
ZUR PHYLOGENETISCHEN ENTWICKLUNG DES KEHLKOPFSKELETTES VON DEN AMPHIBIEN BIS ZUM MENSCHEN

K. PAULSEN*

Die phylogenetische Entwicklung des Larynxskelettes ist zuletzt ausführlich 1936 von Göppert dargestellt worden. Schon lange vor dieser Zeit waren die wesentlichen Entwicklungsstufen des Kehlkopfes bekannt. Man hatte eine fortschreitende Differenzierung von den Amphibien bis zum Menschen festgestellt und unterschied das primäre Larynxskelett vom sekundären, dem Kehlkopfgerüst der Säugetiere und des Menschen. Bis heute hat sich an dieser Darstellung der Phylogenese nichts geändert.

Die letztlich die Stimmbildung bestimmenden Einrichtungen wie die Stellung der Larynxknorpel zueinander, besonders aber die Stellung der Aryknorpel und die Lage der Stimmbänder sind niemals gebührend berücksichtigt worden. Für den an der Stimmbildung Interessierten scheint aber eine derartige funktionell-anatomische Betrachtung besonders wichtig. Die Leistung eines Stimmorganes wird wesentlich von der Lage der Stellknorpel und der Zuordnung der Stimmbänder im Kehlkopfgewebe bestimmt. Da trotz zahlreicher artgebundener Variationen jede Wirbeltiergruppe einer bestimmten Entwicklungsstufe entspricht, lassen sich durch den als gemeinsam erkannten Bauplan des Larynxgerüstes wichtige Rückschlüsse auf die Stimmleistung ziehen.

Im folgenden möchte ich Ihnen die Phylogenese des Larynxskelettes in der von mir genannten Betrachtungsweise entwickeln. Die große Gruppe der Fische scheidet aus. Wie weit man die Dipnoer, die Lungenfische, berücksichtigen sollte, läßt sich schwer entscheiden. Ich beginne daher mit den niedersten Landwirbeltieren, den Amphibien.

Das Urskelett des Kehlkopfes treffen wir unter den niederen Amphibien, den Urodelen, an. Beiderseits der Atemöffnung liegt ein Knorpel, die sog. Cart. lateralis, aus der später die drei Anteile des primären Larynxskelettes, die Arytaenoide, das Cricoid und die Trachealknorpel hervorgehen. Obwohl Stimmbänder fehlen, erzeugen diese Tiere schon Laute, die allerdings recht leise und in ihrer Modulationsfähigkeit stark eingeschränkt sind. Als Generatoren solcher Stimmen dürften die Schleimhautwülste des Aditus laryngis fungieren.

* HNO-Klinik der Universität Kiel.

Richtige Stimmbänder besitzen erst die Anuren, die höheren Amphibien. Bei diesen Tieren hat eine erste Teilung des Kehlkopfgerüsts eingesetzt: selbständige Arytaenoide sitzen einem unpaaren Knorpel, der Cartilago trachealis, breitbasig auf. Die Arytaenoide sind dreieckförmig gestaltet und schließen durch ihre konvexe Form den Larynx nach außen hin praktisch ab. Die höheren Amphibien sind außerordentlich stimmbegabt. Ihre Stimmen sind im allgemeinen recht niederfrequent und nur wenig modulierbar, aber sehr kräftig und tönend. Diese Eigenschaften sind offensichtlich an Stimmbänder — oder jedenfalls leicht schwingungsfähige Strukturen — gebunden. Charakteristisch ist die Anheftung der Stimmlippen im Larynx: Sie sind immer entlang der Basis der Stellknorpel ausgespannt, also des Knorpels, der sich im Kehlkopf der Amphibien allein ausreichend verformen läßt. Da sich durch die Anheftung an einem einzigen Knorpel nur die Spannung, kaum aber ihre Form wesentlich verändern läßt, sind der Lautbildung recht enge Grenzen gesetzt.

In der nächsthöheren Gruppe der Wirbeltiere, den Reptilien, ist die Dreiteilung des primären Larynxskelettes in Arytaenoide, Cricoid und Trachealknorpel endgültig vollzogen. Das Cricoid ist auf seiner ventralen Seite höher gestaltet, das Arytaenoid nach dorsal versetzt und um seine Achse gekippt. Die Gruppierung der Muskulatur ist neu geordnet. Obwohl die Sphinkterfunktion noch deutlich erhalten ist, ist die Anordnung differenzierter als bei den Amphibien. Stimmbänder sind nur in wenigen Familien ausgebildet. Sie sind regelmäßig ausgespannt zwischen Cricoid und Stellknorpel. Die Stimmbänder sind wie bei den Amphibien lediglich membranös gestaltet, jedoch wesentlich kräftiger.

Dadurch, daß die Arytaenoide nur für einen Teil des Stimmbandes als Fixationspunkt dienen, scheint die Leistungsfähigkeit solcher Stimmorgane für die Stimmbildung größer als bei den Amphibien. Die Spannung der Stimmlippen wird sich durch die Verschiebung der Stellknorpel im Cricoid-Arytaenoid-Gelenk feiner abstufen lassen, als die Spannung bei den nur an den Arytaenoiden angehefteten membranösen Stimmlippen der Amphibien. Leider liegen über die Stimmäußerungen der Reptilien bisher nur spärliche Befunde vor, so daß sich über die Leistungsfähigkeit ihrer Stimmorgane etwa im Vergleich zu denen der Amphibien kaum urteilen läßt.

In der Phylogenese der Reptilien werden zwei Gruppen unterschieden, die für die weitere Entwicklung der Wirbeltiere wegweisend sind: die Theropsiden als Vorfahren der Säugetiere und die Sauropsiden als Vorfahren der Vögel. Betrachten wir zunächst das Larynxskelett der Vögel. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Reptilien fällt nicht auf. Im ganzen sind die Kehlkopfanteile zarter gebaut, das Arytaenoid scheint noch weiter um seine Achse gedreht und nach dorsal versetzt, das Cricoid noch höher. Alles in allem sind es nur geringfügige Veränderungen. Das besondere Merkmal am Larynx der Vögel sind die fehlenden Stimmbänder. Damit ist in dieser besonders stimmbegabten Wirbeltierklasse der Kehlkopf als das Organ der Lauterzeugung verlassen. Statt dessen wird die Stimme in der tiefergelegenen und viel leistungsfähigeren Syrinx gebildet.

Die Säugetiere dagegen haben den Kehlkopf als Organ der Stimmbildung beibehalten. Gegenüber dem bisher genannten ist im Aufbau jedoch ein deutlicher Fortschritt sichtbar. Neben dem Erwerb eines vierten Knorpels, der Cartilago thyreoidea, also des Schildknorpels, ist — und das erscheint mir besonders wichtig — das Arytaenoid im Verhältnis zu den übrigen Anteilen klein, noch stärker um seine Achse gedreht und ganz auf die dorsale Larynxfläche gerückt. In seiner kugelgelenkartigen Verbindung mit der Ringplatte des Cricoids ist es in jeder Richtung beweglich. Diese Eigenschaften erlauben eine schnelle und fein abstufbare Einstellung der immer zwischen Schild- und Aryknorpel ausgespannten Stimmbänder, die punktförmig am Processus vocalis des Stellknorpels angeheftet sind. Für die Stimmbildung muß dieser Mechanismus wesentlich leistungsfähiger als der der Amphibien und Reptilien sein.

Zum Schluß sehen Sie Phylogenese des Larynxskelettes noch einmal schematisch in einer Übersicht zusammengefaßt. Das Wichtigste und auch in der Entwicklung der Stimmbildung Bedeutsamste ist die Wanderung des Aryknorpels nach dorsal mitsamt seiner Drehung um die eigene Achse. Als beweglicher Fixationspunkt bestimmt überwiegend der Stellknorpel Stellung und Spannung der Stimmbänder. So läßt seine Lage zu den übrigen Kehlkopfanteilen einen gewissen Rückschluß auf die Leistungsfähigkeit einer Tierstimme zu.

Selbstverständlich wird die Leistungsfähigkeit eines Stimmorgans nicht allein durch die eben dargestellten anatomischen Gegebenheiten bestimmt.