

Das allgemeine Resultat meiner Phallusstudien.

Von A. Fleischmann.

Aus dem zoologischen Institut der Universität Erlangen.

Mehrfach habe ich in unserem Kreise die Entwicklung des Darmendes und der benachbarten Kopulationsorgane besprochen, wie sie mir jeweils durch die Arbeit meiner Schüler bekannt geworden war. Rücksichten auf Ort und Zeit zwangen, mich auf die Darlegung der speziellen, eine bestimmte eben genauer studierte Tierart betreffenden Verhältnisse zu beschränken und das nebenbei zu streifen, was mir eigentlich am Herzen lag; denn ich hatte die Untersuchungen über die „Kloake und den Phallus der Amnioten“ vor 6 Jahren eingeleitet und bis vorigen Sommer fortgeführt, weil ich vergleichende Betrachtungen über die Morphogenie dieser Organe ermöglichen und die Frage prüfen wollte, ob wirklich eine enge ontogenetische Verwandtschaft in der Ausgestaltung desselben bei den drei großen Klassen der Reptilien, Vögel und Säuger nachzuweisen sei. Das spezielle Studium einzelner Vertreter dieser Gruppen sollte mir bloß dazu dienen, die notwendige Basis exakter Kenntnisse zu schaffen, um die deszendenztheoretische Behauptung von der Blutsverwandtschaft der Amnioten zu kritisieren.

Wer auf dem Boden der nach meiner Ansicht durchaus unbegründeten Modetheorie steht, leitet aus der Existenz der vielen, gemeinsamen zoologischen Merkmale die Vermutung ab, daß in längst vergangener Zeit ein genetischer Zusammenhang zwischen den 3 Gruppen bestanden habe — gleichgültig in welcher Art er sich die Blutsbande denkt, ob er die Säuger direkt von Reptilien oder ob er beide Gruppen von unbekanntem, gemeinsamen Vorfahren ableitet; ob er die Vögel auf kriechende, den Sauriern ähnliche Ahnen oder auf unbekannte Proreptilien bezieht. Für solche Erwägungen spielt die Beschaffenheit des

Enddarmes eine sehr wichtige Rolle, weil hier scharfe Kontraste existieren. Bei Reptilien und Vögeln spricht man von einer Kloake als gemeinsamer Durchgangsstation von Kot, Harn und Geschlechtszellen, während für die Säugetiere getrennte Wege im Rektum und Canalis urogenitalis bekannt sind. Das Gewicht dieser Gegensätze sollte eigentlich schon den Gedanken naher Blutsverwandtschaft zwischen den Säugern und Sauropsiden zerstören; doch schien die Schwierigkeit beseitigt, seit man wußte, daß in früher Embryonalzeit auch bei den Säugern eine Kloake gebildet und später in Rektum und Canalis urogenitalis aufgeteilt wird, sowie daß bei den eierlegenden Monotremen die Kloake zeitlebens währt.

Durch meine an der Jahrhundertwende gehaltenen Vorlesungen über den Zusammenbruch der Abstammungslehre wurde ich wieder auf das Problem aufmerksam. Ich empfand meine eigene Unkenntnis bei dieser Gelegenheit recht schwer und beschloß, da ich aus der Literatur keinen befriedigenden Aufschluß schöpfen konnte, durch neue Untersuchungen mir klare Anschauung und selbständiges Urteil zu verschaffen. Indem ich die Enddarmgegend bei verschiedenen Vertretern der Amnioten so genau, als es mit dem aufzubringenden embryologischen und anatomischen Materiale überhaupt möglich wäre, untersuchen ließe, hoffte ich einen sicheren Beitrag zur Kritik der hypothetischen Stammesverwandtschaft zu liefern.

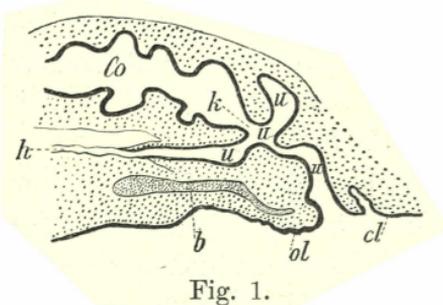
Ich weiß sehr wohl, daß durch solche Studien die allgemeine Berechtigung der Deszendenztheorie nicht endgültig bestätigt oder verworfen werden kann, aber bei der unendlichen Komplikation des Tierkörpers ist eben eine andere Behandlungsart der Frage nicht möglich. Wenn ein einzelner Forscher — mag er auch von einem Stabe arbeitsfreudiger Schüler unterstützt sein — eine kritische Prüfung allgemeiner Behauptungen vornehmen will, muß er seine Aufmerksamkeit auf das morphogenetische Schicksal eines bestimmten Körperbezirkes konzentrieren, um vor allem die zureichende Kenntnis aller Eigenschaften desselben zu erringen. Andere Kollegen werden andere Regionen studieren und dann wird durch Zusammenfügung vieler Mosaikbeiträge endlich ein exaktes Bild der gesamten Organisation entstehen. Immerhin aber behält jeder das Recht, während seiner auf enge Grenzen beschränkten Arbeit über das Verhältnis

der Detailresultate zu der heute im allgemeinem Beifalle stehenden Entwicklungstheorie und deren wissenschaftlich exakte Berechtigung nachzudenken. Durch solche Reflexion hat sich eine vollständige Wandlung meiner Ansichten vollzogen; am Beginne der Untersuchung hielt ich eine ziemlich nahe Verwandtschaft, d. h. eine große morphologische Übereinstimmung der Kloake und des Phallus bei allen Amnioten für wahrscheinlich, aber allmählich habe ich mich von dem Irrtume dieser „phylogenetischen“ Annahme überzeugt. Heute erkläre ich es mit voller Bestimmtheit für unmöglich, die verschiedenen Spezialfälle dieser Organe bei Reptilien, Vögeln, Säugern als Stufen einer von niederen Formen zu höherer Vervollkommnung fortschreitenden Entwicklung zu deuten.

Wir wollen die einschlägigen Tatsachen summarisch überblicken!

I. Der Enddarm der Eidechsen und Schlangen.

Der Enddarm bildet kurz vor dem After zwei sagittal hintereinander gereichte Kammern, die langgestreckte Kotkammer, Koprodäum (Fig. 1, Co) und die napfförmige Harngeschlechts-



Längsschnitt durch den Enddarm eines Embryos von *Platydictylus guttatus* (4,1 cm). Vergr. 12 : 1. *b* Becken, *Co* Koprodäum, *h* Harnblase, *k* Kotrohr, *ol* orale, *cl* kaudale Lippe des Plagiotrema, *u* Urodäum.

kammer, das Urodäum (*u*), dessen enger „Stiel“ bis an die äußere Haut der Aftergegend reicht. Zwischen beiden Darmkammern ist eine kurze enge Strecke, das Kotrohr (*k*) eingeschoben, um die Passage des Kotes aus dem Koprodäum zu sperren oder freizugeben. Während das Koprodäum bloß als Erweiterung eines Darmabschnittes zu beurteilen ist, hat das Urodäum eine plastisch mehr belebte Gestalt. Es bildet dicht hinter dem Kotrohre paarige Aussackungen seiner dorsalen Wand, in welche die drei Harngeschlechtsgänge (Ureter, Wolffscher und Müllerscher Gang) münden, ventral unter dem Kotrohre treibt es den Stiel (*h*) der Allantois gegen den Nabel vor.

Die Öffnung des Urodäums an der Haut ist durch ihre Form als transversale Querspalte von dem sog. Afterloche der Vögel und Säuger scharf unterschieden, daher nenne ich sie nicht kurzweg After, sondern Plagiotrema.

II. Der Enddarm der Vögel.

Wenn man ältere Embryonen von Vögeln, z. B. einen Entenembryo von 22 Tagen (Fig. 2) untersucht, findet man auch eine Gliederung des Enddarmes in zwei Hauptabschnitte, die sagittal hintereinander gereiht sind: die blasig aufgetriebene Kotkammer (c) liegt dem napfförmigen Urodäum (u_1) dicht und mit breiter Berührungsfläche an. Ein kurzer, dem Kotrohre der Saurier vergleichbarer Epithelstrang ist in der dünnen, auf Fig. 2 als schwarze Linie angedeuteten Berührungswand (Fig. 2, f—g) eingeschlossen. Man wird diese Eigenschaften als eine wichtige, anatomische Übereinstimmung zwischen den Sauriern und Vögeln anzusprechen geneigt sein, aber der theoretische Wert derselben zur Begründung eines stammesgeschichtlichen Zusammenhanges wird nach meiner Ansicht beseitigt durch die zugleich bestehende Formverschiedenheit sowie durch andere morphologische Merkmale, welche den eigenartigen Stilcharakter der Enddarmregion bei den Vögeln steigern.

Am meisten fällt neben der unbedeutenden Entwicklung des Kotrohres der Umstand auf, daß die kaudale Wand des Koprodäums (c) mit breiter Fläche der oralen Wand des Urodäums (u_1) angeschmiegt ist, so daß die beiden Darmabschnitte eigentlich wie eine einzige, durch ein queres Septum geteilte Höhle aussehen. Ferner liegt der hintere Ausgang des Urodäums, ein Längsspalt (keine Querspalte wie bei den Sauriern!) nicht frei an der Körperfläche, sondern verborgen in einer tiefen Aftergrube, Proktodaeum (Fig. 2a), welche zu früher Embryonalzeit angelegt und allmählich von einem wallartigen Vorsprunge, dem Proktalhöcker (Fig. 2, ol u. cl) umschlossen wird. Die mitten auf dem Gipfel des Proktalhöckers befindliche Öffnung, durch welche Kot, Harn und Geschlechtszellen entleert werden, hat man bisher als Kloakenafter bezeichnet. Sie verdient jedoch einen andern Namen, z. B. Epitrema oder Proktotrema, weil sie nicht direkt in das Urodäum, sondern

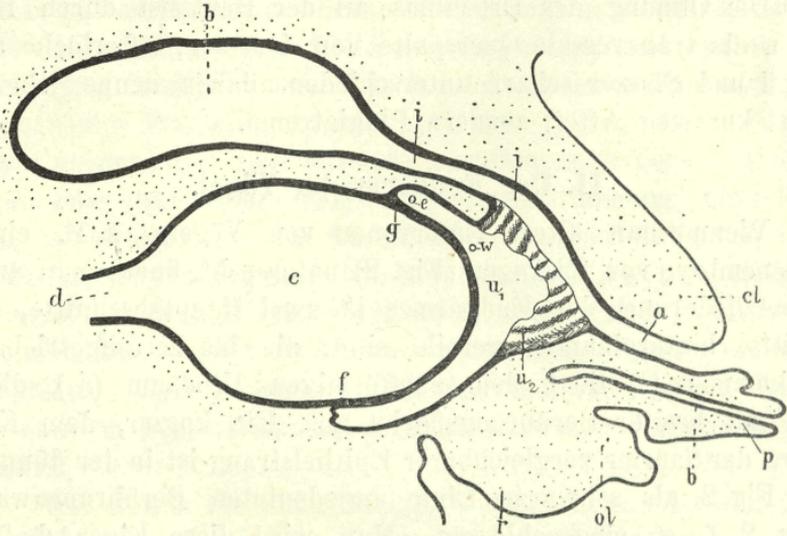


Fig. 2.

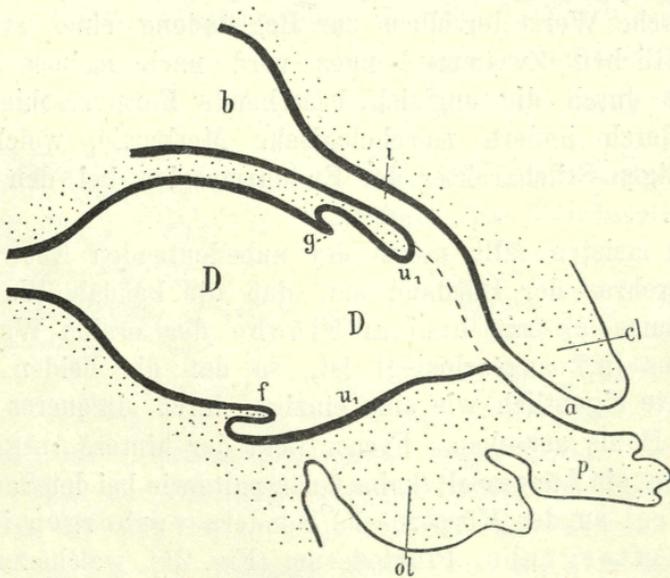


Fig. 3.

Fig. 2. Idealer Längsschnitt durch den Enddarm eines ♂ Entenenembryos, 22 Tage alt, Fig. 3 eines ♂ Entenenembryos der letzten Bebrütungsstunden. Vergr. 30:1. *a* Höhle des Proktodäums, *b* Blindsack des Epiphallus, *b* Bursa Fabricii, *c* Koprodäum, *cl* kaudale Hälfte des Proktalhöckers, *d* Enddarm, *D* Diplodäum, *e* Mündung des Ureters, *f*—*g* Vorderrand des Urodäums, *i* Stiel der Bursa Fabricii, *ol* orale Hälfte des Proktalhöckers, *p* Epiphallus, *u*₁ Urodäum, *u*₂ Mündungsrand des Urodäums, *w* Mündung des Wolffschen Ganges.

in das den Vögeln allein zukommende, ektodermale Proktodäum (a) führt und auf einem kegelförmigen Auswuchs der Bauchwand liegt. Wie Proktalhöcker, Proktalgrube nebst Proktotrema charakteristische Kennzeichen der Vogelembryonen sind, so tritt auch die in ihrer physiologischen Rolle immer noch rätselhafte Bursa Fabricii (Fig. 2, i, b) bloß bei Vögeln auf, und zwar entsteht sie als dorsale Nebentasche des Urodäums.

Die morphologische Unabhängigkeit dieser Gruppe manifestiert sich noch deutlicher, wenn die zwischen dem enorm aufgeblähten Koprodäum und dem Urodäum befindliche Scheidewand (Fig. 2, f—g) endlich zerreißt, so daß zwei Darmkammern, welche bei Sauriern zeitlebens gesondert und hintereinander gereiht bleiben, noch bevor die junge Ente aus dem Ei schlüpft, ihrer kaudalen bzw. oralen Wand sowie des zwischenliegenden Kotrohres beraubt und zu einem einzigen großen Raum, dem Diplodäum (Fig. 3, D) addiert werden, dessen Genese aus anfänglich getrennten Stücken an einer niedrigen Ringleiste auch später noch kenntlich bleibt (Fig. 3, f, g).

Das hier kurz skizzierte morphogenetische Schicksal des Darmendes bildet nach meinem Urteile einen fundamentalen Kontrast zum Entwicklungsgange der homologen Region bei den Sauriern. Hier tritt uns eine unerwartete Plastik von so selbständigem Werte entgegen, daß man beide Formenkreise als besondere, anatomische Stilgruppen, als Saurier- und Ornithenstil unterscheiden muß. Mir scheint es unmöglich, sich eine anschauliche Vorstellung davon zu bilden, wie die Gesamtheit der Enddarmmerkmale des Ornithenstiles in geologischer Vergangenheit an einem Enddarm, der Sauriercharaktere oder andere, uns ganz unbekanntere Eigenschaften trug, durch langsame oder rasche Ummodellierung hätte entstehen können!

Auch in frühen Embryonalphasen ist dem Blindende des Darmes der Typus des Ornithenstiles aufgeprägt. Man betrachte nur die Fig. 4, um einzusehen, daß hinter dem Nabel (n) der spätere Proktalhöcker (ol, cl) in embryonalen Umrissen angelegt ist, daß das Urodäum dem Proktodäum (p) anstößt, und die dorsale Ausbuchtung der Bursa Fabricii (b) besitzt.

Die homologe Anlage eines Embryos der Ringelnatter

(*Tropidonotus natrix*) zeigt dagegen ein ganz anderes Bild (Fig. 5). Hier ist von einem Proktalhöcker nichts zu sehen. Das birnförmige Urodäum (u) endet an einer ganz unbedeutend gewölbten Stelle der Bauchwand und wird später an derselben im Plagiotrema durchbrechen. Die dorsal gerichtete Aussackung ist die Anlage der Urogenitaltasche.

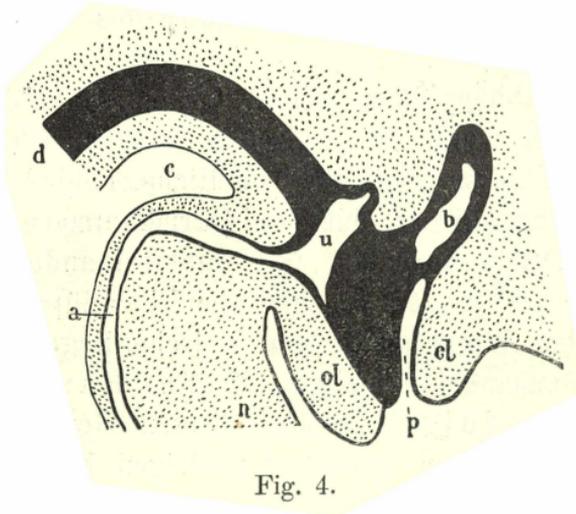


Fig. 4.

Idealer Medianschnitt durch den embryonalen Rumpf vom Kiebitz (*Vanellus cristatus* 11 $\frac{1}{2}$ mm Kopflänge). Vergr. 33 : 1. *a* Allantois, *b* Bursa Fabricii, *c* Leibeshöhle, *d* Enddarm, *n* Nabel, *ol* orale, *cl* kaudale Hälfte d. Proktalhöckers, *p* Proktodäum, *u* Urodäum.

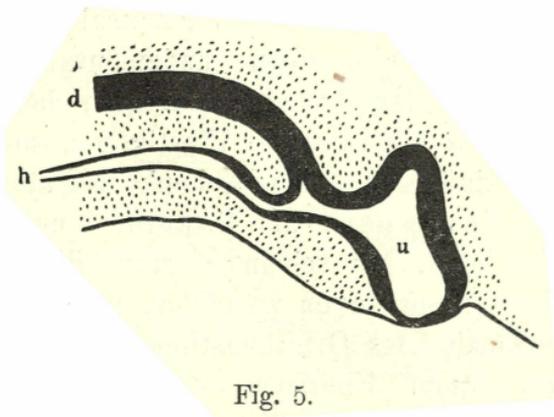


Fig. 5.

Idealer Medianschnitt durch den embryonalen Rumpf einer Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) Vergr. 33 : 1. *d* Enddarm, *h* Allantois, *u* Urodäum.

III. Der Enddarm der Säuger.

Während die Darmkammern der Sauropsiden zwei hintereinander liegende Räume darstellen, erfährt das Urodäum der Säuger eine Teilung in ungleich große Abschnitte: Pars analis und Canalis urogenitalis. Ferner werden statt des einfachen Plagiotrema bzw. Proktotrema zwei getrennte Ausgangsöffnungen der urodäalen Teilstücke: der Koftafter, Anus, und die Harngeschlechtspforte, Orificium urogenitale, sowie der

Damm, Perineum, zwischen beiden geschaffen. Diese anatomischen Eigenschaften bedeuten unzweifelhaft einen schroffen Gegensatz zur Formensprache der Sauropsiden, dessen Schärfe zunimmt, je genauer man die Einzelheiten studiert. Man kann sogar zweifeln, ob man den Ausdruck „Urodäum“ zur kurzen Bezeichnung des letzten Darmabschnittes (ug, up) gebrauchen darf, welcher, wie Figur 6 lehrt, an dem zylindrischen Enddarme (d) hängt, den Urachus (u) gegen den Nabel (n) entsendet und die Mündung der Harngeschlechtsgänge (Wolffscher Gang (w),

Idealer Median-
schnitt durch
den Rumpf eines
Meerschwein-
chenembryos
(*Cavia cobaya*)
von 22 Tagen
12 Stdn. Vergr.
33 : 1. *a* Anal-
rohr, *C* Leibes-
höhle, *d* Rek-
tum, *L* Ural-
lippe, *n* Nabel,
t Mesoderm
zwischen End-
darm u. Urodä-
um, *u* Urachus,
ug—*up* Canalis
urogenitalis,
up Uralplatte,
w Endstück des
Wolffschen
Ganges.

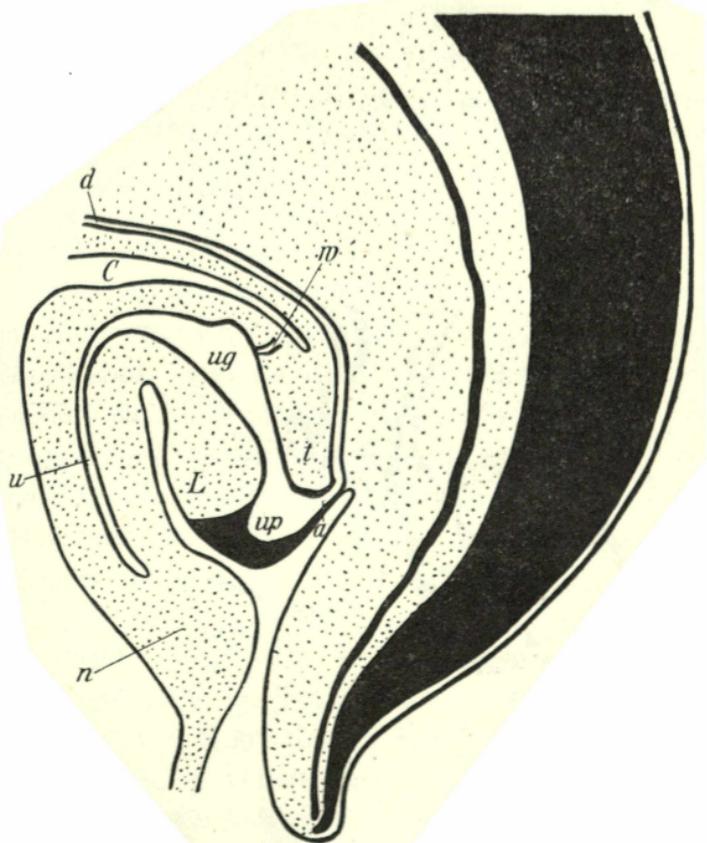


Fig. 6.

Müllerscher Gang, Ureter) aufnimmt; denn dieses Urodäum (ug, up) liegt ventral unter dem Enddarm (d) (nur seine kaudale Ecke (a) steht mit letzterem in Verbindung) und zeichnet sich durch die Neigung aus, sich zu einem zylindrischen Kanale zu entwickeln. Außerdem schickt es einen ventralen Ausläufer (up), eine bilateral komprimierte epitheliale Doppellamelle,

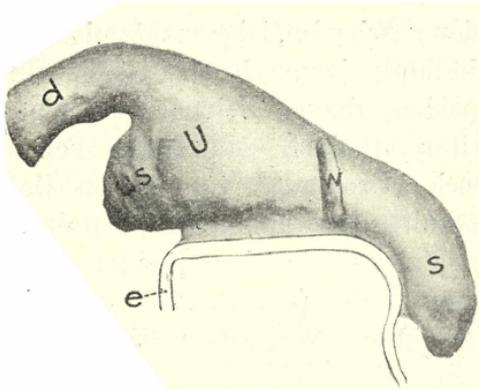


Fig. 7.

Linke Profilansicht des Urodäums eines Meerschweinchenembryos (*Cavia cobaya*) von 18 Tagen. Vergr. 50 : 1.

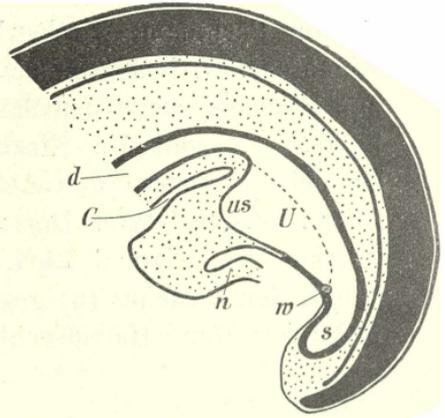


Fig. 8.

Idealer Medianschnitt durch den Rumpf eines Meerschweinchenembryos (*Cavia cobaya*) von 18 Tagen. Vergr. 33 : 1. *C* Leibeshöhle, *d* Darm, *e* Ektoderm, *n* Nabel, *s* Schwanzdarm, *us*—*U* Urodäum, *w* Mündung des Wolffschen Ganges.

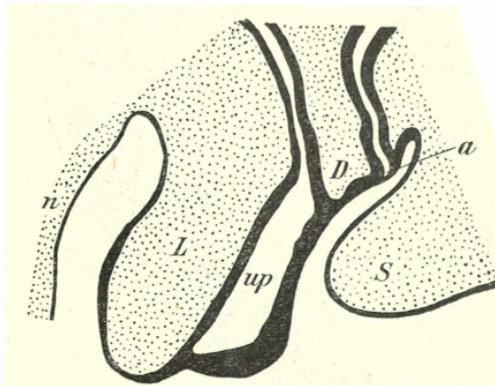


Fig. 9.

Idealer Medianschnitt durch die Urallippe eines Embryos von *Cavia cobaya* (26 Tage alt). Vergr. 33 : 1. *a* Analrohr, *D* Damm, *L* Urallippe, *n* Nabel, *S* Schwanz, *up* Uralplatte.

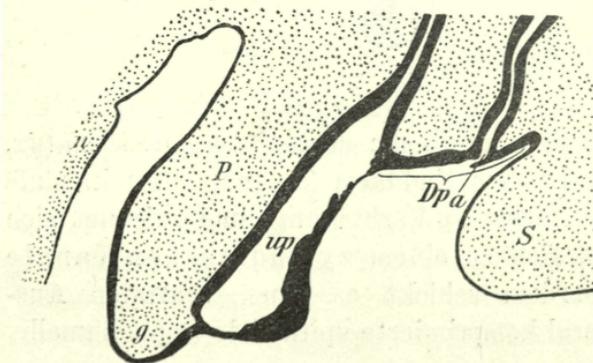


Fig. 10.

Idealer Medianschnitt durch Phallus u. Afterdammpateau eines Embryos von *Cavia cobaya* (28 Tage alt). Vergr. 33 : 1. *a* Analrohr, zerrissen, *Dp* Dammplateau, *g* Gipfel des Phallus (*P*), *n* Nabel, *up* Uralplatte.

die Uralplatte, in einen Vorsprung (L) der ventralen Rumpfwand zwischen Nabel und Schwanzwurzel, welchen ich die Urallippe (= Genitalhöcker der Autoren) genannt habe.

Nur in der allerfrühesten Anlage ist das Urodäum eine blasig aufgetriebene Endkammer des Darmes (Fig. 7, 8) und gibt uns das Recht, es mit der primitiven Form des Enddarmes bei Sauriern zu homologisieren. Aber durch eine komplizierte, bisher wenig bekannte Metamorphose, welche mein Schüler H. Dimpfl eingehend beschrieben hat, geht es in die durch Figur 6 belegte Phase über. Damit sind die Bedingungen für die Teilung gegeben. Das Urodäum hängt durch einen kurzen, von mir „Analrohr“ genannten Dorsalfortsatz (Fig. 6, a), der dicht am Ektoderm hinzieht, mit dem Enddarme (d) zusammen. Bald wird das Analrohr vom Urodäum abgetrennt (Fig. 9) und bildet das blind geschlossene Endstück (a) des Enddarmes. Durch Zerreißen seiner distalen Wand (Fig. 10, a) entsteht eine stilistisch neue Öffnung: der Kofafter. Die proximale Wand stellt die Anlage der Pars analis recti vor. Später erweitert sich der anstoßende Teil des Enddarmes zur Pars ampullaris recti, welche dem Koprodäum der Sauriophiden homolog ist. Das selbständig gewordene Urodäum gewinnt ungefähr um die Zeit der Afterbildung gleichfalls eine eigene Ausgangspforte, Orificium urogenitale, an der kaudalen Ecke seiner als „Uralplatte“ (Fig. 6, 9, 10 up) erscheinenden Mündungszone.

IV. Der Stilkontrast in der Darmentwicklung.

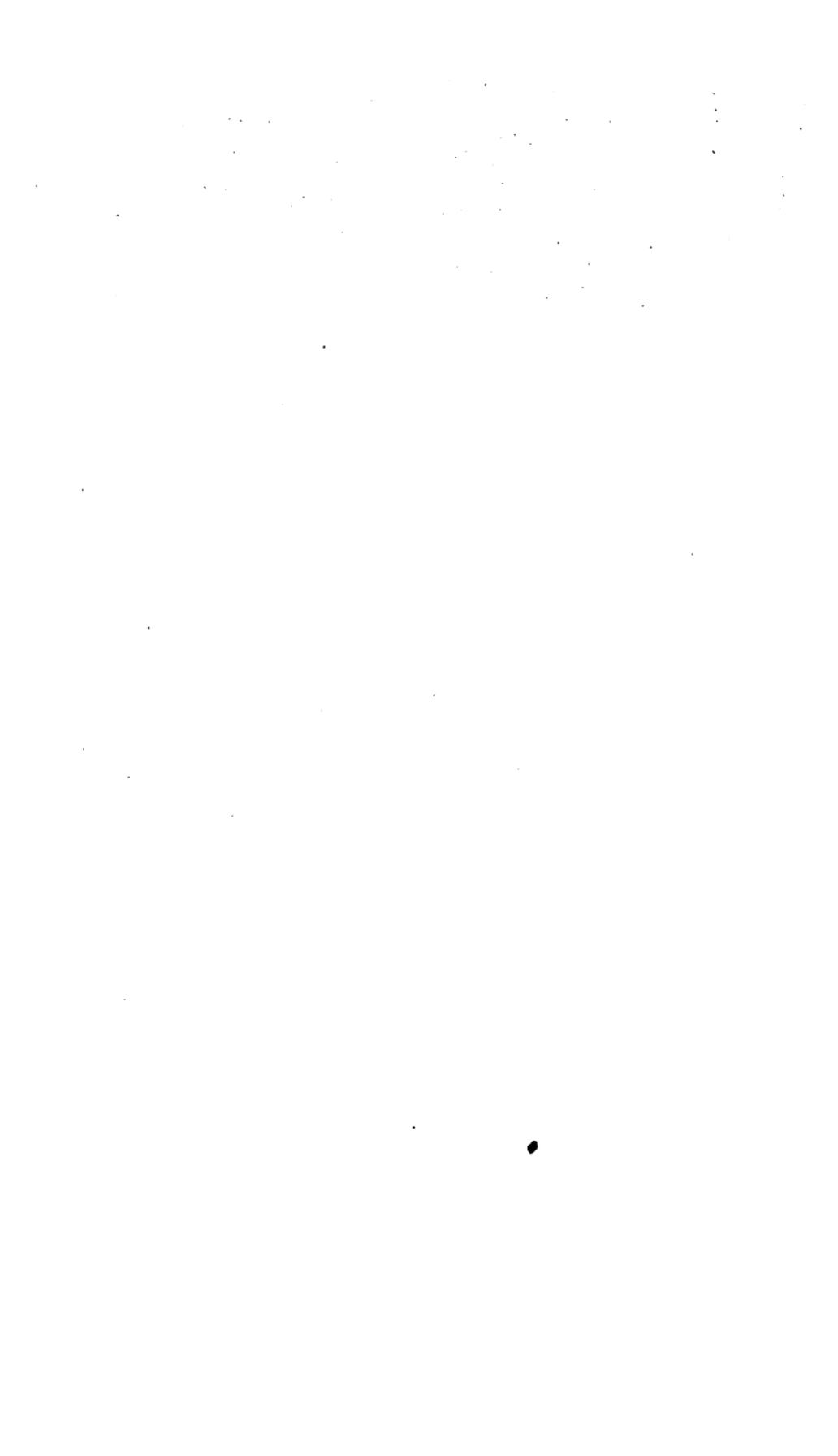
Die von mir beobachteten Tatsachen bestätigen den an anderen Zügen der äußeren Erscheinung und des anatomischen Baues längst abgelesenen, systematischen Gegensatz der drei Amniotenklassen und veranlassen mich, drei Formenkreise in der Differenzierung des Enddarms zu unterscheiden: den Saurierstil, den Ornithenstil und den Mammarstil. Wer den theoretischen Wert der drei Stilarten ermessen will, hat sich vor dem häufig begangenen Fehler einseitiger Beurteilung zu hüten. In dem Bestreben, die genetische Verwandtschaft der Amnioten zu eruieren, vergleicht nämlich mancher bloß eine bestimmte Phase aus der Lebensgeschichte eines Organes — sei es nun ein embryonaler oder der fertige Zustand — und betont die dabei

gefundenen Ähnlichkeiten überstark. Das ist jedoch falsch; denn zum abschließenden Urteile ist es unbedingt notwendig, die ganze Folge der Erscheinungen vom Zeitpunkte der ersten deutlichen Anlage im embryonalen Leibe bis zum Eintritte der vollen physiologischen Tätigkeit im Geiste zusammenzufassen und alle während dieser Spanne sichtbar werdenden Veränderungen zu einem großen morphologischen Stilbegriffe zu vereinen. Wer in unserem speziellen Falle die Ereignisse so zusammendenkt, kann nicht bestreiten, daß die Verschiedenheit außerordentlich groß ist. Eine allgemeine Ähnlichkeit besteht nur in der allerfrühesten Anlage und auch bloß insoferne, als das Urodäum aus dem hinteren Blindende des Darmes herausmodelliert wird. Aber schon die Anfangsform unterscheidet sich durch viele, in dem kleinen embryonalen Maßstabe freilich nur einem sehr geübten Auge erkennbare Eigentümlichkeiten für alle drei Klassen; die weiteren Formschicksale laufen ganz divergierende Wege, so daß man eigentlich nicht kurzweg vom Urodäum, sondern vom Saurierurodäum, Ornithenurodäum, Mammarurodäum sprechen sollte, um die drei verschiedenartigen Formkreise der morphologischen Modellierung desselben auch in der sprachlichen Fassung so scharf zu unterscheiden, wie es die Zeichnungen (Fig. 1—8) der betreffenden Objekte gestatten. Je länger man sich mit dieser Formenfolge beschäftigt, um so deutlicher wird man einsehen, daß die drei Stilkreise als gesonderte plastische Größen nebeneinander stehen. Keine noch so rege Phantasie vermag die Stilmerkmale der einen Gruppe von denen der anderen Gruppe wirklich abzuleiten. Statt der anfangs vermuteten Stilverwandtschaft hat sich also ein scharfer Stilkontrast enthüllt!

V. Die Begattungsorgane der Amnioten.

Die Begattungsorganè weisen eine ebenso große Mannigfaltigkeit wie die Gestaltung des Enddarmes auf; sie besitzen außerdem den Vorzug, daß sich ihre Stilverschiedenheit leichter übersehen läßt, weil die Formen der ersten Anlage sowohl wie der späteren Differenzierung einfacher sind.

Bei Eidechsen und Schlangen entstehen paarige, zapfenartige Auswüchse der Körperwand an beiden Ecken des queren Plagio-



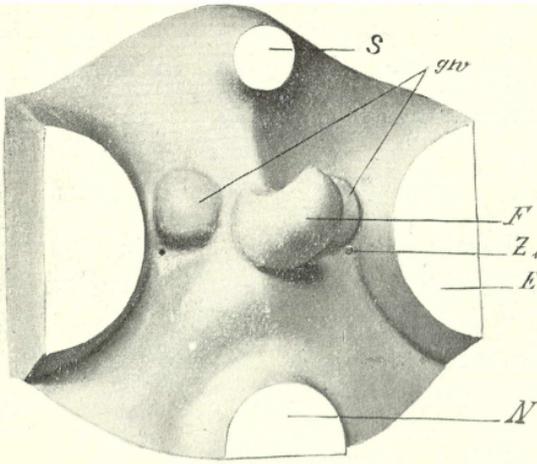


Fig. 11.

Flächenansicht des Phallus und der Genitalwülste von einem Schafembryo
2,4 cm Schstl. Vergr. 8 : 1.

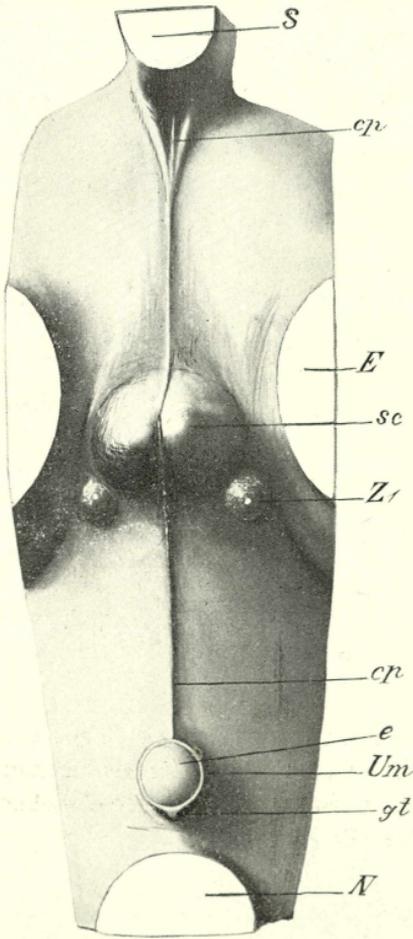


Fig. 12.

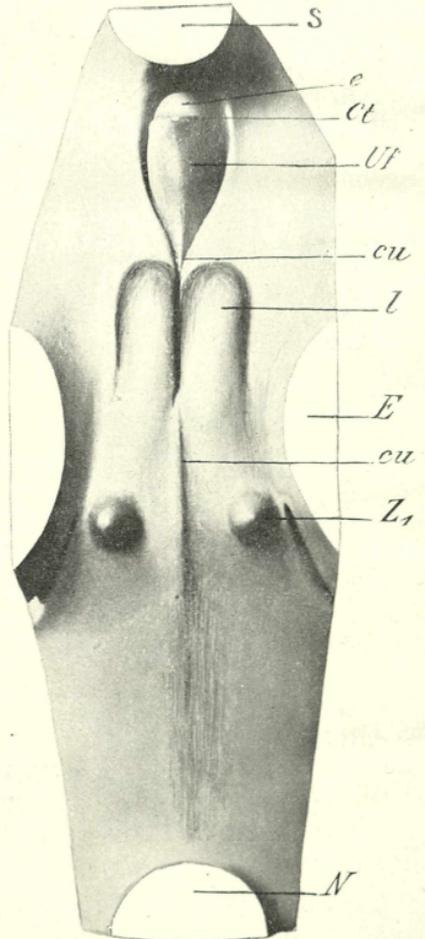


Fig. 13.

Flächenansicht der Nabel-Schwanzregion eines männlichen Schafembryos
10 cm Schstl. (Fig. 12) und eines weiblichen Schafembryos 10 cm Schstl. (Fig. 13.)
Vergr. 3 : 1.

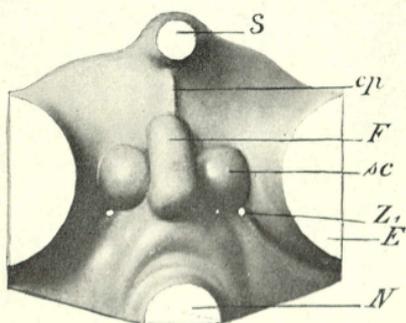


Fig. 14.

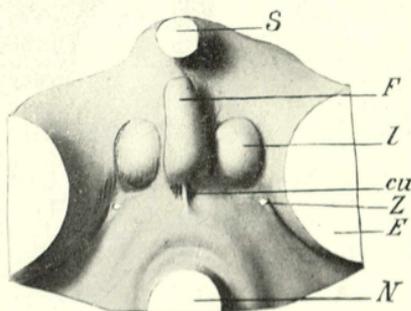


Fig. 15.

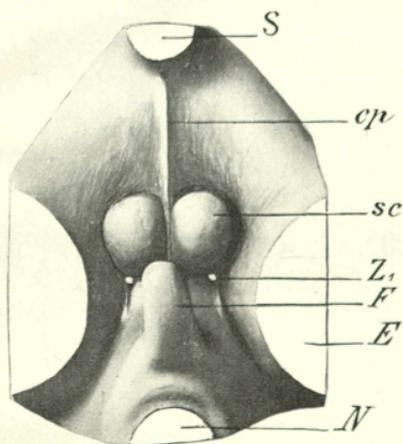


Fig. 16.

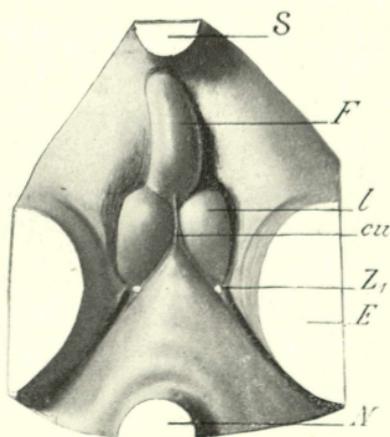


Fig. 17.

Flächenansicht der Nabel-Schwanzregion von Schafembryonen 4 cm und 6,5 cm
Schstl. Vergr. 3 : 1.

Fig. 14. Modell eines männlichen Embryos 4 cm. Fig. 15. Modell eines weiblichen Embryos 4 cm. Fig. 16. Modell eines männlichen Embryos 6,5 cm. Fig. 17. Modell eines weiblichen Embryos 6,5 cm.

Fig. 11—17. *Ct* Höcker des Clitorium, *cp* Crista perinealis, *cu* Crista umbilicalis, *E* Extremität, *e* Phallusgipfel, *F* Phallus, *Gt* Höcker des Glandarium, *gw* Genitalwulst, *l* Labialwulst, *N* Nabel, *s* Schwanz, *sc* Skrotalhöcker, *Um* Posthon, *Uf* Vulva, *Z₁* Zitze.

tremas. Sie werden später (auf eine durch Beobachtung noch nicht aufgehellte Weise) in zwei unter der Schwanzhaut verborgene Schläuche umgewandelt, welche zum Begattungsakte vorgestülpt und durch einen kräftigen Retraktor wieder in die Ruhelage gebracht werden. Ich nenne sie Diphallus, um die Sonderart des Saurierstiles durch einen kurzen Terminus zu kennzeichnen.

Den Vögeln genügt im allgemeinen das einfache Aneinanderpressen der Proktalhöcker zur Übertragung des Spermas; bloß den Straußen und Enten sind Begattungsorgane eigen. Das männliche Glied der Ente entsteht unpaar aus der vorderen Hälfte des Proktalhockers und zwar aus dem kegelförmigen Gipfelabschnitte (Fig. 2, p), bis zu welchem die Mündungsplatte der Urodäumanlage reicht. Als weitere Besonderheit kommt eine blindsackartige Einstülpung (Fig. 2, b) des Gipfels und eine spiralig gewundene Oberflächenfurche hinzu. Am Ende des Embryonallebens wird das Begattungsglied vom Proktalhöcker überwachsen, so daß es im Proktodäum versteckt liegt. Der Komplex dieser Merkmale unterscheidet sich durchaus von demjenigen der Saurier; er besitzt also den Wert eines besonderen Stilbegriffes, der Epiphallus der Ornithen heißen mag.

Eine andere Plastik tritt uns bei den Säugetieren entgegen; sie überrascht durch die ausgiebige Metamorphose, welche die anfangs sehr einfache Anlage während der Embryonalzeit erfährt. Zwischen Nabel und Schwanzwurzel ganz kleiner Embryonen erhebt sich der kegelförmige Vorsprung der Urallippe (Fig. 9, L). Sobald das Analrohr vom Urodäum abgetrennt ist, zerfällt sie (Fig. 10) in das Damplateau (Dp) und den konischen Fortsatz (P), welchen ich Phallus (= Genitalhöcker) genannt habe. Dieser Höcker (Fig. 11, F) stellt samt den zwei kleinen Vorsprüngen (gw) der Dammgegend, den Genitalwülsten, zu seiner rechten und linken Seite die erste Skizze der künftigen äußeren Geschlechtsorgane vor.

Da seine Form noch in keiner Hinsicht der definitiven Gestalt entspricht, muß sie einer tiefgreifenden Veränderung unterworfen werden. Diese zeigt wieder ein verschiedenes Gesicht, je nachdem man männliche oder weibliche Embryonen untersucht. Am meisten springt in die Augen, daß der Abstand des

Phallus vom Kotafter, oder mit anderen Worten: die Dammlänge für beide Geschlechter ungleich bemessen wird. Bei Weibchen ist sie unbedeutend, bei Männchen viel größer. Ich demonstriere das Verhalten an Schafembryonen (Tafel I, Fig. 12, 13), weil hier die Kontraste sehr scharf sind. Bei 10 cm Scheitel-Steißlänge steht der männliche Phallus (Um) dicht hinter dem Nabel (Fig. 12), der weibliche Phallus (Uf) dagegen so nahe am After (Fig. 13), daß er dessen Anblick verdeckt. Die Modelle von Schafembryonen mit 4 cm und 6 cm Scheitel-Steißlänge (Fig. 14 bis 17) zeigen, wie sich der sexuelle Dimorphismus der Phalluslage durch ungleiches Wachstum der perinealen bzw. umbilikalen Zone der Leibeswand allmählich herausgestaltet.

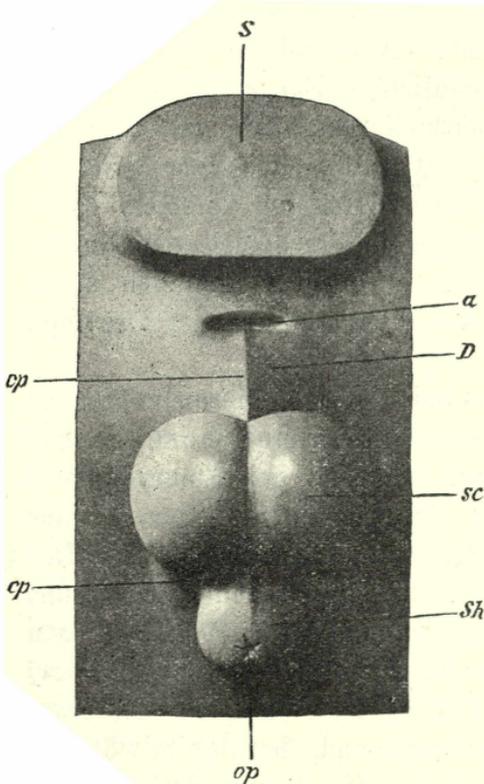


Fig. 18.

Modell der äußeren Genitalien einer erwachsenen männl. Hauskatze. Vergr. 1:1.

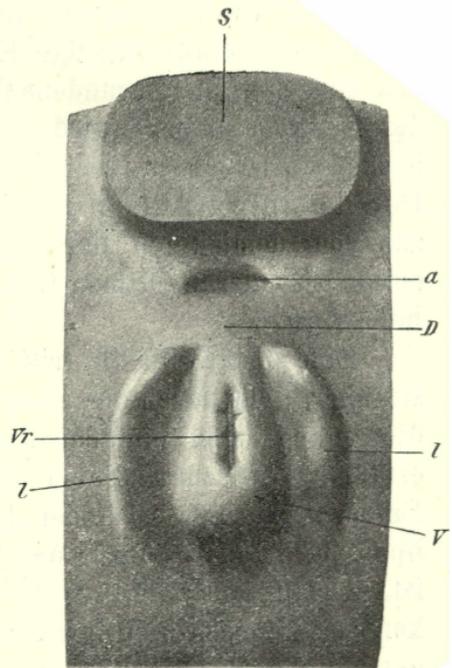


Fig. 19.

Modell der äußeren Genitalien einer erwachsenen weibl. Hauskatze. Vergr. 1:1.

a Kotafter, *cp* Dammgrat, *D* Damm, *l* Labialwülste, *op* Ostium praeputiale, *S* Schwanz, *sc* Hodensack, *Sh* Posthon glandifer, *V* Vulva, *Vr* Urogenitalspalte.

Obwohl die Dammlänge bei den meisten Säugern keine so extreme Ausdehnung erreicht wie gerade bei Schafen und anderen

Huftieren, ist doch der Phallusabstand vom Schwanze bei Männchen stets etwas größer als bei Weibchen. Ich belege das durch Modelle der äußeren Genitalien der Hauskatze (Fig. 18, 19).

In direkter Abhängigkeit von der Lage des Phallus erfährt das Urodäum wichtige Formveränderungen. Nachdem das Analrohr abgetrennt ist, differenziert sich das Urodäum als kanal-

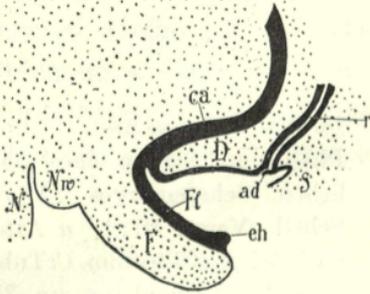


Fig. 20.

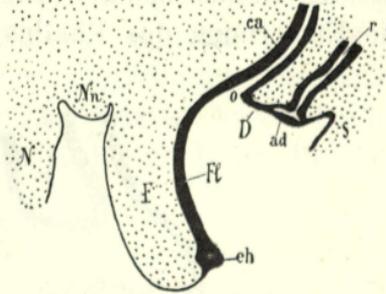


Fig. 22.

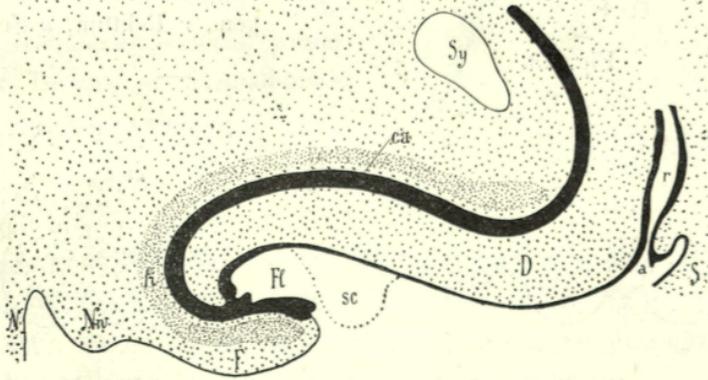


Fig. 21.

Fig. 20—22. Ideale Längsschnitte durch Phallus und Damm von Schafembryonen. Fig. 20 ♂ Embryo 3,2 cm, Fig. 21 ♂ Embryo 5,3 cm, Fig. 22 ♀ Embryo 3,2 cm Schstl. Vergr. 10:1. *ad* Analrohr, *a* After, *ca* Canal. urogen., *D* Damm, *eh* Epithelhörnchen, *F* Phallus, *fl* Uralplatte, *f* Corp. fibros., *N* Nabel, *o* Orific. urogen., *r* Rektum, *Sy* Symphyse, *s* Schwanz, *sc* Skrotalhöcker.

artiges Gebilde (Canalis urogenitalis) mit einem unter dem Rektum liegenden Abschnitte, der am Trigonum Lientaudii sich zur Harnblase erweitert und einem etwa rechtwinkelig dazu abgebogenen Dammschenkel (*ca*), welcher unter der Dammsfläche gegen den Phallus (*F*) zieht und an der epithelialen Uralplatte (*fl*) (= Phallusleiste) endet (Fig. 20, 22).

Länge und Lichtung des Dammschenkels ist sexuell dimorph. Entsprechend dem größeren Abstände des Phallus vom After bilden männliche Embryonen einen langen Dammschenkel (*ca*) (Pars cavernosa urethrae) des Urogenitalkanales (Fig. 21, 36) mit engen Lumen aus — meist noch länger als die äußere Dammstrecke, weil er niemals parallel dem Damm, sondern mehr oder weniger gebogen verläuft. Bei Weibchen dagegen ist der Dammschenkel (Fig. 23, 39) ebenso unbedeutend wie die Entfernung des Phallus vom After.

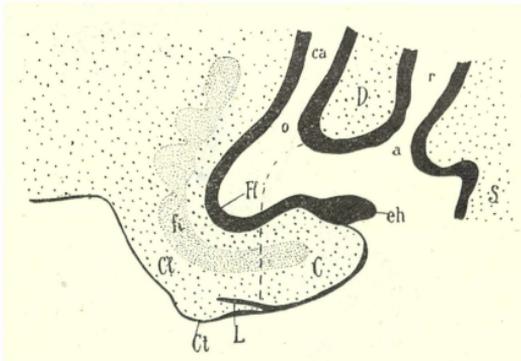


Fig. 23.

Idealer Längsschnitt durch Phallus und Damm eines weiblichen Schafembryos 9 cm Schstl. Vergr. 10:1. *a* After, *C* Clitoris, *Cl* Clitorium, *Ct* Tuber Clitorii, *ca* Canal. urogen., *D* Damm, *eh* Epithelhörnchen, *Fl* Uralplatte, *fi* Corp. fibros., *L* Clitorislamelle, *o* Orific. urogen., *r* Rektum, *s* Schwanz.

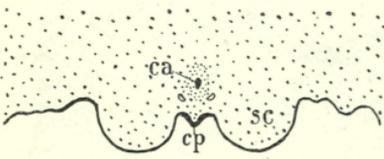


Fig. 24.

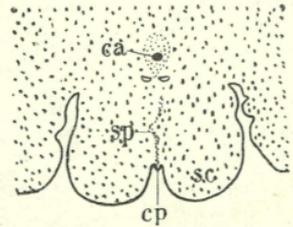


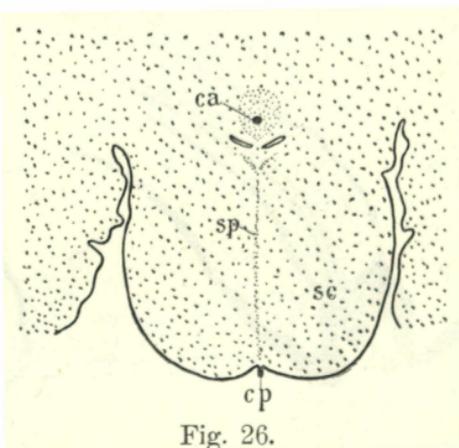
Fig. 25.

Die Genitalwülste folgen gleichfalls einer sexuell dimorphen Plastik. Sie entfalten sich bei Männchen zu bedeutender Größe (*sc*) und vorzüglich nach der Medianebene, daß die zwischen beiden Anlagen eingeschlossene, interskrotale Dammstrecke (*cp*) unscheinbar zurücktritt (Fig. 24—26). Bei Weibchen bleiben sie flach und werden meist durch den Phallus gehindert, sich median auszubreiten.

Wie die bisher geschilderten Stilverkmale ist auch die Formmetamorphose des Phallus selbst der Plastik der Sauropsiden schroff entgegengesetzt. Bisher fehlte das rechte Verständnis

dafür, weil man die Entwicklung der menschlichen Geschlechtsorgane zu einseitig verfolgt und die Zustände bei den übrigen Säugern zu wenig beachtet hatte. Als ich nun versuchte, durch Studien an Schafen, Schweinen, Katzen, Maulwürfen und Meer-schweinchen eine generelle Stilanalyse der Phallusentwicklung durchzuführen, erkannte ich, daß die Terminologie der menschlichen Anatomie ein weiteres Hindernis des Fortschrittes sei; denn sowohl der unpraktische Ausdruck „Penis“ als die engherzige Definition des Begriffes „Eichel“ bereiten dem vergleichend stilistischen Denken große Schwierigkeiten. Sie lassen sich nur beseitigen, wenn man mit den traditionellen Namen bricht. Ich habe deshalb vorgeschlagen, das Endresultat der Phallus-

Fig. 24—26. Querschnitte durch die Hodensackanlage von Schafembryonen. Fig. 24 von 4 cm, Fig. 25 von 5,5 cm, Fig. 26 von 7,7 cm Schstl. Vergr. 10:1. *ca* Canalis urogenitalis, *cp* interskrotaler Damm, *sc* Skrotalhöcker, *sp* Skrotalseptum.



metamorphose „männlichen Schamhügel oder Posthon“ (Fig. 12, 18) bzw. „weiblichen Wurfhügel oder Vulva“ (Fig. 13, 19) zu nennen, um kurze Termini für den eigentümlichen sexuell dimorphen Phallusstil der Säuger zu gewinnen.

In der Bildungsgeschichte des männlichen Schamhügels kommt die wichtigste Rolle der hufeisenartig gekrümmten Glandarlamelle (L), einer ektodermalen Epithelmauer, zu, welche etwas oberhalb des Gipfels in die Phallusmasse einwuchert (Fig. 27—30) und, indem ihre kaudalen Ränder längs einer wirklichen Raphe verlöten (Fig. 31—33), den Phallusgipfel samt einem zentralen Mesodermkern um den Urogenitalkanal als Eichelanlage (G) von einer peripheren Hülle, dem Glandarium (Gl) scheidet (Fig. 27—30). Das Mündungsstück des Urogenitalkanales an der Eichel, dessen Anlage von meinen Schülern als Uralplatte (Fl) bzw. Phallusleiste beschrieben wurde, erfährt

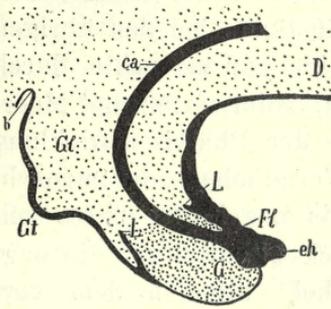


Fig. 27.

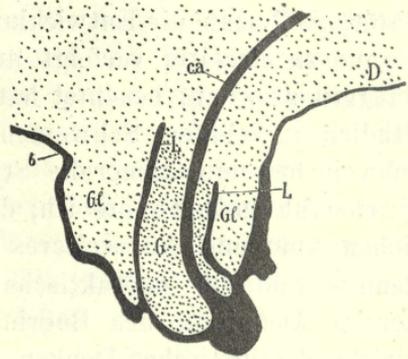


Fig. 28.

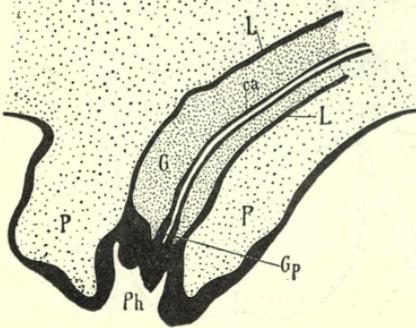


Fig. 29.



Fig. 30.

Fig. 27—30. Vier Stadien aus der Metamorphose des Phallus zum Posthon glandifer bei Schafembryonen. Vergr. 12 : 1. Fig. 27 Embryo 6 cm, Fig. 28 Embryo 9,2 cm, Fig. 29 Embryo 10 cm, Fig. 30 Embryo 14 cm.

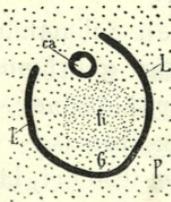


Fig. 31.

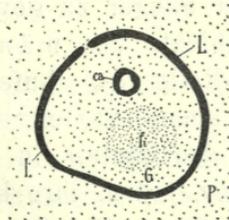


Fig. 32.

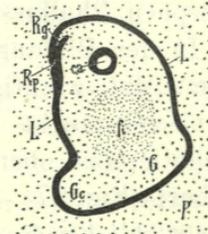


Fig. 33.

Fig. 31—33. Querschnitte der Eichelanlage im Posthon eines männlichen Schafembryos 15,5 cm Schstl. Vergr. 18 : 1.

Fig. 27—33. *ca* Canalis urogenitalis, *D* Damm, *eh* Epithelhörnchen, *Ft* Uralplatte, *fi* Corpus fibrosus, *G* Eichel, *Gt* Glandarium, *Gt* Höcker des Glandarium, *L* Glandarlamelle, *P* Posthon, *Ph* Präputialhöhle, *kg* Raphe glandis, *kp* Raphe praeputii, *r* Enddarm, *s* Schwanz.

dabei bedeutende Veränderungen, bis es zur Epithelwand der Urogenitalpforte (Orificium urogenitale) umgeformt ist. Doch will ich heute das verwickelte Detail dieses Vorganges sowie die vielen strittigen Punkte übergehen.

Die Eichelspitze schaut nur kurze Zeit frei über die Bauchwand, weil sie bald von dem mächtig verdickten Glandarium umhüllt wird (Fig. 29, 30). Wenn endlich die Spaltung der

Idealer Medianschnitt durch die Urogenitalgegend eines männlichen Embryos von *Cavia cobaya* (33 Tage alt). Vergr. 17 : 1. *A* Kotafter, *Cu* Urogenitalkanal, *D* Damm, *gl* Glandarlamelle, *P* Phallus, *S* Schwanz, *uo* Urogenitalöffnung.

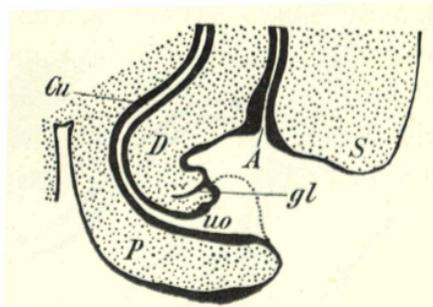


Fig. 34.

Idealer Medianschnitt durch Posthon u. Damm eines männlichen Embryos von *Cavia cobaya* (37 Tage alt). Vergr. 17 : 1. *A* Kotafter, *cf* Schwellkörper, *Cu* Urogenitalkanal, *Ga* Glandarium, *gl* Glandarlamelle, *gs* Eichel, *n* Nabel, *S* Schwanz, *uo* Urogenitalöffnung.

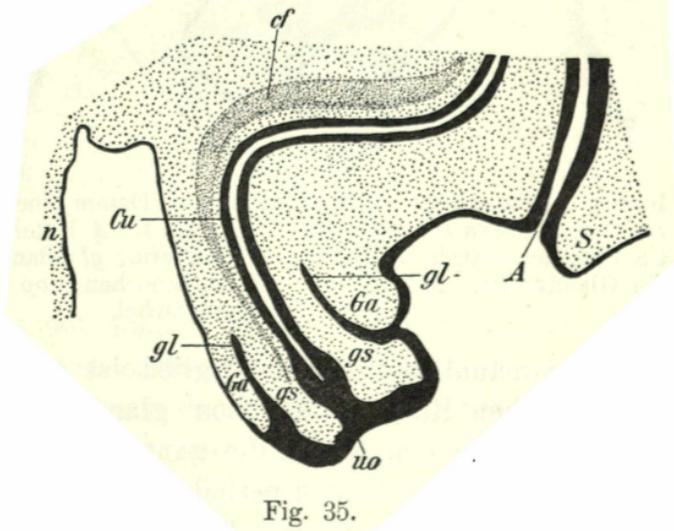
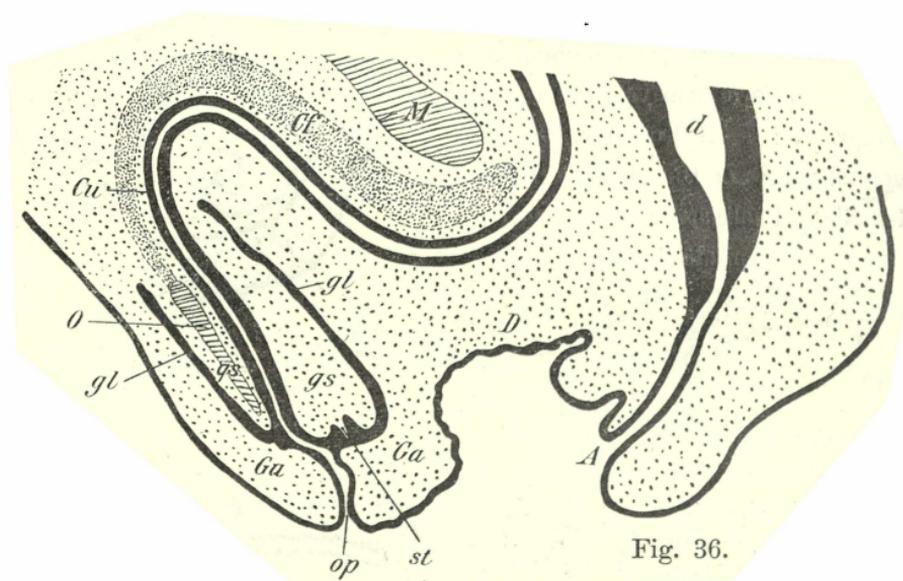


Fig. 35.

Glandarlamelle erfolgt, ist die Präputialhöhle innerhalb des hügel förmigen Glandariums geschaffen, der vom Eichelepithel überdeckte Mesodermkern der Eichel noch sinnenfälliger von seiner peripheren Hülle, dem Glandarium bzw. Präputium, geschieden und damit das für den Mammarstil so außerordentlich charakteristische Endprodukt der Phallusmetamorphose, der männliche Schamhügel oder Posthon glandifer (Fig. 30), fertiggestellt.

Posthon nebst Glandarlamelle werden verschieden entfaltet. In einigen Fällen (Schaf, Schwein) flacht er fast zur Unkenntlichkeit ab (Posthon humilis), und die Glandarlamelle wächst enorm in die Länge, um einen langen Vorhautschlauch zu erzeugen. In anderen Fällen erhebt er sich zapfenförmig, und die Glandarlamelle bzw. die Präputialhöhle bleibt kurz; Posthon grandis (Katze), Posthon pendulus (Affen, Mensch), Posthon medius (Meerschweinchen (Fig. 36), Maulwurf).



Idealer Medianschnitt durch Posthon und Damm eines männlichen Embryos von *Cavia cobaya* 8 cm Schstl. Vergr. 9:1. *A* Kotafter, *Cf* Schwellkörper, *Cu* Urogenitalkanal, *D* Damm, *d* Enddarm, *gl* Glandarlamelle, *gs* Eichel, *Ga* Glandarium, *M* Becken, *O* Eichelknochen, *op* Orificium praeputiale, *st* Hornstachel.

Das männliche Begattungsglied ist für die Dauer der geschlechtlichen Ruhe im Posthon glandifer verborgen, bei der Begattung dagegen nimmt die ganze Anlage die Erektionsform an. Man muß die beiden periodisch wechselnden Zustände, besonders auch die verschiedene Lage der morphologischen Elemente des Posthon eingehend bedenken, um den Stilcharakter der Säuger wirklich zu begreifen. Während die ruhende Eichel innerhalb des Posthon vom Vorhautschlauch gleich einer zylindrischen Scheide umfaßt ist, wird sie für die Begattung über die auf dem Gipfel des Posthon befindliche Öffnung (Ostium praeputiale) herausgeschoben, um die eigentliche Spitze des Posthon zu bilden, mag letzterer hoch oder niedrig sein.

Wenn die Erektionsstellung der Eichel herbeigeführt wird, stülpt sich der ruhende Vorhautschlauch in die gerade entgegengesetzte Form um, so daß er nicht mehr innerhalb, sondern außerhalb des Ostium praeputiale liegt und eine mehr oder weniger ansehnliche Verlängerung der Eichel bildet. Die Präputialwand dient also dazu, die Länge der Eichel während der Erektion auf das Doppelte oder mehr (Huftiere) zu steigern. Man kann das Verhältnis auch anders beschreiben und sagen: Während der geschlechtlichen Ruhe ist das Begattungsglied der Säuger in zwei, einander umfassende Stücke zerlegt. Das innere Stück, die Eichel im engen Sinne ist ein solider konischer Körper, das äußere Stück dagegen hat die Form einer zylindrischen Ringtasche und ist über das innere Stück herüber-

Idealer Längsschnitt durch Vulva und Damm eines weiblichen Schafembryos 14 cm Schstl. Vergr. 10:1. *a* After, *C* Clitoris, *Cl* Clitorium, *Cp* Process. clitor., *Ct* Tuber clitor., *ca* Canal. urogen., *D* Damm, *fi* Corp. fibros., *L* Clitorislamelle, *o* Orific. urogen., *r* Rektum, *s* Schwanz.

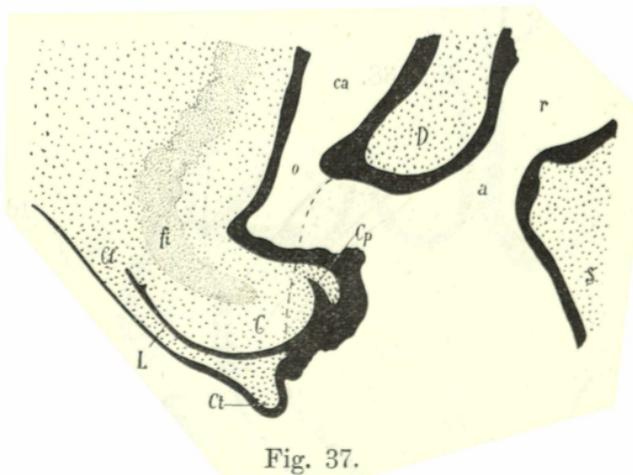


Fig. 37.

gezogen. Inneres und äußeres Stück verhalten sich etwa wie die beiden Teile eines einfachen Taschenfernrohres, das zusammengeschoben bequem in der Tasche getragen und erst zum Gebrauche auseinander gezogen wird.

Um das Begattungsglied aus der Ruheform in die Erektionsform zu bringen, ist ein besonderer Apparat, nämlich der Schwellkörper, Corpus fibrosum (Fig. 21, fi), notwendig, welcher den Dammschenkel des Urogenitalkanales umfaßt und wie eine Sprungfeder wirkt, indem er, durch Blutfüllung gestreckt, die Eichel über das Ostium praeputiale hinausdrängt sowie die Vorhaut umstülpt. Die ergiebige Ausdehnungsfähigkeit des Schwellkörpers leuchtet in vielen Fällen aus dem mehr oder weniger gekrümmten Verlauf des urogenitalen Dammschenkels (S-förmige Krümmung bei

Huftieren) und dem Vorkommen besonderer Rückziehmuskeln hervor.

Die Plastik weiblicher Embryonen entfernt sich frühzeitig vom männlichen Formenstil durch das weite Lumen des Urogenitalkanals, die Kürze seines Dammschenkels, die Bildung einer langgestreckten Urogenitalspalte an der analen Ecke der

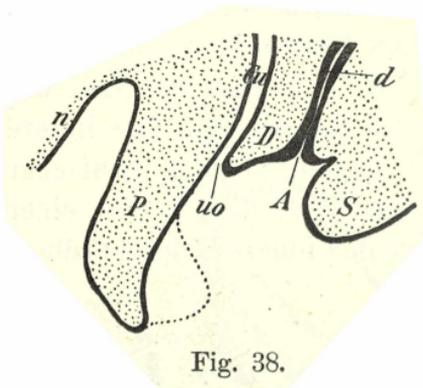


Fig. 38.

Idealer Medianschnitt durch Phallus und Damm eines weiblichen Embryos von *Cavia cobaya* 2,6 cm Schstl. Vergr. 17 : 1. *A* After, *Cu* Canalis urogenitalis, *D* Damm, *d* Enddarm, *n* Nabel, *P* Phallus, *S* Schwanz, *uo* Orificium urogenitale.

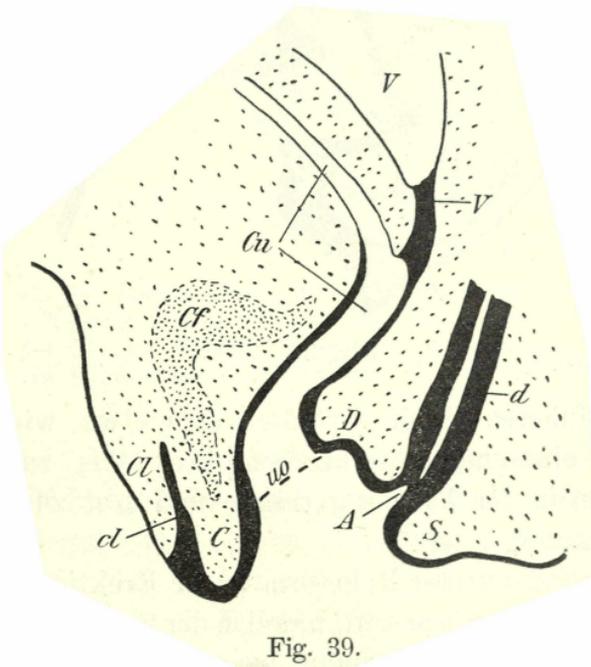


Fig. 39.

Idealer Medianschnitt durch die Vulva und Damm eines weiblichen Embryos von *Cavia cobaya* (39 Tage alt). Vergr. 18 : 1. *A* After, *C* Clitoris, *Cf* Corpus fibrosum, *Cl* Clitorium, *cl* Clitorislamelle, *Cu* Canalis urogenitalis, *D* Damm, *d* Enddarm, *S* Schwanz, *uo* Orificium urogenitale, *V* Vagina.

Uralplatte und durch den kurzen Damm (Fig. 22, 23). Das sexuelle Schicksal des Phallus wird von diesen Momenten sehr stark beeinflusst; denn obwohl homolog der Glandarlamelle eine ektodermale Clitorislamelle in die Phallusmasse einwuchert und einen kaudalen Bezirk derselben samt dem Phallusgipfel von der peripheren Hülle, dem Clitorium scheidet, ermangelt sie der

Kraft, das längliche Orificium urogenitale bzw. das Mündungsstück des Canalis urogenitalis gleich einer zylindrischen Scheide zu umfassen (Fig. 37, 40). Ihre klaffenden Seitenränder verwachsen niemals zur kaudalen Raphe. Durch Spaltung der Clitorislamelle wird zwar eine der Praputialhöhle vergleichbare Nische geschaffen, allein die darin geborgene Clitoris entspricht nur der oralen Hälfte der Glans und klebt als unscheinbares Körperchen an der oralen Wand des sagittal komprimierten Urogenitalkanales. Das Clitorium überwuchert endlich die Clitoris und

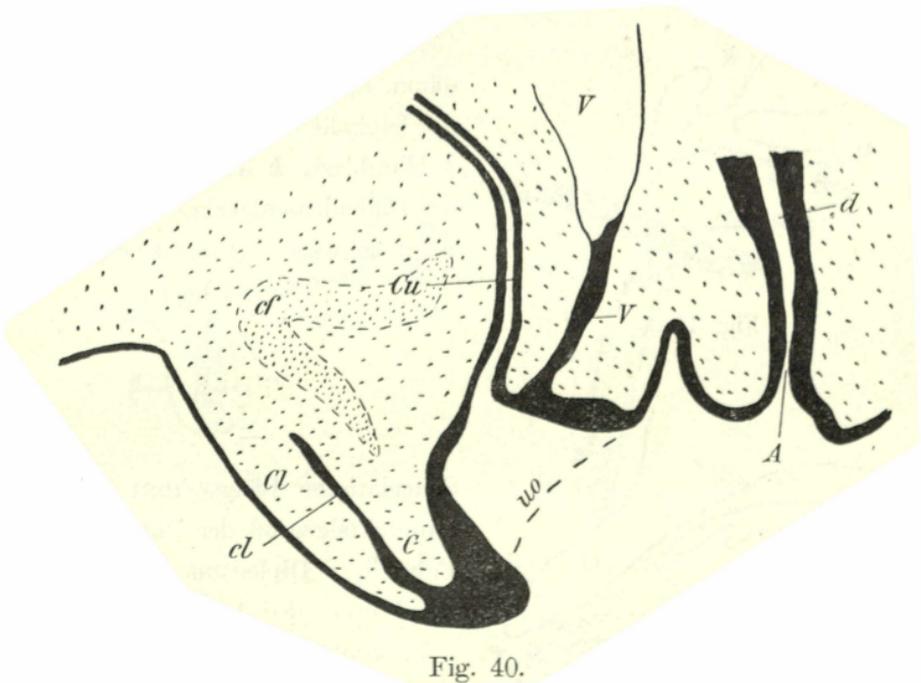


Fig. 40.

Idealer Medianschnitt durch Vulva und Damm eines weiblichen Embryos von *Cavia cobaya* (44 Tage alt). Vergr. 18 : 1.

erhebt sich auch seitlich von der Urogenitalpforte, so daß die Metamorphose des weiblichen Phallus einen langgestreckten niedrigen Wurfhügel, Vulva mit der schmalen Schamspalte, Rima pudendi erzeugt. Da der Dammschenkel des Urogenitalkanales sehr kurz bleibt, ist auch das Corpus fibrosum unbedeutend, jedoch oft in Windungen gelegt (Fig. 37, 40).

VI. Der Stilkontrast der Phallusentwicklung.

Wenn wir jetzt die amnioten Begattungsorgane vergleichend beurteilen, so ist eine allgemeine Ähnlichkeit insofern anzuerkennen, als für die Erreichung der Erektionsform jedesmal

eine Umstülpung erforderlich ist, jedoch durchaus verschieden erscheinen mir die morphologischen Elemente, welche umgestülpt werden.

Sehr einfach verläuft der Vorgang am paarigen Diphallus der Schlangen und Eidechsen, dessen schlauchartige Ruheform (*dp*) bei der Erektion in die umgekehrte Gestalt eines fingerartigen Körperanhanges (*dp₁*) verwandelt wird (Fig. 41).

Der unpaare Epiphallus der Ente (Fig. 42) besitzt wohl

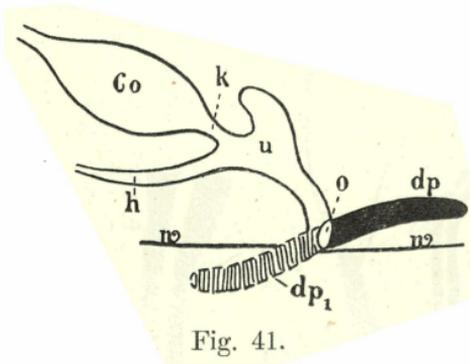


Fig. 41.

Schematischer Längsschnitt durch die Uralgegend eines Sauriers. *Co* Koprodäum, *dp* Diphallus in der Ruhelage, *dp₁* Diphallus in der Erektionsstellung, *h* Harnblase, *k* Kotrohr, *o* Öffnung des Diphallusschlauches, *u* Urodäum, *w* Bauchwand. (Plagiotrema nicht eingezeichnet.)

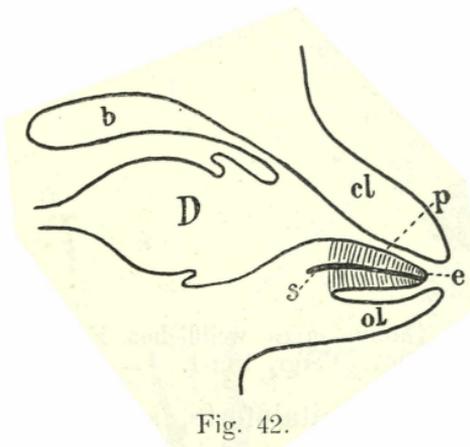
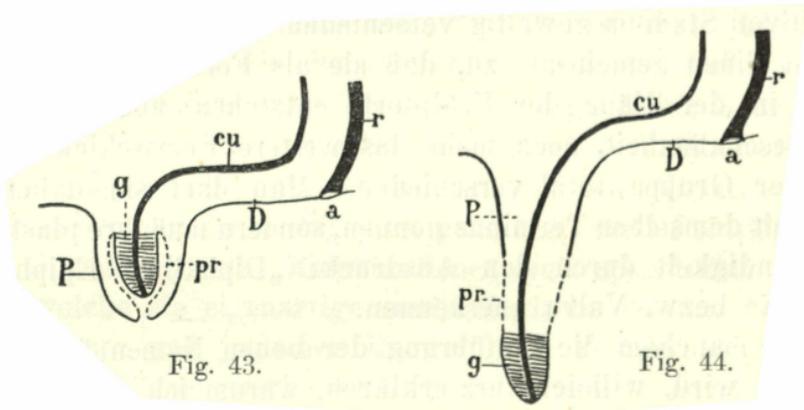


Fig. 42.

Schematischer Längsschnitt durch die Uroproktalgegend der Ente. *b* Bursa Fabricii, *D* Diplodäum, *e* Epiphallus, *ol*, *cl* orale und kaudale Hälfte des Proktalhöckers, *p* Proktodäum, *s* Blindschlauch des Epiphallus.

auch einen schlauchartigen Teil, nämlich den Blindschlauch (*s*) des Gipfels, der bei der Begattung in die umgekehrte Form eines konischen Gipfelfortsatzes übergeführt wird. Allein der Blindschlauch ist hier ein Bestandteil des soliden Epiphallus (*e*), welcher aus dem oralen Bezirke (*ol*) des Proktalhöckers (*ol*, *cl*) und der soliden Uralplatte des Urodäums als ein solides, mit einem Schwellkörper versehenes Gebilde entsteht und zum Zwecke der Erektion sehr stark gestreckt wird. Außerdem liegt der Epiphallus im Proktodäum (*p*) und ventral von der Uralpforte versteckt.

Das ruhende Begattungsglied (Fig. 43) der Säuger ist in drei Teilen zusammengeschoben, den äußerlich sichtbaren (freilich verschieden großen) Posthon glandifer (P) und die beiden darin verborgenen Stücke: Eichel (G) + Vorhautschlauch (pr). In der Erektionsform sind die drei Abschnitte hintereinander gelagert, so daß ein langer unpaarer Fortsatz der Bauchwand resultiert (Fig. 44). Hier liegt aber der in der geschlechtlichen Ruhe schlauchartig gestaltete Abschnitt gerade in der Mitte zwischen den beiden soliden Teilen, da die solide Eichel (G) den Gipfel, der solide Posthon (P) die Basis und der umgestülpte Vorhautschlauch (Pr) das Mittelstück bildet. Dazu kommt als



Schematische Längsschnitte durch Posthon und Damm eines Säugetieres. Fig. 43: Ruheform, Fig. 44: Erektionsform des Posthon. *a* Koftafter, *cu* Urogenitalkanal, *D* Damm, *g* Eichel, *P* Posthon, *pr* Vorhaut, *r* Enddarm.

weiteres, originelles Moment der Charakter des Posthon als eines selbständigen Vorsprunges der Dammgegend und seine topographische Entfremdung vom Koftafter.

Das sind nach meinem Urteile drei durchaus differente Formgedanken der Phallusanatomie, welche man nicht auseinander ableiten kann, besonders wenn man noch an die kontrastierenden Beziehungen des Phallus zum Urodäum denkt!

VII. Allgemeine Schlußfolgerung.

Die eben geschilderten Vorgänge bekräftigen das oben gefundene allgemeine Resultat. Sowohl in der Bildungsgeschichte des Enddarmes als in der Entwicklung der Begattungsorgane

herrschen die Formgesetze des Saurier-, Ornithen- und Mammartiles. Mag man den fertigen oder den in der Ausbildung begriffenen Zustand betrachten, der scharfe Stilgegensatz der drei Amniotengruppen ist jedem Auge offenbar. Wenn wir den gesamten Entwicklungsgang vom Zeitpunkte der ersten deutlichen Anlage des Phallus bis zur Vollendung des Zustandes, welcher die aktive Geschlechtstätigkeit ermöglicht, zusammenfassend nachdenken und alle morphogenetischen Merkmale zu einem anschaulichen und inhaltsreichen Stilbegriffe vereinigen, wird die Schärfe des Kontrastes noch deutlicher; denn die Begattungsorgane gewähren nicht einmal in der allerfrühesten Anlage eine allgemeine Ähnlichkeit. Sie sind vielmehr schon in ihrem primitiven Stadium gewaltig verschieden. Bloß die Eigenschaft kommt ihnen gemeinsam zu, daß sie als Fortsätze der Bauchwand in der Nähe der Uralpforte entstehen; aber ihre Lage und Beschaffenheit, noch mehr das weitere Formschicksal sind in jeder Gruppe total verschieden. Man darf sie daher gar nicht mit demselben Terminus nennen, sondern muß ihre plastische Selbständigkeit durch den Ausdruck: „Diphallus, Epiphallus, Posthon“ bezw. Vulva anerkennen.

Da manchem die Einführung der neuen Namen überflüssig scheinen wird, will ich kurz erklären, warum ich dieselben gebildet habe. Die allgemeine Neigung unserer Sprache, die Organe des Tierkörpers nach ihrer Tätigkeit zu bezeichnen, hat alle Differenzierungen in der Aftergegend der Amnioten „Begattungsglied“, „Penis“ oder „Phallus“ nennen lassen, weil sie bestimmt sind, den männlichen Samen zu übertragen. Obwohl nun die Namen vornehmlich die physiologische Ähnlichkeit der Gebilde ausdrücken, sind wir doch geneigt, aus dem gleichen Wortzeichen nicht bloß die Gleichartigkeit der Funktion, sondern auch eine weitgehende anatomische Übereinstimmung abzuleiten. Gerade im Gegensatze dazu hat meine morphogenetische Analyse gezeigt, daß der physiologische Effekt durch inhomologe, d. h. morphologisch ganz verschieden konstruierte Anhänge erreicht wird, daß neben der funktionellen Identität ein gewaltiger morphologischer Kontrast besteht, ausgesprochen in vielen embryologischen und dauernden Merkmalen, deren Gesamtheit erst den besonderen Stiltypus ausmacht. Das wollte ich durch die neuen Termini ausdrücken.

Ein richtiges Urteil wird also bloß nach eingehender Stilanalyse d. h. nach dem Bekanntwerden mit dem ganzen Kom-
plexe der Merkmale gewonnen. Nicht oberflächliche Betonung
der Ähnlichkeiten und Vernachlässigung der Unterschiede, wozu
die phylogenetische Denkweise so stark verleitet, sondern die
Bildung von anschaulichen und inhaltsreichen, d. h. eine sehr
große Zahl von genetischen Formmerkmalen umfassenden Stil-
begriffen kann den wissenschaftlichen Fortschritt über das
Wahngebilde der Deszendenz ermöglichen. Mit ein paar all-
gemeinen Schlagworten kommt man hier nicht weiter; es wird
ausdauernde und nachdenkliche Arbeit gefordert, um solche
Stilbegriffe zu produzieren. Wenn andere Organe in ähnlicher
Weise Bearbeitung finden, wird man immer mehr begreifen,
daß die Ausbildung der einzelnen Körperteile bei den Amnioten
verschiedenen Stilgesetzen folgt. Ich belege meine Behauptung
durch die heute übersichtlich vorgeführten Tatsachen. Die
Embryonalgeschichte des Urodäums und der Kopulationsaus-
wüchse zeitigt in jeder Stilklasse ganz bestimmte Formkomplexe
oder charakteristische Kombinationen von spezifischer Gestal-
tung, welche als eigenartige morphologische Größen nebenein-
ander stehen und jeglicher Rangordnung spotten, so daß man
weder von höher noch von tiefer stehenden Einrichtungen,
sondern bloß von andersartiger Differenzierung sprechen darf.
Es gibt keine denkbare Möglichkeit, die Formgebiete des Mam-
mar-, Ornithen-, Saurierstiles als Variationen einer gemeinsamen
Urform zu betrachten, weil der unterscheidenden Merkmale zu
viele sind, und weil dieselben in jeder Stilklasse ganz originelle,
plastische und topographische Erfindungen darstellen.

Wenn trotzdem einer seiner phylogenetischen Neigung die
Zügel schießen läßt, um über die Beschaffenheit der Kloake
und der Kopulationsanhänge bei früheren Vorfahren zu speku-
lieren, so muß er annehmen, es habe eine Zeit gegeben, da
die Ahnen der Säuger, der Vögel etc. anstatt der heute
während der Embryonalzeit einander folgenden Formeigen-
schaften andere und einfachere besaßen. Aber sobald ich
genaueren Aufschluß verlange, wird er verstummen, da er
nicht imstande ist, sich selbst eine anschauliche Vorstel-
lung von dem Aussehen eines „Prourodäum“ oder eines „Pro-
phallus“ zu bilden. Gerade die Nichtanschaulichkeit der

Organisation hypothetischer Vorfahren hat mich zu einem Gegner der Modetheorie gemacht, und meine Opposition hat sich im Laufe meiner Spezialstudien nur verschärft. Die Behauptung, der Enddarm habe früher andere Formen besessen als heutzutage, ermangelt nach meinem Urteile jedes Erklärungswertes; sie macht mir den gegenwärtigen Stilcharakter des Urodäums u. s. w. nicht klar. Letzteren zu ergründen reicht unsere Beobachtungsgabe und das Untersuchungsmaterial aus, jedoch über Formen eines Organs in grauer Vergangenheit, welche niemand sehen kann, vermag der exakte Forscher nicht zu reden. Wir finden jetzt nur recht verschiedene Beispiele der Darm- und Phallusdifferenzierung bei den Amnioten. Der schroffe Stilkontrast derselben berechtigt uns nicht zu der Annahme, daß früher eine größere Ähnlichkeit bestanden habe.

Dem individuellen Geschmack bleibt es freilich unbenommen, für sich die Ähnlichkeit in seiner Phantasie auszumalen; dann arbeitet aber nicht der Naturforscher, sondern ein Naturphilosoph, der subjektiven Meinungen nachhängt, ohne daß er die Macht hätte, andere zu zwingen, seine Ansicht anzunehmen, während ich in der sicheren Lage bin, Sie alle zur Anerkennung meiner Darstellung zu veranlassen, weil ich die tatsächlichen Präparate vorlege und Ihnen sage: Sehen Sie die Objekte an, Sie können daran nichts Anderes ablesen, als ich gesehen habe.

VIII. Über die Homologie der sexuellen Differenzierung.

Während der langjährigen Studien über das Heranwachsen der äußeren Genitalien habe ich erkannt, daß bisher die Ähnlichkeit in der Entwicklung zwischen männlichen und weiblichen Individuen weit überschätzt wurde; die sexuelle Modellierung des Phallus und des Dammes bedeutet im Widerspruche zur landläufigen Ansicht eine Steigerung von Inhomologieen. Schon die Anfangsform des Phallus trägt unerwartet wenig homologe Zeichen, nämlich die Uralplatte, den Dammschenkel des Canalis urogenitalis, und später die ektodermale Glandar- bzw. Clitorislamelle. Die sexuelle Metamorphose geht von hier auf divergenten Bahnen nach physiologisch und morphologisch entgegengesetzten Polen, wie die folgende Tabelle übersichtlich zeigt.

Männliche Embryonen.

Glandarlamelle zylindrisch mit kaudaler Raphe.

Glandarlamelle scheidet die zentrale Eichel vom peripheren Glandarium.

Durch Spaltung der Glandarlamelle entsteht die Präputialhöhle mit kreisförmigem Querschnitte.

Die Eichel umfaßt das Endstück des Canalis urogenitalis.

Orificium urogenitale rund und enge an der Eichelspitze.

Männlicher Schamhügel, Posthonglandifer, mit Eichel und Vorhauttasche.

Dammschenkel (Pars cavernosa) des Canalis urogenitalis lang und eng.

Corpus fibrosum lang und wenig gekrümmt.

Weibliche Embryonen.

Clitorislamelle, halbrinnenförmig, kaudal klaffend.

Clitorislamelle scheidet die Clitoris halbseitig vom Clitorium.

Durch Spaltung der Clitorislamelle entsteht die Clitorisnische mit halbkreisförmigem Querschnitte.

Die Clitoris liegt der oralen Wand des Canalis urogenitalis an.

Orificium urogenitale länglich, sehr erweiterungsfähig.

Weiblicher Wurfhügel, Vulva, mit Clitoris und sagittaler Schamspalte.

Dammschenkel des Canalis urogenitalis weit und kurz.

Corpus fibrosum kurz, oft vielfach gewunden.

Es findet also während der Embryonalentwicklung zu Mann und Weib wirklich eine Verstärkung von morphologischen Gegensätzen statt. Die in der frühen embryonalen Phase, nach Abtrennung des Analrohres und Afterdammsplateaus vorhandene Übereinstimmung des Phallus weicht allmählich größeren, sexuell dimorphen Kontrasten, und das endgültige Resultat verbietet fast von Ähnlichkeit zu sprechen. Wenn man die entgegengesetzte Leistung beider Geschlechter bedenkt, läßt sich einigermaßen begreifen, warum Bruder und Schwester desselben Wurfs eine so verschiedene Plastik durchlaufen; denn die Struktur des männlichen und weiblichen Schamhügels steht in enger morphologischer wie physiologischer Korrelation, da bei der Begattung der weibliche Teil die Röhre bildet, in welcher das männliche Glied gleich einem Spritzenstempel bewegt wird. Aber die Reinheit der kopulatorischen Wechselbeziehung ist

dadurch getrübt, daß am weiblichen Urogenitalkanal und Wurfhügel außerdem der Geburtsakt mit seinen mechanischen Anforderungen abläuft. Daraus läßt sich das Klaffen der Clitorislamelle und die Erweiterungsfähigkeit des Canalis urogenitalis leicht verstehen, Eigenschaften, welche für den Begattungsakt nicht unbedingt erforderlich wären. Ihre morphogenetischen Anzeigen klingen schon in sehr früher Embryonalzeit an und lassen die manchmal ausgesprochene Vermutung, daß ein zwitteriges Stadium den Ausgangspunkt der Entwicklung bilde, hinfällig erscheinen.

In unserer Gesellschaft ist die eben erörterte Frage schon einmal, und zwar gerade vor einem Jahrhundert, behandelt worden¹⁾. Am 2. Juli 1808 las nämlich das Ehrenmitglied der Sozietät Joh. Christian Rosenmüller²⁾, Professor der Anatomie und Chirurgie zu Leipzig, einen Aufsatz über die „Analogie der männlichen und weiblichen Geschlechtsteile“ vor, um auf etliche von ihm zuerst bemerkte übereinstimmende Eigenschaften derselben hinzuweisen und zur weiteren Untersuchung dieses dunkeln Gegenstandes zu veranlassen. Entwicklungsgeschichtliche Forschungen hat Rosenmüller freilich nicht angestellt, seine Gedanken gründen sich bloß auf die Untersuchung der Hypospadiæi oder der „Subjekte mit gespaltener, vielmehr verkürzter Harnröhre“, weil „die Betrachtung abnormer Gebilde uns nicht selten zur Erkenntnis des Weges leite, den die Natur bei ihren gesetzmäßigen Wirkungen einschlägt.“ Wenn Ackermanns³⁾ Ansicht, daß die Geschlechtsteile in der frühesten Periode der Entwicklung weder männlich noch weiblich sind, richtig sei, müsse „eine große Ähnlichkeit oder Übereinstimmung zwischen den Teilen stattfinden, die das männliche oder weibliche Geschlecht bezeichnen.“ Rosenmüller zählte folgende Belege seines Schlusses auf:

1. Beim Embryo sei die weibliche Rute von der männlichen der Größe nach kaum unterschieden; es gebe Beispiele genug, wo ausgezeichnete Dürftigkeit der männlichen Rute und

¹⁾ Abhandl. d. phys. med. Sozietät Erlangen I. Bd. S. 47—51. 1810.

²⁾ Geboren als Sohn eines Pfarrers zu Heßberg bei Hildburghausen, studierte 1792—1794 in Erlangen Medizin und entdeckte damals die nach ihm benannte Höhle bei Muggendorf in der fränkischen Schweiz.

³⁾ J. F. Ackermann, *Infantis androgyni historia et ichnographia*. Jenae 1805.

bedeutende Größe der weiblichen Rute den Unterschied der Größe völlig aufheben.

2. Bedeutender sei der Unterschied der Form, weil die weibliche Rute nur an ihrem oberen Umfange von der Vorhaut bedeckt und nicht wie beim männlichen Geschlechte an der Eichel durchbohrt ist. Allein auch dieser Unterschied werde bei den Hypospadias nach dem verschiedenen Grade der Mißbildung beinahe ganz aufgehoben. Bei einem geringeren Grade der Mißgestaltung sei die Eichel nicht durchbohrt, sondern die Mündung der verkürzten Harnröhre hinter und unter der Eichel sichtbar. Bei dem mittleren Grade der Mißbildung sei die Mündung der noch mehr verkürzten Harnröhre an der Wurzel der Rute sichtbar. Im Extreme erstrecke sich die Spaltung der verkürzten Harnröhre bis zum Hodensack, der beinahe bis an den Damm geteilt ist. „Man hat Fälle gesehen, wo jede von den durch eine Spalte getrennten Abteilungen des Hodensackes ihren Hoden enthielt. Es sind aber auch Fälle bekannt, wo die in der Bauchhöhle zurückgebliebenen Hoden die beiden, durch eine Spalte getrennten Abteilungen des Hodensackes leer ließen, und wo in der Tiefe dieser Spalte die Mündung der Harnröhre verborgen war, wo also die größte Ähnlichkeit mit den weiblichen äußeren Geschlechtsteilen stattfand.“

3. Die Scheide gleiche der männlichen Harnröhre; er bemerkt besonders die Übereinstimmung der Muskeln: „wie der Constrictor cunni die Scheide umgibt, so umgibt der *M. bulbocavernosus* die männliche Harnröhre.“

4. „Die Prostata habe völlig die Form und auch beinahe die Festigkeit wie der Uterus. So wie dem Uterus die Tubae Fallopii anhängen, so stehen auf ähnliche Weise die Samenbläschen mit der Prostata in Verbindung; so wie durch das *Lig. ovarii* die Ovaria mit dem Uterus in Verbindung seien, so seien auf ähnliche Weise die Hoden durch das weit längere *Vas deferens* mit der Prostata verbunden.

5. Die Ähnlichkeit der Hoden mit den Ovarien erkannten schon die Alten, wenn sie die Ovarien *Testes muliebres* nannten. Er vermutet, daß das Ovarium eine noch nicht genug erkannte, dem Hoden ähnliche Struktur habe.

Diese Art zu vergleichen wird bei manchem Lächeln und

das Gefühl, wie herrlich weit wir es gebracht, erwecken. Ich habe aber auf die Stelle in den ältesten Akten unserer Gesellschaft nicht zu diesem Zwecke aufmerksam gemacht. Meine Absicht war vielmehr, die Selbstkritik anzuspornen, indem ich an einem weit zurückliegenden Beispiele zeigte, zu welchen Fehlern das übertriebene Suchen nach Ähnlichkeit und Übereinstimmung führen kann. Gegen diese Krankheit ist die moderne Zeit noch nicht gefeit. Mir will es sogar scheinen, als hielten es, verführt durch die Leitsätze der Deszendenztheorie, sehr viele Gelehrte für die vorwiegende Pflicht, die Ähnlichkeiten hervorzukehren und gegenüber den zugleich bestehenden Unterschieden eine Vogelstraußpolitik zu treiben, während doch die gerechte Abwägung der nebeneinander vorkommenden, homologen und inhomologen Charaktere unser ideales Ziel sein muß.

Eine sehr gute Kritik des von Rosenmüller und manchem neueren Forscher begangenen Fehlers ist übrigens von einem unbekanntem Verfasser in der Hallischen Literaturzeitung 1811¹⁾ ausgesprochen worden. Dort heißt es: „Ein nüchterner Physiologe wird der zu weit getriebenen Analogie im Baue und der Funktion der weiblichen Geschlechtsteile mit den männlichen nicht Beifall geben. Wem fällt nicht dabei unwillkürlich die Anatomie des Gehirnes ein, welche sich vormals in ähnlichen Analogien gefiel und jetzt verspottet wird. Hat die Clitoris weiter einige Ähnlichkeit mit der männlichen Rute, als daß sie länglich und vorn etwas kulbicht ist, wie diese? Wo ist die innere, funktionelle Ähnlichkeit beider?“

J. F. Meckel²⁾, Professor der Anatomie, Zoologie und Physiologie in Halle, fühlte sich durch diese Bemerkung getroffen und erwiderte, die Ähnlichkeit zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtsteilen sei wahrlich von der Art, daß man in keiner übermäßig nach Analogien haschenden Zeit zu leben brauche, um sie aufzufinden. Die Aufstellung von Analogien sei als eines der interessantesten Geschäfte des

1) Hallische Literaturzeitung 1811, Nr. 333, S. 754 in der Rezension des Jörgschen Handbuches der Krankheiten des menschlichen Weibes.

2) Beiträge zur vergleichenden Anatomie II. Bd., 2. Heft, S. 166—170. Leipzig 1812.

Anatomen und Physiologen anzusehen. Durch sie allein erhöhen sich beide Disziplinen über trockene Nomenklatur, leere Gedächtnislast, mechanische Erklärungsweisen, bloß teleologische Ansichten. Nur die Vergleichung sei der Weg, zu Bildungsgesetzen zu gelangen. Wer aber unbefangen erwägt, was Meckel mit dem einleuchtenden theoretischen Satze geleistet hat, und wie viel unmögliche Vergleiche er gezogen hat, wird einsehen, daß nicht das Suchen von Ähnlichkeiten um jeden Preis, sondern der besonnene Vergleich, d. h. die unparteiische Berücksichtigung der gemeinsamen wie der unterscheidenden Formmerkmale oder, wie ich sage, die stilistische Würdigung des Tierkörpers die wissenschaftliche Einsicht fördert. Diese Maxime war der Leitstern meiner Untersuchungen!

Inhaltsverzeichnis der im morphologischen Jahrbuche erschienenen Studien über Phallus und Kloake der Amnioten.

Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXX. 1902.

	Seite
I. Die Eidechsen und Schlangen von P. Unterhössel . . .	541
II. Die Schildkröten und Krokodile von K. Hellmuth . . .	582
III. Die Vögel von C. Pomayer	614
IV. Die Säugetiere von A. Fleischmann	653
V. Die Stilistik des Urodäum und Phallus bei den Amnioten von A. Fleischmann	666
1. Fortsetzung. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXII. 1903.	
VI. Kloake u. Phallus des Schafes u. Schweines von J. Schwarz- trauber	23
VII. Historisch kritische Betrachtungen von A. Fleischmann .	58
VIII. Die Stilistik des Urodäum von A. Fleischmann	97
2. Fortsetzung. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXIV. 1905.	
IX. Die äußeren Genitalien des Schafes von J. Böhm	248
3. Fortsetzung. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXV. 1906.	
X. Die Teilung der Kloake bei <i>Cavia cobaya</i> von H. Dimpfl .	17
XI. Das Analrohr des Schafes von J. Schwarztrauber . . .	65
4. Fortsetzung. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXVI. 1906.	
XII. Bau und Entwicklung der äußeren Genitalien bei <i>Cavia cobaya</i> von C. Gruber	1
5. Fortsetzung. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXVI. 1906.	
XIII. Die äußeren Genitalien des Schweines von W. Dürbeck .	517
XIV. Die äußeren Genitalien der Hauskatze von W. Dürbeck .	544
XV. Tabellarische Übersicht der Genitalentwicklung bei Säuget- tieren von W. Dürbeck	655
XVI. Die Stilcharaktere am Urodäum und Phallus von A. Fleisch- mann	570

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Physikalisch-Medizinischen Sozietät zu Erlangen](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Fleischmann Albert

Artikel/Article: [Das allgemeine Resultat meiner Phallusstudien 358-389](#)