weit ich sehen konnte, fressen sie nichts, was von der Pflanze stammt, ich bin überhaupt im unklaren, wovon sie sich nähren. Sehr wahrscheinlich sind es nächtliche Tiere ebenso wie die Ameisen in *Endospermum formicarum*. Erwähnenswert ist noch, dass ich an einem Standort sämtliche Exemplare von einer anderen viel größeren Ameisenart besetzt fand (*Camponotus maculatus*). Ich glaube aber vorläufig, dass es sich hier um eine Verdrängung der ursprünglichen Bewohnerschaft handelt. Dass diese Art (die nebenbei ebensowenig kriegerisch ist als die gewöhnliche) sich in der Knolle ebenso einrichtet wie *Iridomyrmex*, wäre nicht schwer zu erklären. Die gewöhnlichen schwarzen Ameisen des botanischen Gartens, welche, wie oben erwähnt, die Iridomyrmeken stets vertreiben (auch den *Camponotus*), benehmen sich insofern ganz anders, als sich ihr Leben und Treiben nicht auf die Knolle konzentriert, sie vielmehr jederzeit an Stämmen und Ästen herum- und in die Öffnungen der Knollen hinein- und hinauslaufen. *Iridomyrmex Myrmecodia* findet sich übrigens nach Dahl auch an anderen Lokalitäten, scheint also nicht bedingungslos an *Myrmecodia* gekettet zu sein. Zum Schluss sei noch erwähnt, dass sich *Hydnophytum montanum* wahrscheinlich ganz ähnlich der *Myrmecodia tuberosa* erhält. Auch hier wächst der Pilz in derselben Weise.

Was lehrt die Phylogenese der Gelenke für die Beurteilung des Kaugelenkes der Säugetiere?

Von Wilh. Lubosch in Jena.

Auf Grund eines Vortrages, gehalten auf dem 83. Kongress Deutscher Naturforscher und Ärzte am 25. September 1911.

M. H. Die eigentümlichen Verhältnisse, die im feineren Bau des Kiefergelenkes der Säugetiere obwalten, hatten es notwendig gemacht, die Beziehungen des feineren Baues der Gelenke zu ihren phyletischen Beziehungen überhaupt zu untersuchen. Die Ergebnisse dieser von mir angestellten vorbereitenden Untersuchungen habe ich im vorigen Jahre in einer Sonderdarstellung veröffentlicht [1]). Es ist notwendig, der Ergebnisse dieser Arbeit hier zu gedenken, da ihre Kenntnis durchaus notwendig ist zum Verständnis der Bedeutung des heute hier Vorzutragenden. Sie sollen daher ein-

1) Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke, eine morphologische und histogenetische Untersuchung, Jena, Gustav Fischer, 1910 In den folgenden Anmerkungen lediglich mit der Seitenzahl zitiert. Von sonstiger Literatur ist in dieser Darstellung abgesehen. Einzig der Erwähnung notwendig sind die drei Abhandlungen, die Gaupp jüngst zusammengefasst unter dem Titel „Beiträge zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere", Jena, Fischer, 1911, herausgegeben hat. Wo im folgenden auf diese wichtige Quellenschrift bezug genommen wird, geschieht es unter „Gaupp mit folgender Seitenziffer", die sich auf Bd. 39 des anatomischen Anzeigers beziehen.

leitungsweise, soweit sie dafür in Betracht kommen, zusammengefasst werden.

Indem ich mich zu dieser Schilderung als dem ersten Teil meines Vortrages wende, bemerke ich, dass wir zunächst den wichtigen Gegensatz ins Auge fassen wollen, der zwischen der embryonalen und phyletischen Genese eines Gelenkes besteht. Wenn man bisher von der „Entwickelung" eines Gelenkes sprach, so war damit ohne weiteres seine embryonale Entwickelung gemeint. Von dieser gilt als Norm, dass sie durch Spaltbildung innerhalb des embryonalen Bindegewebes entsteht. Die Aufzehrung dieses Gewebes lässt die Gelenkkapsel und die freien Gelenkenden entstehen. Durch ausgedehnte literarische Untersuchung habe ich festgestellt, dass dieser Modus der Gelenkentstehung nur auf Amnioten beschränkt ist und auch hier nicht allgemeine Gültigkeit besitzt, während bei den Anamniern die Gelenkentstehung von der bei Amnioten abweicht. Ferner aber hat sich gezeigt, dass in jedem Falle der Modus der embryonalen Gelenkbildung völlig beherrscht wird vom Zustande des ausebildeten Gelenkes. Man hat sich zu erinnern, dass die Bildung der Skelettanlagen in den Extremitäten auf dem sogen. „Vorknorpelstadium" aus einem Guss erfolgt. Die Verknorpelung der einzelnen Skeletteile erfolgt dann diskret, während aus den Zwischenzonen die Gelenke entstehen. Diese Zwischenzonen können entweder vorknorpelig bleiben oder knorpelig werden, oder sie erreichen in ihrer histogenetischen Sonderung nicht einmal das Vorknorpelstadium und verharren im Zustande des Mesenchyms. So können Gelenke im Mesenchym (Amnioten, Rochen) entstehen, oder im Vorknorpel, oder auch im Knorpelgewebe (Amphibien, Fische). — Was nun aber im einzelnen geschieht, das hängt von zwei Umständen ab, nämlich

1. von dem Ausbildungsgrade des jeweiligen Gelenkes im ausgebildeten Tiere, derart, dass ein Gelenk embryonal desto früher und in desto unreiferem Material entsteht, je höher organisiert es ist. So entstehen z. B. gewisse hochorganisierte Gelenke der Rajiden innerhalb des Mesenchyms, während homologe, aber minder differenzierte Gelenke der Squaliden innerhalb des Vorknorpels oder Knorpels entstehen. Darum entstehen z. B. auch Hüft-, Schulter-, Ellbogen-, Knie- etc. Gelenk der Amnioten meist schon innerhalb mesenchymatöser Zwischenzonen;

2. von dem phyletischen Alter der jeweiligen Verbindung. So entstehen die distalen Extremitätengelenke der Amnioten noch innerhalb des Vorknorpels, weil sie überhaupt erst bei den Amphibien in Differenzierung eintreten.

Aus der Kombination dieser beiden Einflüsse ergibt sich die große Mannigfaltigkeit der Möglichkeiten embryonalen Geschehens, und es ist wohl möglich, aus embryonalen Beobachtungen Schlüsse

auf die Bedeutung der artikulierenden Skelettstücke zu ziehen, nicht aber auf den phyletischen Hergang bei der Ausbildung der Junktur. Das kann nur die stammesgeschichtliche Untersuchung.

Diese lehrt, dass die phyletische Ausbildung einer Verbindung sich durch Gliederung innerhalb primitiver knorpeliger Kontinuität vollzieht. Völlig ist diese nur erhalten in den Zehen- und Fingergliederungen von Perennibranchiaten. Sonst trifft man, bei Fischen und Amphibien (bei diesen gelegentlich noch im Ellbogengelenk und Kniegelenk) als Verbindungsgewebe meist vesikulöses Gewebe, Faserknorpel oder fibröse Massen. Die Prüfung und kritische Vergleichung zeigt, dass in den Junkturen der Faserknorpel phyletisch älter als das fibröse Gewebe, der Knorpel wiederum älter als der Faserknorpel und das vesikulöse Gewebe ist. Man kann zeigen, dass bei der Gelenkbildung zunächst innerhalb des Knorpels chemische Umwandlungen der Grundsubstanz eintreten, im Sinne einer verstärkten Acidophilie; innerhalb des acidophil veränderten Knorpels treten Fibrillen und Faserungen auf, innerhalb der Fasern Spalten; die Spalten fließen in mannigfacher Weise zusammen und unter Schwund der Fasermassen kommt es zu mehr oder weniger ausgedehnter Freilegung der Knorpeloberflächen.

Indem ich die verschiedenartigen Feststellungen hier übergehe, die sich über die Genese der Gelenkgewebe (Membrana synovialis, Plicae adiposae, Menisci, Labia glenoidalia) haben machen lassen[2]), sei für den hier verfolgten Zweck nur dreier Schlüsse gedacht, die sich aus der Untersuchung der Gelenkentstehung innerhalb des Wirbeltierstammes ergeben haben.

a) Soweit die Genese wirklich zurückverfolgt werden kann, liegt innerhalb der Extremitäten jeder Gelenkentwickelung ursprünglich eine knorpelige Kontinuität zugrunde; wo die Genese, wie in den meisten Fällen leider, nicht soweit rückwärts führt, lässt sich aus der Deutung der Tatsachen derselbe Schluss herleiten. Insbesondere fallen schwer ins Gewicht die noch vielfach bestehenden Andeutungen knorpeliger Kontinuität selbst bei großen Gelenken, auf die ich in meiner Abhandlung hingewiesen habe. Inwieweit die exakt nie zu beweisende phyletische Kontinuität des Knorpelgewebes unseren Vorstellungen annehmbar erscheint und mit welchem Rechte wir sie vertreten können, habe ich an der gleichen Stelle ausführlich begründet. Trotzdem bleibt es natürlich zweifelhaft, ob die Gelenkentstehung in der Kontinuität des Knorpelgewebes die einzige ist, die überhaupt vorkommt, oder ob zwischen zwei einander berührenden Skeletteilen Lockerungen des Gewebes zur Bildung einer Nearthrose führen können, worüber histogenetisch nichts bekannt ist. Wir werden später darauf zurückkommen.

---

2) p. 258—268.

b) Als zweite wichtige Erfahrung habe ich die gemacht, die ich als den „morphologischen Parallelismus der Synarthrosen und Diarthrosen“ bezeichnen möchte. Diesem morphologischen Parallelismus entspricht eine physiologische Gleichwertigkeit beider Arten von Junkturen[3]). Urform und Ausgang aller Junkturen ist zwar stets eine Synarthrose, eine schmale, faserige Verbindungszone, die ihrerseits aus der Auflockerung des Knorpels hervorgegangen ist. Von jener Urform aus aber scheint die Natur zwei Wege einzuschlagen, auf deren jedem es zu brauchbaren Verbindungen kommt. Der eine Weg führt zu jener oben skizzierten Spalt- und Gelenkbildung. Auf dem anderen Wege ergreift dagegen die Faserbildung sofort breitere Nachbargebiete des Knorpels und es kommt zu einer breiten Verbindungszone, die eine nicht minder freie Beweglichkeit der Skelettelemente gestattet, als die diskontinuierliche Verbindung. Aus welchen Gründen die Natur homologe Junkturen bald als flächenläufige Gelenke, bald als freibewegliche Synarthrosen ausbildet, ist nicht ohne weiteres zu verstehen. Die mechanische äußere Veranlassung scheint dafür weniger maßgebend zu sein, als die innere Textur des jeweils beanspruchten Knorpelgewebes und seine spezifische Reaktionsfähigkeit. Beispiele für den Parallelismus habe ich mannigfach geschildert. So zeigen die Finger von *Siren lacertina*, *Cryptobranchus* und *Menopoma* Synarthrosen gegenüber den Gelenken anderer Amphibien; so divergieren die Achsenstrahlverbindungen von *Protopterus* und *Ceratodus* in dem gedachten Sinne, so treten auch die Schultergelenke von *Carcharius* und *Chimaera* mit ihren breiten Synarthrosen im Gegensatz zu den diskontinuierlichen homologen Junkturen bei den Haien sonst, den Rochenund Dipnoern.

c) Fragen wir dann drittens, welche Schlüsse die Histologie der Gelenke auf die phyletischen Beziehungen der Tiere zulässt, so ist zu antworten, dass wir nur in seltenen Fällen ein Gelenk als Fortentwickelung eines weniger entwickelten, also primitiveren, homologen ansehen dürfen. So ist es der Fall innerhalb der Dipnoer und teilweise der Amphibien. Aber wir können z. B. die Dipnoergelenke nicht von Selachiergelenken ableiten, Amphibiengelenke nicht von Dipnoergelenken, die Ganoidengelenke weder von Gelenken der Haie noch der Dipnoer; innerhalb der Ganoiden die Gelenke von *Amia* nicht von denen der übrigen Ganoiden u. s. f. In den allermeisten Fällen sind es stets Endformen, die entweder auf eine andere realisierte Form oder mit einer solchen auf einen unbekannten, gemeinsamen Ausgang hinweisen. In diesen peripherischen Divergenzen des Wirbeltierkörpers haben wir die Maßstäbe für die riesigen Abstände selbst nahe verwandt erscheinender Tierstämme vor uns.

---

3) U. a. p. 37 u. 327.

Treten wir nun mit diesen Erfahrungen an die Untersuchung einer historisch und funktionell so wichtigen Gelenkbildung, wie die des Squamosodentalgelenkes heran, so müssen uns zunächst die an ihm vorhandenen histologischen Merkmale eine Grundlage für unsere Auffassung seiner phyletischen Beziehungen liefern. Wir werden sodann, wenn wir das Squamosodentalgelenk mit dem Quadratoartikulargelenk vergleichen, von dieser Grundlage aus zur Beurteilung dieser Beziehungen vorgehen können. Wenden wir uns der Befruchtung der tatsächlichen Zustände zu, so finden wir innerhalb der Ordnungen der Säugetiere das Kiefergelenk in zwei wesentlich verschiedenen Formen auftreten; in jeder von ihnen kommen wieder zwei Modifikationen zustande, so dass im ganzen vier Zustände des feineren Baues zu unterscheiden sind. Der Hauptunterschied besteht darin, dass der Discus articularis in dem einen Falle fehlt, im anderen Falle vorhanden ist.

Das discuslose Gelenk findet sich bei Monotremen und Edentaten. In diesen Fällen haben die untersuchten Gelenke eine einheitliche Gelenkhöhle. Die Gelenkflächen des Schläfenbeins und Unterkiefers sind in der Tiefe von Knorpel gebildet. Über dem Knorpel liegt eine sehr dicke faserige Schwarte, meist bei makroskopischer Untersuchung leicht verschieblich und dem feineren Bau nach faserknorpelig beschaffen. In ihrer Dicke schwankt sie, ist aber fast stets um das Doppelte dicker als die darunter liegende Knorpelschicht. Einzelheiten des feineren Baues seien hier übergangen. Nur sei erwähnt, dass in die fibröse Überkleidung des Unterkieferkondylus sehnige Züge einstrahlen, die von der sich am Unterkiefer anheftenden Sehne des Musc. pterygoideus externus stammen. Diese Beziehungen der genannten Sehne zum Gelenk sind vorhanden bei folgenden (auf Schnitten untersuchten Formen): *Echidna*, *Tolypeutes tricinctus*, *Tatusia novemcinctus*, *Dasypus villosus*, *Tamandula tetradactyla*, *Orycteropus capensis*. Sie sind schwach ausgebildet bei *Ornithorrhynchus* und *Bradypus*. Sie fehlen scheinbar bei *Manis*. Seitliche Erhebungen der Gelenkwand in Gestalt von Plicae synoviales habe ich nur bei *Orycteropus* beobachtet, wo eine ringförmige Falte das Gelenk fast völlig in zwei Hälften teilt. Doch ergibt die Betrachtung der Serie von Durchschnitten, dass es niemals zur Verlötung dieser Falten zu einer Platte kommt. Kleinere Faltenbildungen kommen auch bei anderen Edentaten vor.

Eine besondere Stellung nimmt unter den discuslosen Gelenken dasjenige des Gürteltieres *Tatusia novemcinctus* (*T. peba* Rapp.) ein; hier besteht zwischen Squamosum und Condylus kein freies Gelenk, sondern eine kontinuierliche Verbindung durch Fasergewebe. Hierin könnte ja nur eine Steigerung des Verhaltens der übrigen Edentatengelenke erblickt werden, im Sinne einer starken Entfaltung der fibrösen Überkleidungen, die man sich dann als miteinander

obliterierend vorzustellen hätte. Doch scheint auch eine andere Auffassung, die später geltend gemacht werden soll, Berechtigung zu besitzen. Sehr wichtig ist es in dieser Hinsicht, dass hier die Verhältnisse der Cetaceen anzuschließen sind, bei denen nach übereinstimmenden Zeugnissen von Everard Home, Carus, Rapp, Brandt, Camper und Gerstäcker kein offenes Kiefergelenk vorhanden ist, sondern eine kontinuierliche Verbindung, also wie bei *Tatusia*.

Alle übrigen Säugetiere stehen mit ihrem Squamosodentalgelenk im Gegensatz zu dem bisher charakterisierten. Stets ist ein Doppelgelenk vorhanden, entstanden durch Differenzierung eines Discus articularis. Nur bei einigen Carnivoren und z. B. *Didelphys* fehlt wegen des vorzugsweise als Charnier gebrauchten Gelenkes der Discus; er ist dann äußerst zart und mit dem Gewebe des Condylus verlötet, aber doch stets deutlich differenziert.

Folgendes sind nun die Merkmale des Discus articularis. Zunächst ist er niemals durchbohrt, stellt also eine vollständige Scheidewand durch das Gelenk dar. Er stellt dadurch einen Gegensatz dar z. B. zu den halbmondförmigen „Menisci“ — z. B. des Kniegelenkes. Sodann ist er stets ein Bestandteil des Condylus, zu dem er sich enger zugehörig erweist als zum Schläfenbein. Er umfasst stets den Condylus enge, und die Höhle zwischen ihm und dem Schläfenbein ist stets größer, als die zwischen Discus und Condylus. Histologisch herrscht in ihm vielfach das Knorpelgewebe vor; doch besteht das Wesentliche seines Baues darin, dass er sich histologisch dem Bau der beiden Gelenkkomponenten anschließt. Sind diese vorwiegend knorpelig, so ist es auch der Discus. Sind sie mehr faserig, so herrschen auch im Discus die Fasern vor. Beziehungen der Sehne des M. pteryg. externus zum Discus sind stets vorhanden. Bei keinem der makroskopisch präparierten Gelenke sind sie vermisst worden. Gewöhnlich ist es die mediale vordere Ecke des Discus, in den das Sehnenbündel des Muskels eindringt. Hinsichtlich der Gestalt des Discus ist zu erwähnen, dass er, bald platt, bald dick, in jedem Falle die Kongruenz der knöchernen Wandungen herstellt; er ist nicht nur eine transportable Pfanne für den Condylus, sondern auch für die Konvexität des Schläfenbeins.

Die Gelenkflächen des Schläfenbeins und des Unterkiefers sind bei den übrigen Säugetieren sehr einförmig gebaut. Stets sind sie mit einer fibrösen Oberfläche versehen, die im ganzen viel feiner ist als bei den Monotremen und Edentaten. Die Vorstellung, dass die fibröse Überkleidung des Condylus dieser Formen unter Einfluss des Zuges des M. pteryg. externus sich zum Discus gesondert habe, erklärt den Schwund des fibrösen Gewebes, weil dies eben in die Bildung des Discus aufgegangen ist. Gleichwohl ist die ge-

ringere Ausbildung des Gewebes auf dem Squamosum dadurch nicht mit erklärt und muss auf andere Ursachen zurückgeführt werden.

Unter dieser fibrösen Überkleidung liegt stets Knorpel auf beiden Gelenkflächen. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass nicht nur im Schläfenbein Knorpel vorhanden ist, sondern dass auch im großen Keilbeinflügel (Didelphys) und im Jochbein (Hyrax), sobald diese Knochen die Gelenkflächen bilden helfen, Knorpel auftritt. Von der hier gegebenen Darstellung weichen nur einige (ob alle? vermag ich heute noch nicht zu sagen) Insectivoren und Chiropteren ab. Bei ihnen nämlich ist Condylus und Squamosum völlig frei von fibröser Überkleidung. Hier liegen rein hyaline Gelenkflächen vor, mit allen uns von anderen Körpergelenken her bekannten Eigentümlichkeiten; und nur der hier knorpelige (Vespertilio, Sorex) Discus articularis erinnert an die Ausnahmestellung des ganzen Gelenkes.

Soweit die tatsächlichen Befunde der Untersuchung des Kiefergelenks der Säugetiere, die zwar in einigen Punkten noch der Vervollständigung bedürfen, im ganzen aber als abgeschlossen betrachtet werden können. Für ihre Beurteilung kommt die Beschaffenheit des Quadratoartikulargelenkes der Nichtsäuger in Betracht. Dies Gelenk besitzt gegenüber dem Squamosodentalgelenk zwei Eigentümlichkeiten: 1. Es mangelt ihm jegliche Discusbildung; eine mit der Sehne des Pterygoideus externus verbundene Zwischenscheibe kommt in diesem Gelenke nie vor. 2. Die Gelenkflächen sind an ihrer Oberfläche niemals faserig differenziert, vielmehr stets nach Art aller übrigen größeren Körpergelenke mit hyaliner Oberfläche versehen, deren Struktur übereinstimmt mit dem, was man vom Bau der Gelenkflächen im allgemeinen kennt. Besonders auffällig ist dieser Befund bei Amphibien und Reptilien ja nicht: wohl aber bei Vögeln, weil bei ihnen die Tendenz zur Faserbildung in den übrigen Körpergelenken sehr stark ist. Gerade mit Rücksicht hierauf ist es nötig, einem Einwande entgegenzutreten, der die Brauchbarkeit des hier durchgeführten Vergleichsmaterials bezweifelt. Wenn nämlich, so könnte man einwenden, z. B. das Schultergelenk der Vögel eine dicke Faserschicht auf der Gelenkfläche des Schulterblattes trägt, so wird doch schwerlich jemand deshalb leugnen, dass die Schultergelenke der Säugetiere und Vögel homologe Bildungen sind. Warum soll nun gerade infolge der dort bestehenden, hier fehlenden fibrösen Überkleidung das Kiefergelenk der Säuger dem der Vögel nicht homolog sein? Dieser Einwand wäre zweifellos berechtigt, wenn nicht — abgesehen von dem Discus articularis! — die Faserbildung in den Gelenken der Vögel und speziell die im Schultergelenk als eine sekundäre, allmählich entstandene nachgewiesen werden könnte[4]).

4) p. 273ff.

Wir kennen die Ausgangsformen einer hyalinen Gelenkfläche bei Reptilien und wissen, wie die Faserbildung hier nur angedeutet ist, die bei den Vögeln dann zu so starker Entfaltung gelangt. Zweitens aber kennen wir zum Teil die Ursachen der Faserbildung in den Vogelgelenken. Hier nämlich scheint die Druckfestigkeit der Gelenke durch eine starke Fettinfiltration der Knorpelzellen unterhalten zu werden, deren Turgor die Intercellularsubstanz von einem Teil ihrer Widerstandsfähigkeit entlastet. Unter dem Einfluss dieser Arbeitsteilung tritt in der Intercellularsubstanz die an sich vorhandene Fibrillierung stärker hervor. Die Gelenkknorpel der Vögel, in höchster Ausbildung im Schultergelenk, stellen morphologisch Übergänge dar zu den synovialen Fettpolstern, die mechanisch wirksame auf phyletischem Wege umgestaltete Gelenkknorpelzonen sind. So sind die Faserbildungen in Vogelgelenken aus Rückbildungen zu erklären, nicht aber etwa aus Rückbildung des Gelenks als solchem, weil es weniger benützt würde, sondern aus Rückbildung der Intercellularsubstanz infolge veränderter Tätigkeit der Zellen. Dabei kann die Leistung des Gelenkes sogar wachsen (Schultergelenk der Vögel), obwohl es unwahrscheinlich ist, dass die größere Funktion des Gelenkes diese Veränderung seines feineren Baues von Anfang an beeinflusse. Denn auch in den Kniegelenken und Zehengelenken der Vögel ist der Knorpel gefasert und keiner wird behaupten, dass das Kniegelenk eines Huhnes so sehr wesentlich anders beansprucht werde als das eines Alligators. Wenn aber die ersten Anlässe für diese Sonderentwickelung der Vogelgelenke im Dunkeln liegen und wir nur ihre Anfänge bei Reptilien beobachten können: so ist damit nicht gesagt, dass nicht Steigerung der Funktion, wie z. B. der Flug, und die aufrechte Haltung nunmehr auch die Faserbildung steigern, weil die Zellen durch immer stärkeren Turgor den gesteigerten mechanischen Leistungen zu genügen haben und demzufolge wieder nur immer stärkere Zerklüftung der Grundsubstanz verursachen. Tatsache ist, dass der topographisch als Gelenkknorpel zu bezeichnende Teil der Gelenke bei Vögeln, vielfach histologisch nicht mehr Knorpel ist, sondern Fasergewebe mit eingelagerten, turgierenden Fettknorpelzellen. Die bei Säugetieren selbst in den kleinsten Gelenken existierenden, bei den Vögeln aber fehlenden Plicae adiposae scheinen bei der anderen Warmblüterklasse durch diffuse Verfettung der Knorpelzellen überhaupt ersetzt zu werden, worauf die Faserbildung der Intercellularsubstanz die Reaktion darstellt.

Dass auf der anderen Seite dann auch Rückbildungen des Gelenkes im ganzen bei verminderter Funktion die Faserbildung verstärken können, zeigen die Schultergelenke der Schwimmvögel und die Gelenke an rudimentären Zehen.

So ist also die Faserbildung des Vogelgelenkes in zwiefacher Hinsicht als eine sekundäre gekennzeichnet, während wir im Kiefergelenk der Säugetiere weder den Anschluss an eine weniger fibrillierte Ahnenform des Gelenkes kennen, noch auch Gründe, wie bei den Vögeln für das Auftreten der Fasern anzugeben vermögen.

Man hat nun noch in anderer Weise versucht, den Wert des feineren Baues des Säugerkaugelenkes für phylogenetische Betrachtungen abzuschwächen, indem man gemeint hat, jene Fälle, wie ich sie für die Monotremen und Edentaten bekannt gegeben habe, beruhten auf der Rückbildung des Gelenkes infolge verminderter Kautätigkeit. Wir können zur Beurteilung des Wertes solcher Annahme die Frage sofort verallgemeinern und zusehen, ob denn überhaupt ein gröberer Zusammenhang zwischen der „Kautätigkeit“ und dem Gelenkbau besteht. Wir können dies entschieden verneinen, vielmehr behaupten, dass physiologische und morphologische Differenzierungen wie in so vielen Fällen auch hier keineswegs Hand

in Hand gehen. Es gibt morphologische Differenzierungen, die durch das Material, an dem sie sich abspielen, bestimmt sind, oder allgemeiner: durch die Gesetzmäßigkeit des Organismus, in dem sie ablaufen, nicht aber durch die spezielle Leistung des Organes, der sie dienen und durch die sie in ihren Einzelheiten wohl beeinflusst werden [5]).

Im Falle des Squamosodentalgelenkes ist der Bau und das Material in erster Linie ein Produkt der Phylogenese des Säugetierstammes und der Organisation des Säugetieres, erst in zweiter Linie ein Produkt der Kaufunktion. Wir können nicht sagen, warum *Petaurus* und *Sorex*, *Vespertilio* und *Pseudochirus*, *Dasypus* und *Sus scrofa*, *Phascolomys* und *Mus*, warum diese Paare bei ziemlich ähnlichem Kauakt so verschieden gebaute Kaugelenke haben. Zudem ist die Intensität des Kauaktes durchaus kein wissenschaftlich brauchbarer Begriff, denn es handelt sich nie um die absolute Intensität, sondern um die relative. Es kommt nicht darauf an, ob ein Tiger einen Menschen zerreisst oder ein Wiesel ein Huhn oder ein Hamster oder eine *Echidna* die ihnen gemäße Nahrung fressen Jedes Tier muss sich ernähren und in der Ökonomie des ganzen Körpers wird daher jedes Kaugelenk schlechtweg „vollkommen“ sein, d. h. seinem Besitzer den Erwerb der ihm nötigen Nahrung aufs Vollkommenste sichern. Wenn wir also schon im allgemeinen nicht zugeben können, dass die Kenntnis der Kautätigkeit an sich und wäre sie uns bis in den feinsten Mechanismus hinein bekannt, uns erklären könne, warum in dem einen Falle eine fibröse, im anderen knorpelige Beschaffenheit des Discus articularis vorkomme — ja warum überhaupt ein Tier ohne (*Dasypus*), das andere (*Sus*) mit einem Discus kauen müsse, so können wir um so weniger zugeben, dass „verminderte“ Kautätigkeit an der eigentümlichen Struktur der Monotremen-, Edentaten- und Cetaceengelenke schuld sei, oder schlechtweg, dass die Kaugelenke dieser Tiere, als rückgebildete Gelenke ohne jeden morphologischen Wert seien.

Wegen der großen Wichtigkeit dieser Frage ist es nötig, noch besonders darauf einzugehen. Dass vor allem der Begriff „verminderte“ Kautätigkeit wissenschaftlich ungenügend ist, ist soeben bemerkt worden. Aber gesetzt den Fall, es sei hier eine verminderte Leistung gegenüber stärker bezahnten Ahnenformen vorhanden, so wäre — z. B. *Echidna* als Paradigma genommen — dies nicht der einzige Fall von Verlust des Gebisses. Wie sich *Echidna*, *Manis*, *Myrmecophaga* zu ihren bezahnten Ahnen verhalten, so verhalten sich ja die Schildkröten zu älteren Stammreptilien, die Vögel überhaupt zu den zahntragenden Flugreptilien. Wenn „fibröse Entartung“ des Kaugelenks

5) Vor allem p. 52—55.

stets als Folge von Zahnrückbildung eintreten muss, so müsste sie in all diesen Fällen eintreten. Tritt sie nicht überall ein, so folgt, dass entweder keine Rückbildungen vorliegen oder die Ausgänge für den Rückbildungsprozess in verschiedenem Material gegeben waren. Auf jeden Fall würde dann hier abermals die Struktur neben der Funktion eine morphologische Sonderstellung einnehmen.

Aber noch aus zwei anderen Gründen ist die Annahme falsch, dass die discuslosen Gelenke, insbesondere die Syndesmosen von *Tatusia* und die der Cetaceen „rückgebildete" Gelenke seien. Zunächst ist es völlig unbekannt, wie sich auf physiologischem Wege die „Rückbildung" eines Gelenkes während der Stammesgeschichte abspielt. Bei den Zehen und Fingern einiger Perennibranchier weiss man bekanntlich nicht, ob sie nicht durch sekundäre Degeneration wieder primitiv geworden, oder überhaupt noch primitiv sind. Es scheint, als ob durch Nichtgebrauch eines Gelenkes die Gliederung bei den Nachkommen mehr und mehr unterdrückt werde und dass allmählich wieder der Ausgang, nämlich ein ungegliedertes Skelettstück, erreicht werde. Es kommt vor, dass ein phyletisch verloren gegangenes Gelenk, z. B. das Tarsotibial und Tarsometatarsalgelenk des Huhnes, ontogenetisch angelegt wird, aber weiterhin in der Ontogenese völlig verschwindet. So scheint es, dass durch Inaktivität eines Gelenkes keine fibröse Verbindung, sondern eine Koaleszenz der Skelettelemente entsteht, vergleichbar der vielfach eintretenden Koaleszenz von Hand- und Fußwurzelknochen. Dafür spricht nun auch die einzige mir in der Literatur bekannt gewordene Beschreibung von phyletischer Rückbildung eines Gelenkes. Es betrifft das Hüftgelenk der Wale, bei denen in einer größeren Anzahl als normale Zustände gefunden wurden: Ausfüllung des Acetabulums, Subluxation des Kopfes, Ankylose zwischen beiden Skelettelementen. In einem Falle wurde am Kniegelenk und im Hüftgelenk auch gefunden, dass die Synovialhaut den Gelenkknorpel überwachsen hatte.

Wenn somit auch diese Erfahrungen nicht zugunsten der erwähnten Annahme einer Rückbildung sprechen, so spricht nunmehr schließlich entschieden dagegen die Tatsache, dass Gelenke, den angeblich rückgebildeten von *Echidna*, *Manis* und *Myrmecophaga* vollkommen entsprechend, auch von kräftigen Kauern benutzt werden, so von *Ornithorhynchus*, *Dasypus*, *Bradypus*.

Es lässt sich ja nicht leugnen, dass gerade in dem Vorkommen des discuslosen Gelenkes und der Syndesmosen bei denjenigen Tieren, die durch eigentümliche Bezahnung Monotremen Edentaten, Cetaceen, hervorragen, etwas zu jener Deutung Verlockendes liegt. Aber man darf nicht vergessen, dass eben diese Säugetierordnungen zugleich auch der geheimnisvollen Wurzel des Wirbeltierstammes sehr nahe stehen, so dass die Deutung der Befunde als Zeug-

nisse primitiver Gliederung nicht minder berechtigt ist, als jene andere.

Wir stellen uns somit auf den Boden dieser Deutung und gehen nun dazu über, zu prüfen, ob die Quadratoarticulargelenke gestatten, sie als Ausgänge für die Differenzierung des Säugetierkaugelenkes zu betrachten. Sehen wir sonst bei den Extremitäten erwiesen homologe Gelenke sehr verschieden gebaut, so entnehmen wir aus diesem Befunde einen Anhalt zur Bestimmung der größeren oder geringeren Weitläufigkeit der Verwandtschaft. So gestattet z. B. das Schultergelenk der Dypnoer, Crossopterygier und Amphibien den Schluss, dass diese Formen als verwandte Stämme von einer gemeinsamen, schon im Silur vorhandenen Ausgangsform hergeleitet werden müssen und die Weitläufigkeit dieser Verwandtschaft widerspricht unseren Anschauungen von der Organisation und dem paläontologischen Vorkommen in keiner Weise. Hier, beim Kaugelenke, liegen die Aufgaben anders; hier sollen wir aus den vorhandenen Divergenzen und den im großen und ganzen gesicherten verwandtschaftlichen Verhältnissen schließen, ob Quadratoarticular- und Squamosodentalgelenk homologe Gelenke seien oder nicht. Wir dürfen dabei nicht erwarten, dass ein im phyletischen Sinne immerhin so untergeordnetes Merkmal, wie die feinere Histologie der Gelenke an sich eine Entscheidung bringen könnte. Als Auxiliarmittel indes liefert sie doch sehr wertvolle Hinweise. Wir können mit ziemlicher Sicherheit behaupten, dass unter den Vorfahren der Säugetiere keine Wesen gelebt haben, deren Kaugelenk gebaut war wie heute das der Amphibien, Reptilien und Vögel. Denn wir finden bei diesen Gelenkformen keinen Anhalt, von wo aus wir das Gelenk der Säugetiere uns entwickelt denken könnten. Dagegen schlösse unsere Erfahrung über die Phylogenese der Gelenke nicht aus, dass Ahnenformen der Säugetiere bei den Haien bestanden haben könnten; denn dort liegen im Quadratoarticulargelenke Sonderungszustände vor, von denen aus das Kaugelenk der Mammalia immerhin ableitbar wäre. Nur unter der Voraussetzung also, dass wir die Säugetiere unabhängig von den Amphibien, Stegocephalen und Sauropsiden auf einer Sonderbahn von selachierartigen Ahnen ableiteten, unter dieser Voraussetzung allein wäre die Histologie der Kaugelenke kein Hindernis für ihre Homologisierung. Dieser Voraussetzung widersprechen aber unsere sonstigen Erfahrungen von der Phylogenese der wichtigsten Organsysteme, widerspricht vor allem der Zusammengehörigkeit der Amnioten an der Wurzel, so dass hieraus die Sonderstellung des Kaugelenkes der Mammalia ohne weiteres folgt.

Unsere Untersuchungen führen uns also zur Bestätigung derjenigen Ansicht, die aus den embryologischen Tatsachen ohne weiteres

folgt. Denn mit Recht betont Gaupp[6]), dass eine „Frage“ hier ja eigentlich gar nicht vorliege, wo wir ja die Tatsachen so deutlich sprechen sehen. In der Tat ist durch die seit einigen Jahren erneute literarische Kontroverse eigentlich mehr und mehr ein anderes Problem zutage getreten, an dessen Lösung die Morphologie des Wirbeltierkopfes wohl noch lange zu arbeiten haben wird. Es ist nicht die Frage, ob ein neues Kniegelenk entstanden ist, sondern wie es entstanden ist. Jene Frage ist auch nach den neuen beigebrachten Beobachtungen ohne weiteres zu bejahen; in der Beantwortung dieser Frage läge der eigentliche Fortschritt über das hinaus, was wir schon seit mehreren Jahrzehnten wissen. Dass in meinen Arbeiten über die Gelenkbildung im allgemeinen und besonderen Anhaltspunkte zur Lösung dieser Frage enthalten sind, ist nicht zu bezweifeln. Ob sie genügen, ist gegenwärtig noch unsicher, doch scheint es mir nicht verfrüht, das hierfür Wichtige an dieser Stelle zu erörtern.

Es gibt bisher nur eine Annahme über die Art der Neubildung des Squamosodentalgelenkes[7]). Sie geht von der Voraussetzung zweier unabhängig voneinander verlaufender Prozesse aus, die in ihrer Wirkung zusammentrafen, der Ausdehnung des Schädelraumes und der Neugliederung des Unterkiefers innerhalb seiner Belegknochen. Dadurch sei Squamosum und Dentale in Berührung geraten, und zwischen beiden Knochen habe sich eine Anlagerung vollzogen. Innerhalb des fibrösen Gewebes zwischen den aneinandergelagerten Knochen sei es zur Bildung eines Schleimbeutels gekommen. In den periostalen Überkleidungen der verbundenen Knochen sei sekundär Knorpel aufgetreten. Die Muskelwirkung, die zur Neugliederung des Kiefers geführt habe, habe auch weiterhin die Loslösung des fibrösen Condylusüberzuges und seine Ausgestaltung zum Discus articularis herbeigeführt.

Ich selbst habe beim Beginn meiner Untersuchungen auf dem Boden dieser Annahme gestanden. Ich halte sie im mechanischen Sinne auch heute noch für wohlbegründet und unanfechtbar. Wenn ich in einem Punkte zu anderer Anschauung gelangt bin, ist es infolge zweier Ergebnisse meiner eigenen Arbeiten geschehen. Erstens ist es die in den Extremitätengelenken so klar hervortretende Kontinuität des Knorpelgewebes, die zum mindesten dazu veranlassen muss, nachzuforschen, ob bei dem im soeben erwähnten Sinne erfolgten Angliederungsprozess nicht auf irgendeinem nachweisbaren Wege hyaliner Knorpel in Mitleidenschaft gezogen worden sei. Als Mutterboden für diesen Knorpel könnte einzig der Meckel'sche Knorpel in Betracht kommen. In gewissem

6) Gaupp, p. 609—611.
7) Gaupp, p. 635 und folgende Seiten.

Sinne hat Rabl solchem Gedanken bereits Ausdruck gegeben [8]), doch scheint mir diese Rabl'sche Deutung — lediglich wieder vom Standpunkt der Gelenkmorphologie – um deswillen unbefriedigend, weil sie mit bereits vorhandenen Gelenkflächen rechnet, nicht aber mit der notwendig zu fordernden Neugliederung des Knorpels.

Es ist nicht einzusehen, warum diese Neugliederung nicht innerhalb des Meckel'schen Knorpels erfolgt sein sollte. Innerhalb der Belegknochen des Unterkiefers ist der Meckel'sche Knorpel noch während des ganzen Lebens bei Amphibien und Reptilien [9]) zum Teil unverknöchert vorhanden, wird also auch bei den Ahnen der Säugetiere gewesen sein. Und wenn bei den Ahnen der Säugetiere innerhalb der Belegknochen unter dem Einfluss des Muskelzuges eine Trennung entsteht, so ist es klar, dass der zwischen ihnen gelegene Knorpel an der Sonderung beteiligt werden muss. Gaupp (S. 637) definiert sein Vorstellung dahin, dass die Abgliederung des Dentale von der hinteren Kieferhälfte durch Auflösung der verbindenden intramandibularen Naht und durch Schwund eines Teiles des Meckel'schen Knorpels erfolgt sei. Wichtig für den Nachweis der Möglichkeit solches Vorganges wäre die Kenntnis der Kaumuskulatur der Urodelen und primitiveren Amphibien; der Ausgang müsste dann wahrscheinlich bei solchen Formen gesucht werden, bei denen die Kau-, insbesondere die Pterygoidmuskulatur noch zum Teil am Knorpel selbst angesetzt hat. Ob daher von einem reptilischen, allseitig mit Deckknochen gepanzerten Unterkiefer auszugehen sein würde, oder nicht eher von Formen mit zum Teil nacktem Knorpel, ist eine für die weitere Untersuchung gar nicht unwichtige Vorfrage. Es wäre übrigens ein Leichtes, aus den vorhandenen Zuständen ein Phantasiebild zu entwerfen, wie die Gliederung unter Beteiligung des Knorpels „entstanden sein könnte". Doch scheint es richtiger, dieser Annahme zunächst ihren heuristischen Wert als Wegweiser für weitere — eigene Untersuchungen zu belassen.

Es wurde oben angedeutet, dass außer der Kontinuität des Knorpelgewebes noch ein weiterer Grund für eine Gliederung innerhalb des Meckel'schen Knorpels spräche. Dieser zweite Grund wäre die nicht geringe Schwierigkeit, die oben beschriebene Mannigfaltigkeit in der Gestaltung des Säugerkaugelenkes auf ein „Angliederungsgelenk" zurückzuführen. Jedenfalls wäre es eine Aufgabe für sich, die Phylogenese solcher Angliederungsgelenke an tatsächlichen Beispielen festzustellen, vorab, ob Gelenke stammesgeschichtlich überhaupt nachweislich so entstehen, ferner ob Divergenzen in der Ausbildung homo-

8) Robl, Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten, Ztschr. f. w. Zool., Bd. 70, 1901, Anm. 76 und Gaupp, p. 615.

9) Gaupp, p. 440 u. 446.

loger Gelenke festzustellen sind. Es können solche Divergenzen aber sehr wohl bereits jetzt verständlich werden auf Grund der von mir gesammelten Erfahrungen über die Phylogenese der Gelenke überhaupt. Denn wenn von einem Knorpelstab ausgegangen wird, der unter dem Einfluss neuer mechanischer Bedingungen sich gliedert, so wären nach anfänglicher fibröser Auflockerung innerhalb einer schmalen Zone zwei Wege denkbar. Der eine würde zu den breiten Syndesmosen hinführen (Tolypeutes, Cetaceen); ihm stünde sehr nahe der mit geringer Spaltbildung innerhalb der Syndasmose einhergehende Modus (Monotremen, meiste Edentaten). Auf einer anderen Bahn käme es zur beiderseitigen Abgliederung des fibrösen Gewebes und zwar so vollständig, dass die Sehne des Muskels zur Discusbildung führte. Solch ein Beispiel, wo eine Sehne die Rolle spielt, für die hier die Sehne des Pterygoideus externus in Anspruch genommen wird, wo sie also in das zwischen zwei Knorpel eingeschaltete fibröse Gewebe bei primitiven Gliederungen eintritt, habe ich auf Tafel V, Fig. 35 u. S. 135 des Textes meiner Abhandlung vom Finger von *Cryptobranchus* abgebildet und beschrieben. Bei jener hypothetischen Gliederung des Knorpelstabes des Unterkiefers würde je nach dem verschiedenen Umfange der fibrösen Zone und je nach der Breite des in den Discus eingehenden Anteiles von vornherein die Möglichkeit einer größeren Mannigfaltigkeitg egeben sein, wobei die Spezifität des auf die Zugeinwirkung reagierenden Knorpelgewebes selbst außerdem noch eine Rolle spielt. So würde die Neugliederung des Kiefergelenkes hinführen auf die Vorstellung, dass die Ordnungen der Säugetiere monophyletisch zwar, indes auf mehreren Bahnen einem Ausgangspunkte entsprossen seien, eine Vorstellung, die auch mit unseren übrigen Kenntnissen vom Bau der Säugetiere vereinbar ist.

Ist eine Anschauung richtig, wird an die Natur eine Frage in rechtem Sinne gestellt, so ergeben sich zwanglos Bestätigungen, je mehr die Erfahrung sich vertieft. Dass die Stammesgeschichte der Säugetiere sich in jedem Organe des Tieres widerspiegelt, ist nicht wohl zu bestreiten. So wird bis zu Ende durchgeführte Prüfung der Verhältnisse des Kaugelenkes auch schließlich zur Aufhellung bisher dunkler Fragen beitragen, sowohl in der Geschichte dieses Apparates, als des Säugetierstammes überhaupt.

Jena, 10. Oktober 1911.

Svante Arrhenius. Das Schicksal der Planeten.

Kl. 8°, 55. S. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft, 1911.

Unter den packenden Beiträgen zu kosmischen Physikochemie, mit denen uns Arrhenius seit einer Zeit zu beschenken pflegt, besitzt dieser neueste für alle Biologen ein ganz besonderes Interesse,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 31

Autor(en)/Author(s): Lubosch Wilhelm

Artikel/Article: Was lehrt die Phylogenese der Gelenke fuÌˆr die Beurteilung des Kaugelenkes der Säugetiere? 738-751