hinteren Rande des Unterkiefers liegt das drüsentragende Feld, das ungefähr vierseitige Gestalt hat. Die vordere lange Seite liegt durch eine Falte abgegrenzt dem Unterkiefer an. Die hintere lange Seite an dem abgestutzten vorderen Ende der primitiven Zunge; die beiden kurzen Seitenflächen liegen ebenfalls dem Unterkiefer an, sind von ihm jedoch durch zwei ziemlich tiefe Falten getrennt. Nicht bei allen Tieren sind diese Falten so deutlich ausgeprägt. Die beiden Pfeile deuten die Stelle an, in der ein Querschnitt gemacht wurde, der in der Textfigur 3 wiedergegeben ist. Vergröss. ca. 15fach.

Figur 2. Zeichnung des Mundbodens einer Salamanderlarve mit primitiver Zunge; die schwarzumzogene Stelle giebt die Ausdehnung des Drüsensfeldes am Mundboden an. Vergröss. ca. 4fach.

Figur 3. Zeichnung der fertigen Zunge mit dem Mundboden und Unterkiefer einer erwachsenen *Salamandra maculosa*. An der Zunge sind in der Mitte die ungeordneten Papillen, am Rande deutlich die Papillenreihen zu sehen. Am hinteren Rande ist ein Stück (a) von einer schwarzen Linie umzogen, das ungefähr die Gegend der kryptentragenden Schleimhaut angiebt, die ehemals dem Gebiet der primitiven Zunge angehörte. Hinter der Zunge der Kehlkopfeingang. Vergröss. 4fach.

Figur 4. Rekonstruktion eines Hyobranchialskelettes mit Unterkieferbogen einer Larve von *Salamandra maculata* von 29 mm Länge (Rek. bei 30facher Vergrößerung, Zeichnung in 15facher Vergrößerung). Die punktierte Linie hinter dem Unterkieferbogen giebt den vorderen Grenzkontur der primitiven Zunge an. Ansicht von der dorsalen Fläche aus. St. = Zungenbeinstiel. K = Kehlkopfknorpel. Sonstige Erklärung im Text.

Die schraffierten Stellen bedeuten Schnittflächen.

Figur 5. Dasselbe Skelett wie in Figur 1 von der ventralen Fläche aus gesehen.

Figur 6. Hyobranchialskelett einer Larve von *Salamandra maculata* von 50 mm Länge. Die Rekonstruktion wurde in 25facher Vergrößerung ausgeführt, die Zeichnung giebt davon die halbe Grösse. Ansicht von der dorsalen Fläche aus. Bei a ein accessorisches Knorpelstückchen: Hypobranchiale des fünften Visceralbogens (dritten Kiemenbogens). Näheres im Text. Die schraffierten Stellen bezeichnen Schnittflächen.

Figur 7. Bildet eine Ergänzung der Textfiguren. Rekonstruktion des oralen Endes des Hyobranchialskelettes einer fast fertigen Tritonlarve, von der ventralen Seite und etwas von oben (oral) her gesehen. Cop = Copula (Basi-branchiale), an die sich unten die Hypobranchialia III und IV anlegen (III. IV). Lateral von ihnen die mächtig verbreiterten Keratohyalia (Hy), die an ihrer Spitze durch einen bindegewebigen Zug (B. g.) mit dem Hypohyale (Hyp) vereinigt sind, das noch mit der Copula verbunden ist. Dieses Hypohyale hat hier bei der Tritonlarve ungefähr die Lage wie beim ausgewachsenen Salamander. Bei Triton geht es im Laufe der weiteren Entwicklung fast vollkommen zu Grunde, nur ein ganz kleines isoliertes Knorpelstück ist später an seiner Stelle. Aboralwärts von diesen Hypohyalia entspringen die neu aufgetretenen Processus hyoidei (posteriores) (P. h.) mit einer ventralen Wurzel von der Copula und einer dorsalen, die durch ein median liegendes unpaares Knorpelstückchen verbunden sind (a). Zwischen der so gebildeten dorsalen Spange und der Copula bleibt hier ein Loch, durch das man in der Abbildung hindurchsieht.

Beim ausgebildeten Tiere sind die an beiden Seiten von a befindlichen Grenzlinien nicht mehr zu sehen, die beiden Processus hyoidei sind durch eine kontinuierliche Knorpelspange in Zusammenhang.

Figur 8. Rekonstruktion des vorderen Teiles des Mundbodens einer Larve von *Alytes obstetricans* (Stadium I). In 80 facher Vergrößerung wurde die Rekonstruktion angefertigt; die Zeichnung giebt das Modell bei 40facher Vergrößerung wieder. Am mächtigsten sind die ersten Schlundbogen entwickelt, auf die dann die zweiten bis fünften folgen, während links nur vier getroffen sind. Die Bogen sind von 1—5 bezeichnet. Hinter dem ersten Bogenpaare liegt in der Mittellinie die mit Thyr. bezeichnete mediane Thyreoideaanlage. Nach hinten von ihr kommt das mesobranchiale Feld, das, aboralwärts breiter werdend, die Bogen in der Mitte voneinander trennt. Es ist etwas in die Rachenhöhle vorgewölbt. Die hinteren Bogen konvergieren stärker als die vorderen und sind hier am Boden der Mundhöhle kürzer.

Figur 9. Rekonstruktion des vorderen Teiles des Mundbodens mit Unterkiefer von einer Larve von *Alytes obstetricans* (Stadium III). Die sich in der Mittellinie mit ihren Wülsten berührenden Unterkieferbogen sind mit 1 bezeichnet. Hinter ihnen liegt die primitive Zunge des Tieres, die durch eine Furche von jenen Bogen abgegrenzt ist. Sie nimmt den ganzen Raum zwischen den Unterkiefern ein. Ihre Spitze ist leicht eingekerbt. Die mediane Thy-

reoideaanlage ist nicht mehr zu sehen, da sie von der Spitze der primitiven Zunge bedeckt wird. Vergrößerung 40 fach.

Figur 10. Rekonstruktion des Mundboden einer Larve von *Alytes obstetricans* (Stadium IV). Vergrößerung des Modells 80; der Zeichnung 40. Man blickt von oben (dorsal auf den Boden des vorderen Abschnittes der Mundhöhle, rechts und links sind die Schnittflächen weiss gelassen, die hier so schmal sind, da nur das Epithel rekonstruiert wurde. Vorn bezeichnen die beiden Unterkieferwülste (UK) die Mundöffnung. Von diesen gelangt man dann nach hinten zu einem allmählich breiter werdenden Felde, an dessen Rande zahlreiche Papillen rechts und links sitzen. Nun verbreitert sich die ganze Mundhöhlengegend nach hinten sehr stark und auf ihr befindet sich eine Erhebung — die Zungenanlage. Die orale Spitze dieser Anlage ist bezeichnet durch zwei dicht neben einander stehende Zotten. Von hier aus lässt sich der Rand dieser Erhebung im Mundboden nach beiden Seiten in einem nach aussen konvexen Bogen aboralwärts verfolgen. Am hinteren Teile dieses Randes sitzen mehrere Papillen. Hinter den vorher erwähnten Zotten liegen auf der mittleren Erhebung des Mundbodens zwei Wülste, die in der Medianlinie durch eine seichte Furche von einander getrennt sind. Diese Wülste sind durch die dicht unter dem Epithel liegende Knorpelmassen der Hyalia erzeugt.

Figur 11. Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes von einer Larve von *Alytes obstetricans* (Stadium IV). Vergrößerung der Rekonstruktion 50 fach, der Abbildung 25 fach; angefertigt von Dr. Märtens. Die Ansicht ist von der dorsalen Seite her. Die Hyalia sind durch die Pars reuniens geschieden, in die sich die Copula von hinten her hineinschiebt. Diese Copula (B) ist in der Rekonstruktion in dieser Ansicht nicht so deutlich abzugrenzen, wie hier an der Zeichnung, wo die Konturen durch eine schwarze Linie angegeben sind, die nach der Betrachtung des Präparates von der ventralen Seite her eingezeichnet ist. In der vorderen Incisur des Hyalia, zwischen ihren Processus anteriores (p. a.) liegt die Copula A als dreiseitiges, ziemlich grosses Knorpelstückchen. Die Branchialknorpel, die durch die Plana branchialia (p. br.) zusammenhängen, sind mit den Zahlen 3—6 bezeichnet.

Figur 12. Rekonstruktion eines vorderen, die primitive Zunge enthaltenden Mundbodenabschnittes einer Larve von *Alytes obstetricans* (Stadium VIII). Wieder ist nur das Epithel rekonstruiert, dessen Schnittflächen weiss gelassen sind. Vergrößerung des Modells 1 : 50 der Abbildung 1 : 25. Von dem vorderen Teil des Mundhöhleneinganges ist ein Stück abgeschnitten, sodass also nur der zungenwärts gelegene Abschnitt dieser rüsselartigen Bildung dargestellt ist. Zwischen ihr und der oralen stumpfen Spitze der primitiven Zunge liegt ein leicht gewölbtes Mundbodengebiet, das später mit zur Ausbildung der definitiven Zunge verwendet wird. Die primitive Zunge besitzt nahe ihrer vorderen Spitze Papillen, von denen zwei denen der vorigen Stadien entsprechen. Die beiden Wülste, die den hinteren paarigen Teil der primitiven Zunge bilden, sind durch eine Rinne voneinander getrennt. Eine eben deut-

lich querverlaufende Niveaudifferenz kennzeichnet die Stelle, wo sich nun die aborale Begrenzung der Zunge auszubilden beginnt. (*)

Figur 13. Rekonstruktion des vorderen Teiles der Hyalia von derselben Larve von *Alytes obstetricans*, von der die in Tafelfigur 12 abgebildeten Rekonstruktion stammt, (Stadium VIII) von der dorsalen Seite her gesehen. In der Incisur zwischen den *Processus anteriores* (p. a.) liegt die *Copula a*, die hier auf der Höhe ihrer Ausbildung ist (cop. a). An ihrem aboralen Rande ist deutlich eine seichte Einkerbung bemerkbar, die in eine mediane Rinne nach vorn zu verläuft. Die *Copula b*, deren Konturen durch die schwarze Linie angegeben sind, erstreckt sich bis zum oralen Rande der *Pars reunions* der Hyalia. Die Schnittfläche ist durch Punkte markiert. Vergrößerung der Rekonstruktion ist 1 : 50, die Abbildung ist ein Viertel so gross.

Figur 14. Stadium IX *Alytes obstetricans*. Rekonstruktion der primitiven Zunge und der zwischen ihr und dem Unterkiefer gelegenen Gegend. Die Schnittflächen sind wieder weiss gelassen. Die primitive Zunge besitzt noch immer die beiden bekannten Zotten. Sie liegen jetzt nicht so dicht am vorderen, oralen Rande der Zungenanlage, weil das Modell etwas von vorn gesehen gezeichnet ist, und weil auch der vordere Abhang in der That weniger steil nach dem Unterkiefer zu abfällt. Seitlich und hinten ist die primitive Zunge deutlich durch eine tiefe Furche abgegrenzt. Oral von der primitiven Zunge liegt ein breiter, den ganzen Boden der Mundhöhle einnehmender Wulst, der zwei mediale Höcker zeigt, die durch eine seichte Furche voneinander geschieden werden. In diese Höcker strahlen die aboralen Enden der Anlagen des *Musculus genioglossus* ein. Fast das ganze Gebiet des Wulstes vor der primitiven Zunge wird für die Vervollständigung dieser zur definitiven Zunge verwendet.

Figur 15. Rekonstruktion des Mundhöhlenbodens eines Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium I.) bei 100facher Vergrößerung, gezeichnet bei 50facher Vergrößerung. Der weiss gelassene Rand der Abbildung kennzeichnet die Schnittfläche, durch die der dorsale Teil der betreffenden Gegend entfernt ist, um einen möglichst freien Überblick auf die im Text beschriebenen Teile zu gewähren. 1. 2. 3. bezeichnen die erkennbaren, durch Taschen abgegrenzten Visceralbogenpaare. Die dritte Tasche ist nur eben angedeutet. Zwischen den ersten beiden Paaren liegt die mediane Rinne, die oralwärts durch eine kleine quergestellte Membran begrenzt ist. Zwischen den dritten Paaren liegt der dicke, rundliche Herzwulst.

Figur 16. Kiemengegend eines Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium II), Vergrößerung wie vorher. 1 2 3 4 bezeichnen wieder die Visceralbogenpaare. Der schwarze Punkt in der Medianlinie hinter den ersten Bogenpaaren bezeichnet die mediane unpaare Anlage der *Glandula thyreoidea*. Hinter ihr liegt ein kleines Feld, das die erste Andeutung einer *Copula* zwischen den zweiten Bogenpaaren ist. Hinter diesem liegt die tiefe mediane Rinne, die den grössten Teil der zweiten und die dritten Bogen trennt. Nach unten setzt sie sich in das hier als runde Öffnung sichtbare Darmrohr fort. Die vierte Schlundtasche grenzt jetzt aboral die vierten Schlundbogen ab.

Figur 17. Kiemengegend von einem Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium VI). Vergrößerung wie vorher. Die Zahlen 1—6 bezeichnen wieder die Schlundbogen. Hinter den schon recht kräftig entwickelten ersten Bogen liegt das plane Feld, hinter dem die mediane Thyreoidaanlage durch einen kleinen Punkt bezeichnet ist. Die Copula ragt als mächtiger Wulst rundlich hervor, von ihr grenzen sich etwas die zweiten Bogen ab, zu ihr heran treten aber die dritten; hinter der Copula beginnt die mediane Leiste (Herzleiste), die in der Tiefe einer flachen Rinne liegt, die gegen die medialen Enden der vierten und fünften Bogen durch eine diese Bogen dort verbindende Leiste abgegrenzt ist. Nach unten hin verliert sich die Rinne und die mediane Leiste in dem Darmrohr, dessen dorsale Wand hier auch entfernt ist.

Figur 18. Kiemengegend von einem Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium VII). Vergrößerung wie vorher. Die Zahlen 1—6 bezeichnen die Schlundbogenpaare. An den ersten Bogen sind deutlich erkennbar die beiden medialen Wülste, die sich von diesen Bogen abzugliedern beginnen, die weiter hin als seitliche Zungenwülste von grosser Bedeutung sind. Aus dem planen medianen Feld ist nun das deutlich vorspringende Tuberculum impar geworden, das sich oral an die ersten Bogen, aboral an die Copula anlegt; dort liegt die durch einen Punkt bezeichnete mediane Thyreoidaanlage. Die zweiten Bogen stehen mehr der frontalen Ebene genähert als in Figur 17; die Copula zwischen ihnen und den folgenden dritten Bogen ist sehr schmal geworden; sie ist gegen die zweiten Bogen durch eine deutlicher gewordene Rinne abgesetzt.

Figur 19. Rekonstruktion des Mundbodens von einem Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium IX). Vergrößerung wie vorher. Die ersten Schlundbogen zeigen in dieser Ansicht keine mediane Spalte mehr. In diese ist vielmehr die vordere Spitze des sehr stark vergrösserten Tuberculum impar hineingewachsen, an die sich die seitlichen Zungenwülste, die sich, wie die Figur 18 zeigt, von den Unterkieferbogen abgegliedert haben, breit angelegt haben. Die seitliche Verbreiterung des Tuberculum nach den ersten Schlundtaschen hin ist zu erkennen. Aboralwärts legt sich die hintere Spitze des Tuberculum an die mediane Copula, die als etwas nach hinten verbreiterte Leiste bis zum Gebiet der vierten Schlundbogen hin zu verfolgen ist. Die zweiten und ein Teil der dritten Bogen sind von der Kopulargegend durch eine vertiefte Furche abgegrenzt und sind ihrerseits medial durch eine deutliche Leiste verbunden. Die vierten Bogen verhalten sich ähnlich wie in der vorigen Figur, die fünften Bogen sind sehr klein und schon deutlich in der Rückbildung begriffen. Die sechsten Bogen beginnen die charakteristische Gestalt der Arynoidwülste anzunehmen. Die dorsale Wand des Darmrohrs ist, wie die Schnittfläche zeigt, entfernt worden; die tiefe Rinne am untersten Ende der Zeichnung stellt den zukünftigen Aditus laryngis dar.

Figur 20. Rekonstruktion des Mundbodens von einem Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium X). Vergrößerung wie vorher. Oben an der Abbildung springt stark die mediane Leiste hervor, die als vorgewachsenes Ende der Spitze des Tuberculum impar zu deuten ist. Diese Leiste verschmälert sich nach unten etwas, dort wo sie im Gebiet des eigentlichen Hauptteiles

(„Körpers“) des Tuberculum gelegen ist. Weiter nach unten wird sie wieder etwas breiter, wieder schmaler und endet unten zwischen den sechsten Schlundbogen. An den vordersten Teil der medianen Leiste haben sich breit die seitlichen Zungenwülste angelegt, die aboralwärts an die später immer undeutlicher abzugrenzenden, aber hier doch noch erkennbaren seitlichen Fortsätze des Tuberculum impar angrenzen. Die zweiten, dritten und vierten Schlundbogen sind an ihren medialen Enden durch je eine gemeinsame flache Leiste verbunden. An diese Leiste reichen die fünften Bogen nicht vollständig heran. Sie sind seit dem Stadium VI (Tafelfigur 17) nicht weitergewachsen, also relativ kleiner geworden. Die stark sich vorwölbenden sechsten Bogen (Arytänoidwülste) verengen das Darmlumen schlitzförmig, dessen ganze Form hier an dieser Stelle zu übersehen ist, da die dorsale Wand nicht ganz entfernt ist.

Figur 21. Rekonstruktion des Mundbodens eines Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XI), in der Ansicht von dorsal und hinten. Das vorderste Ende des Unterkiefers ist nicht zu erkennen, es ist ventral hier so stark umgebogen, dass es bei dieser Ansicht durch die hinter ihm gelegenen Bildungen verdickt wird. Die oberste Spitze der Zeichnung stellt also nicht das vorderste Ende der ganzen Gegend dar, sondern vielmehr den Punkt, der am stärksten in die Rachenhöhle hineinragt. Von dem breiten Unterkieferbogen sind die seitlichen Zungenwülste, die eine sehr starke Vergrößerung erfahren haben, durch eine an dieser Stelle sehr tiefe Furche abgegrenzt. Zwischen ihnen liegt die dicke Leiste, die von dem Tuberculum impar vorgewachsen war. Diese Leiste ist, wenn auch nicht so deutlich, wie in Figur 20 durch das ganze aborale Gebiet bis zum Aditus laryngis hin zu verfolgen. Das dreieckige Feld, das vom Hauptteil des Tuberculum impar herrührt, ist am vorderen Rande des zweiten Bogenpaares zu erkennen. Die Grenze zwischen ihm und diesen Bogen ist undeutlicher geworden, ebenso wie die Grenze der medialen Teile der zweiten und dritten Bogen gegen die mediane Leiste. Die Leiste, die die medialen Teile der vorher aufgezählten Bogen auf jeder Seite verbindet, ist noch zu erkennen. Die Längsachsen der zweiten und dritten Bogen konvergieren jetzt nach vorn. Die vierten Bogen sind sehr kurz, die fünften Bogen sind so klein geworden, dass sie in dieser Zeichnung gar nicht mehr zu erkennen sind. Die sechsten Bogen, die Arytänoidwülste, haben sich so in der Mittellinie genähert, dass sie sich vollkommen berühren und den nun schon ganz deutlichen Aditus laryngis begrenzen. Die dorsale Wand des von dem Kehlkopfengang getrennten Darmrohres ist fortgenommen worden. Vergrößerung wie vorher.

Figur 22. Rekonstruktion des Mundbodens und der angrenzenden Gegenden eines Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XII). Vergrößerung wie vorher. Die Ansicht ist so gewählt, dass man von oben gerade auf die Spitze der Winkels heraufsieht, den diese ganze Gegend ungefähr in der Mitte der hier deutlich sichtbaren Zungenanlage bildet. Von diesem Punkte fällt also die Zunge nach vorn zum Munde zu und nach hinten zum Kehlkopf zu stark ab. Die Ränder der ersten Bogen (Unterkiefer) vereinen sich nach vorn zu in

einer abgestumpften Spitze. Die mediane Einkerbung zwischen diesen Unterkieferbogen ist in dieser Ansicht nicht zu sehen. Auf diesen Bogen liegt das vorn zugespitzte vorderste Ende der Zungenanlage auf. Dies besteht hier aus der deutlich hervorragenden medianen Leiste (dem vorderen Ende des Tuberculum impar) und den daran gelagerten seitlichen Zungenwülsten, deren vordere Verschmälerung die Spitze der Zungenanlage bedingt. Diese ganze Bildung ist von dem übrigen Gebiet der Unterkieferbogen durch eine deutliche Furche abgegrenzt; nur die mediane Leiste geht vorn allmählich in den mittleren Abschnitt der Unterkieferbogen über. Aboralwärts von dem Knick kommen wir in das Gebiet des ehemaligen Tuberculum impar, an das sich die nun deutlich mundwärts konvergierenden zweiten Schlundbogen angelegt haben. Die mediane Leiste ist auch hier zu erkennen, die Abgrenzung des Tuberculum ist jedoch schon schwierig geworden. Die dritten und vierten Bogen sind kurz und nur durch seichte Furchen von einander getrennt. Sie sind ebenso wie ein Teil der zweiten Bogen an ihren medialen Enden zu einem breiteren mittleren Gebiet verschmolzen, das teilweise gewiss zur Zungenanlage gehört, zumal es von den lateralen Resten dieser Bogen durch eine schräg von hinten nach aussen verlaufende Furche abgegrenzt ist, deren Verlängerung nach vorn in die seitlichen Rinnen übergehen würde, die dort die Zungenanlage markieren (namentlich auf der linken Seite der Zeichnung ist diese hintere Falte gut zu erkennen und mit a bezeichnet). Die fünften Bogen sind nicht mehr vorhanden; die Arytänoidwülste sind zu mächtigen rundlichen Bildungen umgewandelt, die die schlitzförmige Eingangsöffnung des Kehlkopfes zwischen sich fassen. Ausserdem ist an diesen Abkömmlingen der sechsten Schlundbogen deutlich wahrzunehmen, dass sie wieder ein beträchtliches Stück oralwärts vorgewandert sind. Hinter dem Kehlkopf müsste das Darmrohr liegen, das hier aber durch epitheliale Verklebung vollkommen verschlossen ist; die schraffierte Stelle, bezeichnet die unregelmässig gestaltete Verwachsungsfläche. Im ersten, zweiten und dritten Bogen sind in der weissgelassenen Schnittfläche die Knorpel als schraffierte Querschnitte angegeben.

Figur 23. Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes von *Lacerta muralis* (Stadium XII). Die beiden stark konvergierenden Unterkiefer-Knorpel (1) sind stark verkürzt gezeichnet, die hinteren Enden springen also vor. Zwischen sie ragt der Processus entoglossus der Copula vor. Der stark verdickte Teil der Copula setzt sich nach hinten bis an die Wand des Larynx (L) als bindegewebiger Strang (punktiert) fort. An die vierseitige Platte der Copula lagern sich die Knorpel der zweiten, dritten und vierten Bogen (2. 3. 4.). Die Bogen 1—3 sind hinten abgeschnitten. Vergrösserung des Modelles 1 : 100, der Zeichnung 1 : 50.

Figur 24. Rekonstruktion des Mundbodens eines Embryo von *Lacerta muralis*. (St. XIV.) Vergrösserung wie bisher. Von dem stark schnabelförmig vorragenden Unterkiefer ist nur die obere Fläche in der Rekonstruktion wiedergegeben. Die Zunge ist nun in ihren Hauptformen recht gut erkennbar; sie ist auch recht gut vom Unterkiefer selber abgegrenzt. Vorn sieht man an ihr zwei abgestumpfte Spitzen, die als vordere nun frei gewordene Enden der seitlichen

Zungenwülste aufzufassen sind. Das zwischen und unter ihnen liegende Frenulum ist natürlich in dieser Ansicht nicht zu erkennen. An der Zunge kann man auch jetzt ein Dorsum, seitliche Flächen und die hintere laryngeale Fläche unterscheiden. Auf dem Dorsum liegt noch recht gut ausgebildet die mediane Leiste und zu beiden Seiten von ihr zwei mächtige Wülste, die in der Hauptsache von den Musculi hyoglossi und ihren Scheiden verursacht werden. Die mediane Leiste reicht nicht ganz nach vorn, aber bis zum Kehlkopf nach hinten. Eine irgendwie deutliche Grenze zwischen dem Hauptgebiet des Tuberculum impar und den angrenzenden Gebieten der zweiten Schlundbogen ist in der Zeichnung nicht zu erblicken. Bei der Betrachtung des Modells selbst wird sie etwas deutlicher (cf. Text). Am laryngealen Abhang der Zunge sieht man ausser der medianen Leiste, in der der Processus entoglossus liegt, wie Querschnitte ergeben, noch zwei Leisten, die mediale Leiste und die Randleiste. Diese letztere läuft in die hintere laterale Ecke der Zunge aus. Der Kehlkopf ist als rundliche Vorwölbung hinter der Zunge mitsamt dem rundlichen Aditus laryngis wohl zu erkennen. Zwischen ihm und der Copulaleiste der Zunge liegt ein rundliches Höckerchen, das einer rudimentären Epiglottis gleicht, von dem lateralwärts und nach hinten je eine stark ausgeprägte schmale Falte verläuft. (Näheres im Text.) Am Mundboden lateral von der hinteren Ecke der Zunge liegen zwei mit I und II bezeichnete Furchen, hinter denen je ein kleiner schräg von hinten aussen zur Zungenecke verlaufender Wulst liegt. Möglicherweise sind diese Wülste die Reste der zweiten und dritten Schlundbogen und die Furchen dann die entsprechenden Taschen.

Figur 25. Rekonstruktion des Mundbodens und des Unterkiefers von einem Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XIV). Das Modell wurde bei 60facher Vergrößerung angefertigt und bei der Zeichnung um die Hälfte verkleinert; für die Reproduktion wurde das Bild noch um ein Drittel verkleinert, sodass diese also 20fache Vergrößerung des embryonalen Gebietes zeigt, was bei der Vergleichung mit den vorhergehenden wohl zu beachten ist. Der Unterkiefer ist in eine schlanke vorn etwas wulstige Spitze ausgezogen, an ihm sind Teile der Zahnleiste markiert. Die Zunge hat schon ganz ähnliche Formen, wie die des erwachsenen Tieres. An ihrem vorderen Ende sind die beiden für diese Klasse charakteristischen Spitzen zu sehen, die durch weiteres, freies Vorwachsen der seitlichen Zungenwülste entstanden sind. Die mediane Leiste ist im vorderen Teile der Zunge verschwunden, an ihrer Stelle ist eine mediane Rinne zu sehen, die dadurch entstanden ist, dass die beiden am Dorsum schon im vorigen Stadium bemerkbaren rundlichen Stränge, die von dem Musculi hyoglossi erzeugt waren, sich nun im vorderen grösseren Teil an einandergelegt haben und den Processus entoglossus, der im wesentlichen zu dieser Zeit die Leiste veranlasste, verdrängt haben, sodass er hier an ihrer ventralen Seite liegt. Nur im hinteren Teil ist diese Verdrängung nicht erfolgt und dort ist daher auch die Leiste noch zu erkennen. Am Larynx beginnen von den lateralen Teilen der Zunge die hinteren seitlichen Spitzen herauszuwachsen, die den Kehlkopf zu umfassen anfangen. Von Abgrenzungen der Zunge und

des Mundbodens in Gebiete, die bestimmten Schlundbogen angehören, ist nichts zu finden. Hinter dem Kehlkopf ist der Darm angegeben, an dem noch stellenweise Verklebungen des Lumen zu beobachten sind.

Figur 26. Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes mit Unterkiefer von *Lacerta muralis* (Stadium XIV). U = Unterkiefer, P. e. = Processus entoglossus, von dem die hier ganz weiss gelassene, verdichtete Bindegewebe enthaltende Platte abgeht, die zur Larynxwand hinzieht. Die Stelle des Ursprunges der Platte ist ungefähr in der Mitte des Fortsatzes. An der vierseitigen Platte der Copula setzen die drei Visceralknorpel 2, 3, 4 an. Vergrößerung der Rekonstruktion 1 : 60 der Zeichnung 1 : 30.

Figur 27. Rekonstruktion des Unterkiefers mit Zunge und Kehlkopf von einem Embryo von *Lacerta muralis* (Stadium XV). Das Modell wurde bei 50facher Vergrößerung angefertigt, bei dem Zeichnen auf die Hälfte verkleinert. Die Ansicht ist von der rechten Seite und von dorsal her gewählt worden, um zugleich auch die Unterseite der Zunge wenigstens teilweise zu zeigen. Aus demselben Grunde ist der freie Teil der Zunge mit den beiden Zipfeln in die Höhe gebogen. Rechts ist am Unterkiefer in der Gegend der Sublingualdrüsen ein Teil der Schleimhaut entfernt worden, um möglichst freien Einblick zu haben. Die Schnittfläche (a) ist fast ganz weiss gelassen. Die Zunge hat die Form wie beim erwachsenen Tiere. An ihrem oralen und laryngealen Teile ist die im Text beschriebene Rinne angedeutet. Zwischen den beiden hinteren Zipfeln liegt der Kehlkopf, der nur teilweise dargestellt ist; der Aditus ist eben noch angeschnitten. Auch in der hinteren Abteilung der Zunge ist nichts mehr von der medianen Leiste zu sehen. Die Abbildung dient hauptsächlich, die Scheide der Zunge, so weit sie bei *Lacerta* zur Entwicklung gelangt, zu demonstrieren. Zunächst sehen wir unter dem freien Teil der Zunge das mediane, nach vorn keilförmig zugespitzte, unpaare Gebiet, das während der Entwicklung von dem für die Zunge und für das unter ihr liegende Gebiet des Mundbodens gemeinsamen Bezirk abgeteilt wurde. Zungenwärts verbreitert sich diese Bildung und geht in den festgewachsenen Teil des Zungenkörpers über, von dem es aber immer noch durch die hier recht gut sichtbare Furche abgegrenzt wird. Nur im hintersten Teil der Zunge ist diese Abgrenzung nicht vorhanden. Für weitere Einzelheiten muss auf den Text und die Textfiguren 47, 50, 51 verwiesen werden. Die schwarze Linie auf dem Unterkiefer ist die Zahnleiste.

Figur 28. Rekonstruktion des Mundbodens von einem Embryo von *Anguis fragilis*. Die Rekonstruktion ist bei 60facher Vergrößerung angefertigt und bei 30facher Vergrößerung gezeichnet. Das Stadium entspricht ungefähr dem Stadium VIII bis IX von *Lacerta muralis*. An dem sehr breiten Unterkieferbogen sind die seitlichen Zungenwülste schon von dem übrigen Teil des Bogens abgegrenzt. Das Tuberculum impar ragt als starker rundlicher Buckel in die Mundhöhle vor und hat bereits die vordere Spitze zwischen die beiden seitlichen Zungenwülste vorgeschoben, die sich ihrerseits auch schon an die lateralen Flügel des Tuberculum angelegt haben. Die hintere mediane Spitze des Tuberculum hat sich bereits an die

Copula der zweiten Visceralbogen angelegt. Diese zweiten Bogen, die durch eine ziemlich flache erste Schlundtasche vorn begrenzt sind, sind durch die von Lacerta her bekannte mediale Furche, von der Copula abgetrennt. Die zweiten Schlundtaschen sind schmal und durchgängig. Die dritten Bogen sind ebenso wie die zweiten frontal gestellt und deutlich breiter als diese. Auch sie sind durch eine, allerdings seichtere Furche von der Copula getrennt, die sich bis zwischen die vierten Bogenpaare erstreckt, wo sie mit einer rundlichen Anschwellung aufzuhören scheint. Die vierten Bogen sind sehr schmal, ebenfalls frontal gestellt und viel kürzer als die anderen. Die fünften Bogen sind nur andeutungsweise am Präparat, in der Zeichnung nicht zu erkennen. Dagegen ragen die sechsten Bogen als starke Arytänoidwülste sehr hervor, sind beinahe sagittal gestellt und verengen das hier schwarz gezeichnete Darmlumen schlitzförmig. Die hintere Wand des Darmrohres ist nicht vollständig entfernt. 1, 2, 3, 4, 6 bezeichnen die Visceralbogenpaare.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	533
Organogenie der Zunge bei: I. Urodelen	537
A. Salamandra und Triton	537
1. Entwicklung der äusseren Form der Zunge mit ihren Drüsen bei diesen Tieren	537
2. Bisherige Darstellung nach den vorhandenen Litteratur- angaben	549
3. Lage der Zungenanlagen zur Rachenmembran	553
4. Anlage und Ausbildung der Zungenmuskeln und -Nerven	556
5. Ausbildung des Skelettes der Zunge	563
B. Perennibranchiaten: Siredon pisciformis	571
1. Bildung der Zunge	571
2. Vergleichung mit den Befunden bei Salamandra und Triton	573
Zusammenfassung und Vergleichung	576
II. Anuren	582
A. Alytes obstetricans	582
1. Kurze Beschreibung der untersuchten Stadien	582
2. Entwicklung der äusseren Form und des Hyobranchial- skelettes	584
3. Sublinguale Wulstbildung	602
4. Entwicklung der Muskeln und Nerven	603
5. Entwicklung der Drüsen bei allen untersuchten Anuren	616
B. Rana temporaria	618
1. Ähnlichkeit und Verschiedenheit mit Alytes	618
2. Sublinguale Wulstbildung	625
C. Pelobates fuscus. Hyla arborea. Bufo viridis	627
1. Sublinguale Wulstbildungen	627
Beteiligung des Schlundbogensgebietes an der Zungenbildung	631

	Seite
Vergleichung	632
Besprechung der Angaben der Litteratur (Beziehung zur Rachenmembran)	635
Zusammenfassung	639
III. Reptilien	644
<i>Lacerta muralis</i> und <i>Anguis fragilis</i>	644
1. Kurze Beschreibung der untersuchten Stadien von <i>Lacerta muralis</i>	644
2. Ausbildung der Form des Mundbodens und der Zunge	647
3. Beteiligung der Schlundbogen an der Zungenbildung	683
4. Sublinguale Bildung (Scheide der Zunge)	686
5. Beobachtungen an <i>Anguis fragilis</i>	692
6. Angaben in der Litteratur über die Zungenformentwicklung bei <i>Lacerta</i>	692
7. Entwicklung der Knorpelbildungen	694
8. Erste Differenzierung der Zungenmuskulatur nach den Angaben der Litteratur	701
9. Weitere Differenzierung der Muskulatur	702
10. Litteraturübersicht für Abschnitt 9	710
11. Entwicklung der Nerven	711
12. Drüsen der Reptilienzunge	715
13. Entwicklung der Sublingualdrüsen	719
14. Topographie des Zungenbeines und Wachstum der Zunge	720
15. Lage der Zungenanlagen zur Rachenmembran	727
Vergleichung	728
Zusammenfassung	738
Erklärung der Tafelfiguren	749