

zum Teil aber auch aus Ektodermzellen, welche samt denjenigen, welche zur Bildung der Muskulatur dienen, in die Leibeshöhle einwandern. Die longitudinale (äußere) Muskulatur des Darmes entsteht sehr wahrscheinlich aus derselben Quelle wie die longitudinale Muskulatur der Leibeshöhle, und zwar aus Zellen, die vom Ektoderm sich ablösen und in die Leibeshöhle migrieren. Die zirkuläre (innere) Muskulatur des neugebildeten Darmes entsteht dagegen auf eine ganz andere Weise, und zwar bilden sich die zirkulären Muskelfasern des Darmes aus den Epithelzellen des Darmes auf eine ähnliche Weise, wie die zirkuläre Muskulatur der Leibeshöhle aus den Epidermiszellen, was ganz verständlich ist, weil der neugebildete Hinterdarm eine ektodermale Bildung darstellt. Diese Muskelfaserschicht bildet sich also aus den basalen Abschnitten der hohen cylindrischen Epithelzellen des Darmes.

Wir sehen also, dass alle diejenigen Gebilde, welche wir als mesodermal betrachten, und zwar die gesamte Muskulatur und das Peritoneum der Regenerationsknospe gänzlich (Muskulatur) oder wenigstens teilweise (Peritoneum) vom neugebildeten Ektoderm der Regenerationsknospe stammen, und dass also eine besondere Mesodermanlage nicht gebildet wird, worin ich mit v. Wagner (1900) im Einklange bin.

Die Nephridien entstehen aus dem Peritoneum der neugebildeten Scheidewände, wobei die Anteseptalia (Trichter) und die Postseptalia aus getrennten Anlagen und zwar aus je einer großen Mutterzelle sich entwickeln.

Die Regenerationsprozesse verlaufen also in dem von mir beschriebenen Falle zum Teil in einer ähnlichen Weise, wie die betreffenden ontogenetischen Prozesse (z. B. Bildung des Proctodaeums), zum Teil aber in einer vereinfachten, abgekürzten Weise, indem sie dann an phylogenetisch ältere und einfachere histogenetische Prozesse erinnern (z. B. die ektodermale Bildung der Muskulatur, besonders der zirkulären). [25]

Dr. Otto Walkhoff: Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen in seiner funktionellen Entwicklung und Gestalt.

Menschenaffen (*Anthropomorphae*). Studien über Entwicklung und Schädelbau; herausgeg. von E. Selenka. Vierte Lieferung.

Der Gedanke, dass die Gestalt, die Morphie eines Organes, der getreue Ausdruck, ja ganz eigentlich das Produkt der ihm eigenen Funktion, also eine notwendige Folge aus dem Maß der Intensität der letzteren und der Richtung, in der sie erfolgt, sei, ist nicht etwa eine Erkenntnis der Neuzeit; nein, zu allen Zeiten wurden denkende Geister, Naturforscher wie Philosophen, sich des wahren Verhältnisses zwischen Funktion und

Morphe bewusst und suchten ihrer Erkenntnis, wo sie immer Gelegenheit hatten, klaren Ausdruck zu verleihen. Aber es blieb im allgemeinen immer nur bei rein spekulativen Erwägungen, exakte Begründung wurde nur so nebenbei hie und da versucht. Und hier eben setzt das große Verdienst ein, das sich Roux, der Begründer der modernen Entwicklungsmechanik, um die wissenschaftliche Ergründung dieses Problems für alle Zeiten erworben hat. — Das Wesentliche eines Organes (eines Knochens oder eines Muskels z. B.), das, was die Garantie für die vorgezeichnete Funktion bietet, ist die histiologische Struktur desselben; die äußere Gestalt hängt aufs Innigste von der Beschaffenheit der konstruktiven Teile, der Struktur, ab; sie ist eben nur die Folge, gewissermaßen der Abschluss derselben. Die Struktur hinwiederum ist nicht gegeben; sie wird erst durch die Funktion geschaffen. Die vorgezeichnete, oder — wie der Naturforscher sagt — die vererbte Funktion zwingt die Elementarteilchen, und zwar des aktiv thätigen Organes wie auch aller, von diesem etwa passiv beeinflussten Organe, in ganz bestimmte, gesetzmäßige Bahnen ihrer strukturellen Entfaltung und Entwicklung, sie zeichnet die Richtung der Lagerung und die Anordnung vor, sie bestimmt das Verhältnis der Dimensionen der Teilchen. Wir müssen uns vorstellen, dass allen Teilen und Organen eines Embryos auf solche Weise ihre spezielle, eigene Struktur und Gestalt wird. Ist auf diese Weise ein Organ entstanden, so ist es noch nicht für immer fertig; der Einfluss der Funktion ist nicht erloschen, nein, für unsere Erfahrung beginnt er vielmehr erst jetzt. Jedes Organ stellt, bei der Geburt, gewissermaßen erst einen Grundriss dar, der nunmehr, im Laufe des Lebens, entweder zum völligen Gebäude ausgearbeitet wird, oder, vernachlässigt, der Rückbildung anheimfällt. Es wird also von jedem Organ nur ein allgemeiner Grundplan vererbt, während die speziellen Formen und die Gestalt erst individuell im Leben erworben werden müssen. Das züchtende, schaffende Prinzip ist die Beanspruchung, der Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe, die Art und das Intensitätsmaß der Funktion, vornehmlich, wenn letztere an eine oft wiederholte Konstanz der Richtung ihrer Wirkung geknüpft ist. Die Funktion übt dann einen „trophischen“ Reiz aus, der veranlasst, dass besonders stark in Anspruch genommene Teile, unter dem Einfluss erhöhter Nahrungsaufnahme, wachsen und sich mächtiger entfalten, d. h. hypertrophieren. Im Gegensatz hierzu bleiben minder thätige Teile in der Entwicklung zurück, erfahren teilweise Rückbildung, ja sie können unter Umständen, als völlig überflüssig, vollständigem Schwunde verfallen. Es leuchtet von selbst ein, dass der Prozess der Hypertrophie und der Atrophie sich nach den gleichen Regeln abspielen muss, wie sie oben angedeutet sind. Die Entfaltung findet nur in denjenigen Dimensionen statt, die Lagerung der Teilchen erfolgt nur in derjenigen Richtung, welche eben, in Hinsicht auf die Intensität der Funktion, das Maximum an Leistung bei möglichster Ersparung an Material und Raum garantieren. Genügen solche Teilchen, vermöge ihrer Richtung und Lagerung, allein voll und ganz der erstrebten Funktion, so bleiben sie allein erhalten, alle anderen verfallen dem Abbau, der Inaktivitätsatrophie; sie verschwinden mit der Zeit ganz. Alle diese Vorgänge spielen sich zunächst natürlich nur an der Struktur

eines Organes ab; erst sekundär wird die äußere Gestalt davon betroffen. So entstehen, durch Selektion, neue Formen, neue Charaktere, und selbst neue Organe mögen auf diese Weise geschaffen werden, während bereits vorhandene, als allmählich unnütz und überflüssig geworden, mitunter gar als schädlich, oft allerdings nur teilweise, verschwinden können. Es ist somit ein jegliches Organ aufs Genaueste seiner vorgezeichneten Funktion angepasst, es ist ein getreues Spiegelbild seiner funktionellen Leistung. Daher kommt es, dass uns, die wir den Zweckmäßigkeitbegriff erst in die Natur hinaus-tragen, im großen und ganzen ein jedes Organ, in Rücksicht auf seine Funktion, überaus zweckmäßig erscheinen muss; dass wir nichts finden, was überflüssig wäre und nicht das Geringste vermissen, was irgend einen Vorteil zu garantieren geeignet erscheint.

Gehen wir einen Schritt weiter und fragen wir uns, wovon hängt die Funktion ab, so müssen wir, allgemein gesagt, auf die äußeren Lebensbedingungen, auf das Milieu, in dem eine Gattung, eine Art oder ein Individuum lebt, rekurrieren. Sie sind das für die Funktion, was diese für die Morphologie; ihnen ist die Funktion ebenso angepasst, wie die Gestalt der Funktion, und nicht etwa umgekehrt. Ist dies zugegeben — und es kann füglich nicht bestritten werden — so finden wir manches hervorragende biologische Problem in ein äußerst interessantes Licht gerückt. — Betrachten wir — um zunächst ein konkretes Beispiel, das ich Schopenhauer entlehne, zur anschaulichen Erläuterung heranzuziehen — den Stamm der Vertebraten, so finden wir einen Faktor, welcher der Organisation sämtlicher Klassen, Gattungen und Arten dieses Stammes zu Grunde liegt und ihr das charakteristische Gepräge giebt, die Wirbelsäule. So verschieden auch ihre Gestalt, die Form der sie zusammensetzenden einzelnen Teile sein mag, so sehr auch die Größen- und z. T. auch die Zahlenverhältnisse der Teile schwanken mögen, immerhin bewahrt sie, als Ganzes, ihren Grundcharakter, aus dem ihre physiologische Bedeutung entspringt, sie ist und bleibt allenthalben das für den Bau und die Verrichtungen aller Vertebraten notwendige und charakteristische Stützorgan.

Die einzelnen Teile dieses Grundgerüsts sind dabei, wie schon angedeutet, allen möglichen Schwankungen, teils der Zahl, teils der Form, auch beider zusammen, unterworfen. Z. B. die Halswirbelsäule der Säuger! Ueberall, in der ganzen Gruppe der Säuger, die gleiche Zahl ihrer Teile, nämlich sieben, beibehaltend, bietet sie uns, bezüglich der Größe und teilweise auch der Gestalt, ein ausgezeichnetes Bild unendlicher Variationen, von den riesigen Wirbeln der Giraffe bis zu den auf ein Minimum zusammengedrängten Halswirbeln des Maulwurfes. Berücksichtigen wir die Bedingungen, unter denen diese Tiere zu leben gezwungen sind, so wird uns das anfangs wunderlich Erscheinende sofort verständlich, ja eigentlich selbstverständlich und erscheint als notwendig bedingt, nämlich in Hinsicht auf die gewordene Aufgabe, Nahrung zum Unterhalte des Lebens aufzusuchen. Die Giraffe, „im trockenen sandigen Afrika, aufs Laub der Bäume angewiesen, bedarf des langen Halses“, kann ohne ihn nicht leben, während dem Maulwurf nur aus der größtmöglichen Reduktion ein

Vorteil erwachsen kann. Der schaffende Faktor ist in beiden Fällen die vom Zwang der Verhältnisse vorgezeichnete Funktion.

Wir müssen demnach in jedem Tierstamm ein anatomisches Element, wie Geoffroy-St. Hilaire sich ausdrückt (*principes de philosophie zoologique* 1830), als „konstante Größe“ auffinden, wie die Wirbelsäule der Vertebraten. An der Form und Gestalt und — wie uns die Gesetze der Entwicklungsmechanik jetzt lehren — vornehmlich auch an der Struktur der Teile dieses anatomischen Elementes aber müssen wir die Spuren der verschiedenen Lebensbedingungen und somit der verschiedenen Verrichtungen der einzelnen Gattungen, der einzelnen Species, ja des einzelnen Individuums wieder erkennen. Denn nicht nur generell, nein, auch individuell muss der züchtende Einfluss der Funktion in Gestalt und Struktur sich widerspiegeln.

Wir würden also, wenn alle Fragen und Rätsel des biologischen Hauptproblems, vom Verhältnis von Funktion und Morphe, uns bekannt wären, aus der genauesten Kenntnis aller Organe eines Tieres mit Sicherheit die Bedingungen erkennen und angeben können, unter denen eine Species oder das einzelne Individuum sein Leben zubrachte, wie wir andererseits aus der Kenntnis aller Lebensbedingungen Rückschlüsse auf die Organisation ganzer Tierklassen und auf die Beschaffenheit der Organe des einzelnen Individuums machen könnten. Davon sind wir natürlich noch ungeheuer weit entfernt. — Uebertragen wir diese theoretischen Erwägungen in die Praxis, so werden wir Wege finden, welche für das Studium weiterer biologischer Probleme, wie z. B. der phyletischen Verwandtschaft nahestehender Tiergruppen, äußerst fruchtbringend und lohnend sind. Wir werden das Gemeinsame der Organisation zweier Species ebenso verstehen lernen, wie die verschiedenen artlichen Besonderheiten; auch die individuellen Eigentümlichkeiten werden verständlich; denn nirgends auf der Welt lebt ein Individuum genau so wie ein zweites. Wir werden ferner, bei vergleichender Betrachtung des so gewonnenen Materials, an die Wurzeln der verschiedenen Organisationsstufen geführt, an den gemeinsamen Stamm, von dem die einzelnen Gruppen und Gattungen ausgingen und auseinander sprossen.

Gehen wir nunmehr an die Betrachtung des oben angegebenen Werkes von Walkhoff heran. Auch Walkhoff ließ sich bei seinen vergleichend-anatomischen Untersuchungen über den Unterkiefer der Primaten teilweise von ähnlichen Erwägungen leiten, wie ich sie soeben auseinandersetzte. Er sagte sich, dass wir, gemäß der in vieler Hinsicht gleichen oder wenigstens ähnlichen Lebensbedingungen und somit Verrichtungen der Primaten, einen allgemeinen, für den Kiefer aller Species der Primatengattung charakteristischen Grundzug der Struktur und Gestalt auffinden müssen; dass wir andererseits aber, in Rücksicht auf das verschiedenartige Milieu, in dem die einzelnen Species leben, auch Unterschiede zwischen dem Kiefer der einzelnen Arten zu erwarten haben, ja dass wir in diesen Unterschieden jeweilige Artcharakteristika zu erblicken haben; wobei wir speziell für den Unterkiefer des Menschen zu bedenken haben, dass er, vor allen anderen Primatenkiefnern, durch die Entwicklung von Strukturen und Formen ausgezeichnet ist, in denen wir die sichtbaren Spuren der

zum Sprechen nötigen Leistungen erkennen. Ziehen wir dann noch in den Kreis unserer Betrachtungen die Verhältnisse der aufgefundenen, so äußerst wichtigen diluvialen Menschenkiefer, und sollten wir bei diesen etwa eine allmähliche stufenweise Entwicklung jener, dem Menschenunterkiefer allein eigenen Strukturen, wie sie das Sprechen bedingt, nachweisen können — was wir von vornherein als wahrscheinlich annehmen dürfen, da, wie die Geologie lehrt, das Alter des Kiefers von Schipka, des aus der Krapinahöhle in Kroatien und aus la Naulette, sowie des von Prédmost ein sehr verschiedenes ist, — so werden wir, in unseren Betrachtungen rückwärts blickend, auf die gemeinsame Wurzel hingeleitet, von der die Anthropomorphen und der Mensch ausgingen.

Der Unterkiefer nimmt eine gewisse Sonderstellung ein. Für die meisten Knochen, besonders die Röhrenknochen, deren Aufbau man, im Hinblick auf die Gesetze der funktionellen Anpassung und Selbstgestaltung, genau studiert hat, kommen in erster Linie die Gesetze der Statik und Dynamik in Betracht. Allein es wäre verkehrt und einseitig, wollte man alles mit Statik erklären, da es z. B. eine ganze Anzahl von Knochenfortsätzen giebt, welche sicher nicht unter statischen Einflüssen stehen und doch eine bestimmte Struktur erkennen lassen. Diese Knochenfortsätze sind meistens Ursprungsstellen von Muskeln, und man muss annehmen, dass ihre Form und innere Architektur eine Folge der Muskelwirkung sei. Es ist zu beachten dass, — wie Herr Kollege R. F. Fuchs bereits vor einem Jahre in einem Vortrage hervorhob — der Oberkiefer und besonders der Unterkiefer statischen Momenten absolut entrückt ist und nur unter dem Einflusse der Wirkung zahlreicher Muskeln steht. Der Unterkiefer wirkt wie ein Hebel; den Angriffspunkt an den zu überwindenden Widerständen bilden die Zähne. Aus alledem ergibt sich, dass „aus der vererbten Anlage die spätere Kieferform jedes Individuums allein durch die Funktion der Muskeln erwächst“. Und so müssen wir denn auch, wenn anders die Lehren der Entwicklungsmechanik richtig sind, für alle Formen und Strukturen des Unterkiefers, sowie für alle Unterschiede, welche wir, bei einem Vergleiche, zwischen den Unterkiefern der einzelnen Primatenspecies etwa antreffen, die Begründung in der jeweiligen Beanspruchung durch Muskelwirkung auffinden.

Bei einem Vergleiche der äußeren Formen der einzelnen Primatenunterkiefer imponiert uns bei allen Anthropomorphen, im Gegensatze zum Menschen, vor allem die mächtige Entwicklung des Unterkiefers, zunächst im ganzen, dann aber auch in seinen einzelnen Teilen: die Größe der Zähne und des Alveolarfortsatzes, der auffallende Prognathismus des gewaltigen Vorderkiefers, die enorme Ausbildung des äußeren Kieferwinkels und des ganzen Kieferastes, speziell auch des processus condyloideus und seiner Gelenkfläche; der äußere und innere Kieferwinkel nähert sich sehr 1 R, speziell beim Orang trifft man ihn von 93°. Das Kinn fehlt vollständig. Wie verhältnismäßig gracil ist dagegen der Unterkiefer des recenten Menschen!

Die äußere Fläche des Kieferastes ist bei allen Anthropomorphen, im Gegensatz zum menschlichen Unterkiefer, an dem wir im Bereiche des Masseter Leistenbildungen wahrnehmen, nahezu glatt, zum Beweise, dass selbst eine sehr starke Muskelfunktion nicht immer die Bildung von

Knochenleisten erheischt. Der äußere Kieferwinkel ist bei den Anthropomorphen, mit Ausnahme des Schimpanse, gerade oder sogar nach innen gebogen, speziell stark beim Gibbon, während er beim Menschen und Schimpanse meist nach außen gebogen ist. Die *linea obliqua externa*, beim Menschen eine richtige Leiste, die sich im Bereiche des foramen mentale verliert, imponiert bei den Anthropomorphen mehr als ein starker Wulst und setzt sich, über das foramen mentale hinaus, zuletzt in der Richtung nach oben, bis zum Eckzahn hin fort. Auch die *linea obliqua int.* bildet bei den Affen einen Wulst. Einen Basalteil zeigt auch der Vorderkiefer der Affen, aber eine wirkliche Basalfäche, die die vordere Kieferplatte mit der hinteren verbindet, ist nur dem menschlichen Unterkiefer eigen; allen Anthropomorphen fehlt diese, nur beim Gorilla ist sie manchmal angedeutet. Bei den Anthropomorphen ist die vordere Kieferplatte stark nach rückwärts gebogen und bildet so eine scharfe Leiste. Das Wichtigste aber ist, dass sämtliche Anthropomorphen an Stelle jener *Spina mentalis int.*, welche beim Menschen dem *M. genioglossus* zum Ursprunge dient, eine tiefe Grube haben. Die geschilderten Verhältnisse treffen im großen und ganzen für alle Anthropomorphen zu, wenn wir auch im einzelnen einige kleine Abweichungen davon vorfinden. So haben junge Gorillas, wie Selenka beobachtete, mitunter ein kleines Kinn; später geht dieses verloren. Ferner treffen wir, wie schon bemerkt, beim Gorilla den Anfang einer Basalfäche, an der der *Digastricus* ansetzt. Beim Schimpanse, dessen Unterkiefer am meisten dem des Menschen ähnelt, ist die Grube für den *Genioglossus* durch eine scharfe Leiste, welche sich bis zum Kiefferrand fortsetzt, geteilt; der äußere Kieferwinkel ist deutlich nach außen gebogen. Beim Gibbon treffen wir eine, wenn auch nur kleine, *Spina mentalis int.* Die *linea obliqua int.*, zwar immer noch sehr mächtig, nähert sich in ihrer Form doch einer Leiste; die Umbiegung des äußeren Kieferwinkels nach innen ist so stark, dass der *M. pterygoideus int.* fast in einer förmlichen Höhle liegt.

Während wir also bei den Anthropomorphen im großen und ganzen nur wenige und unbedeutende Variationen in den äußeren Kieferformen beobachten, ist dies bei den verschiedenen Menschenrassen ganz anders. Bei den tiefer stehenden Rassen ist die Kieferform noch weit voller und massiger, die Leisten ähneln mehr Wülsten, speziell die Breite des Kieferastes ist auffallend groß (bis 15 mm breiter als beim Europäer), während bei den civilisierten Völkern an Material allenthalben gespart ist.

Sehen wir uns „die innere Architektur des Unterkiefers“ an und verfolgen wir die „Bildung und Verwendung der *Substantia compacta* und *spongiosa* beim Aufbau des Kieferknochens“, so können wir konstatieren, wie bereits während der Embryonalentwicklung die innere Konstruktion des Knochens und mit ihr die äußere Gestalt ganz von dem wechselnden Maß der Beanspruchung abhängt und beeinflusst, ja von ihr erst hervorgebracht wird. Bereits im Embryonalleben sehen wir die anfangs regellos gelagerte *Substantia spongiosa* an einer Stelle in eine bestimmt geordnete Bahn, ein sogenanntes Trajektorium, hineingezwungen, das sich während des ganzen postembryonalen Lebens erhält und das, vom *processus condyloideus* an den ganzen Kieferkörper, zunächst in gerader Richtung, durchziehend, als „der Ausdruck des indirekten Rückstoßes der *Mandibula* in longitudinaler Richtung“ aufzufassen

ist. Es gewährleistet die „rückwirkende Festigkeit gegen das Gelenk“, deren der Knochen bei Ausübung der Funktion bedarf. Durch die Entwicklung und das Wachsen der Zähne und des Alveolarfortsatzes erfährt es alsbald eine Knickung, die mit der Zeit immer vollständiger wird. Sehr bald nach der Geburt beginnen, infolge der Wirkung der einzelnen Muskeln, weitere Trajektorien sich anzulegen. So eines von der Spitze des processus coronoideus zum inneren, und eines vom proc. condyloideus zum äußeren Kieferwinkel, während gleichzeitig Teile der vom Periost, besonders im Bereiche des äußeren Kieferwinkels, massenhaft gebildeten Substantia compacta in Spongiosa umgewandelt wird. Durch die Entwicklung der Zähne wird speziell das vom proc. coronoideus zum inneren Kieferwinkel ziehende Trajektorium immer wieder zerstört, der innere Kieferwinkel resorbiert; aber immer wieder wird das Trajektorium, entsprechend der veränderten Beanspruchung, neu gebildet, bis es, nach dem Durchbruch des letzten Molaren, endgültig zu dauernder Form angelegt und entwickelt wird. Nach Vollendung des Zahnwechsels ist dann die Möglichkeit, ja Notwendigkeit für die Spongiosa gegeben, ihre aus der jetzt mehr in konstanten Richtungen erfolgenden Beanspruchung resultierende funktionelle Anpassung dauernd zu vollziehen; es bilden sich jetzt ganz bestimmte Bahnen der Trajektorien fürs Leben aus, während das bisher zarte und feine Maschenwerk der Spongiosa gröber und rechtwinkelig wird.

Besonders lehrreich, vor allem für die Bedingungen der Umbildung von Substantia spongiosa in compacta und umgekehrt, sind die Vorgänge bei der Zahnentwicklung. Wenn der Zweck und Vorteil der Spongiosabildung darin zu erblicken ist, dass durch sie eine möglichst vollkommene Leistungsfähigkeit bei geringster Verwendung von Material erzielt werde, so dürfen wir auf der anderen Seite die Aufgabe der Substantia compacta darin suchen, einem plötzlich auftretenden, sehr großem Drucke den nötigen Widerstand zu bieten, sowie ferner, bei einer etwaigen Hebelwirkung, wie sie beim Unterkiefer wohl die Hauptfunktion ist, die hierzu erforderliche Starrheit des Knochens zu garantieren. Es ist nun frappant, zu sehen, wie, je nach Bedarf, die Spongiosa verdichtet, ja sogar zu richtiger Compacta umgewandelt werden kann. So bewirkt der durch den wachsenden Zahnkeim hervorgerufene Druck eine derartige Verdichtung der Alveolenspongiosa, dass die Alveolenwand alsbald von einer richtigen „Lade“ aus kompakter Substanz gebildet wird. Entlang dieser festen Lade, die also einem sehr starken Drucke gewachsen ist, erfolgt das Hinaufschieben des fertigen Zahnteiles durch den wuchernden Pulpawulst, und sie erscheint somit gerade als ein notwendiges Hilfsmittel für den Durchbruch eines Zahnes, der nach der Seite des geringsten Widerstandes, also nach oben, erfolgen muss. Ist die Krone aus dem Kiefer herausgetreten, dann lässt der bisher enorm gesteigerte Druck nach; die Lade beginnt zu schwinden, wird resorbiert, zunächst in ihrem oberen Teile; und wir sehen das Knochengewebe sich allmählich zu der dauernden Alveole umbilden; nur ein Rest der Lade bleibt zurück als sogenannte Wurzelscheide. — Aber es wird nicht nur der Kiefer vom wachsenden Zahnkeim beeinflusst, sondern es hat auch das Umgekehrte statt. Die Wurzeln der Molaren z. B., in senkrechter Richtung nach abwärts wachsend, liegen in dem Trajektorium, welches — wie wir sahen —, als der Aus-

druck der rückwirkenden Festigkeit gegen das Gelenk hin, die ganze Länge des Unterkiefers durchzieht. Und die Einwirkung dieses Trajektoriums auf die Wurzeln der Molaren erkennen wir an der Rückwärtskrümmung dieser Wurzeln.

Noch häufiger ist die Umwandlung von kompakter Substanz in spongiöse. Besonders an den Seitenflächen des Unterkiefers können wir eine fortwährende „Aufblätterung“, ein fortwährendes Sichumwandeln neu gelieferter Compacta in Spongiosa konstatieren; dies geht so lange so fort, bis die definitive Größe erreicht ist. — Ueberall sehen wir, dass dort, wo es auf unverhältnismäßig starke Festigkeit ankommt, die Substantia compacta vorherrscht; so an Knochenvorsprüngen und Stützleisten. Ein Beispiel dafür sind die beiden lineae obliquae, welche, als „Trajektorienverdichtungen“, uns die Richtung der Wirkung des M. temporalis anzeigen.

Die spezielle Besprechung „der großen Trajektorien des fertigen Kieferknochens und ihrer Bedeutung“ muss ich mir im Referate versagen, da eine knappe Darstellung hier zum Verständnis wohl nicht ausreicht. Ich hebe nur hervor, dass jedem Kaumuskel eine derartige Kraftbahn zukommt und dass die Gestalt und Form des Unterkiefers, speziell des Astes und des äußeren Kieferwinkels völlig und allein von der Ausbildung dieser Kraftbahnen, mithin der Funktion der Kaumuskeln, abhängt und geschaffen wird.

Am interessantesten ist entschieden das vergleichend-anatomische Studium des vorderen Unterkiefers. Hier begegnen wir den größten Unterschieden zwischen Mensch und Anthropomorphen; Unterschieden, so groß, dass wir auf den ersten Blick sagen können, ob ein fraglicher Kiefer vom Menschen oder von irgend einem Anthropoiden stamme. Aber hier werden wir auch, an der Hand der überaus wichtigen diluvialen Menschenkiefer, auf die gemeinsame Wurzel, an den Ursprung des Primatengeschlechtes hingeleitet. Das gänzliche Fehlen eines Kinnes, einer Spina mentalis interna, dafür an deren Stelle eine tiefe Grube, das Mangeln einer Basalfäche bei allen Anthropomorphen bilden so tiefgreifende Unterschiede gegenüber dem menschlichen Unterkiefer, dass eine Ueberbrückung dieser Kluft zunächst zum mindesten überaus schwierig, wenn nicht unmöglich erscheint. Mit Messungen des Kinnwinkels, wie es Topinard that — er fand, dass der Kinnwinkel bei niederen Rassen bedeutend größer ist als beim Europäer (beim Australier oft über 1 R gegen 71° beim Europäer) —, ist nichts zu erreichen, da eben die Anthropomorphen kein Kinn haben; und auch durch das Heranziehen der diluvialen Menschenkiefer kommen wir nicht weiter. Es geht eben nicht an, allein aus der Berücksichtigung der äußeren Form des Unterkiefers, wie bisher geschehen, Aufschlüsse über die allmähliche Entstehung des Kinnes während der Diluvialzeit zu suchen, und dann die starke Entwicklung desselben beim recenten Menschen verstehen zu wollen. Es müssen unbedingt die Gesetze der Entwicklungsmechanik herangezogen werden, und wir werden sehen, dass das schier Unmögliche, die Aufdeckung der allmählichen, stufenweisen Entwicklung des Kinnes, gelingt.

Wie die äußere Form, so ist auch die innere Struktur des äffischen Vorderkiefers total verschieden von dem des Menschen. Während wir bei letzterem drei mächtige Trajektorien (eins dem M. genioglossus, eins

dem digastricus und eins dem geniogyoideus angehörig), in ganz bestimmter Stellung zueinander, antreffen, würden wir bei allen Affen vergebens danach suchen; bei diesen nur hie und da geringe Andeutung derselben. Hier liegt sicher ein für die Kinnbildung wichtiger Faktor vor und die Bedingungen zum Zustandekommen dieser Trajektorien müssen ganz eigene sein. Offenbar ist dabei die Stellung der Muskeln, speziell des Digastricus zum Kiefer nicht irrelevant. Ist dieselbe, wie bei den Affen, eine senkrechte zu beiden Kieferplatten, so wird, als Ausdruck eines stärkeren Zuges, eine stärkere Entwicklung der Substantia compacta und somit eine Verbreiterung des Basalteiles (im sagittalen Durchmesser) erfolgen, aber zu einer Vorwölbung des Kiefers nach innen oder außen, d. h. zur Kinnbildung liegt kein Anlass vor; denn eine Trajektorienbildung findet nur in so geringem Maße, und zwar in der Längsachse der Schneidezähne statt, dass die äußere Form hierdurch kaum berührt wird. Weicht hingegen die Stellung des Digastricus zu den Unterkieferplatten von der senkrechten ab, so finden wir, proportional der Abnahme dieses Winkels, zwar eine geringere Ausbildung der Basalfäche, dafür aber eine entsprechend mächtigere Entfaltung des Digastricustrajektoriums und die Anfänge einer Kinnbildung. Vergleichen wir daraufhin die diluvialen Menschenkiefer, so finden wir dies bestätigt. Beim Schipkakiefer, mit seiner rechtwinkligen Stellung des Digastricus zu den Kieferplatten, konstatieren wir eine überaus mächtige Basalfächenentwicklung, bei absolutem Fehlen einer auch nur geringen Kinnbildung; der Kiefer von la Naulette zeigt dagegen, bei etwas geringerer, aber immer noch auffallender Mächtigkeit des Basalteiles, bereits die Andeutung eines Kinnes, und am Prédmostkiefer korrespondiert ein bereits stärkeres Zurückbleiben der Basalfäche mit deutlicherer Kinnentwicklung. — Beim heutigen Menschen kommt nun noch ein hervorragender Faktor hinzu: das Trajektorium des Genioglossus. W. konnte an verschiedenen Beispielen (z. B. am Unterkiefer eines Angehörigen des Stammes der Massais, welche, nach altem Brauche, die mittleren unteren Schneidezähne im jugendlichen Alter entfernen und ferner, bei achtzigjährigen Leuten, welche sämtliche Zähne verloren hatten) nachweisen, dass speziell das Trajektorium des Genioglossus für die Kinnbildung verantwortlich zu machen ist. An der allgemeinen Atrophie des zahnlosen Unterkiefers alter Leute beteiligt sich der vordere Unterkiefer nicht, wenigstens nicht in seinem Basalteile, während der Alveolarfortsatz ebenfalls schwindet; und gerade hierdurch kommt der Basalteil um so mehr zur Geltung, und das spitze, stark hervorspringende Kinn des Greises ist allen bekannt. Das Trajektorium des Genioglossus und des Digastricus ist noch ebensogut erhalten wie im Kiefer eines Jünglings. Dies erklären kann man sicherlich nicht durch die Funktion der Kaumuskeln; denn auch an deren Ansatzstellen macht die Atrophie nicht Halt. Hier müssen wir nach einem anderen Faktor suchen; und den finden wir in der für das Sprechen erforderlichen Funktion des Digastricus, Geniogyoideus und vor allem des Genioglossus. Die Sprache also ist es, welche dem Menschengeschlecht hier ihren Stempel aufdrückt, ihr sichtbares Zeichen ist das Kinn mit samt der Spina mentalis. — Bei keinem Anthropoiden finden wir ein Trajektorium des Genioglossus wie beim Menschen, das ist nach dem Gesagten nicht zu verwundern. Zum

Zustandekommen eines Trajektoriums bedarf es nicht nur einer gewissen Stärke eines Muskelzuges oder -Druckes; auch eine gewisse Konstanz der Richtung, in der die Beanspruchung erfolgt, ist erforderlich. Und diese eben vermissen wir bei der Funktion des Genioglossus der Anthropomorphen, indem hier der Muskel nur zur allgemeinen Unterstützung der sehr wechselnden Zungenfunktion beim Kauakte benützt wird, während beim Menschen zur Hervorbringung der Zahlaute (Schaaffhausen) die Benützung in immer gleichen Bahnen statt hat.

Wollen wir die Entwicklung der Spina mentalis int. beim Menschen verstehen, so thun wir gut, uns die Ausführungen Tornier's (Archiv für Entwicklungsmechanik 1895) ins Gedächtnis zurückzurufen. „Nicht jede an einem Knochen inserierende Sehne, sagt Tornier, bildet auf ihre Kosten einen Knochenvorsprung aus, sondern nur die, welche bei Vorwiegen einer speziellen Organfunktion zu besonders energischer Arbeitsleistung gezwungen werden.“ Demgemäß haben die Anthropoiden, bei der wechselnden und verhältnismäßig geringen Beanspruchung ihres Genioglossus, keine Spina mentalis interna, während sie beim Menschen, als Folge der beträchtlichen, mehr in konstanter Richtung erfolgenden Arbeitsleistung des Genioglossus, ausnahmslos kräftig entwickelt ist. Dabei ist aber zu bedenken, dass letztere nicht einfach die Insertionsstelle des Genioglossus, also nur der Ausdruck der höchsten Arbeitsleistung dieses Muskels ist, sondern dass einzelne Teile der Spina sogenannte „Umwallungen“ im Sinne Tornier's und Gebhard's sind, hervorgerufen durch die Funktion auch beider Digastrici und Geniohyoidei; die Spina ist mithin „der Ausdruck einer kombinierten direkten und indirekten Muskelwirkung an der Stelle, wo Kieferkörper und Basalstück ineinander übergehen“. Hieraus erklären sich denn auch die unendlichen Variationen in der Form der Spina, als welche alle durch funktionelle Einflüsse bedingt sein müssen. — Vergleicht man die verschiedenen diluvialen Menschenkiefer unter sich und mit dem Kiefer eines recenten Menschen, so stellt man bezüglich der Spina int. — wenn auch bei ihr nicht so auffallend ausgesprochen, weil sie bei den diluvialen Kiefern fast durchgängig nur angedeutet ist — wie besonders bezüglich des Trajektoriums des Genioglossus eine allmähliche stufenweise Entwicklung fest, vom ersten Anfang — beim Schipkakiefer — bis zur höchsten Vollendung beim heutigen Menschen. Und höchst interessant ist dabei, dass, in Hinsicht auf das Alter der einzelnen Kiefer, die Reihenfolge, welche uns die Untersuchung nach den Regeln der Entwicklungsmechanik aufdrängt, genau mit der übereinstimmt, die uns die geologischen Schichten, in denen die Kiefer gefunden wurden, lehren, nämlich: als ältester der Kiefer von Schipka, dann folgen, gleichalterig, die Kiefer aus der Krapinahöhle und von la Naulette, und als jüngster der von Prédmost.

Wir müssen mithin in Anbetracht der stufenweise erfolgten Entwicklung besonders des Genioglossustrajektoriums während der Diluvialzeit annehmen, dass in jener Zeit die Entwicklung einer artikulierten Sprache „in größerem Umfange“ statt hatte.

Aus dem Gesagten geht endlich noch hervor, dass das Fehlen einer

Spina mentalis int. nicht, wie Mortillet meinte, ohne weiteres beweist, dass das fragliche Individuum des Sprechens absolut baar war. Die Menschen der Diluvialzeit, deren Kiefer wir heute untersuchen, waren sicher zum Sprechen befähigt, wie das sich immer stärker entwickelnde Trajektorium des Genioglossus deutlich erkennen lässt; eine Spina ment. int. aber hatten sie zum Teil gar nicht, zum Teil nur in geringer Andeutung. Nach allem bisher Vorgebrachten können wir sagen, dass die Formveränderungen des Primatenkiefers, vornehmlich des Vorderkiefers, nach den Gesetzen der funktionellen Anpassung und Selbstgestaltung erfolgt sind und noch erfolgen.

Aber nicht allein die Thätigkeit der Muskeln ist es, welche Form und Gestalt des Kiefers des heutigen Menschen beeinflusst, es kommt nach W. noch ein sehr wichtiges Moment hinzu: die fortschreitende Reduktion des Kiefers und der Zähne an Größe. Dabei kommt es oft zu einem Zwiespalt zwischen Kiefer und Zähnen wegen des gegebenen Raumes. Passen sich beide letzterem nicht genau an, ist z. B. die Reduktion des Kiefers der der Zähne um ein Beträchtliches vorausgeeilt, so resultieren — wie wir dies so häufig finden — daraus Stellungsanomalien der Zähne.

Bei civilisierten Völkerschaften ist die Reduktion stärker ausgesprochen als bei wilden. Bonwill fand, dass der Abstand der beiden Gelenkköpfe — gleich 100 mm — gleich dem Abstand des Gelenkkopfes von dem Berührungspunkte der mittleren Schneidezähne ist. Dies gilt aber nur für die civilisierten Völkerschaften. Denn Branko wies nach, dass bei Negern z. B. der Abstand vom Gelenkfortsatz bis zu den mittleren Schneidezähnen 120 mm und mehr beträgt. Es ist also die Gesamtgröße des Kiefers höherer Rassen reduziert. Bei den Zähnen deutet das Fehlen eines fünften Höckers an der Kaufläche des dritten unteren Molaren und die verhältnismäßig geringe Gesamtgröße dieses Zahnes auf eine Reduktion hin; das Gleiche ergiebt die Betrachtung des oberen kleinen Schneidezahns und des oberen zweiten Prämolaren. Alle diese Zähne zeigen auch am häufigsten Stellungsanomalien. Letztere sind bei niederen Völkern, bei denen, wie erwähnt, die Reduktion viel weniger ausgesprochen ist, allergrößte Seltenheiten. Die Zähne der diluvialen Kiefer sind, wie der ganze Knochen, insgesamt auffallend groß, viel größer, als die Zähne eines heutigen Menschen, und ihre Größe veranlasste bekanntlich Virchow zu der allerdings total falschen Annahme, dass wir es hier mit pathologischen Excessbildungen zu thun hätten, weshalb man denn, gestützt auf Virchow's Autorität, das so höchst wichtige Material, als zum Studium allmählicher Entwicklung völlig unbrauchbar, Jahrzehnte lang unbenutzt beiseite schob. Neben der riesigen Gesamtgröße dieser diluvialen Zähne fällt eine „vermehrte Cuspitation“ an der Kaufläche der Prämolaren und die Rückwärtsbiegung der Schneidezähne besonders auf. Diese Rückwärtsbiegung ist als Rasseigentümlichkeit des diluvialen Menschen aufzufassen.

Das Studium der Struktur und inneren Architektur zeigt uns, dass diese diluvialen Kiefer und Zähne mit nichten Excessbildungen, sondern völlig normale Bildungen sind, aufs Genaueste angepasst der funktionellen Leistung; Kiefer und Zähne stehen, sogar besser als beim heutigen Menschen, in proportionalem Größenverhältnisse zueinander. Und so erlaubt uns denn auch ein Vergleich dieser Kiefer mit einem

recenten Kiefer den Schluss, dass Zähne und Kiefer des recenten Menschen einen Reduktionsprozess durchgemacht haben und noch durchmachen. Die Reduktion der Zähne und des Kiefers erfolgte vornehmlich in der Sagittalebene, wodurch der ursprüngliche Prognathismus allmählich verdrängt wurde und an seine Stelle eine Orthognathie trat, wie wir sie heute bei fast allen Völkern als Rasseeigentümlichkeit vorfinden.

Wenden wir zum Schlusse unseren Blick einmal rückwärts, so dürfen wir, wie ich glaube, wohl mit ruhigem Gewissen behaupten, dass unsere im anfang gesetzten Erwartungen nicht getäuscht, vielmehr aufs Schönste befriedigt wurden. Oder führt uns eine nochmalige rekapitulierende vergleichende Betrachtung der Anthropomorphen- und des Menschenkiefers etwa nicht an die gemeinsame Wurzel, von der, wie zwei Zweige eines Astes, die zwei großen Gruppen der Primaten, auf der einen Seite die Anthropomorphen, auf der anderen der Mensch, ihren Ausgang nehmen, um, einem verschiedenen Ziele zueilend, nun in divergierender Richtung sich weiter zu entwickeln? Der Kiefer der Anthropomorphen, ganz dem Streben, nur dem Akte des Kauens und Fressens zu dienen, unterworfen, entfaltete jene mächtigen Formen, des ganzen Knochens wie der einzelnen Teile, auch der Zähne, welche ganz allein das Erstrebte garantieren können, während die Entwicklung des Menschengeschlechtes, mit seiner allmählich sich heranbildenden Sprache, jene allenthalben gracilen Formen hervorrief, welche neben dem Akte des Kauens noch zu Verrichtungen befähigen, die nun in den Dienst höherer Intelligenz zu treten geeignet sind, zur Sprache. Ist nicht, hier wie dort, alles aufs Genaueste der Funktion angepasst, so genau, dass uns die vollendetste Zweckmäßigkeit sofort offenbar wird? Und die Kiefer des diluvialen Menschengeschlechtes! Muss uns ihre noch auffallende Größe nicht ebenso zweckmäßig, d. h. den funktionellen Verrichtungen aufs Genaueste angepasst, erscheinen, wie Form und Gestalt eines recenten Menschen- oder Anthropomorphenkiefers? Kaum fähig, die ersten Silben oder Worte zu stammeln, wird der diluviale Mensch die Hauptfunktion seines Kiefers noch im Fressakte erblickt haben. Die Entwicklung der Sprache war, das dürfen wir wohl annehmen, eine ganz allmähliche, und so konnte die damit einbergehende Reduktion an Kiefer und Zähnen ebenfalls nur langsam fortschreiten, immer gleichen Schritt haltend mit der langsam sich verändernden Funktion. Wir wundern uns also nicht mehr über die auffallenden Dimensionen und können uns mit Virchow's Ansicht, der diese Kiefer als pathologische Excessbildungen beiseite schob und von einer „Duplicität“ pathologischer diluvialer Kiefer sprach, nicht mehr befreunden. Die aufgefundenen Kiefer des diluvialen Menschen sind normale Kiefer, ihrer Funktion genau angepasst, und, in der Entwicklung des Menschengeschlechtes, als Vorstufen zum Kiefer des recenten Menschen anzusehen! Kollmann's Ausspruch: „Der Mensch ist ein Dauertypus, er hat sich seit dem Diluvium körperlich nicht verändert“, verliert hiermit, wenigstens für den Kiefer und die Zähne, vollkommen seine Gültigkeit. Von der allgemeinen Entwicklung und Transformation, welche das ganze Weltall unter ihre Gesetze beugt, bleibt auch der Mensch nicht ausgeschlossen. Als ein Glied in der unendlichen Reihe der Erscheinungen ist auch er dem Wechsel unterworfen!

Man darf erwarten, dass in Zukunft der Descendenzlehre, neben der Ontologie, Palaeontologie und vergleichenden Anatomie, auch die Lehren einer vergleichenden Entwicklungsmechanik neue Stützen zuführen werden.

Hugo Fuchs, Erlangen. [27]

Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie.

Von Dr. F. Mareš,

Professor der Physiologie an der böhmischen Universität zu Prag.

(Fortsetzung.)

3. Der Elementestandpunkt wird auch in physiologisch-energetischen Betrachtungen vielfach für den eigentlichen Wirklichkeitsstandpunkt angesehen. Die Thermochemie geht, dem allgemeinen Plane der Chemie gemäß, bei der Formulierung ihrer Sätze von den Elementen aus. So ist nach Berthelot die Verbrennungswärme eines Nahrungsstoffes gleich der Differenz zwischen der Verbrennungswärme seiner Elemente, und der Bildungswärme dieses Stoffes aus den Elementen. Nimmt man diesen Standpunkt auch bei physiologischen Betrachtungen ein, so bereitet man sich unnötige und leicht irreführende Schwierigkeiten.

Man kann z. B. folgendes lesen: Die Bildungswärme der Nahrungsstoffe ist negativ, d. h. bei ihrer Bildung wird Wärme verbraucht, anstatt entwickelt zu werden. Die pflanzliche Synthese, welche die äußerlichen inerten Elemente zusammenbringt, um einen Nahrungsstoff zu bilden, verbraucht dazu die Sonnenenergie, welche sie in ihrem chemischen Produkte anhäuft. Daraus folgt, dass die Nahrungsstoffe im Momente ihrer Verbrennung alle die Energie frei lassen, welche sie von der Sonne haben, und zugleich die Verbrennungswärme ihrer Elemente entwickeln. Das Berthelot'sche Theorem, auf die Nahrungsstoffe angewendet, formuliert also nicht mehr eine Differenz, sondern eine Summe, und man kann es in diese Worte fassen: die Verbrennungswärme eines Nahrungsstoffes ist gleich der Summe der Verbrennungswärmen seiner Elemente und der bei ihrer Bildung aus diesen Elementen verbrauchten Wärme (Traité de physique biologique, p. 900).

Ueber die Verbrennungswärme irgend eines Stoffes entscheidet allein ihre direkte experimentelle Bestimmung. So ist thatsächlich die Verbrennungswärme z. B. der Glykose (765 Ka für 1 Grammoll.) kleiner, als die Verbrennungswärme ihrer Elemente (993 Ka); sie gleicht also thatsächlich einer Differenz und nicht einer Summe, wenn man von den Elementen ausgeht. Der Irrtum ist durch den Elementestandpunkt verschuldet und bedroht jeden, der sich auf diesen Standpunkt stellt. Man kann von Chemikern, welche sich viel mit Elementen und

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Fuchs Hugo

Artikel/Article: [Dr. Otto Walkhoff: Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen in seiner funktionellen Entwicklung und Gestalt. 298-310](#)