

Gesellschaft, daß die von ihr unterstützten Unternehmungen vom besten Erfolge begleitet sein mögen.

2. Es liegt mir nach unseren Gesetzen ferner noch die Pflicht ob, die Neuwahl des Vorstandes für das nächste Geschäftsjahr bekannt zu machen. Zum Vorsitzenden ist Herr Geheimrat Prof. Dr. DÖNITZ, zu Stellvertretern die Herren Prof. Dr. BRAUER und Geheimrat Prof. Dr. WITTMACK gewählt worden. Schatzmeister ist Herr Prof. Dr. REICHENOW und sein Stellvertreter Herr Prof. Dr. POTONIÉ geblieben.

A. BRAUER.

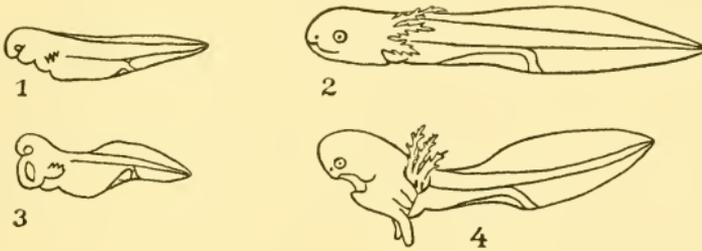
Über experimentelles Hervorrufen und Näturentsteh von Mopsköpfen, Cyclophen und anderen vorgeburtlichen Kopfverbildungen bei Wirbeltieren.

Von GUSTAV TORNIER.

Mit 37 Abbildungen im Text.

Teil I: Experimentelle Ergebnisse an Axolotten.

Wenn Axolotteier unmittelbar nach der Ablegung unter einem der zahlreichen Außeneinflüsse zur Entwicklung gelangen, welche in der Kopfreion der entstehenden Embryonen Plasmaschwäche hervorzurufen geeignet sind, so erwerben diese Individuen dadurch vorgeburtliche Kopfverbildungen. Kommen dabei außerdem Plasmaschwächen verschiedenen Grades an diesen Eiern zur Betätigung, so werden dadurch alle nur möglichen Kopfverbildungen zur Entwicklung gebracht, beginnend mit Köpfen, die eine, nur ganz wenig über die Norm hinaus vergrößerte Mund- und Kiemenhöhle besitzen; über zweitens solche, bei welchen jene beiden Räume ballonartig ausgeweitet, der Vorderkopf des Tieres durch Zusammenschiebung in der Längsachse im Kreisbogen aufgewulstet und von links nach rechts zu einer scharfen Kante zusammengedrückt ist, wobei noch die Augen verzweigt oder ganz verkümmert sind; dann folgen drittens die Köpfe echter einäugiger Cyclophen mit abnorm weiter Mund- und Kiemenhöhle und dauernd geöffnetem Mund; bis viertens Tiere die Reihe schließen, welche bei vollständiger Verzweigung des Gesamtkörpers einen bis zum äußersten verkümmerten Kopf ohne Augen und Mundöffnung besitzen. (Fig 1 u. 2 zeigen den normalen Axolott; zuerst bei etwa halber Embryonalentwicklung, und dann als eben fertig gewordene Larve; Fig. 3 u. 4 stellen daneben einen Axolott in gleichen Altersstufen dar, der aus mittelstarker Plasmaschwäche erzeugt ist. Die Erklärung dieser Figuren erfolgt auf den nächsten Seiten dieser Arbeit.)



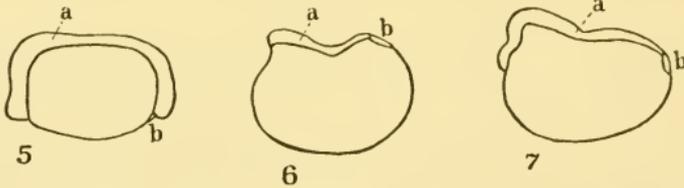
Solche plasmawächenden Einflüsse aber sind vor allem, wie schon wiederholt in dieser Zeitschrift ausgeführt wurde, entweder Luftmangel im Aufzuchtwasser der Embryonen oder Chemikalien, welche den Embryo durch Vergiftung schwächen, oder zu kaltes oder zu warmes Aufzuchtwasser und anderes mehr. Dabei ergeben derartige Mittel aber auch noch in ganz verschiedener Anwendung — soweit die Versuche gehn — gleichwertigen Erfolg, denn man erreicht nämlich mit einem hochprozentigen Mittel, das nur ganz kurze Zeit auf ein Ei einwirkt, unter Umständen genau so viel, wie mit einem stofflich gleichen, aber weniger starken Mittel, wenn es wesentlich länger am Ei tätig ist, d. h. Einwirkungszeit und Konzentration des Verbildungsmittels sind alsdann in stände einander bis zu einem gewissen Grad zu vertreten.

Auffällig ist es ferner dabei, daß unter dem Einfluß solcher Mittel selbst an Eiern, welche durchaus gleichaltrig und, so weit wie es geht, auch sonst noch ganz gleichwertig sind, schon dann, wenn sie in ein und dasselbe Behandlungsmittel kommen, die aller verschiedensten Kopfverbildungen entstehen; so also etwa, wenn man durchaus gesunde gleichaltrige Axolotteier aus gleichem Wurf zuerst durch 48 Stunden gemeinsam in eine Rohrzuckerlösung von 8%, dann 24 Stunden in eine solche von 2% bringt; sie nachher in reinem Wasser wiederholt auslaugt und zum Schluß in reinem, luftreichem Wasser aufzieht. Der Grund dafür liegt nun nicht etwa in der immerhin geringen eigenen Ungleichartigkeit der Eier, sondern hauptsächlich in folgendem: Bringt man in eine tiefere Glasschale eine rechnerisch genau hergestellte 8-prozentige Zuckerlösung, so bleibt diese nur so lange in sich homogen 8-prozentig, als sie durch Umrühren in Bewegung gehalten wird. Kommt die Lösung dagegen zur Ruhe, so tritt in ihr alsbald Absetzung des Zuckers ein, da dieser — auch gelöst — schwerer wie Wasser ist; d. h. er sinkt dann zum Teil aus den oberen Wasserschichten der Schale in die unteren und mittleren hinab; und die Folge davon ist: eine solche zur Ruhe gekommene Schale enthält nun zum Schluß —

erläuterungsweise — in der Bodenschicht ihres Inhalts etwa 12⁰/₀ Zucker, in dessen Mitte nur noch etwa 8⁰/₀, noch etwas höher 5⁰/₀ und an der Oberfläche vielleicht gar nur 3 oder 2⁰/₀ Zucker. Es kommen darauf ferner jene Eier, welche nun in diese Schale eingelegt werden, nicht etwa alle nur in einer einzigen dieser Zuckerwasserschichten zur Ruhe, sondern nur einige sinken dann gewöhnlich bis auf den Schalengrund herab, die andern aber verteilen sich in verschiedener Höhe durch den Schaleninhalt, weil sich in ihren Gallerthüllen die aus der Aufzuchtlösung alsbald ausscheidenden Luftblasen sehr verschieden stark verfangen, und die Eier dadurch verschieden stark hochsteigen. Die Eier geraten damit aber zugleich auch in ganz verschieden starke Zuckerlösungen, können sogar unter Umständen nachträglich noch aus einer in die andere übergehen und erwerben so, wie vorher erwähnt, sehr verschieden starke Kopfverbildungen. —

Die Art, wie diese Lösungen auf die entstehenden Köpfe einwirken, ist nun folgende:

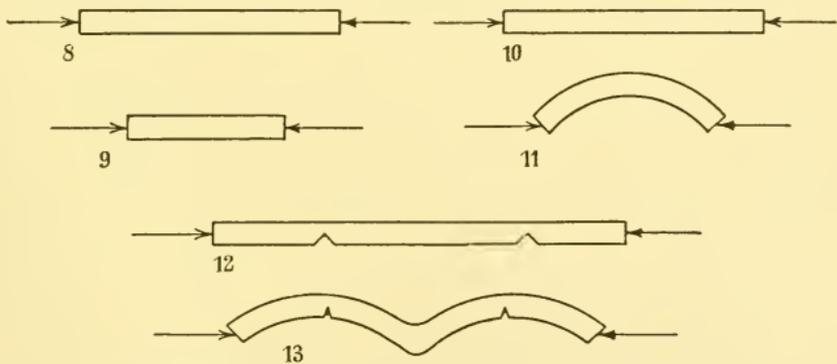
Unter dem Einfluß einer jeden hier maßgebenden Plasmaschwäche tritt Dotterverquellung im Gebiet der unter ihrem Einfluß entstehenden Kopfanlage ein, weil erstens die plasmaschwach



werdenden Zellen der Anlage nicht mehr, wie gesunde, verhindern können, daß in ihnen liegende und dabei bisher von ihnen unter strenger Kontrolle gehaltene, wassergierige Stoffe und besonders der von ihnen eingeschlossene Nährdotter Wasser aufnehmen und zu verquellen beginnen. (Fig. 5 zeigt das normal entwickelte, Fig. 6 ein gleichaltriges Axolotlei, das sehr stark an Dotterverquellung zu leiden hat. a sind die Medullarwülste, b die Afteranlage. Das vorderste Drittel der Medullarwülste ergibt später die Schädelkapsel.) Verquellende Substanzen aber stehen zweitens immer unter dem Zwang einen größeren Raum einzunehmen, als sie unverquollen ausfüllten. Jede Dotterverquellung wirkt deshalb drittens auf ihre Umgebung, soweit diese ihrem Ausdehnungsbestreben Widerstand leistet, als Druck. D. h. aber: alle Räume, in welchen verquellender Dotter eingeschlossen ist, werden durch ihn vergrößert; alle Gewebe, welche ihm dabei Widerstand leisten,

sucht er zusammen- oder wegzudrücken. — Jede Dotterverquellung hat dabei viertens die Tendenz, von ihrem Zentrum aus allseitig zu wirken, also in die Länge, Breite und Höhe, und dadurch kommen fünftens zahlreiche gemeinsame Verbildungscharaktere in alle unter solchen Bedingungen entstehenden Kopfverbildungen. Gewöhnlich arbeiten aber die Verquellungen sechstens dabei doch vorwiegend nur nach einer der drei Richtungen, und dadurch, sowie durch ihr eigenartiges Größenausmaß versieht demnach fast jede einzelne von ihnen ihre Kopfverbildung auch noch mit Charakteren, die allein für sie eigentümlich sind.

Tierische Gewebe und Organe verhalten sich nun gegen Druck ganz genau so, wie ein unbelebter Körper von gleicher Druckelastik unter gleichen Umständen, sie werden also bei reinem Druck entsprechend dieser Beanspruchung zusammengedrückt (Fig. 8 u. 9) und fixieren dabei diese Verbildungen für Lebenszeit durch entsprechend minderwertige Entwicklung der druckbelasteten Stellen. — Wirkt auf sie, wenn sie homogen sind, ferner ein verbiegender Druck, (Fig. 10 u. 11) so werden sie entsprechend dieser Kraft zu



einem einzigen Bogen verbogen und fixieren auch diese Verbildung für Lebenszeit und zwar durch verstärktes Längenwachstum auf der Zugseite der Verbiegung und durch, gegen die Norm vermindertes Längenwachstum auf deren Druckseite. Und da alle Gewebe und Organe ferner durchweg schlechte Druckleiter und außerdem niemals in ganzer Ausdehnung gleichmäßig homogen sind, so werden sie erstens unter reinem Druck immer dort am stärksten zu leiden haben, wo dieser ganz unmittelbar angreift, und zweitens werden sie (wie Fig. 12 u. 13 erläutern) dadurch bei starker Beanspruchung auf Verbiegung nicht in einer einzigen Kurve verbogen, sondern in so vielen Wellen, wie druckminderwertige Stellen in ihnen vorhanden sind, wobei die druckschwachen Stellen dann natürlich die Scheitel dieser Wellen bilden.

Für die aus Dotterverquellung entstehenden Kopfverbildungen der experimentell erhaltenen Axolotten ergibt sich demnach theoretisch das folgende gemeinsame im Entstehn, das aber auch in Wirklichkeit bei allen von ihnen (Fig. 3 u. 4 z. B.) gefunden wird. Ihre Mund- und Kiemenhöhle, in welchen, wenn sie entstehen, der Dotter der Kopfanlage liegt und nun verquillt, müssen über die Norm hinaus allseitig erweitert sein. Alle Kopfpforten zweitens, die bei der Dotterverquellung unter abnormer Druckbelastung zu entstehen gezwungen waren, müssen eine, diesem Fremdeinfluß proportional minderwertige Ausbildung zeigen. Drittens muß die Schädelkapsel dieser Köpfe, da sie bei ihrem Entstehn — in Form von Medullarwülsten und Medullarrohr — technisch als dünner Stab zu betrachten ist, starke Verkürzungen oder kräftige Verbiegungen in ihrer Längsrichtung aufweisen und zwar aus folgenden Gründen:

Die Medullarwulstanlagen einer normalen Axolottlarve, aus deren vorderem Drittel die Kopfanlage des Keimlings entsteht, sind bei ihrem allerersten Auftreten, wie gerade die vorliegenden Experimente ergeben, auffällig kurz, liegen dabei ganz auf dem Rücken der Dotterkugel und wachsen darauf in ihrem Kopfteil, der hier allein interessiert, (Fig. 5) beträchtlich in die Länge und auf der Vorderseite der Dotterkugel nach unten hinab, sodaß zum Schluß, wenn das Höchstmaß dieser Entwicklungsvorgänge erreicht ist, die Kopfanlage nicht nur die ganze Vorderseite der Dotterkugel bogig umfaßt, sondern noch über dieselbe beträchtlich vorspringt. Wenn dagegen Dotterverquellung in der Kopfgegend des Embryos eingetreten ist (Fig. 6), so werden durch diese die Medullarwülste am Herabwachsen an der Dotterkugel mehr oder weniger stark gehindert und sie befriedigen dann das in ihnen vorhandene Bedürfnis nach Längenwachstum dadurch, daß sie sich — bei schwerer Dotterverquellung sogar wiederholt — (wie Fig. 7 schematisiert zeigt) am Kopfteil bogig über der Oberseite der Dotterkugel aufwölben und in sich zusammenschieben; und infolgedessen zeigt in solchen Fällen die Schädelkapsel, sobald sie ausentwickelt ist und unter genügender Dotterverquellung entstand, vor allem eine starke Buckelbildung in der Stirngegend, die unter Umständen die Augenhöhle von vorn und hinten her so stark zusammengeschoben hat (Fig. 34—37 zeigen am Auge *c* wie das geschieht), daß die in ihr seinerzeit entstehende Augenblase aus Mangel an Raum (d. h. technisch gesprochen: durch Druck von den zusammengeschobenen Augenhöhlwänden her) entweder verzweigt oder überhaupt nicht zur Entwicklung kommt; woran übrigens gleichzeitig auch noch die zur selben Zeit durch Dotterverquellung größer werdende

Mundhöhle von unten her mitarbeitet, indem sie die entstehende Augenhöhle von unten nach oben zusammendrückt! ja es ist sehr wahrscheinlich, daß in vielen Fällen dieser Druck von der Mundhöhle allein schon genügt, um die Augenblase an der Ausbildung völlig zu hindern. [Außerdem tragen diese Tiere, sobald sie stärkere Kopfverbildungen aufweisen, auch noch an allen übrigen Körperbezirken schwere Dotterverquellungscharaktere. Wovon ganz besonders die ihres Hinterendes wichtig sind, weil hier zuletzt — dank voller Hemmung des Medullarwulst-Hinterwachsens durch den offen gebliebenen Blastoporus — Schwanzlosigkeit eintritt; während bei etwas weniger belasteten Tiere äußerste Verkürzung des Schwanzes und riesige Verlängerung des fadenartig dünnwerdenden Rumpfhinterendes gepaart auftreten; und so der Anschein erweckt wird, als sei nunmehr der After unter den Schwanz verlagert; was besonders verblüffend wirkt, wenn der After zuletzt unmittelbar an der Schwanzspitze zu liegen scheint. Wieder etwas weniger stark verbildete Schwänze haben dann noch abnorme Kürze, längsgespaltene Borte an der Unterseite, Verbiegungen u.s.w. Wie in einer besonderen Arbeit ausführlich besprochen werden soll.

Ferner besitzen derartige Individuen außerdem auch noch alle sonst möglichen Eigenschaften plasmaschwacher Tiere in höchster Entwicklung: also äußerste Bewegungsträgheit; übertriebene Neigung zur Erkrankung; starke Verlangsamung der Gesamt-Entwicklung (bei Froschlarven bis zum Entstehn von Neotenie); Rückbleiben im Körperausmaß — proportional dem Dotterverlust, der jede Dotterverquellung begleitet — bis zur Verzwegung; halben oder Ganzalbinismus u. s. w.]

Es wurde nun ferner bei diesen Versuchen bereits für jede einzelne der durch Dotterverquellung erhaltenen Verbildungsformen des Axolotlkopfs als Entstehungsursache ein ganz bestimmtes Maß von Dotterverquellung in der Kopfanlage festgestellt. Im einzelnen soll das hier aber nicht nachgewiesen werden, denn diese Kopf-
formen entstehen dabei ganz genau so, wie unter den gleichen Bedingungen die gleich zu besprechenden Kopfverbildungen anderer Wirbeltiere, die aus freier Natur stammen; nur war dies wegen der außerordentlichen Kleinheit der verbildeten Axolotlköpfe, die zur Untersuchung kamen, erst dann feststellbar, nachdem die in freier Natur entstandenen als ihnen gleichwertig erkannt worden waren.

Teil II: Das Entstehn der Kopfverbildungen bei Wildfischen.

In der freien Natur sind erwachsene Fische mit Kopfverbildungen mannigfacher Art nicht selten. Mir selbst lagen etwa 50

solcher Köpfe zur Untersuchung vor; darunter außer der schönen Sammlung, die dem hiesigen zoologischen Museum gehört, und die mir durch Dr. PAPPENHEIM und Direktor BRAUER zugänglich wurde, eine sehr wertvolle Reihe von Schellfischen, die mir Professor EHRENBAUM (Helgoland) freundlichst überließ; dann eine Anzahl, durch Conservator SCHMITT (Altona) gesammelte Aale, und anderes. Es sind darunter vor allem Mopsköpfe verschiedenster Art, dann eine Reihe von Rundköpfen und noch viele andere Verbildungs-Formen, die hier indeß aus Zeitmangel nicht zu besprechen sind. Es handelt sich dabei aber natürlich in allen Fällen doch immer nur um verhältnismäßig leichter verbildete Köpfe, da die schwer-verbildeten natürlich nur solchen Embryonen angehören, die weder in der Natur noch experimentell aufziehbar sind; denn Tiere, die weder Augen, noch Mundöffnung, ja vielleicht gar nur Spuren eines Kopfes haben, sind eben nur gerade so lange lebensfähig, als sie in sich selbst durch ihren Nährdotter ernährt werden; sie sterben also unrettbar ab, sobald sie von entwicklungswegen zur Ernährung von außen her übergehen müßten. —

Dabei wäre im Interesse der folgenden Besprechungen gleich noch folgendes zu bemerken, um etwas schwerfällig denkenden Lesern dieses Aufsatzes unnötiges Kritisieren zu ersparen:

Es ist ein nachgewiesenes Gesetz, daß Verbildungen, die ein Individuum zu irgend einer Zeit seines Embryonallebens erhält und fixiert, von da an auf Lebenszeit von ihm erworben sind; also z. B. ein Riß durch die Uranlage eines Knochens, der nicht glatt verheilt, ist später — selbst wenn die Knochenanlage zur Zeit seines Entstehens nur erst aus einigen Zellen besteht — noch ganz genau in dem erwachsenen Knochen nachweisbar; und ebenso geht es mit allen anderen Verbildungen dieser Anlage oder sonstigen abnormen Erscheinungen an ihr; denn es gibt keine Kraft im Organismus, die eine einmal von ihm festgelegte Veränderung später wieder rückgängig machen kann. Daher ist ferner ein mit technischen Beurteilungen vertrauter durchaus imstande z. B. aus der Verbildung eines erwachsenen Schädels ganz genau nachzuweisen, wie dieser Schädel dereinst verbildet wurde; wie ja auch ein Ingenieur vor einer fertig dastehenden Brücke angeben kann, wie sie gebaut wurde, und für welche Beanspruchung sie berechnet ist. Wenn nun also in dieser Arbeit angegeben wird, der erwachsene Kopf eines Fisches zeige z. B., daß sein vorderer Abschnitt verkürzt worden ist, so heißt das natürlich „verkürzt zu irgend einer Zeit seines embryonalen Entstehens“ und nicht etwa „als er erwachsen war“.

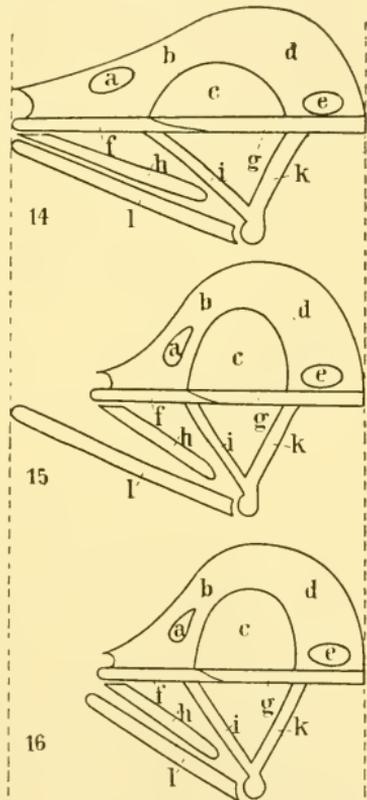
In dieser Arbeit sollen nun also, wie schon erwähnt, nur 2 Gruppen von verbildeten Fischkopfformen untersucht werden, die Mops- und Rundköpfe. —

Kap. I: Über die Formeigenschaften der Fischmopsköpfe.

Mopsköpfe sind wohl die wenigst schweren Verbildungsformen, die bei Dotterverquellung einer Kopfanlage entstehen können. Ihre morphologischen Abweichungen von der Norm bei Fischen zeigen hier zuerst die schematischen Figuren 14 u. 15. Und zwar stellt Figur 14 den möglichst vereinfachten normalen Fischschädel dar, soweit er hier interessiert; b, d ist dabei die Schädelkapsel, welche die Nasenhöhle (a), die Augenhöhle (c) und den Gehörapparat (e) enthält. Der Stab f, g ist die Schädelgrundleiste und besteht in der Natur aus dem Vomer (f) und dem Parasphenoid (g). Vorn an der Schädelgrundleiste gelenkt dann der Oberkieferapparat (h), dessen Hinterende gewöhnlich, wie hier, unter der Augenhöhle frei endet, und mehr hinten an ihr ferner der zweischenklige Träger (i, k) des Unterkiefers (l).

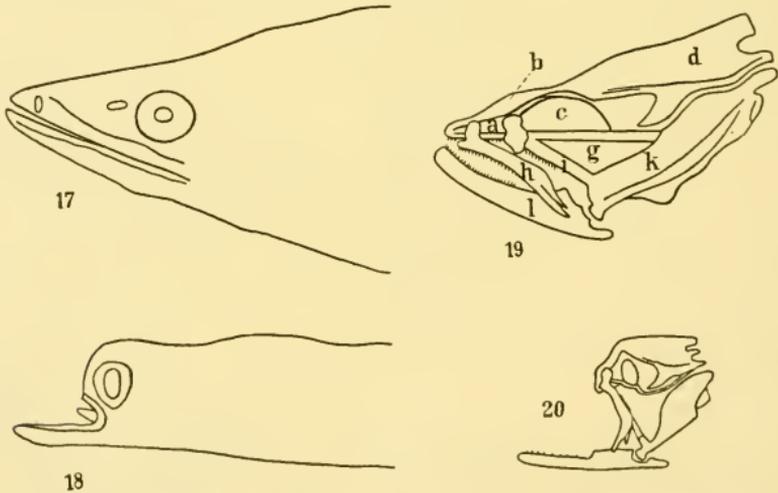
Das Entstehn des zugehörigen Mopskopfs kommt nun morphologisch zustande (wie Figur 15 zeigt), wenn in jenem Schädelabschnitt, der über der Mundhöhle liegt und von vorn bis zum Hinterrand der Augenhöhle reicht, sowie zugleich in dem daran geschlossenen Oberkieferapparat (in frühester Embryonalanlage) auf irgend eine Weise Längsachsenverkürzungen auftreten, während der Unterkieferapparat unverkürzt bleibt.

Eine derartige Verkürzung der oberen Kopfparte ist nun in der schematischen Figur 15 so dargestellt, wie sie zuweilen — aber durchaus nicht immer — auch in der freien Natur auftritt; es ist nämlich die Schädelgrundleiste (f, g) in ihrem ganzen vorderen Bezirk, am stärksten aber in dem Abschnitt, der unter der Augenhöhle (c) liegt, sehr stark verkürzt worden und infolgedessen hat sich der,



an dieser Verkürzung nicht teilnehmende vordere Teil der Schädelkapsel über ihr stark bogig aufgewölbt, wobei die Augenhöhle von vorn nach hinten ungemein stark zusammengeschoben wurde, und der Fisch nunmehr den Anschein erweckt, als habe er eine ganz besonders hochgewölbte und steil nach vorn abfallende Stirn.

Der Oberkieferapparat des Fisches (Fig. 15, h) erleidet dabei gleichzeitig, wie schon erwähnt wurde, eine starke Verkürzung in der Art, daß er seine Endpunkte am Schädel selbst nicht im geringsten verschiebt, sondern nur in sich selbst wesentlich kürzer wird. Der Unterkieferapparat behält dagegen hierbei normale Länge, während die Schenkel seines Trägers dichter aneinanderrücken ohne ihre normale Befestigung an der Schädelleiste aufzugeben, und die Folge davon ist: der Unterkiefer (l) ragt dann zum Schluß weit über die obere Schädelpartie des Fisches vor.



Zwei Beispiele mögen die Berechtigung dieser Angaben beweisen:

Fig. 17 zeigt den Kopf eines normalen Aals, Fig. 18 den eines der untersuchten Mopskopf-Aale; Fig. 19 gibt den normalen Aalschädel; Fig. 20 den des Mopskopfs. Alle sind ganz naturgetreu, denn sie wurden entweder direkt aus Photographien hergestellt, oder als Naturabdrücke im photographischen Apparat vergrößert oder verjüngt.

Beim normalen Aal (Fig. 17) ist nun der über der Mundhöhle liegende Schädelabschnitt lang und spitz und überragt das Auge weit nach vorn; Ober- und Unterkieferapparat decken dabei einander bis zur Spitze. Beim Mopskopf-Aal dagegen (Fig. 18)

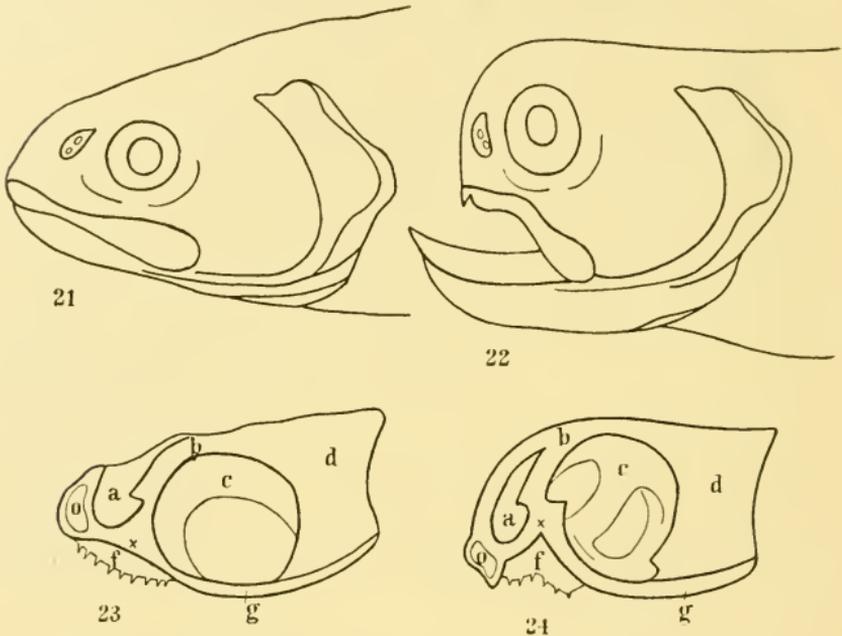
springt der obere Kopfabschnitt nicht wesentlich mehr über den vorderen Augenrand vor und der Fisch erscheint dadurch hochstirnig, während sein Unterkiefer durchaus normale Länge aufweist und deshalb den oberen Kopfabschnitt weit nach vorn überragt. Das Auge des Mopskopfs ferner ist dabei in seinem unteren Teil nicht mehr rund, sondern dreieckig zugespitzt.

Die Besichtigung der zu diesen Köpfen gehörigen Schädel ergibt dann folgendes (Fig. 19 u, 20): Der Schädel des Mopskopf-Aals hat in seiner Gehirnkapsel vom Hinterhauptsloch an bis zum hinteren Augenrand — abgesehen von ganz minderwertigen Formabweichungen — noch durchaus normalen Bau; ebenso weichen der hintere Schenkel des Unterkieferträgers (k) und der Unterkiefer (l) selbst in der Länge durchaus nicht von der Norm ab. Dagegen besitzt aber der, über der Mundhöhle liegende obere Kopfbezirk dieses Mopskopfs zwar noch alle, für den Aal charakteristischen Teile, und annähernd auch noch in normaler Gestalt; alles aber ist ungemein verkleinert, und die Augenhöhle (c) vor allem ist so stark von vorn nach hinten zusammengeschoben, daß sie nur noch ein schmales senkrecht stehendes Oval bildet, wodurch das Auge des Fisches so stark zusammengedrückt worden ist, daß es nun nicht mehr einen normal runden, sondern nach unten dreieckig zulaufenden Querschnitt besitzt.

Ähnlich wie der ganze obere Kopfabschnitt dieses Fisches ist dann weiter auch sein Oberkieferapparat (h) in sich selbst äußerst stark zusammengeschoben und zwar ohne daß seine Endpunkte am Schädel irgendwie verlagert worden sind. Alle diese Zusammenschiebungen im Schädel aber sind im wesentlichen allein unter reiner Zusammenschiebung des Verbildeten entstanden.

Sehr interessant ist dann weiter, daß an diesem verbildeten Schädel aber auch noch der vordere Gabelast des Unterkieferträgers (i) bis auf ein winziges unteres Stückchen zu einem feinen Bindegewebsstrang verkümmerte, der oben mit dem Oberkiefer (h) verwuchs. Und dazu kommt noch, daß weder dieser Gabelast des Mopskopfs (am Pterygoid), noch dessen Oberkieferapparat, noch dessen Vomer (f) Zähne tragen, während alle diese Knochen am normalen Kopf mit vielen Reihen von Bürstenzähnen besät sind. Und es kann daher mit Recht angegeben werden, daß bei diesem verbildeten Aalkopf der ganze mundhöhlüberdeckende Kopfabschnitt vom hinteren Rand der Augenhöhle an bis vorn mitsamt seinen Anhängen, d. h. dem Oberkieferapparat und dem vorderen Schenkel des Unterkieferträgers aufs äußerste Längsverkürzung erfahren und verkümmerten, während alle übrigen Bezirke dieses Kopfes durchaus normal gebildet sind;

und es erfolgten dabei ferner alle diese Verkürzungen im wesentlichen durch reine Zusammenschiebung der verkürzten Teile. —



Beleg 2:

Der Bachforellenmopskopf, der nunmehr untersucht werden soll (Fig. 21—24), ist zwar weniger stark verbildet, als sein Vorgänger in dieser Arbeit, er besitzt dafür aber eine andersartige Form der Verkürzung seiner Schädelgrundleiste.

Fig. 21 zeigt dabei den normalen Bachforellenkopf; Fig. 22 den vorliegenden mopsköpfigen. Bei letzterem springt also der Unterkiefer — normal gebaut — nur mäßig über den Oberkiefer vor; die Stirn des Fisches dagegen ist hochgewölbt und fällt dicht vor dem Auge steil nach unten ab, während das Auge einen schwach ovalen Querschnitt aufweist. — Ferner ist hier schon am verbildeten Gesamtkopf (Fig. 22) deutlich zu erkennen, daß sein Oberkieferapparat stark in sich verkürzt worden ist, denn dieser geht hier nach hinten genau soweit wie in der Norm, setzt sich aber vorn bereits ganz dicht vor dem Auge an, d. h. viel weniger weit vorn als in der Norm.

Werden ferner der normale und dieser mopsköpfige Bachforellenschädel mit einander verglichen (Fig. 23 u. 24), so ergibt sich folgendes: Hier — gleich wie am Aalmopskopf — sind noch die beiden Hirnkapseln — abgesehen von Kleinigkeiten — (und ebenso die beiden

Unterkieferapparate) durchaus gleich, dagegen ist der mundhöhlüberdeckende vordere Schädelabschnitt dieses Mopskopfs in der Weise verkürzt worden, daß seine Grundleiste durch Druck von ihrer Spitze her in der Mitte des Vomer (f) und kurz vor der Augenhöhle mitsamt dem darüber liegenden Schädelkapselabschnitt in der Art zusammengedrückt wurde, daß sie sich nach oben hin bogig aufwulsteten und zwar die Grundleiste unter Ausbildung eines spitzen Winkels (bei γ), wobei dessen hinterer Schenkel die Augenhöhle von vorn her etwas zusammenschob, während der vordere Schenkel den Nasenabschnitt des Kopfes bei der Winkelbildung so dicht an die Augenhöhle heranbrachte, daß dadurch der Kopf seinen steilen Stirnabfall erwarb.

Interessant ist dabei noch, daß jeder Zwischenkiefer der Bachforelle, der bei ihr die vorderste Spitze des Oberkieferapparats einnimmt, normal 6 Zähne besitzt, während in ihm bei dem vorliegenden Mopskopf nur noch 2 Zähne vorhanden sind und zwar allein die äußersten; d. h. der Mund zeigt hier gerade in seiner Mittellinie eine starke Verkümmernng der Zwischenkiefer und eine mächtig große Zahnlücke. —

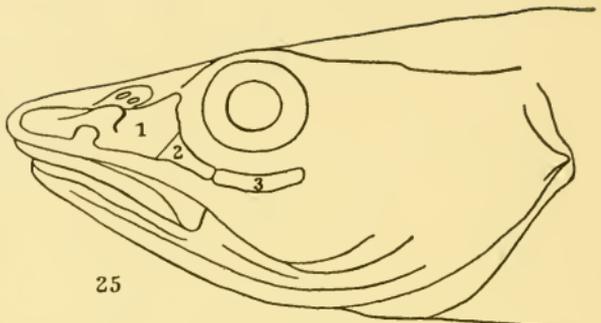
Bei noch anderen Fischmopsköpfen endlich, wie auch an einem Rundkopfschädel, der hier später zu besprechen sein wird, findet dann eine ähnliche Verbiegung des mundhöhlüberdeckenden Schädelabschnitts, aber inmitten der Augenhöhle statt, wodurch die Stirn der damit behafteten Fische direkt buckelartig vorspringend wird. —

Bevor nun aber das physiologische Entstehn der Mopsköpfe besprochen wird, sollen erst noch die Fischrundköpfe morphologisch erklärt werden, da diese der Form und ihrem Entstehn nach unmittelbar an die Mopsköpfe angeschlossen sind. —

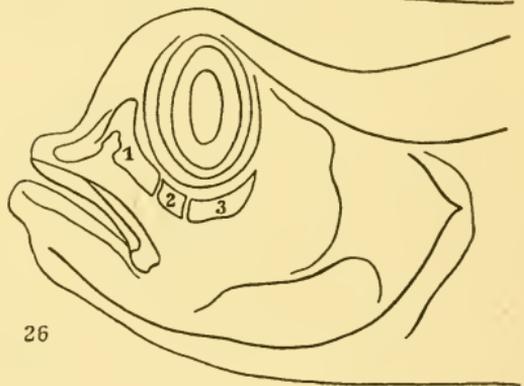
Kap. 2: Über die Formeigenschaften der Rundköpfe.

Wie der schematische Fischrundkopf (Fig. 16) bei Vergleich mit Fig. 14 u. 15 sofort klar erkennen läßt, ist bei den Fischrundköpfen die Schädelkapsel (b, d) nebst Grundleiste (f, g) und Oberkieferapparat (h) ganz genau so verbildet, wie bei den Mopsköpfen (Fig. 15). Gleichzeitig findet bei den Rundköpfen aber auch noch eine solche Verkürzung und Schwächung des Unterkiefers statt, daß dadurch in ihrem, ohnehin stark verkümmerten Mund die beiden Kiefer annähernd gleiche Länge haben, und so den Anschein erwecken, als wiesen sie noch normale Verhältnisse auf. Daß dem nicht so ist, zeigen besonders gut als Beleg 1 der normale und rundköpfige Schellfisch Fig. 25 u. 26, die in gleich-

wertiger Größe hier abgebildet sind. Die Verkürzung der beiden Kiefer beim Rundkopf, die mächtig bucklige Aufwölbung seiner Stirngegend; und vor allem auch die, durch starke Zusammenschiebung seiner Augenhöhle erzeugte ovale Form seines Auges und der Pupille sind hier ohne weiteres klar zu erkennen. Und ferner ist an diesem Rundkopf (Fig. 26) noch sehr auffallend die starke Zusammenschiebung des oberen Schnauzenabschnitts,



25



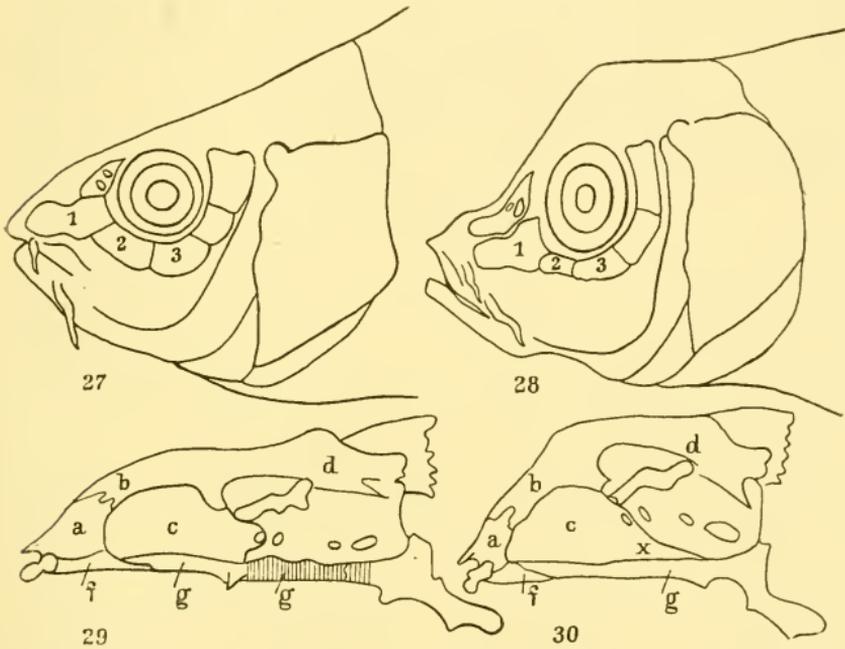
26

was aus der Form seines Augenringknochens 1 gegenüber der Norm unschwierig festgestellt werden kann. Dieser Knochen lehrt übrigens außerdem noch, daß jene Zusammenschiebung des oberen Schnauzenabschnitts unter Winkelbildung in ihm geschah; sodaß dieser Fischkopf also in seinem mundhöhlüberdeckenden Schädelabschnitt zwei hintereinanderliegende Verbiegungswellen aufweist, von denen die eine schon erwähnte in der Mitte des oberen Schnauzenabschnitts, die andere aber in der Schädelgrundleiste gegenüber der Augenhöhlmitte entstand. Es liegt diesem Rundkopf also als Ursprungsursache eine wellige Doppelverbiegung seiner Medullarwulstanlage zugrunde, wie sie in Figur 7 dieser Arbeit schematisiert angegeben wurde.

Beleg 2.

Der nun vorliegende Karpfenrundkopf hat, wie sein Gesamtbild (Fig. 28) im Vergleich zur Norm (Fig. 27) ergibt, eine mächtig hohe Stirn, die über den Augen sogar scharfkantig mit dem Schädeldach zusammenstößt. Die Schnauze dieses Kopfes ferner d. h. der ganze Kopfabschnitt, der vor dem vorderen Augenrand liegt, hat noch durchaus ursprüngliche Stellung, ist aber auffällig zart gebaut

und in seinen beiden Kiefern nicht unwesentlich verkürzt. Die

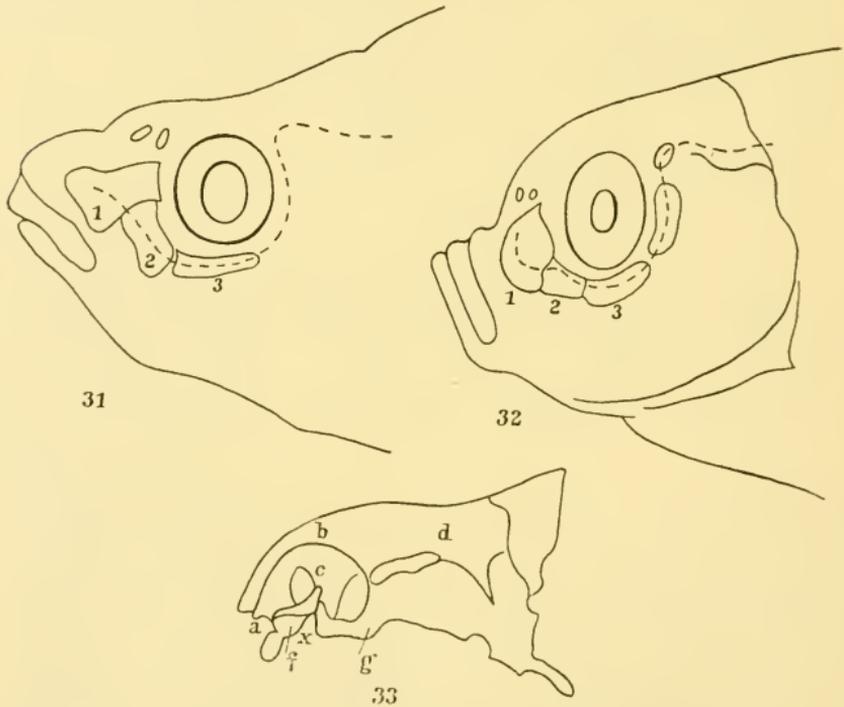


Vergleichung seiner Schädelkapsel (Fig. 30) mit der normalen (Fig. 29) ergibt dann weiter, daß seine hohe Stirn in folgender Weise zustande kam. Die Grundleiste seines Schädels (f, g) ist mächtig verkürzt, und zwar in der sonderbaren Art, daß von ihr eigentlich nur jener Abschnitt verschwunden ist, der in der Fig. 29 in g schraffiert wurde und unter der Hirnkapsel liegt. Da nun ferner die Schädelkapsel bei dieser Verkürzung ihrer Grundleiste normale Länge beibehielt, ist jener Teil (x) von ihr, der eigentlich ausgestreckt über dem verschwindenden Grundleistenabschnitt liegen müßte, mitsamt der Augenhöhle stark bogig nach oben aufgewölbt worden, wodurch dieser Rundkopf seine eigenartig hohe Stirnbildung erhielt. Die mundhöhlüberdeckende Schädelhälfte ist hier also nach genau demselben Muster verbildet, wie bei den Fischmopsköpfen; das sie auszeichnende aber ist, daß ihre Grundleiste fast nur an einer Stelle rein in sich zusammengeschoben wurde. —

Beleg 3.

Der nun vorliegende Rundkopf eines Blei (Fig. 31 zeigt den normalen Gesamtkopf; Fig. 32 den verbildeten; Fig. 33 die verbildete Schädelkapsel) hat folgende größere Verbildungscharaktere: Hochgewölbte, vorn steil abfallende Stirn, die außerdem bucklig

nach oben vortritt; von vorn nach hinten zusammengedrücktes und dadurch zu einem senkrecht stehenden Oval gewordenes Auge, starke Verkümmern des oberen Schnauzenteils, der zwischen der Mundspalte und dem vorderen Augenrand liegt, was aus der Gestalt der Augenringknochen 1, 2 u. 3 zu erkennen ist. Und dabei sind der Ober- und Unterkiefer dieses Kopfes gegenüber denen der Norm auffällig kurz und zart.



Bei einem normalen Blei ferner hat die Schädelkapsel eine geradlinige Grundleiste, und ist außerdem — abgesehen von der hier nicht interessierenden Mesethmoid-Gegend — so sehr ähnlich der eines normalen Karpfens, daß diese (Fig. 29) statt der des Blei mit dem verbildeten Bleirundschädel verglichen werden kann. Bei diesem nun ist, wie Fig. 33 zeigt, die Grundleiste (f, g) durch Druck von der Spitze aus; unmittelbar unter der Mitte der Augenhöhle (bei x) bis zur Winkelbildung nach oben zusammengedrückt worden, und zwar so stark, daß dadurch die Spitze der Grundleiste bis unter die Augenhöhle verlagert wurde, was dem Fisch die vorhandene, ganz abnorme Verkürzung des oberen Schnauzenteils eintrug; damit zugleich auch die Verlagerung seiner Nasengrube und der Naslöcher nach unten, so wie die mächtige Aufwulstung und

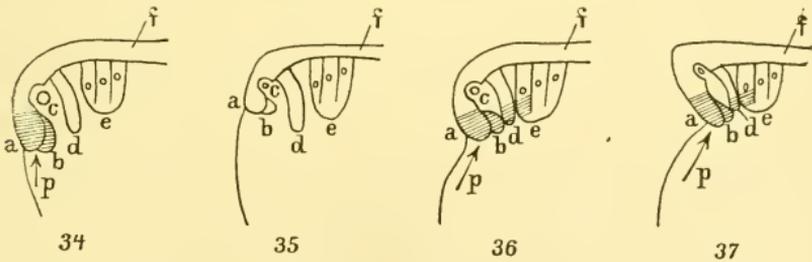
vordere Steilheit seiner Stirn. Trotzdem aber hat der Mund dieses Fisches scheinbar noch ganz normalen Bau: Das ist aber nur scheinbar, weil die beiden Kiefer dieses Mundes beträchtlich und gleich stark in sich zusammengeschoben worden sind.

Also ist auch dieser Rundkopf genau nach dem Muster der anderen gebaut; das eigenartige an ihm aber ist, daß der einzige Scheitel seiner mächtigen Grundleistenzusammenschiebung der Mitte der Augenhöhle gegenüber liegt.

Endlich wäre noch zu erwähnen, daß bei allen bisher beschriebenen Fischmops- und -rundköpfen die Mund- und Kiemenhöhle, soweit sie vorhanden sind, über die Norm große Weitung haben. In den einfachen Strichfiguren dieser Arbeit war das freilich nicht zum Ausdruck zu bringen; an den Objekten aber, und besonders an den Mopsköpfen ist es unschwierig zu sehen, und soll an anderer Stelle ausführlich beschrieben werden. —

Kap. 3: Der Verlauf des Entstehens der Fischmops- und -rundköpfe.

Die Grundbedingungen für das Auftreten von Mopsköpfen



liegen bei allen Wirbeltieren — also auch bei den Fischen — erstens in der bereits besprochenen Behinderung des Herunterwachsens der Medullarwulstanlage durch Dotterverquellung im Kopfbezirk der Dotterkugel, wobei sich die Anlage dann in ihrem vorderen Teil entweder einfach bogig oder wellig aufwulstet und zweitens in der Tatsache, (wie Fig. 34 in ihrem schraffierten Teil genügend erkennen läßt), daß bei jedem Herunterwachsen des Kopfteils einer Medullarwulstanlage ihr Spitzenbezirk (a, b) weit vorausgeht und deshalb unter auftretendem Dotterverquellungsdruck (p) auch zuerst ganz allein zu leiden hat, weil das Gewebe der zugehörigen ganzen Anlage nur sehr gering druckelastisch ist und daher nicht in seiner ganzen Ausdehnung gleichmäßig unter einer solchen Beanspruchung zu leiden hat, sondern am stärksten und zuerst allein unmittelbar an dessen Angriffspunkt (d. h. also in dem schraffierten Teil der Figur). Die Spitze der Medullarwulstanlage

des Kopfes aber besteht gleichzeitig aus der Anlage des vorderen Schädelkapselabschnitts (a) von der Schnauzenspitze an bis zum hinteren Rand der Augenhöhle (c), und dann aus dem an ihr befestigten Oberkieferapparat (b); und die Folge davon ist, daß diese beiden Kopfteile unter Kopf-Dotterdruck an Ausbildungsenergie verlieren und (wie Fig. 35 zeigt) dadurch entsprechend mangelhaft ausgebildet werden; wobei in noch extremeren Fällen auch noch die Augenhöhle zusammengedrückt wird und so auch noch die Augenbildung mangelhaft wird oder ganz unterbleibt; während in all diesen Fällen das Übrige der Kopfanlage — also auch der entstehende Unterkieferapparat (d) und das Kiemenwerk (e) geschützt durch ihre Hinterwärtslage durchaus unverändert aufwachsen.

Nebenbei wäre dann noch zu bemerken, daß je länger und zartwandiger und deshalb nachgiebiger bei einem Wirbeltier unter solchen Umständen der obere Schnauzenabschnitt mit seinem Oberkieferanhang ist, desto leichter Mopskopfbildung bei ihm eintreten muß; weshalb unter den Fischen der Karpfen vielleicht nie, der Schellfisch und Aal dagegen sehr häufig Mopskopfbildung aufweist. —

Bei allen Wirbeltierrundköpfen ferner — also auch bei denen der Fische (Fig. 36 u. 37) — entstehn die dabei auftretenden Verbildungen der Schädelkapsel und des Oberkieferapparats nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch ganz genau wie bei den Mopsköpfen, denn auch in diesem Fall versucht die Medullarwulstanlage des betreffenden Fisches mit ihrem Kopfteil erfolglos gegen Dotterdruck an der Dotterkugel hinabgewachsen und fängt dabei den Druck der unter ihr gelegenen Dotterverquellung allein mit ihrem oberen Schnauzenabschnitt auf. Gleichzeitig aber wird durch die, bei den Rundköpfen stärker als bei den Mopsköpfen auftretende Kopfdotterverquellung der obere Schnauzenabschnitt in der Art nach hinten gedrückt und verlagert, daß er dabei die Unterkieferanlage zwischen sich und die Kiemenanlage einklemmt. Die Folge davon aber ist, daß durch den nunmehr in der Kopfanlage neu auftretenden Seitendruck, sowohl der Unterkiefer (d), wie in extremeren Fällen auch der vorderste Kiemenbogen (in e) minderwertige Ausbildung erfahren, wodurch dann eben Rundköpfe verschiedenen Verbildungsgrades entstehn. —

Zum vorläufigen Schluß der Arbeit sei dann noch folgendes über das Entstehn von Fischen mit unbedeckelten Kiemen bemerkt: Der Kiemendeckel ist bei all diesen Fischen nach innen derartig umgeschlagen, daß sein Hinterabschnitt vom vorderen überdeckt wird und die Kiemen des Fisches deshalb unbedeckt bleiben.

Diese Kiemendeckel-Umbiegung entsteht nun in der Weise, daß bei Fischen, welche früh-embryonal mit extremer Dotterverquellung in der Kiemenhöhle belastet werden, die Kiemenbögen sich so einstellen, daß der Kiemenbehang bei seinem ersten Auftreten ganz steil senkrecht vom Körper des Fisches absteht und nicht, wie normal, schräg nach hinten. Wenn dann etwas später, vom Hyoidbogen aus, die Kiemendeckelfalte entsteht, wird es dieser nunmehr nicht möglich, den steil vom Körper des Fisches abstehenden Kiemenbehang, der für sie ein großes Wachstumshindernis ist, niederzudrücken und darüber hinwegzuwachsen. Sie selbst im Gegenteil verbiegt sich an diesem Kiemenbehang so sehr, daß zum Schluß ihr hinterer Abschnitt hinter den vorderen zu liegen kommt. Und so bleiben die Kiemen des Fisches nunmehr für dessen Lebenszeit unbedeckt, auch wenn sie sich im weiteren Verlauf der Embryo-Ausbildung zuweilen nachträglich noch soweit schräg nach hinten einstellen, daß es einem uneingefalteten Kiemendeckel alsdann möglich wäre, über ihren Behang hinwegzuwachsen. In anderen weniger extremen Fällen aber wächst der Kiemendeckel über den Kiemenbehang zwar noch hinweg; aber erst, nachdem er selbst mehr oder weniger konvex nach außen an ihm verbogen worden ist, und deshalb für immer zwischen sich und seiner normalen Anlegestelle am Fischkörper einen Spalt übrig läßt, d. h. auch dann nicht mehr den hintersten Rand der Kiemenhöhle überdeckt. —

Der Teil dieser Arbeit endlich, der den Nachweis führen wird, daß auch die vorgeburtlichen Kopfverbildungen der Säugetiere und Vögel — besonders aber Cyclopenbildung, Hasenscharte und Wolfsrachen — und der Kulturformen des Schweins durch Dotterverquellung inmitten der zugehörigen Kopfanlage hervorgerufen werden, folgt in einem der nächsten Hefte dieser Zeitschrift. —

Über die Morphogenie der Wirbelsäule der Tetrapoden.

VON HUGO SCHWARZ, Berlin.

In meiner vor kurzem erschienenen Arbeit¹⁾ über die Wirbelsäule und Rippen holospondyler Stegocephalen habe ich auch die Homologie der Teile eines temnospondylen und eines einheitlich verknöcherten Wirbels besprochen. Damals handelte es sich hauptsächlich um die Morphogenie der Wirbel der *Lepospondyla*. In den folgen-

¹⁾ SCHWARZ: Über die Wirbelsäule und die Rippen holospondyler Stegocephalen. (*Lepospondyli* ZITR.). Beitr. z. Pal. u. Geol. Österreich-Ungarns und des Orients. Bd. XXI. 1908.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [1908](#)

Autor(en)/Author(s): Tornier Gustav

Artikel/Article: [Über experimentelles Hervorrufen und Naturentstehn von Mopsköpfen, Cyclophen und anderen vorgeburtlichen Kopfverbildungen bei Wirbeltieren 298-315](#)