

DIE MORPHOLOGIE DER WIRBELTIERE.

VON
ERNST GAUPP.

I. Einleitung. Klassifikation.

Unter der Bezeichnung Wirbeltiere (*animaux à vertèbres*) faßte der als ein Einleitung.
Begründer der Abstammungslehre berühmt gewordene französische Natur- Klassifikation.
forscher Jean Lamarck am Ende des 18. Jahrhunderts die vier oberen Klassen Linnés, Fische, Amphibien, Vögel, Säuger, zusammen und stellte sie den übrigen tierischen Organismen, den Wirbellosen (*animaux sans vertèbres*) gegenüber. Diese Einteilung ist auch heute noch vielfach als kurz und bequem in Gebrauch, wenn man sich auch darüber klar ist, daß die beiden so geschaffenen Gruppen recht ungleichwertig sind. Die systematische Übersichtstabelle auf S. 185 läßt das deutlich hervorgehen: sie führt die „Vertebrata“ nur als Stamm der Chordonia (Chordatiere) auf und stellt diesen letzteren Tierkreis oder Typus, der außerdem noch die Stämme der Acrania (Kopfflosen) und der Tunicata (Manteltiere) umfaßt, elf anderen Typen als einigermaßen gleichwertigen zwölften gegenüber. Im zoologischen System nehmen somit die Wirbeltiere nur eine verhältnismäßig bescheidene Stellung ein, und die Untergruppen, Klassen und Ordnungen, die man in ihnen unterscheidet, können den verschiedenen Typen der „Wirbellosen“ nicht als gleichwertig erachtet werden.

Auch die Beziehungen der Wirbeltiere zu den beiden anderen Stämmen, mit denen sie zu dem Typus der Chordatiere vereinigt werden, sind noch recht verschieden. Das einigende Band, das alle drei umschlingt, ist der Besitz der Rückensaite (*Chorda dorsalis*); abgesehen davon aber weicht die Organisation der Manteltiere von der der Wirbeltiere doch recht erheblich ab, während zwischen den letzteren und dem Amphioxus (dem Hauptvertreter der Kopfflosen) bei allen Verschiedenheiten doch eine viel größere Annäherung besteht, die denn auch dazu geführt hat, den Amphioxus als Urwirbeltier zu bezeichnen und aufzufassen. Gewiß ist diese Auffassung stark einzuschränken; vieles in der Organisation des Lanzettfischchens beruht offenbar, wie anderwärts schon gesagt wurde, auf Rückbildung, anderes erscheint ganz einseitig ausgebildet, so daß ein Anschluß der typischen Wirbeltierzustände an die Einrichtungen beim Amphioxus unmöglich ist. Auf der anderen Seite bestehen aber doch auch wieder manche Übereinstimmungen, die die Einreihung der Acrania unter die Wirbeltiere rechtfertigen können. Somit lassen sich die lebenden Wirbeltiere zunächst in die zwei großen Hauptabteilungen der Acrania (Kopf- oder Schädellosen) und der Craniota (Kopf- oder Schädeltiere) einteilen. Unter den Craniota bilden die Cyclostomata (Rundmäuler, z. B. Neunaugen) eine

durch ihr rundes Saugmaul gekennzeichnete Gruppe, der die übrigen Formen als Gnathostomata (Kiefermäuler, mit herabklappbarem Unterkiefer) gegenüberstehen. Die Kiefermäuler zerfallen weiter in die 5 Klassen der Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger, von denen die letzten drei als Amniota (Amniontiere, die bei der Entwicklung ein Amnion bilden) den Rundmäulern, Fischen und Amphibien als den Anamnia (Amnionlosen) gegenübergestellt werden. Unter den Fischen werden die Knorpelflosser oder Selachei (Haie, Rochen, Chimaeren), Ganoidei (Ganoinschupper, z. B. Störe, Lepidosteus u. a.), Teleostei (Knochenfische, die Mehrzahl der jetzt lebenden Fische), Dipnoi (Doppelatmer) unterschieden; die Amphibien zerfallen in die Urodela (geschwänzte Amphibien, Schwanzlurche), Anura (schwanzlose A.) und Apoda (fußlose A., Blindwühlen); die Reptilien in Rhynchocephala (Brückenechsen), Sauria (Echsen), Ophidia (Schlangen), Crocodilia (Krokodile) und Chelonia (Schildkröten). Die Unterabteilungen der Vögel besitzen für unsere Zwecke geringere Bedeutung. Unter den Säugern ist zunächst die Gruppe der eierlegenden Monotremata (Kloakentiere) und die der Marsupialia (Beuteltiere) abzusondern; beide werden als Aplacentalia (Placenta-lose) den Placentalia (Placentaltieren) gegenübergestellt, welche letztere wieder in eine große Anzahl einzelner Ordnungen zerfallen (Insektenfresser, Flattertiere, Raubtiere, Flossenfüßer, Zahnarme, Nager, Waltiere, Klippdachse, Rüsseltiere, Paarhufer, Unpaarhufer, Meerkühe, Halbaffen, Affen, Mensch).

Wie schon gesagt, sind diese Untergruppen der Wirbeltiere, denen sich in allen Klassen noch zahlreiche ausgestorbene Ordnungen anreihen, anders zu betrachten als die der „Wirbellosen“; sie zeigen nicht so weit voneinander verschiedene Organisationszustände wie jene, sondern lassen deutlicher den gemeinsamen Grundplan als Zeichen engerer verwandtschaftlicher Zusammengehörigkeit erkennen. Infolgedessen erscheint es hier angezeigt, statt die einzelnen Gruppen morphologisch zu charakterisieren, zunächst eine kurze Übersicht über die wichtigsten allgemeinen morphologischen Merkmale der Wirbeltiere zu geben und dann eine besondere Betrachtung der einzelnen Organsysteme anzuschließen. Eine derartige Behandlung rechtfertigt dann auch kurze Hinweise auf die biologische, funktionelle Bedeutung der morphologischen Einrichtungen.

II. Allgemeine Morphologie der Wirbeltiere.

Allgemeine
Morphologie
der
Wirbeltiere.

Der Name „Wirbeltiere“ ist, wenn man darunter Tiere mit einer gegliederten Wirbelsäule versteht, nicht ganz zutreffend, denn nicht nur das Lanzettfischchen, dessen Beziehung zu den Wirbeltieren eine mehr lose ist, sondern auch Formen, die ganz zweifellos zu den Wirbeltieren gerechnet werden müssen, wie die Rundmäuler, manche Ganoinschupper sowie die Doppelatmer, besitzen keine gegliederte Wirbelsäule, sondern als Grundlage des Rumpfskeletts eine ungegliederte Rückensaite oder Chorda dorsalis. Es ist eben ein ganzer Komplex von Merkmalen, der das „Wirbeltier“ kennzeichnet. Einige derselben, von allgemeinerer Bedeutung, sind zunächst zu betrachten.

Wie die meisten Wirbellosen, so sind auch die Wirbeltiere bilateral symmetrisch gebaut, d. h. ihr Körper kann durch eine die vordere und die hintere Mittellinie miteinander verbindende Symmetrie- oder Medianebene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt werden (s. auch S. 181). Freilich gilt diese bilaterale Symmetrie am ausgebildeten Tier nur für die äußere Form des Körpers, d. h. vor allem für die an der Herstellung derselben besonders beteiligten Organe des animalen Lebens, der Bewegung (Skelett und Muskulatur) und der Sinnesempfindung; diese finden wir entweder paarig, rechts und links von der Mittellinie angeordnet und von spiegelbildlich gleicher Form, oder unpaar in der Mittellinie gelagert, aber aus zwei symmetrischen Hälften zusammengesetzt. Dagegen weisen die im Innern des Körpers untergebrachten Organe des vegetativen Lebens (der Ernährung im weitesten Sinne, also die Organe des Darm-, Atmungs-, Gefäßsystems, dazu die Organe des Harn- und Geschlechtssystems) vielfach eine asymmetrische Anordnung auf, wie denn bekanntlich beim Menschen die Leber wesentlich der rechten, Herz, Magen und Milz wesentlich der linken Seite angehören. Indessen ist hierzu gleich zu bemerken, daß auch diese Störung der Symmetrie nicht von Anfang an und nicht überall in gleichem Maße vorhanden ist: je weiter wir in der Entwicklungsgeschichte zu jüngeren Stadien zurückgehen, um so mehr sehen wir auch für die vegetativen Organe das Gesetz der bilateralen Symmetrie Geltung besitzen, und die niedriger stehenden Wirbeltiere lassen im allgemeinen auch im erwachsenen Zustand jenes Gesetz noch deutlicher erkennen. Wo aber wirklich auffallendere Asymmetrie besteht, da ist sie erst sekundär entstanden: die junge Flunder ist ein durchaus symmetrisches Fischchen, und erst nachträglich kommt die bekannte Ungleichheit ihrer beiden Seiten zur Ausbildung.

Die bilaterale Symmetrie ist eins der wichtigsten Bildungsgesetze, die den Bau des Wirbeltierkörpers beherrschen; ihre Zweckmäßigkeit liegt darin, daß durch gleiche Verteilung der Kräfte, Lasten und Widerstände auf beiden Seiten des Körpers am sichersten eine leichte geradlinige Vorwärtsbewegung erzielt wird. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es auch verständlich, daß im Innern des Körpers nicht volle formale Symmetrie herrscht: eine gleiche Verteilung der Gewichtsmassen kann ja trotzdem erreicht werden. Daß tatsächlich ein Zusammenhang zwischen der Lokomotion und der symmetrischen Form besteht, darauf weisen mancherlei Erscheinungen hin, so die schon erwähnte Asymmetrie der Flachfische (Flunder, Steinbutt, Seezunge), die sich in dem Maße ausbildet, als das anfangs ganz symmetrische Fischchen seine freischwimmende Lebensweise aufgibt und dazu übergeht, sich mit einer Seite auf den Boden des Meeres zu legen, hier, in Ruhe verharrend, auf Beute zu lauern und fast nur noch zur Gewinnung solcher oder zur Rettung des eigenen Lebens von seiner Bewegungsfähigkeit Gebrauch zu machen. Im ganzen ist äußere Asymmetrie bei Wirbeltieren recht selten, innere häufiger; außer den schon angedeuteten Ungleichheiten der Lagerung namentlich der Organe des Darmsystems wären zu nennen die Verkümmernng des rechten Eierstockes bei den

Vögeln, die mit der Form des Körpers in Zusammenhang stehende Verkümmern der linken Lunge bei manchen Schlangen u. a.

Rückensaite. Gemeinsam ist weiterhin allen Wirbeltieren der Besitz einer Rückensaite (*Chorda dorsalis*), die entweder das ganze Leben hindurch erhalten bleibt oder nach kurzem embryonalem Bestand der gegliederten Wirbelsäule Platmacht. Ihr Besitz weist, wie schon gesagt, auf verwandtschaftliche Beziehungen der Wirbeltiere zu den Manteltieren unter den Wirbellosen hin. Dorsal (d. h. rückenwärts) von ihr liegt stets das Nervenrohr (Rückenmark und Gehirn), ventral (d. h. bauchwärts) die Leibeshöhle mit den Organen des vegetativen Lebens: dem Darmrohr und seinen Anhangsgebilden, sowie den Organen der Atmung, des Harn- und Geschlechtssystems.

Metamerie. Eine wichtige Rolle in der Morphologie des Wirbeltierkörpers spielt weitere seine Metamerie, d. h. seine Zusammensetzung aus einzelnen hintereinander gelegenen und unter sich nach gleichem Plane gebauten „palillogen“ Segmenten oder Metameren (s. auch S. 182). Beim erwachsenen Tier in der äußeren Form nicht mehr erkennbar, sondern meist nur noch im Gebiete des Rumpfes in der Anordnung der Muskeln, der Nerven und Gefäße sowie der stützenden Skeletteile zum Ausdruck kommend, tritt sie bei der embryonalen Anlage des Körpers, und zwar nicht nur des Rumpfes, sondern auch eines Teiles des Kopfes sowie der Extremitäten um so deutlicher hervor und erweist sich damit als ein für die Morphologie der Wirbeltiere besonders wichtiges Gestaltungsprinzip. Diese metamere Gliederung nimmt ihren Ausgang vom Mesoderm, das beim Amphioxus in seiner ganzen Ausdehnung, also sowohl in seinem dorsalen wie in seinem ventralen Abschnitt, in eine Anzahl hintereinander gelegene Säckchen zerfällt, während bei den Kranioten nur sein dorsaler Teil in solche Segmente („Ursegmente“) zerlegt wird, sein ventraler Teil dagegen im ganzen Rumpfgebiet unsegmentiert bleibt (s. den Abschnitt über Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere). Demzufolge ist die Leibeshöhle, die durch Auseinanderweichen des ventralen Mesoderms in ein viscerales und ein parietales Blatt zustande kommt, bei den Kranioten von vornherein einheitlich, unsegmentiert, während sie beim Amphioxus zu einem einheitlichen Raum erst durch Schwund der ursprünglichen trennenden Scheidewände zwischen den ventralen Abschnitten der Mesodermsegmente wird. Die Zerfällung des dorsalen Mesoderms in hintereinander gelegene Segmente ist ein Vorgang, der auch bei den Kranioten nicht auf den Bereich des Rumpfes beschränkt bleibt, sondern sich in das Kopfgebiet fortsetzt, das später zum Kopfe wird. Wieviel Mesodermsegmente dem Kopfe zuzuzählen sind, ist noch strittig, tatsächlich ist diese Zahl wohl auch bei den einzelnen Formen verschieden. Nur der vorderste Teil des Kopfes wird als ein von jeher und stets ungegliederter Abschnitt des Körpers angesehen. Im Kopfgebiete macht sich aber noch eine besondere Art der Segmentierung bemerkbar, die im Rumpfgebiete fehlt: durch die vom Darm aus allpaarige Ausstülpungen entstehenden Schlundtaschen, die bis zum Ektoderm vordringen und sogar nach diesem hin durchbrechen können, wird auch das ventrale Mesoderm dieses Gebietes in einzelne hintereinander gelegene Ab-

schnitte zerlegt: der vorderste Teil der Leibeshöhle wird jederseits in eine Anzahl Kopfhöhlen gegliedert, die bald ihren Hohlraum verlieren. Diese Gliederung (Branchiomerie) deckt sich aber nicht mit der Metamerie des dorsalen Mesoderms.

Somit nimmt die Gliederung des Wirbeltierkörpers von der Gliederung des Mesoderms ihren Ausgang. Da sich nun aus der Wand der Rückensegmente die willkürliche Muskulatur entwickelt, so stellt diese, um mit O. Hertwig zu reden, das am frühzeitigsten segmentierte Organsystem der Wirbeltiere dar, und diese Gliederung der dorsalen Rumpfmuskulatur (Myomerie) ist wohl die direkte Ursache einer segmentalen Anordnung der peripheren Nervenbahnen. Aber noch für ein anderes Organsystem ist die primäre Metamerie des Mesoderms die Grundlage einer gleichfalls metameren Entstehung: für das Exkretions-system. Auch die Kanälchen der Vor- und der Urniere, die vom Mesoderm aus entstehen, sind metamer angeordnet, wie das später noch genauer zu besprechen sein wird. Die metamere Gliederung des Skelettes im Gebiete des Rumpfes ist als eine sekundäre Folge der Gliederung der Muskulatur zu betrachten.

In der äußeren Form des erwachsenen Tieres ist der innere metamere Bau Äußere Form. meist freilich nicht erkennbar. Um so sinnfälliger macht sich an dieser die Einteilung des Gesamtkörpers in einen Kopf, einen Rumpf — der sehr gewöhnlich in einen Schwanz fortgesetzt ist — und Gliedmaßen (Extremitäten) bemerkbar. Der Kopf, dessen hinterer Abschnitt sich nach seiner Entstehung und seinem Bau als besonders umgewandelter Teil des Rumpfes zu erkennen gibt, ist der Sitz des Gehirnes, d. h. des Hauptteiles des Zentralnervensystems, sowie der Haupt-Sinnesorgane (Seh-, Geruchs-, Gehörorgan) und enthält ferner den Eingang und Anfang der Nahrungs- und Atmungsorgane (Mundöffnung, Mundhöhle); der Rumpf umschließt in seinem bis zum After reichenden Abschnitt die Leibeshöhle mit den von ihr geborgenen Organen, während sein hinterer Endabschnitt als Schwanz eine wichtige Rolle als Bewegungsorgan spielen kann (bei Fischen besonders, aber auch bei zahlreichen höheren Wirbeltieren). Ein besonderer verjüngter Abschnitt des Rumpfes, in den sich die Leibeshöhle nicht fortsetzt, vermittelt vielfach als Hals die Verbindung des letzteren mit dem Kopf und schafft diesem die Möglichkeit zu freierer Bewegung. Er beginnt erst von den Reptilien an sich schärfer zu sondern, erreicht bei den Vögeln eine ganz besondere Ausdehnung und kann gelegentlich auch wieder unterdrückt werden, wie bei den Walen, wo die Aufgabe des Kopfes, als Wasserbrecher zu dienen, die Einschaltung eines beweglichen Kopfstieles verbietet.

Zur Verbreiterung oder richtiger Erhöhung des Körpers zwecks leichterer Unpaare Flossen. Erhaltung des Gleichgewichtes dienen bei den Fischen unpaare (mediane) Flossen, die als Rücken-, Schwanz- und Afterflosse unterschieden werden. Sie sind zurückzuführen auf eine zusammenhängende Hautfalte, die vom Kopfe an über den Rücken nach hinten zog, die Schwanzspitze umsäumte und sich bis zum After fortsetzte. Eine etwa entsprechende Falte zeigt der Amphioxus; schon bei den Rundmäulern ist sie in mehrere Teile zerlegt. Diese verschiedenen

Abschnitte erhalten bei den Fischen Skeletteile eingelagert, die unter der Herrschaft von Muskeln stehen, und sind für die Schwimmbewegungen von Wichtigkeit, dienen aber auch gelegentlich noch anderen Funktionen. Die Hautsäume setzen sich auf wasserlebende Amphibien und Amphibienlarven, selbst noch auf höhere Formen fort, erhalten aber hier niemals mehr Skelettstützen.

Paarige Glied-
maßen.

Die paarigen Gliedmaßen der Wirbeltiere nehmen von der Bauchseite des Körpers als kleine flossenförmige Auswüchse ihren Ursprung und erhalten von mehreren Rumpfsegmenten ihre Muskeln und Nerven. Das gilt in gleicher Weise für die Flossen der Fische wie für die Extremitäten der Landtiere und die Flügel der Vögel. Nie sind bei Wirbeltieren mehr als die zwei Paare von Gliedmaßen vorhanden, die als primär vorderes und primär hinteres Paar bezeichnet werden können; der Zusatz „primär“ drückt dabei aus, daß die Verschiebungen, die beide Paare am Rumpfe vielfach erleiden, selbst zu einer Umkehr der ursprünglichen Lagebeziehungen führen können: wie denn bei manchen Knochenfischen die „Bauchflossen“, die ursprünglich hinter den „Brustflossen“ liegen, vor die letzteren, in die Kehlgegend, wandern können. Wo sie aber auch liegen mögen, immer lassen vordere wie hintere Extremitäten in ihrem Bau die Wiederholung eines und desselben Grundplanes erkennen; sie sind sich wiederholende (palliloge) Organe, ebenso wie die Skelett- oder Muskelsegmente des Rumpfes.

In seltenen Fällen werden die Gliedmaßen gänzlich vermißt, meist, weil sie sich rückgebildet haben. So darf angenommen werden, daß die Schlangen und die fußlosen Echsen (Blindschleiche, Ringelechsen) unter den Reptilien, die Blindwühlen unter den Amphibien, die Meeraale unter den Fischen von Formen mit Extremitäten abstammen und diese, unter gleichzeitiger Herausbildung größerer Beweglichkeit der Wirbelsäule, eingebüßt haben; dagegen darf wohl das Fehlen von Gliedmaßen bei dem niedersten Wirbeltier, dem Lanzettfischchen, als ein primitives Merkmal angesehen werden, und das gleiche hat vielleicht auch für die Rundmäuler (Neunaugen und ihre Verwandte) Gültigkeit, wenn auch hier die Möglichkeit, daß der Mangel an Extremitäten auf sekundärem Schwund derselben beruht, nicht von der Hand zu weisen ist. Wo nur ein Extremitätenpaar besteht, da ist das stets als Folge von sekundärem Verlust des anderen aufzufassen; in der Regel ist dabei das vordere dasjenige, welches erhalten bleibt (so bei den Flußaalen, beim Armmolch, bei den Bartentwälen).

Eine Menge der verschiedensten und wichtigsten Fragen knüpft sich an die Extremitäten der Wirbeltiere. Wie und unter welcher Form traten sie zum erstenmal auf? Die Antwort, die Gegenbaur auf diese Frage gab, ging dahin, daß die paarigen Extremitäten zuerst bei kiemenatmenden Wassertieren entstanden, und zwar durch Umwandlung der beiden hintersten Kiemenbögen, die sich aus der Gemeinschaft der übrigen lösten und am Rumpfe nach hinten wanderten, die hintere in höherem Maße als die vordere. Dieser Ansicht, auf die bei Betrachtung des Skelettes noch einmal kurz zurückzukommen sein wird, steht die andere jetzt allgemeiner angenommene gegenüber, daß der Ausbildung der Extremitäten die einer seitlichen vom Körper abstehenden Hautfalte vor-

ausging, die sich über eine größere Anzahl der erwähnten Segmente (Metamere) des Rumpfes erstreckte, und daß dann in den vordersten wie in den hintersten Abschnitt dieser Seitenfalte von den zugehörigen Rumpfmotomeren aus Muskeln, Nerven und Skeletteile einwachsen. Diese beiden Endabschnitte erhielten dadurch eine größere Bedeutung und bildeten sich weiter aus, während der zwischen ihnen gelegene Abschnitt der Seitenfalte der Rückbildung erlag.

In engem Zusammenhang mit dieser Frage nach der ersten Entstehung der Wirbeltierextremitäten steht die nach dem Verhältnis der beiden Hauptformen derselben, der Fischflosse (des „Ichthyopterygiums“) und der fünf-fingrigen (pentadactylen) Land- oder Handgliedmaße (des „Cheiropterygiums“ der Tetrapoden), zueinander. Diese beiden Hauptformen folgen jede ihrem eigenen Bauplan, und es ist bisher nicht möglich, den der einen von dem der anderen mit Sicherheit abzuleiten. Ja, selbst die Ausbildung der Fisch-

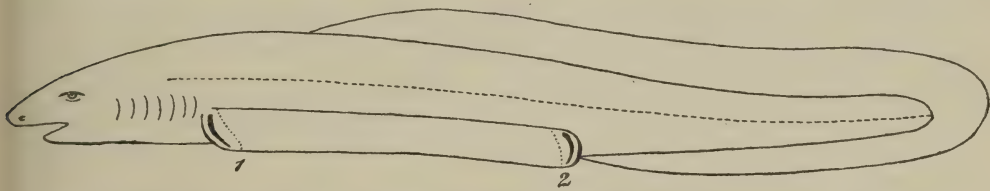


Fig. 1. Schema der Entstehung der paarigen Gliedmaßen aus den paarigen Flossensäumen bei den Vorfahren der Lurchfische und Amphibien. 1 Vorder-, 2 Hintergliedmaßen. Nach C. RABL. Aus HESSE-DOFLIN.

flosse bietet so viele Verschiedenheiten, daß sich der Erkennung des gemeinsamen Planes vielfach Schwierigkeiten entgegenstellen. Übereinstimmender gebaut sind die verschiedenen Formen der Landextremität, und bei aller Mannigfaltigkeit der funktionellen Verwendung — als Kriechextremität, Stelze, Fallschirm, Flügel — lassen sie den gemeinsamen Grundplan gut erkennen; ja selbst, wo landlebende Formen wieder genötigt wurden, sich dem Wasserleben anzupassen, und dementsprechend die Extremitäten sich wieder zu breiten Rudern, „Flossen“, umgestaltet haben, wie es bei den ausgestorbenen Meeres-sauriern (Ichthyosauriern, Sauropterygiern) der Fall war und bei den Walen unter den Säugern sich zeigt, bewahren diese Flossen doch den Grundplan der Landextremitäten und entfernen sich damit weit von den Fischflossen, denen sie nur äußerlich ähnlich werden.

Die Geschichte der paarigen Wirbeltierextremitäten bietet so eins der schönsten Beispiele, um die verschiedenen Etappen der Organgeschichte über-haupt kennen zu lernen. Man bezeichnet Organe wie die Extremitäten, die im Bauplan der Organismen in wesentlich gleicher Weise und auf Grund wesentlich gleicher Entwicklungsvorgänge auftreten, als morphologisch gleichwertig oder homolog. Aber diese homologen Organe zeigen doch bei den einzelnen Formen mannigfache Besonderheiten, die, unter der Annahme einer einheitlichen Entstehung der einzelnen Tiergruppen — und so auch der Wirbel-tiere —, als Folge und Ausdruck divergenter Entwicklung von einer gemeinsamen Urform aus aufgefaßt und bezeichnet werden. Die Fischflosse und die Handextremität, in den Formen, wie wir sie bisher kennen, zeigen in

ihrem Bau bereits diese weitgehende Divergenz voneinander, und nicht minder offenbart sich diese bei den besonderen Ausbildungsformen jener innerhalb der einzelnen Gruppen der Fische und Vierfüßer. Diese besonderen Formen lassen dabei aufs deutlichste die funktionelle Anpassung, d. h. die Anpassung an die besonderen Aufgaben, die sie zu erfüllen haben, und die Bedingungen, unter denen dies zu geschehen hat, erkennen: die Fischflossen, im allgemeinen breite Ruder, die zur Verdrängung einer größeren Wassermenge geeignet sind, passen sich unter Umständen den Funktionen eines Fallschirmes an (vordere Extremitäten der sog. fliegenden Fische), oder werden, wie die Brustflossen beim Knurrhahn, zu Schreitextremitäten; die Handextremitäten, in ihrer ursprünglichen Form wohl als Kriechorgane (wie etwa bei den Salamandern) zu denken, die seitlich vom Körper abstehen, aber denselben noch nicht tragen, übernehmen als Säulen oder Stelzen bei den Säugern auch diese eben genannte Aufgabe unter veränderter Anordnung ihrer Teile und gewinnen gerade in dieser Form wieder die Möglichkeit zu weitestgehender Differenzierung — zum Sprung, Klettern, Laufen, alles unter mannigfacher besonderer Ausgestaltung des einheitlichen Grundplanes —; sie bilden, unter stärkerer Inanspruchnahme der Haut und ihrer Gebilde, bei den Fledermäusen Fallschirme, bei den Vögeln Flügel, bei Wassertieren (Ichthyosauriern, Walen) Flossen. In all diesen Fällen bewahren sie ihre ursprüngliche Aufgabe im Dienste der Ortsbewegung, wenn sie diese Aufgabe auch unter recht verschiedenen Bedingungen erfüllen. Demgegenüber zeigen die vorderen Gliedmaßen des Menschen eine ganz andere Verwendung: losgelöst von der Aufgabe der Ortsbewegung sind sie zu den kunstvollen Greiforganen geworden, denen der Mensch seine beherrschende Stellung in der Natur verdankt. Hier können wir von einem wirklichen weitgehenden Funktionswechsel sprechen und erkennen so, daß morphologisch gleichwertige Organe auch verschiedene Verwendung besitzen können. Aber noch eine andere Erkenntnis ergibt sich aus dem Gesagten. Die Flossen der Fische, der ausgestorbenen Meeressäurier und der Wale erscheinen äußerlich ähnlich, infolge der funktionellen Anpassung an das Wasserleben, das breite Ruder verlangt; aber diese verschiedenen Flossen haben keine besonderen engeren Beziehungen zueinander: sie sind nur ganz allgemein, als „Extremitäten“, morphologisch gleichwertig, homolog; als „Flossen“ aber sind sie selbständig entstanden und so weit voneinander entfernt als möglich. Die Flossen der Meeressäurier sind aus Extremitäten landlebender Reptilien, die der Wale aus Extremitäten landlebender Säuger entstanden, von Formen aus, die vom Lande „ins Wasser gegangen sind“; und so haben sie weder untereinander eine engere Verwandtschaft, noch mit der Fischflosse. Ihre Ähnlichkeit ist eine rein äußere, beruhend auf „Angleichung“ oder „Konvergenz“, die wieder bedingt ist durch die funktionelle Anpassung. In gleicher Weise bieten die zu Fallschirmen umgewandelten Brustflossen fliegender Fische, die „Flügel“ der ausgestorbenen Flugsaurier (*Pterodactylus* z. B.), der Fledermäuse, Vögel, lediglich Beispiele von konvergenter Entwicklung, die von ganz verschiedenen Ausgangspunkten aus und auf verschiedenen Wegen, aber unter dem Einfluß ähnlicher

Beanspruchung, Ähnliches hervorgebracht hat. Konvergente Entwicklung spielt eine außerordentlich große Rolle auch bei den Wirbeltieren; ihre Möglichkeit muß im Auge behalten werden, wenn es sich darum handelt, Verwandtschaftsbeziehungen zwischen verschiedenen Formen zu ermitteln. So gewiß es ist, daß solche Beziehungen nur auf Grund weitgehender Übereinstimmungen in den Organisationsverhältnissen erschlossen werden können, so wenig können wir, wenn wir gewisse Ähnlichkeiten in bestimmten Einrichtungen finden, immer sofort sagen, daß diese wirklich auf engerer Verwandtschaft beruhen. Zwischen Fischen, Meeressäuriern und Walen bestehen ebensowenig engere verwandtschaftliche Verhältnisse als zwischen Fledermäusen, Flugsauriern und Vögeln. Das geht aus den sonstigen Organisationsverhältnissen mit Sicherheit hervor. —

Erste Entstehung, divergente Entwicklung, funktionelle Anpassung, die vielfach auch wieder zu konvergenter Entwicklung führt, Funktionswechsel — das sind eine Anzahl der wichtigsten Etappen in der Geschichte der Organe; ihnen schließt sich als letzte das Rudimentärwerden und der völlige Verlust an, ein Schicksal, das, wie oben gezeigt wurde, auch die Extremitäten der Wirbeltiere treffen kann.

III. Spezielle Morphologie der einzelnen Organsysteme der Wirbeltiere.

I. Integument (äußere Haut).

I. Integument
Aufgaben der
Haut.

Die äußere Haut, die den Körper als oberflächlichste Schicht überkleidet und gegen die Außenwelt abschließt, ist infolge dieser peripheren Lage ganz besonders befähigt, eine Wechselwirkung des Organismus mit der Außenwelt zu vermitteln oder aber zu beschränken. Die Zahl der besonderen Aufgaben, die sie übernimmt, ist gerade bei den Wirbeltieren sehr groß. In mannigfacher Weise schützt sie den Körper: sei es gegen Feinde aller Art, sei es gegen mechanische Insulte oder gegen Temperatureinflüsse. Die Haut des Menschen erscheint gewiß recht weich, und doch bietet auch ihre dünne Oberhaut, solange sie unverletzt ist, einen Schutz gegen das Eindringen von Bakterien; in höherem Maße noch dienen hornige Schuppen, Stacheln, Borsten, Krallen, Nägel und Hufe, Hautzähne und knöcherne Panzer zum Schutz gegen Feinde, zum Teil auch gegen Verletzungen, die durch die leblose Umgebung dem Körper zugefügt werden könnten. In anderer Weise werden giftige Absonderungen und besondere Färbungen der Haut als Schutzeinrichtungen wirksam. Haare und Federn der warmblütigen landlebenden Säuger und Vögel schützen den Körper vor zu großer Abkühlung, wie die Schweißdrüsen der Säuger einer zu starken Erhitzung durch Absonderung wässerigen Sekretes, dessen Verdunstung Abkühlung bedingt, entgegenarbeiten. Groß ist ferner der Anteil, den die Haut an der Sinnesempfindung nimmt: die niederen Sinnesorgane der Tast-, Druck-, Temperaturempfindung liegen in ihr, die höheren Organe der Hör- und Geruchsempfindung entstehen von ihr aus, und auch am Aufbau des Auges nimmt sie Anteil. Sehr viel beschränkter ist dagegen ihre Bedeutung für die Lokomotion, und darin besteht ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber

den Wirbellosen. Immerhin beteiligt sie sich doch oft mittelbar an der Bildung der Lokomotionsorgane, indem sie die breiten Flächen der Flossen, Schwimm- und Flughäute sowie der Flügel schafft, oder an den Endgliedern der Gliedmaßen polsterartige Vorsprünge, Ballen, herstellt, die sich auch zu Haftscheiben umbilden können. Unmittelbar trägt sie aber zur Ortsbewegung nur noch in sehr seltenen Fällen bei: so bei den Larven des Amphioxus und der Amphibien (in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen), deren Körper mit Wimperzellen bedeckt ist und durch die Bewegungen derselben selbst bewegt wird. Nicht unwesentlich ist weiterhin, besonders bei manchen Amphibien, die Bedeutung der Haut für die Atmung; in mannigfache Beziehungen tritt sie durch die Ausscheidungen ihrer häufig in großer Zahl vorhandenen Drüsen; selbst Brutpflege übernimmt sie durch Bildung von Bruttaschen bei manchen Fischen (*Syngnathus*), von wabenartigen Räumen auf dem Rücken der surinamischen Kröte — beide bestimmt für die Aufnahme der Eier — aber auch von größeren Beuteln (bei den Beuteltieren), und endlich von besonderen Drüsen, deren Sekret der ersten Ernährung der Jungen dient (Säugetiere). Fügen wir noch hinzu den Hinweis auf die mannigfaltigen Färbungen, die als Schutz-, Schreck-, Lockfarben für das Tier von der allergrößten Bedeutung werden, sowie auf die Leuchtorgane, die, von der Haut aus ihre Entstehung nehmend, im Dunkel der Tiefsee ihren Besitzern die Umgebung erhellen und zugleich, wie die Farben der im Lichte lebenden Geschöpfe, Erkennungs- und Lockzeichen bilden, so haben wir eine Vielheit der Aufgaben und funktionellen Beziehungen der Haut erkannt, wie sie keinem anderen Organ des Wirbeltierkörpers wieder zukommt.

Bau der Haut.

Und doch zeigt die Hülle des Körpers, die alle diese Leistungen übernimmt, einen recht einfachen Aufbau. Überall läßt sich eine oberflächliche, aus Zellen bestehende, vom Ektoderm stammende Oberhaut (Epidermis) und eine darunter gelegene bindegewebige, mesodermale Lederhaut (das Corium) unterscheiden, welche letztere bei den Kranioten durch eine mehr lockere, als Unterhautbindegewebe (subkutanes Gewebe) bezeichnete Schicht mit den darunter befindlichen Teilen (Muskulatur, Skelett) verbunden wird. Die Epidermis besteht nur beim Amphioxus aus einer einfachen Zellschicht, in der einzelne Elemente als Schleim absondernde, andere als Sinneszellen besonders differenziert sind; bei allen Kranioten ist sie zwei- oder mehrschichtig und läßt die unteren Schichten als Keimschicht (*Stratum germinativum*), die oberen, deren Elemente eine Umwandlung ihres Protoplasmas in Horn erleiden, als Hornschicht (*Stratum corneum*) unterscheiden. In der Keimschicht erfolgt, wie ja auch der Name andeutet, die Neubildung von Zellen, der Ersatz für die Elemente, die an der Oberfläche der Hornschicht als verbraucht abgestoßen werden. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien findet sich, wenigstens vielfach, noch eine besondere Cuticula, die, von den oberflächlichsten Zellen der Hornschicht abgesondert, diese als dünnes Häutchen überzieht und zusammenhält, so daß die obersten Hornschichten nur als zusammenhängende Haut abgestoßen werden können. Dies erfolgt bei der periodischen Häu-

tung, wie sie bei Eidechsen oder Ringelnattern auch im Terrarium leicht beobachtet werden kann. Das „Natternhemd“ stellt die abgestoßenen, durch die Cuticula zusammengehaltenen oberflächlichen Epidermisschichten dar, deren sich das Tier entledigt, indem es geradezu aus ihnen herauskriecht. Wo eine Cuticula nicht besteht, wie es bei allen Vögeln und Säugern der Fall ist, erfolgt die Abstoßung der oberflächlichsten Hornschichten in Form kleiner Schüppchen und fortgesetzt, nicht gebunden an bestimmte Termine. — In die Keimschicht dringen auch die letzten Verzweigungen der Nerven vor, und hier und da differenzieren sich gewisse Zellen in ihr zu besonderen Sinneszellen, d. h. Aufnahmestationen für nervöse Reize. Andere Zellen können als „einzellige Drüsen“ die Fähigkeit zur Absonderung gewisser Stoffe erlangen (Fig. 4). Völliges Fehlen der ganzen Epidermis ist nicht häufig, kommt aber hier und da vor: so geht sie über den Schuppen mancher Fische zugrunde.

Die Fähigkeit der Epidermis zur Bildung besonderer Derivate ist groß. Ihre Entstehung nehmen dieselben alle von der Keimschicht, die sich auch dadurch als das noch lebensfähige Element der bereits dem Untergang entgegengehenden Hornschicht gegenüberstellt. In mannigfacher Form und Verwendung treten uns besondere Horngewebte entgegen: mehr oder minder über den ganzen Körper verbreitet als Schuppen und Schilder, Federn und Haare; in beschränkterer Lokalisierung als Krallen, Nägel, Hufe an den Extremitäten, als Hörner und Schnabelscheiden am Kopfe (Hörner der Rinder usw., Kiefer- oder Schnabelscheiden der Schildkröten, Vögel, Schnabeltiere und Ameisenigel). Eine weitere wichtige Bildung der Epidermis stellt der Schmelz dar, der die Hautzähne der Haifische aufbauen hilft und bei Ganoiden und Knochenfischen noch hier und da auf den Schuppen angetroffen wird.

Ganz anders geartete Derivate der Epidermis sind die Drüsen, schlauch- oder säckchenförmige, manchmal vielfach verzweigte, in die Lederhaut vordringende Einsenkungen der Epidermis, deren zusammensetzende Zellen die Fähigkeit zur Absonderung gewisser Sekrete ausbilden. Giftstoffe, die dem Tier (z. B. Kröten) einen Schutz verleihen, — wässrige Sekrete, die durch die Verdunstung des Wassers zur Abkühlung des Körpers beitragen („Schwitzen“ bei Erhitzung), aber auch gewisse Umsatzstoffe aus dem Körper herauschaffen, — Fette, die Haut, Federn, Haare einzufetten haben, — phosphoreszierende Stoffe, die die sie erzeugenden Drüsen zu Leuchtorganen gestalten, werden so auf der Oberfläche des Körpers abgesondert.

Der Epidermis als Unterlage dient die Lederhaut, die aus bestimmt geordneten Bindegewebsbündeln mit oft reichlich eingestreuten elastischen Fasern besteht und Blut- und Lymphgefäße sowie Nerven, gelegentlich auch besondere Hautsinnesorgane einschließt, bei Vögeln und Säugern im Anschluß an die Federn und Haare auch besondere glatte Muskeln, die Aufrichter der genannten Gebilde, enthält. Im allgemeinen einförmiger als die Epidermis, kann doch auch sie den Ausgang besonderer, die Schutzfunktion der Haut erhöhender Gebilde abgeben. Hierher gehören vor allem die Papillen, hügelige Erhebungen des Coriums, die in die Epidermis hineinragen und in mannigfacher Aus-

dehnung von den Fischen bis zu den Säugern vorkommen. Nicht immer machen sie sich auf der Oberfläche des Körpers bemerkbar, sondern bleiben versteckt, da die Epidermis glatt über sie hinwegzieht; manchmal aber bedingen sie hügelige, warzenförmige Erhebungen der Haut. Eine ganz besondere Ausbildung erfahren sie bei den Reptilien, wo sie sich in Gemeinschaft mit der bedeckenden Epidermis zu den Schuppen gestalten; auch die Entwicklung der Vogelfedern nimmt von Coriumpapillen ihren Ausgang. In besonders hohem Maße erfährt die Lederhaut eine Steigerung ihrer Schutzfunktion durch Einlagerung größerer oder kleinerer Knochenstücke, die in ihrer Gesamtheit als Außenskelett (Exoskelett) bezeichnet werden. Die Schuppen der Fische, Panzer der Krokodile und Gürteltiere gehören hierher, aber auch gewisse Skelettstücke, die bei der Betrachtung des Skelettes Erwähnung finden werden.

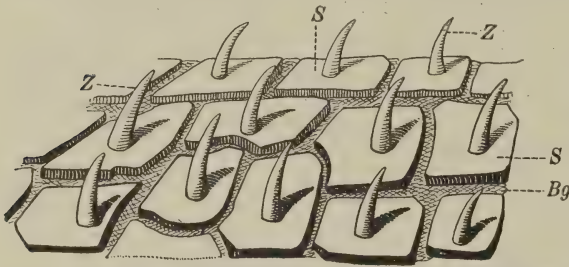


Fig. 2. Placoidorgane (Hautzähne) aus der Haut eines Hai-fisches. (Halbschematisch.) *S S* Sockelplatten, welche durch Bindegewebe (*Bg*) miteinander verbunden sind. *Z Z* Zähne. Nach WIEDERSHEIM.

Beiden Schichten, der Epidermis wie der Lederhaut, gemeinsam sind endlich Farbzellen (Pigmentzellen), die die mannigfachen Färbungen der Hautdecke bedingen. Es gibt recht verschiedene solcher Chromatophoren; die verbreitetsten sind die Melanophoren, die in ihrem, mit reich verästelten Ausläufern versehenen Körper schwarz- oder gelblich-braune Farbstoffkörnchen enthalten. An vielen dieser Zellen ist eine unter dem Einflusse des Nervensystems erfolgende Wanderung der Farbstoffkörnchen nachgewiesen, die bald im Innern des Zellkörpers zusammengedrängt, „geballt“ werden, bald in die feinsten Verzweigungen ausströmen können. Die Erscheinungen des Farbenwechsels, die bei manchen Wirbeltieren (beim Laubfrosch, *Chamaeleon*) beobachtet werden, sind an derartige Pigmentwanderungen geknüpft. Andere Farbzellen enthalten rote oder gelbe Fettfarbstoffe; auch die bei niederen Wirbeltieren weit verbreiteten, als Leukophoren bezeichneten Zellen, die Guaninkalk-Kristalle enthalten, werden unter die Farbzellen gezählt, da sie zwar an sich nicht gerade gefärbt, sondern weißlich sind, aber durch die physikalische Wirkung ihrer Kristalle zur Erzeugung gewisser Farben, namentlich des Blau, beitragen. Dabei ist noch zu bemerken, daß an der Herstellung der verschiedenen Färbungen der Wirbeltiere nicht bloß wirkliche Farbstoffe, sondern auch, z. B. bei Federn und Haaren, die Struktur der Gebilde, Anteil hat.

Die Färbungen der niederen Wirbeltiere, Fische, Amphibien, Reptilien, beruhen in erster Linie auf farbigen Bindegewebszellen, die in der Lederhaut ihren Sitz haben; bei Säugern kommen dieselben nur noch seltener vor, und hier werden dafür die tiefen Schichten der Oberhaut für die Färbungen bedeutungsvoll; sei es, daß sich hier wirkliche verzweigte Farbzellen finden, sei es, daß die Zellen der Keimschicht selbst Einlagerungen von braunen Farbstoffkörnchen enthalten. Auf solchen Farbstoffablagerungen in den tiefen

Schichten der Oberhaut beruhen auch die Färbungen der farbigen Menschenrassen.

Von den oben nur kurz aufgezählten Organbildungen des Integumentes erfordern einige noch eine etwas genauere Beachtung. So zunächst die einen Schutzpanzer herstellenden Gebilde, die bei den Fischen unter dem Sammelnamen Schuppen zusammengefaßt werden, unter sich aber sehr verschiedener Natur sind und nur darin übereinkommen, daß an ihrem Aufbau Knochengewebe einen großen Anteil nimmt. Bei den Haien erscheinen sie als sehr kleine winzige Hautzähnnchen (Placoidorgane), die untereinander nur wenig fest verbunden sind und somit ziemlich lose in der Haut stecken (Fig. 2). Jedes solches Zähnnchen läßt eine kleine knöcherne Basalplatte und den darauf sitzenden eigentlichen Zahn unterscheiden, der aus einer dem Knochen ähnlichen Substanz, dem Zahnbein (Dentin), und einer demselben aufsitzenden Kappe von Schmelz besteht. Das Zahnbein bildet die Hauptmasse des Zähnnchens und enthält eine von weichem Bindegewebe mit Gefäßen und Nerven erfüllte Zahnhöhle; der ihm aufsitzende Schmelz ist die festeste Substanz, die der Wirbeltierkörper überhaupt erzeugt, und verdankt, wie Zahnbein und Knochen, seine Härte der Ablagerung von Kalksalzen. Diese Hautzähnnchen beginnen ihre Entwicklung (Figg. 3 u. 4) mit der Entstehung kleiner zellreicher Papillen der Lederhaut, die in die dicke Epidermis eindringen. In dieser wachsen dann die Zellen, die die Papille unmittelbar überziehen, zu hohen Elementen, Schmelzzellen, aus, die weiterhin gegen die Papille hin den Schmelz absondern. Unter ihm erzeugen die oberflächlichsten Zellen der Papille, durch Abscheidung nach außen hin,

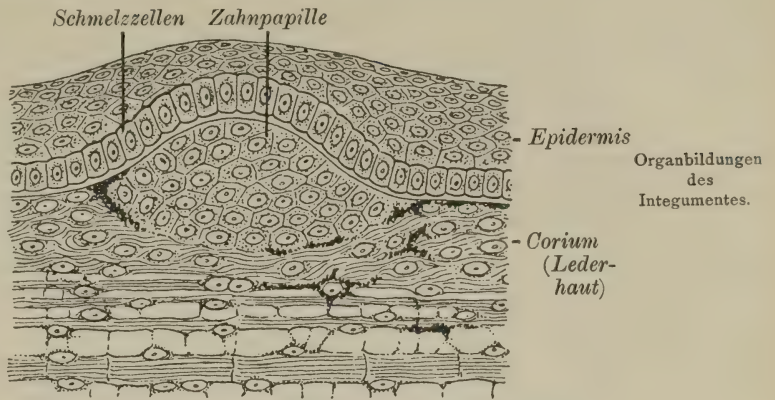


Fig. 3. Jüngste Anlage eines Hautzahnes eines Selachierembryos. Nach O. HERTWIG.

weiterhin gegen die Papille hin den Schmelz absondern. Unter ihm erzeugen die oberflächlichsten Zellen der Papille, durch Abscheidung nach außen hin,

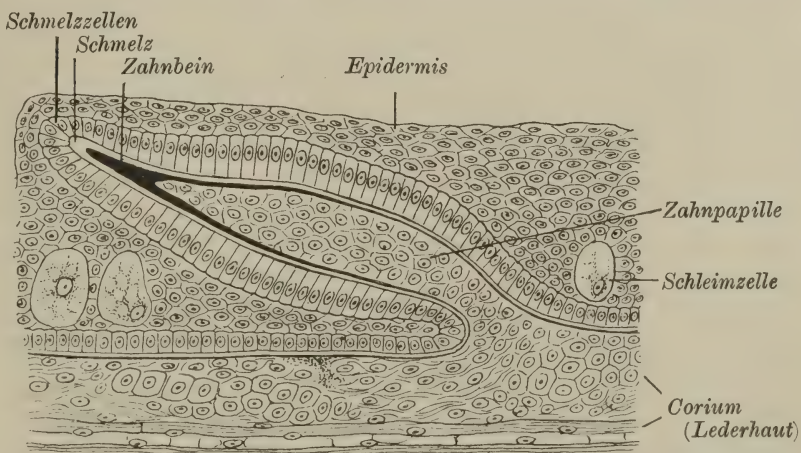


Fig. 4. Längsdurchschnitt durch eine ältere Anlage eines Hautzahnes eines Selachierembryos. Nach O. HERTWIG.

Schuppen der Fische.

Organbildungen des Integumentes.

das Zahnbein, während die aus Knochen (der hier auch als Zement bezeichnet wird) bestehende Basalplatte von dem Bindegewebe erzeugt wird, dem das Zähnchen aufsitzt. So beteiligen sich also an der Herstellung des ganzen Gebildes zwei Keimblätter: das Mesoderm, das dem Zahnbein und Zement, und das Ekto-derm, das dem Schmelz den Ursprung gibt. Auch im späteren Leben findet fortgesetzt eine Neubildung von Zähnchen, die an die Stelle ausgefallener treten, statt.

Diese Hautzähne der Haie, die bei den einzelnen Arten recht verschiedene Formen besitzen und an gewissen Stellen auch zu größeren Gebilden sich entwickeln können, besitzen ein hohes morphologisches Interesse, da sie sich auch in die Mundhöhle hinein fortsetzen und tatsächlich den Zähnen wesensgleich sind, die bis zum Menschen herauf auf den Kiefern bestehen. Bei Besprechung der Darmorgane werden wir hierauf zurückkommen müssen.

Unter den übrigen Fischen treten Zähne des geschilderten Baues nur noch selten auf; die meisten Schuppenbildungen derselben entbehren der Zähne und bestehen ihrer Hauptmasse nach aus Knochenplättchen. Von den Ganoiden besitzen einige Formen sogenannte Ganoidschuppen, rhombische, in schrägen Reihen angeordnete und sich dachziegelförmig deckende Knochenplatten, die auf der Oberfläche mit einer dem Dentin nahe stehenden glänzenden Schicht mesodermaler Herkunft, dem sog. Ganoin, bedeckt sind. Bei den Stören sind nicht diese rhombischen Ganoidschuppen, sondern größere Knochenplatten vorhanden, die einen festen Panzer um den Körper bilden. Auch unter den Knochenfischen kommt es bei manchen Formen zur Ausbildung derartiger Knochenpanzer, doch wäre es ganz falsch, die betreffenden Formen etwa als untereinander enger verwandt zu betrachten: sie gehören vielmehr recht verschiedenen Gruppen an. Die meisten Knochenfische besitzen knöcherne verschieden gestaltete Schuppen, die unter der Oberhaut in besonderen Schuppentaschen der Lederhaut stecken. Wieder eigenartig sind die Schuppen der Doppelatmer gebaut, und bei manchen Fischen, z. B. den Aalen, ist das Schuppenkleid überhaupt (sekundär) rudimentär. Das Fehlen knöcherner Schuppen bei den Rundmäulern ist vielleicht eine primäre Erscheinung.

Hautverknöcherungen bei Tetrapoden.

Unter den lebenden Amphibien spielen Verknöcherungen der Haut nur eine verschwindende Rolle, etwas mehr Bedeutung gewinnen sie bei den Reptilien. Hier finden sich manchmal in die „Schuppen“ der Echsen kleine Knochenplättchen eingelagert; größere Knochenschilder schaffen auf dem Rücken der Krokodile einen festen Panzer, an der Bauchseite der Brückenechsen und Krokodile treten Hautknochen in Form von dünnen Spangen als sog. „Bauchrippen“ auf; vor allem aber besitzen die Schildkröten in ihrem Bauchschild eine aus reinen Hautknochenplatten zusammengesetzte Bildung. Auch an dem Aufbau ihres Rückenschildes nehmen Hautknochenplatten, namentlich als Randplatten, Anteil; in der Hauptsache wird dasselbe freilich von Teilen des Innenskelettes gebildet. Bei den Vögeln fehlen Hautverknöcherungen ganz, bei den Säugern gehören sie zu den größten Seltenheiten (Panzer der Gürteltiere). Alle die genannten Knochenbildungen, von den kleinen Schuppen der Fische an, bilden das Außen- oder Exoskelett.

Mit den knöchernen Schuppen der Fische durchaus nicht vergleichbar sind die Bildungen, die man bei den Reptilien als Schuppen zu bezeichnen pflegt (Fig. 5). Zwar entsteht auch bei der Entwicklung dieser Reptilschuppen zuerst eine Papille der Lederhaut, aber über dieser erzeugt dann die Oberhaut eine ganz besonders mächtige Hornschicht, die für alle Schuppenbildungen der Reptilien sehr charakteristisch ist, mögen dieselben rundliche Höcker (Körnerschuppen, z. B. der Geckos), oder breite Platten (Schilder, z. B. der Krokodile oder Schildkröten), oder durch schräge Umlagerung der Papille zustande kommende dachziegelförmig sich deckende Schindelschuppen (z. B. der Eidechsen und Schlangen), oder endlich mit Stacheln und Dornen versehene Stachelschuppen (z. B. bei *Moloch horridus*) darstellen. Zur Entwicklung von Knochenplatten in der bindegewebigen Grundlage aller dieser Bildungen kann

Schuppen der Reptilien.

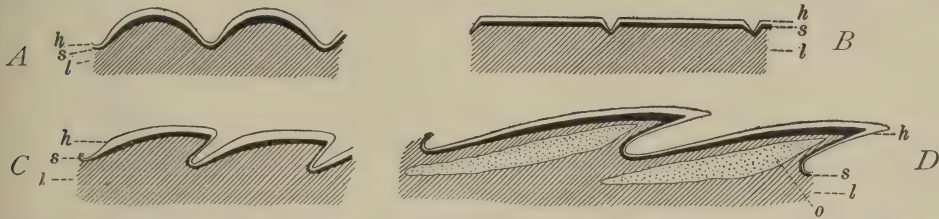


Fig. 5. Längsschnitte durch verschiedene Schuppen von Reptilien, Schemata. *A* Körnerschuppen, *B* Schilder, *C* Schindelschuppen, *D* Schindelschuppen mit Verknöcherungen. *h* Hornschicht, *s* Schleimschicht der Epidermis, *l* Lederhaut, *o* Knochen. Nach Boas.

es kommen, doch ist das die Ausnahme. Dem Besitz der Hornschuppen verdanken die Reptilien ihre alte Bezeichnung „*Amphibia squamata*“, im Gegensatz zu den „*Amphibia nuda*“, den eigentlichen „nackten“ Amphibien, deren Haut dieser Bildungen entbehrt. Auf die Reptilschuppen zurückzuführen sind wohl auch die Schuppen an den Beinen der Vögel, vielleicht auch die Schuppenbildungen bei manchen Säugetieren (beim Biber und bei Mäusen am Schwanz, beim Schuppentier am ganzen Körper), was freilich nicht als sicher gelten kann. Jedenfalls zeigen sie einen ähnlichen Bau wie jene.

Ganz anders aussehende Gebilde, für die doch die Ableitung von den Reptilschuppen als sicher gelten kann, sind die Federn der Vögel, die ihre Entstehung ebenfalls mit der Bildung einer Papille des Coriums beginnen, dann freilich ihren eigenen Entwicklungsgang einschlagen und in noch höherem Maße als das bei der Reptilschuppe der Fall ist, auf Kosten der Epidermis zustande kommen. Die ausgebildete Feder mit ihrem Kiel und den zwei Reihen von Strahlen, die den Federbart (die Federfahne) bilden, ist wesentlich eine hornige, durch die Epidermis erzeugte Bildung; nur in das Innere ihres unteren, in einer Hauttasche steckenden Abschnittes, der Federspule, ragt der Rest der Coriumpapille hinein. Mannigfach ist die besondere Ausbildung der Federn: den kräftigen „Konturfedern“, deren Strahlen mit untereinander verankerten Seitenstrahlen besetzt sind, stehen weiche kleine „Flaumfedern“ mit spärlicher entwickelter Fahne gegenüber, und durch Rudimentärwerden und schließlich völligen Schwund des Federbartes kommen „Fadenfedern“ zustande, die täuschend Haaren ähnlich sehen. Und doch ist eine nähere Verwandtschaft

Federn und Haare.

zwischen Federn und Haaren mit Sicherheit auszuschließen. Darauf weist schon die Entwicklungsgeschichte hin. Im Gegensatz zu Schuppe und Feder beginnt das Haar seine Entstehung mit dem Auftreten einer Verdickung der Epidermis, die sich dann als Haarkeim in die Tiefe senkt, und in deren Grund erst sekundär eine kleine Papille des Bindegewebes eindringt (Fig. 6). Aus den zentralsten Partien des Haarkeimes geht weiterhin das Haar selbst hervor, während die umgebenden Zellmassen zu den Wurzelscheiden werden, die den Haarbalg, d. i. die Hauttasche, in der das ausgebildete Haar steckt, auskleiden. Am Haar sind gewöhnlich das Mark, die Rinde, und ein Oberhäutchen zu unterscheiden; der in die Haut versenkte Teil wird als Haarwurzel dem frei herausstehenden Schaft gegenübergestellt. Auch die Haare sind, ebenso wie die

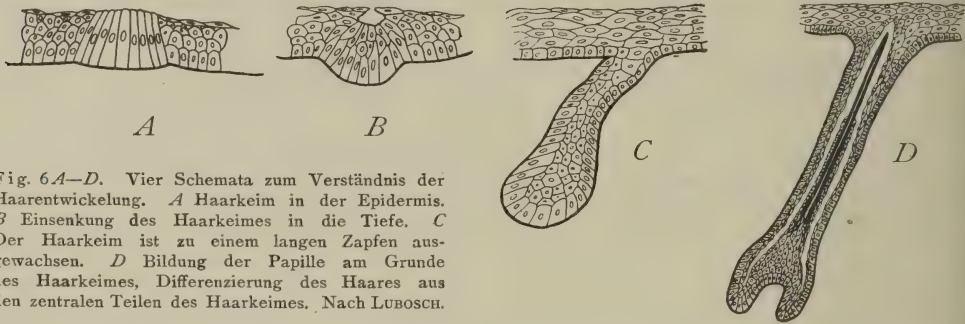


Fig. 6A—D. Vier Schemata zum Verständnis der Haarentwicklung. A Haarkeim in der Epidermis. B Einsenkung des Haarkeimes in die Tiefe. C Der Haarkeim ist zu einem langen Zapfen ausgewachsen. D Bildung der Papille am Grunde des Haarkeimes, Differenzierung des Haares aus den zentralen Teilen des Haarkeimes. Nach LUBOSCH.

Federn, nicht alle gleichartig: kräftigen Stichelhaaren stehen dünne Wollhaare gegenüber, aber auch Borsten und Stacheln sind als besondere Abarten der Haare zu betrachten. Als wichtigster Bestandteil der Haare erweist sich immer die Rindenschicht, während das Mark viel mehr zurücktritt, vielfach auch ganz fehlt. Die Rindenschicht ist auch hauptsächlich der Sitz der Pigmentstoffe, die den Haaren ihre Färbung verleihen.

Viel umstritten ist die Frage nach der stammesgeschichtlichen Herkunft der Haare. Von den darüber geäußerten Vorstellungen darf als ziemlich gesichert angesehen werden, daß die Haare im Anschluß an Schuppen entstanden, wie ja für die Säuger die Abstammung von Reptilien, und damit der ursprüngliche Besitz eines Schuppenkleides, anzunehmen ist. Noch jetzt läßt sich bei den Embryonen mancher Säuger eine Anordnung der Haare in Gruppen nachweisen, deren Stellung die Vermutung nahe legt, daß die ersten Haargruppen am freien Hinterrande von Schuppen entstanden. Damit ist denn auch zugleich das Verhältnis der Haare zu den Federn angedeutet. Vögel wie Säuger sind von schuppentragenden Reptilien abzuleiten, aber während in der Feder geradezu das Umwandlungsprodukt einer Schuppe zu sehen ist, kann von den Haaren nur gesagt werden, daß sie im Anschluß an die Schuppen entstanden sind. Von einem gemeinsamen Ausgangszustand aus ging also die Entwicklung verschiedene Bahnen, die beide zu einem funktionell ähnlichen Endziele führten: der Bildung eines vorzüglich wärmenden Kleides um den Körper. Denn das Gefieder wie der Haarpelz erfüllen die Aufgabe, die Wärmeabgabe auf der Körperoberfläche zu beschränken, und können das, nicht nur, weil das Horn,

aus dem sie bestehen, ein schlechter Wärmeleiter ist, sondern auch weil durch die Anordnung der Federn und Haare in der Umgebung des Körpers kleine Räume mit stagnierenden Luftschichten erzeugt werden, die ganz besonders schlechte Wärmeleiter darstellen. Damit hängt es zusammen, daß Vögel und Säuger eigenwarme Tiere (Warmblüter) sind, d. h. Tiere, deren Temperatur, unabhängig von der der Umgebung, immer sich auf einer bestimmten, nur in geringen Grenzen schwankenden Höhe hält.

Unter den sonstigen Horngebilden, die oben noch genannt wurden, verdienen besondere Beachtung die verschiedenen Bekleidungen der Zehen: Krallen, Hufe, Nägel. Als Ausgangsform derselben ist die Kralle anzusehen, die bei Reptilien, Vögeln und vielen Säugern das Endglied des Fingers oder der Zehe dütenförmig umgibt; von ihr leitet sich, durch Zurücktreten des an der Unterseite befindlichen „Sohlenhornes“ und Hervortreten der die Oberseite bildenden „Krallenplatte“, der Plattnagel ab, wie er den Affen und den Menschen zukommt, außerdem aber auch, durch Entwicklung in anderer Richtung, der Huf der Huftiere. Die Ausbildung der Hufbekleidung in Zusammenhang mit der völligen Aufrichtung der Gliedmaßen auf die Spitzen der Finger und Zehen bedeutet innerhalb des Säugerstammes ein so wichtiges Merkmal, daß man die betreffenden Gruppen geradezu als Huftiere (*Ungulata*) den Krallen- und Nageltieren (*Unguiculata*) gegenüberstellt.

Sonstige
Horngebilde.

Endlich gedenken wir noch kurz der Hautdrüsen, die uns bei den Wirbeltieren in sehr mannigfacher Ausbildung entgegentreten. Im ganzen gering ist die Rolle, die sie bei den Fischen spielen. Hier sind zwar einzelne Zellen, denen die Fähigkeit zur Absonderung bestimmter Stoffe zukommt, vielfach in der Oberhaut verstreut, größere Drüsen aber sind nur bei wenigen Formen, z. B. als Giftdrüsen bei manchen Knochenfischen vorhanden. Und doch wird gerade bei den Fischen die morphologische Einrichtung der Drüsen zur Schaffung ganz besonders merkwürdiger Organe ausgenutzt: die Leuchtorgane, die sich bei verschiedenen namentlich in größeren Tiefen lebenden Formen finden, sind ihrem Bau nach als drüsige Gebilde, die einen phosphoreszierenden Stoff absondern, aufzufassen. Besondere Einrichtungen wie Reflektoren und Vorrichtungen, um das Licht abzublenden, gestalten die größeren dieser Organe, die in der Nähe der Augen liegen, zu Leuchtapparaten von höchster Leistungsfähigkeit aus.

Hautdrüsen.

Die Wirbeltierklasse, deren Integument ganz besonders durch den großen Drüsenreichtum sein Gepräge erhält, sind die Amphibien. Meist handelt es sich um Drüsen, die die Form kleiner rundlicher Säckchen haben, von einer Schicht glatter Muskelzellen umgeben sind und ein scharfes, auf kleine Tiere vielfach giftig wirkendes Sekret absondern. Darin liegt dann ein Schutz für das Tier, ein gewisser Ersatz für den Mangel festerer Schuppenbildungen, wie sie den Reptilien zukommen. Bei diesen gehört dementsprechend das Vorkommen drüsiger Organe in der Haut zu den Seltenheiten, und das gleiche ist der Fall bei den Vögeln, wo nur eine einzige Drüse, die am Schwanz gelagerte Bürzeldrüse, vorhanden ist. Ihr fettiges Sekret dient zum Einfetten des Gefieders:

sie ist daher am stärksten ausgebildet bei Wasservögeln, fehlt aber manchen anderen Arten, wie den Papageien.

Demgegenüber bieten die Säuger mit dem Drüsenreichtum ihrer Haut wieder eine größere Ähnlichkeit mit den Amphibien, und diese Tatsache ist denn auch vielfach als Hinweis auf einen engeren verwandtschaftlichen Zusammenhang beider Klassen angeführt worden. Doch ist von den zwei Arten von Drüsen, die bei den Säugern unterscheidbar sind, nur die eine von Hautdrüsen, wie sie die Amphibien besitzen, ableitbar: die Knäuel- oder Schweißdrüsen, die ein wässriges, häufig (wie z. B. beim Stinktief) Riechstoffe enthaltendes Sekret absondern und mit jenen Amphibien-Hautdrüsen den Besitz einer Hülle von glatten Muskelzellen teilen. Als Neuerwerbungen haben dagegen zu gelten die Talgdrüsen, die im Anschluß an die Haare entstanden zu denken sind und zum größten Teil tatsächlich auch in die Haarbälge einmünden, stellenweise freilich auch ohne Beziehungen zu Haaren gefunden werden. Auch sie können stark riechende Stoffe absondern.

Milchdrüse.

Bei weitem der wichtigste Drüsenapparat der Säuger ist aber die Milchdrüse, deren Besitz ja eben das „Säugetier“ kennzeichnet. Die eierlegenden Säugetiere (die Kloakentiere) zeigen in der Ausbildung dieses Apparates Verschiedenheiten gegenüber den lebendiggebärenden, und unter diesen wieder bieten die Beuteltiere die Besonderheit, daß bei ihnen die Milchdrüsen auf den Grund des am Bauche befindlichen Beutels, in den die Jungen nach der Geburt hineingebracht werden, beschränkt sind, während sie sich bei den übrigen Säugern in der Brust- und Bauchgegend finden können, genauer gesagt: jederseits im Verlaufe einer Linie, die sich von der Wurzel der vorderen Extremität zu der der hinteren erstreckt. Dieser Linie entsprechend kommt es bei manchen Formen tatsächlich zur Ausbildung von Milchdrüsen, während bei anderen nur die vorderen, bei noch anderen nur die hinteren Anlagen zur Entfaltung gelangen. So erstrecken sich beim Schwein die Milchdrüsen über die Brust- und Bauchgegend, bei Huftieren (z. B. Kühen, Ziegen) sitzen sie lediglich hinten, in der Leistengegend, beim Menschen nur in der Brustgegend. Doch kommen auch beim Menschen gelegentlich überzählige Milchdrüsen vor, die ihren Sitz entsprechend den oben genannten Linien haben können. Von den Beuteltieren an finden sich in dem Hautgebiet über den Milchdrüsen Erhebungen der Haut, Zitzen, auf denen die Drüsengänge zur Ausmündung kommen. In ihrem Bau zeigen auch sie manche Besonderheiten.

2. Skelettsystem.

2. Skelettsystem.
Aufgaben des
Skelettes.

Mit dem Namen Skelett werden bekanntlich die Hartgebilde des Tierkörpers zusammengefaßt, deren Aufgabe es ist, den Weichteilen eine Stütze zu bieten, sie, wo es nötig ist, auch schützend zu umgeben (wie der Schädel das Gehirn, die Wirbelsäule das Rückenmark, der Brustkorb Herz und Lungen), endlich aber mit den Muskeln zusammen den Bewegungsapparat zu bilden. Die beiden erstgenannten Aufgaben erfüllen sie schon bei den niedersten Organismen; in den Dienst der Bewegung aber tritt das Skelett erst in den höheren

Formen seiner Ausbildung, wie bei den Gliedertieren unter den Wirbellosen und vor allem bei den Wirbeltieren. Vorbedingung für die Übernahme dieser Funktion ist die Gliederung des Skeletts in eine größere Anzahl einzelner Stücke, die untereinander beweglich, d. h. durch weichere, nachgiebige Massen, verbunden werden. An diesen Stücken greifen die Muskeln an, die die eigentliche Quelle der Bewegung bilden. Die Skeletteile sind die an sich starren Gebilde, auf die die Bewegung erst übertragen wird: sie bilden den passiven Anteil des Bewegungsapparates, die Muskeln den aktiven. Damit erscheint ganz allgemein die funktionelle Bedeutung des Skelettes an sich beschränkt, und es wird verständlich, daß es niedere tierische Organismen gibt, deren Körper keine eigentlichen Hartgebilde enthält. Selbst bei dem niedersten Wirbeltier, dem Amphioxus, besitzen die festeren stützenden Teile des Körpers noch nicht den geweblichen Charakter und die Konsistenz, die ihnen bei den übrigen Wirbeltieren zukommen. Immerhin spielt aber doch bei der Mehrzahl gerade der Wirbeltiere das Skelett auch funktionell eine nicht unwichtige Rolle; morphologisch aber, für die Form und Gestaltung des Körpers und seiner Teile, besitzt es eine Bedeutung, die ihm unter allen Organsystemen die erste Stelle anweist. Die vergleichende Betrachtung der Wirbeltiere, die danach strebt, die systematische Stellung der Formen zueinander, ihren verwandtschaftlichen Zusammenhang zu ergründen, muß in erster Linie das Skelett berücksichtigen, das nicht nur die Form des Gesamtkörpers im Grundriß herstellt, sondern auch in seiner Zusammensetzung, in der Zahl, Form und Anordnung seiner Teile die wichtigsten Merkmale zur morphologischen Charakterisierung der einzelnen Gruppen darbietet. So war es auch möglich, die ausgestorbenen Wirbeltierformen zu gruppieren, ihre Beziehungen zueinander und zu den lebenden Formen zu erforschen, lediglich auf Grund der Morphologie ihrer Skeletteile, die ja als Hartgebilde neben den Zähnen allein von den verschiedenen Organen des Körpers der Zerstörung trotzen und der Forschung erhalten bleiben konnten. Die Paläontologie der Wirbeltiere ist in erster Linie, ja fast ausschließlich, eine Morphologie des Skelettes jener alten verschwundenen Geschöpfe. —

Die Materialien, aus denen bei den Wirbeltieren die Skeletteile bestehen, sind Knorpel und Knochen; der erstere mit nicht unbeträchtlicher Druck- und Zugfestigkeit ausgestattet, biegsam, aber bald brechend und daher nur bei Wassertieren zur Herstellung ausgedehnter Abschnitte des Skelettes geeignet, bei Landtieren lediglich zur Ergänzung der knöchernen Teile verwendbar; der letztere durch Einlagerung von Kalksalzen sehr viel widerstandsfähiger und daher in viel weiterem Umfange zu gebrauchen und namentlich bei landlebenden Formen bei weitem den größten Teil des Gesamtskelettes ausmachend. Die weicheren, zur Stützsubstanzgruppe gehörigen Gewebe, die die festen Skeletteile beweglich untereinander verbinden, füllen in den einfacheren Arten der Verbindungen den Zwischenraum zwischen den zwei zu vereinigenden Skelettstücken gleichmäßig aus; in den höheren Formen, den wahren Gelenken, sind sie lediglich an den Rändern der Endflächen der Skelettstücke befestigt

Materialien des
Skelettes.

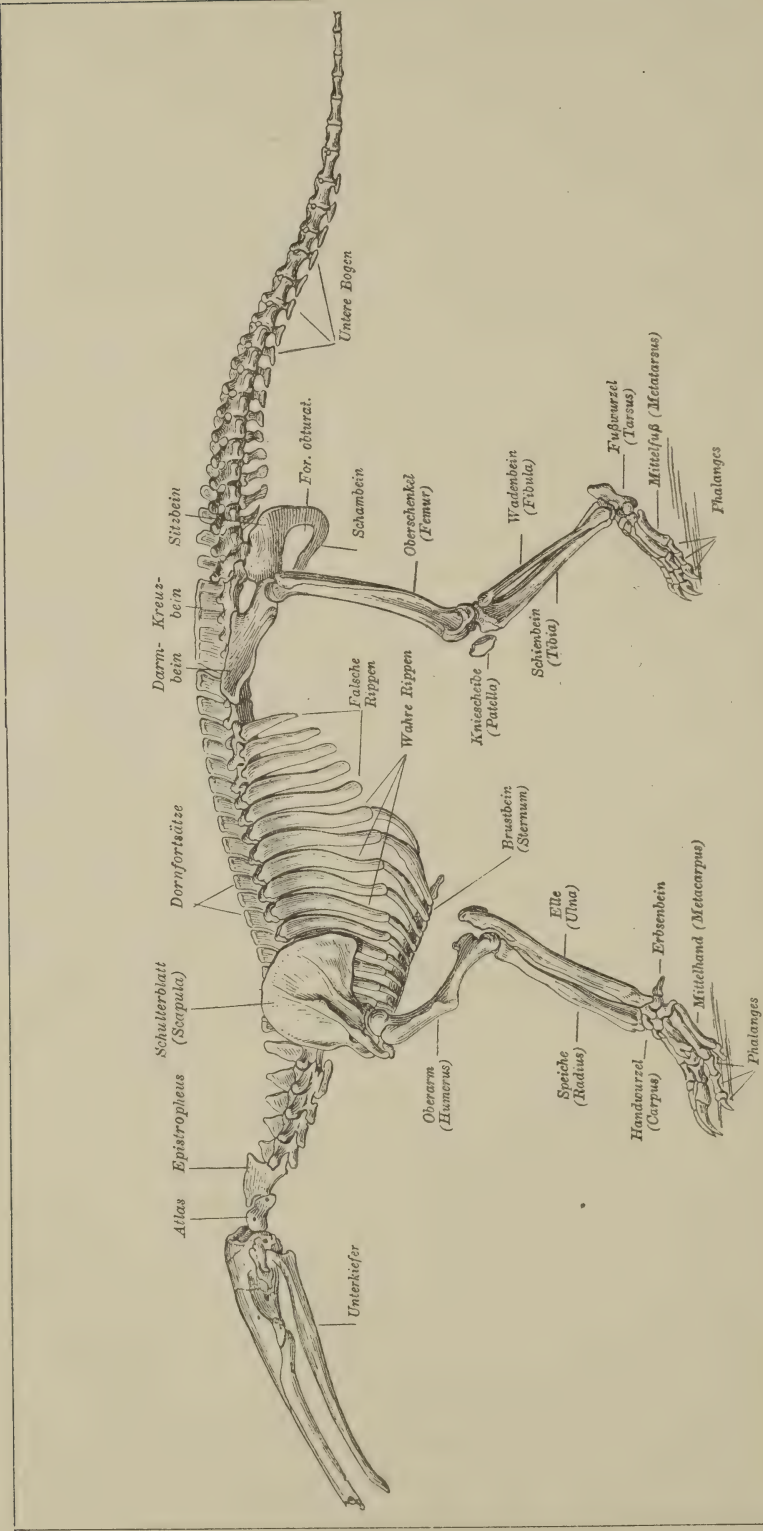


Fig. 7. Skelett des Ameisenbären. Die Extremitäten der rechten Seite sind fortgelassen. Nach G. CUVIER.

und bilden so einen mehr oder minder schlaffen Sack, die Gelenkkapsel, in deren Innerem, der Gelenkhöhle, jene eigenartig geformten Endflächen (Gelenkflächen) sich einander gegenüberstehen, sich berühren und aneinander schleifend verschieben können (Fig. 13D).

Knorpel wie Knochen verdanken ihre Entstehung dem mittleren Keimblatt, und diese mesodermale Herkunft unterscheidet das Skelett der Wirbeltiere von vielen Skelettbildungen der Wirbellosen, die dem äußeren Keimblatt entstammen. Jene beiden Hartgebilde sind besondere Arten der Stützsubstanzgewebe, die als genetisch einheitliche Gewebsgruppe auf das Mesenchym oder Zwischenblatt zurückgeführt werden. Mit diesem Namen aber wird den epithelialen Keimblättern ein schon früh auftretendes Gewebe gegenübergestellt, das durch Auswanderung mesodermaler Zellen aus dem epithelialen Verbände, an verschiedenen Stellen des Mesoderms, entsteht (Fig. 8). Die auswandernden zelligen Elemente vermehren sich reichlich und bilden nun überall ein Füll- und Stützgewebe zwischen den epithelialen Keimblättern und ihren verschiedenen Bil-

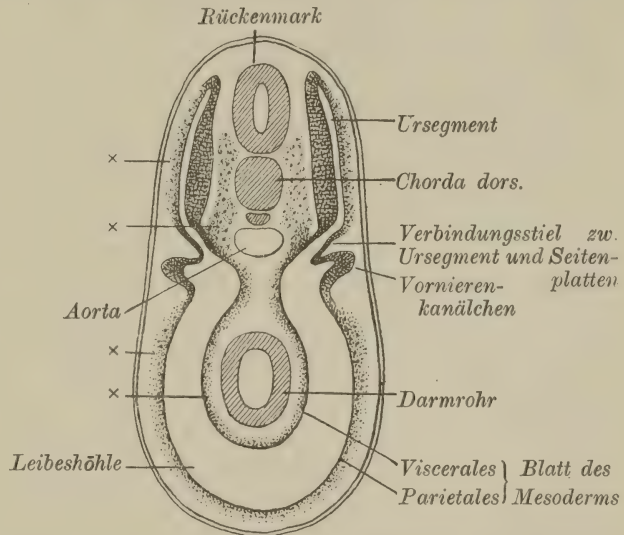


Fig. 8. Querschnitt durch die Gegend der Vorniere von einem Selachierembryo, bei dem die Ursegmente im Begriffe stehen, sich abzuschneiden. An den mit x bezeichneten Stellen findet die Bildung von Mesenchym statt. Nach v. WILHE und O. HERTWIG.

dungen. Dieses Stützgewebe bleibt aber nicht auf dem ersten indifferenten Zustand stehen, sondern erleidet mannigfache Umwandlungen und läßt die verschiedenen Arten des Bindegewebes, aber auch den Knorpel und den Knochen aus sich entstehen. Der Entstehungsort dieser Hartgebilde kann verschieden sein, und so finden sich denn auch im erwachsenen Zustande der Wirbeltiere Skeletteile in zweierlei verschiedener Lage: mehr an der Oberfläche des Körpers, unmittelbar unter der Oberhaut, die über ihnen sogar schwinden kann, so daß dann die Skeletteile frei zutage liegen, oder mehr in der Tiefe. Danach werden ein äußeres und ein inneres Skelett unterschieden. Das äußere Skelett (Hautskelett, Außenskelett), dem wir schon bei Betrachtung der Haut begegneten, spielt bei den Wirbeltieren nicht die große Rolle, die ihm bei den Wirbellosen zukommt; immerhin besitzen die Fische in ihrem Schuppenkleid, Krokodile und Gürteltiere in ihren knöchernen Panzern, die Schildkröten in ihrem Bauchschild recht ansehnliche äußere Skelette, und im Bereiche des Kopfes gelangen knöcherner Stücke, die ursprünglich in der Haut entstanden und somit dem äußeren Skelett angehören, zur Verbindung

Entstehung der
Skeletteile.

Äußeres und
inneres Skelett.

mit den tiefer gelegenen Teilen des Innenskelettes und bilden so wichtige und unentbehrliche Bestandteile des Schädels (Scheitel-, Stirn-, Nasenbeine, Knochen des Gesichtsschädels). Bei weitem die meisten Skeletteile der Wirbeltiere entstehen aber von vornherein im Innern des Körpers: bei den Wirbeltieren erlangt das innere Skelett die höchste Stufe seiner Ausbildung, ihm fällt auch fast ausschließlich die Aufgabe zu, den passiven Anteil des Bewegungsapparates zu bilden. Dieser Sachverhalt hat denn auch dazu geführt, die meisten in der Haut gelegenen äußeren Skeletteile als Bestandteile der Haut und in Zusammenhang mit dieser zu behandeln, und unter dem „Skelett“ im engeren Sinne nur die Teile des Innenskelettes und die wenigen Stücke des Außenskelettes zu verstehen, die sich jenem, namentlich im Bereiche des Kopfes, innig angeschlossen haben.

Knorpeliges Primordialskelett.
Knöcherner Elemente: Deckknochen, Ersatzknochen.

Beim Amphioxus sind weder echte knorpelige noch knöcherner Teile vorhanden; man kann hier also von einem wirklichen Skelett noch nicht reden. Als Ersatz übernehmen verdichtete Bindegewebspartien, stellenweise mit einer bereits an Knorpel erinnernden Struktur, an verschiedenen Stellen, namentlich zwischen den Kiemenspalten, die Aufgabe, ein festeres widerstandsfähiges Gerüst zu bilden. Wirkliche Skelettgebilde finden sich zuerst bei den Rundmäulern, und hier, wie bei den Knorpelflossern (Selachiern), bestehen sie sämtlich nur aus Knorpel, während knöcherner Teile bei den Rundmäulern gar nicht, bei den Selachiern nur in der Haut, an der Basis der bereits besprochenen Hautzähne, vorhanden sind. Wirbelsäule, Schädel, Extremitätenskelett werden bei den Selachiern nur aus knorpeligen Stücken aufgebaut, und dieses Knorpelskelett, das somit die morphologisch ursprünglichste Form des Skelettes darstellt, und daher den Namen Primordial-(Ur-)Skelett erhalten hat, darf die größte Beachtung beanspruchen. Wie es in der Stammesgeschichte als erster Repräsentant eines wirklichen Skelettes auftritt, so bildet es auch in der Keimesgeschichte aller Wirbeltiere, die über jenen vorhin genannten stehen, die erste Erscheinungsform eines solchen. Es wird bei allen immer wieder angelegt; auch beim Menschen noch treten ein großer Teil des Schädels, die Wirbelsäule und die Stücke des Extremitätenskelettes embryonal knorpelig auf und verharren eine Zeitlang auf diesem embryonalen Stadium. Im Gegensatz aber zu Rundmäulern und Knorpelflossern, wo der Knorpelzustand des Skelettes das ganze Leben hindurch festgehalten wird, wird er bei den höheren Formen überwunden, indem zu den zuerst entstandenen knorpeligen Skeletteilen knöcherner hinzutreten, die sich, wie wir schon gesehen haben, ihrer ursprünglichen Lage nach in zwei Gruppen sondern. Die Knochen der ersten Gruppe nehmen ihre Entstehung in der Haut und in der Schleimhaut der Mundhöhle, d. h. in einiger Entfernung und getrennt von dem Knorpelskelett, dem sie sich lediglich auf seiner Oberfläche auflagern. Man hat sie daher als Deck- oder Belegknochen bezeichnet. Sie gehören dem Außenskelett an und sind mit den schon besprochenen knöchernen Schuppenbildungen der Haut auf eine Stufe zu stellen. Soweit sie in der Haut entstehen, sind sie wohl geradezu aus dem Zusammenfluß von Hautschuppen hervorgegangen; soweit sie

in der Schleimhaut der Mundhöhle ihren Ursprung nehmen, sind sie aus der Verwachsung von Zähnen entstanden zu denken. Doch können auch Sehnen-, Membran- und Band-Verknöcherungen „Deckknochen“ liefern. Zeitlich repräsentieren die Deck- oder Belegknochen die zuerst auftretenden knöchernen Elemente, und zwar gilt dies für die Keimesgeschichte nicht weniger als für die Stammesgeschichte.

Die zweite Gruppe knöcherner Elemente, die zu den ursprünglichen knorpeligen Skeletteilen hinzutritt, entsteht in unmittelbarer Nähe der Knorpelteile, an Stellen, wo diese durch den Ansatz von Bändern oder Muskelsehnen besonders beansprucht werden. Hier lagern sich zunächst der Oberfläche des Knorpels dünne Knochenlamellen unmittelbar auf, die aber weiterhin auch in denselben eindringen können, wobei der Knorpel selbst zugrunde geht. So treten an Stelle des Knorpels knöcherne Territorien, die jenen in größerer oder geringerer Ausdehnung ersetzen und so mit Recht als Ersatzknochen bezeichnet werden können. Die gewöhnliche, nicht ganz genaue Ausdrucksweise sagt, daß der Knorpel stellenweise „verknöchert“.

So setzt sich das ausgebildete Skelett der meisten Wirbeltiere aus dreierlei Bestandteilen zusammen: 1. aus knorpeligen Partien, die erhalten bleibende Reste des ursprünglichen primordialen Knorpelskelettes darstellen; 2. aus Ersatzknochen; 3. aus Deckknochen. Die Menge des Knorpels, die erhalten bleibt, ist sehr verschieden und im allgemeinen bei den niederen Formen größer als bei den höheren, doch kann aus größerer Knorpelmenge nicht ohne weiteres auf ein primitives Verhalten geschlossen werden, da auch auf höheren Organisationsstufen noch eine Vermehrung des Knorpelbestandes eintreten, und wohl auch wieder eine Rückbildung von Ersatzknochen stattfinden kann. Bei weitem die meisten Knochen des Wirbeltierskelettes haben den Charakter von Ersatzknochen; die Deckknochen erlangen ihre reichste Entfaltung am Kopfe, wo sie ausgedehnte Partien des Schädels bilden können. Ob ein Knochen der einen oder der anderen Gruppe angehört, kann man ihm im ausgebildeten Zustande gewöhnlich nicht ansehen.

Bestandteile des ausgebildeten Skelettes.

Wir teilen das ganze Skelett ein in 1. das Achsenskelett, und 2. das Gliedmaßen- oder Extremitätenskelett. Am Achsenskelett aber sind bei allen Kranioten als zwei große Abschnitte unterscheidbar: a) das Rumpfskelett und b) das Kopfskelett.

Einteilung des Skelettes.

1. Achsenskelett.

a) Rumpfskelett (Wirbelsäule, Rippen und Brustbeinbildungen, Skelett des unpaaren Flossensaumes).

Rumpfskelett
Ungliederter Zustand.

Wollte man den Namen Wirbeltiere wörtlich nehmen und darunter nur Tiere mit einer aus einer Anzahl „Wirbel“ zusammengesetzten Wirbelsäule verstehen, so würden, wie schon gesagt, mehrere Formen, die ihrer Gesamtorganisation nach zu den Wirbeltieren gehören, auf diesen Namen keinen Anspruch haben. Denn sie besitzen eben noch keine wirklichen Wirbel, sondern zeigen Zustände des axialen Rumpfskelettes, die dem gegliederten vorausgehen und entweder noch als ganz ungliedert zu bezeichnen sind oder aber eine erst be-

ginnende Gliederung in verschiedener Weise erkennen lassen. Tatsächlich ist auch nicht die Wirbelsäule, sondern die Chorda dorsalis die erste axiale Stütze des Wirbeltierkörpers. Beim Amphioxus (Fig. 9) bleibt sie als solche zeitlebens bestehen: umgeben von einer, von ihr selbst ausgeschiedenen, Hülle (Chordascheide) erstreckt sie sich hier durch die ganze Länge des Körpers hindurch. Hartgebilde kommen nicht zur Entstehung, wohl aber bildet das Bindegewebe in der Umgebung der Chorda noch ein weiteres Gerüstwerk, das immerhin als ein Vorläufer eines Skelettes betrachtet werden kann.

Anfänge der
Gliederung.

Zustände, die gewissermaßen die Anfänge einer Gliederung des Achsen-skelettes darstellen, finden sich in verschiedener Form bei den Neunaugen, den Stören, Dipnoërn, in besonders einseitiger Ausbildung auch bei den Holocephalen. Als Beispiel diene der Befund beim Stör (Fig. 10). Die von einer

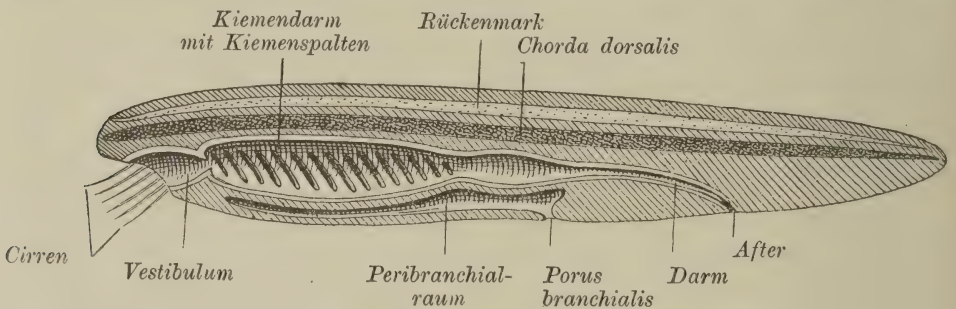


Fig. 9. Schematischer Längsschnitt durch Amphioxus. Nach Boas.

kräftigen Faserscheide umgebene zellige Chorda, deren vorderes Ende in den hinteren Teil der Schädelbasis aufgenommen wird, ist auch hier im Gebiete des ganzen Rumpfes einheitlich, doch sitzen ihr in regelmäßigen Abständen feste knorpelige, zum Teil verknöcherte Skelettstücke auf, die ihre Entstehung dem umgebenden Bindegewebe verdanken. Sie werden mit dem Sammelnamen Bogenbildungen bezeichnet. Solcher Bogenbildungen sind zunächst unterscheidbar obere Bogen, die dorsal der Chorda aufsitzen, das Rückenmark umgeben, darüber noch einen zweiten zur Aufnahme eines Längsbandes bestimmten Kanal bilden und dann durch einen unpaaren in der Mittellinie aufsteigenden „oberen Dornfortsatz“ fortgesetzt werden. Zwischen diesen oberen Bogen liegen kleinere obere Intercalaria oder Zwischenstücke. In ähnlicher Weise sitzen dem ventralen Umfang der Chorda untere Bogen und untere Intercalaria an; die unteren Bogen tragen im Rumpfteile die „unteren Rippen“.

So ist also hier die Chorda mit ihrer Faserscheide noch durchaus einheitlich, durch die ihr aufsitzenden Bogenbildungen wird aber doch funktionell eine Gliederung bedingt: die Biegungen bei den Bewegungen des Tieres werden nun nicht mehr gleichmäßig in ihrer ganzen Länge erfolgen können, sondern wesentlich in den Zwischenräumen zwischen den aufsitzenden festen Stücken.

Gegliederte
Wirbelsäule.

Damit sind denn Zustände geschaffen, die zu einer wirklichen Gliederung auch der Chorda, einer Zerlegung derselben in einzelne Stücke, überleiten. Eine solche Gliederung erfolgt schon bei vielen Fischen (Selachiern,

Knochenganoiden und Knochenfischen) und ist weiterhin ein durchgehendes Merkmal der Amphibien und Amnioten. Durch sie kommt es zur Ausbildung von Wirbelkörpern und damit zur Entstehung einer wirklichen Wirbelsäule.

Aber auch zur Erreichung dieses Zieles werden verschiedene Wege eingeschlagen. Den einen beschreiten die Sela chier, indem bei ihnen innerhalb der Chorda-Faserscheide sich in regelmäßigen Abständen Verdickungen bilden, die verknorpeln und gegen die Chorda selbst vordringend diese in ihrem Inneren einschnüren. In ihren primitivsten Zuständen (bei den Grauhaien) besitzen sie die einfachere Form von zentral durchbohrten Scheiben; in ihrer höchsten Ausbildung (Fig. 11) werden sie sanduhrförmig und stellen dementsprechend geformte Wirbelkörper dar (auch als bikonkave, amphicoele, doppelt-trichterförmige Wirbelkörper bezeichnet). Durch ihre zentrale Öffnung geht der eingeschnürte Teil der Chorda hindurch, die sich nach beiden Seiten hin in den trichterförmigen Räumen der Wirbelkörper verbreitert und zwischen je zwei Körpern, zusammen mit dem unverknorpelten Abschnitt der Faserscheide ein nachgiebiges „Zwischenwirbelband“ bildet, das Beweglichkeit zwischen den benachbarten Körpern gestattet. Der Aufbau der Wirbel wird vervollkommnet durch

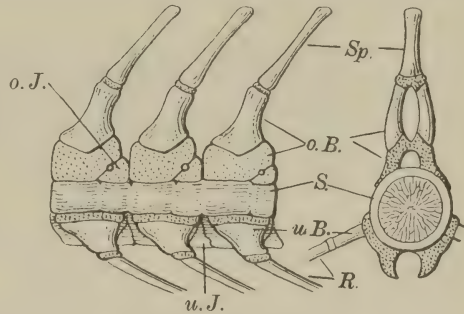


Fig. 10. Ein Stück Wirbelsäule des Störs in seitlicher Ansicht und bei Betrachtung auf dem Querschnitt. *ob. B.* oberer Bogen, *o. J.* oberes Intercalare, *u. B.* unterer Bogen, *u. J.* unteres Intercalare, *Sp.* Processus spinosus (oberer Dornfortsatz), *R* untere Rippe, *S* Chordascheide. Nach R. HERZIG.

Bogenbildungen (obere und untere Bogen, dazwischen obere und untere Intercalaria), die außen den Körpern aufsitzen und dieselben sogar in ihrem ganzen Umfang umwachsen können.

Haben wir hier Wirbelkörper, die vor allem innerhalb der Chordascheide, hauptsächlich von dieser selbst gebildet, liegen, so finden wir bei Knochenganoiden und Knochenfischen sowie bei Amphibien und Amnioten einen anderen Modus der Wirbelkörperbildung: ohne Beteiligung der Chordafaserscheide lediglich aus dem Bindegewebe in der Umgebung der Chorda („perichordal“). Auch die so entstandenen Wirbelkörper, die stets mehr oder minder vollständig verknöchern, haben oft noch die Form von Doppeltrichtern mit einer zentralen feinen Öffnung, durch die die stark eingeschnürte Chorda hindurchtritt (so bei Knochenfischen (Fig. 12), den meisten Knochenganoiden, manchen niederen Amphibien und selbst noch bei manchen Reptilien); innerhalb des Wirbelkörpers kommt es manchmal zu einer Verknorpelung der eingeschlossenen („intravertebralen“) Chordapartie. Die weiten Räume zwischen je zwei Wirbeln werden durch weichere, nachgiebige Gewebmassen ausgefüllt, die bei manchen Formen hauptsächlich durch erweiterte Abschnitte der Chorda selbst gebildet werden, während bei anderen die Chorda auch hier („intervertebral“) eingeengt wird, und dafür von außen eindringendes Bindegewebe den Raum erfüllt. Daß auch

dieses verknorpeln und so einen „Zwischenwirbelknorpel“ bilden kann, zeigen manche langschwänzige Amphibien (Fig. 13).

Eine höhere Stufe der Vervollkommnung bedeutet es, wenn die perichordal entstandenen Wirbelkörper untereinander durch wirkliche Gelenke verbunden werden. Dies ist der Fall unter den Fischen nur bei *Lepidosteus*, dann aber bei den höchststehenden Salamanderformen (Fig. 13D), bei den schwanzlosen Amphibien, bei fast allen Reptilien und bei den Vögeln. Die Wirbelkörper tragen dabei entweder vorn eine Pfanne und hinten einen Gelenkkopf oder umgekehrt. Natürlich setzt das Auftreten von Gelenkspalten zwischen den Wirbelkörpern das völlige Zugrundegehen der Chorda zwischen je zwei Wirbeln voraus, und

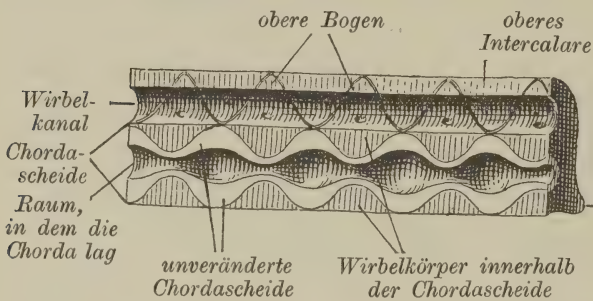


Fig. 11. Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines Haifisches, schematisiert. Chorda entfernt, so daß man nur die Höhlung sieht, in der sie gelegen hat. Nach BOAS.

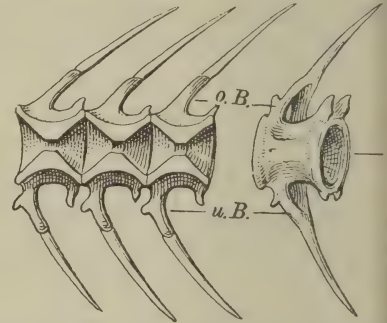


Fig. 12. Schwanzwirbel eines Karpfen. o. B. oberer Bogen, u. B. unterer Bogen, Wz. Wirbelkörper. Nach R. HERTWIG.

damit ist eben die Gliederung des Achsenskelettes zur höchsten Stufe gelangt: an die Stelle eines einheitlichen Stabes ist eine aus zahlreichen Stücken zusammengesetzte Wirbelsäule getreten. Auch innerhalb der Wirbelkörper pflegt dabei die Chorda zugrunde zu gehen. Bei den Säugern wird dieser Endzustand nicht erreicht: hier bleiben die knöchernen Wirbelkörper, die vorn wie hinten mit etwa planen Flächen abschließen, durch faserknorpelige Zwischenwirbelscheiben verbunden, in deren Mitte ein Rest der Chorda dorsalis als „Gallertkern“ sich erhält. Innerhalb der Wirbelkörper geht aber die Chorda zugrunde.

Auch den Wirbelkörpern, die aus dem Gewebe in der Umgebung der Chorda ihren Ursprung nehmen, schließen sich Bogenbildungen an, die aber, verglichen mit denen etwa der Störe und Haie, einfacher sind und meist mit den Wirbelkörpern zu einer Einheit zusammenfließen. Ein bei den Knochenfischen gewöhnliches Verhalten zeigt Fig. 12: dem amphicoelen Wirbelkörper schließen sich die oberen Bogen an, die über dem Wirbelkanal (der das Rückenmark enthält) sich vereinigen und in einen oberen Dornfortsatz fortsetzen; dazu kommen untere Bogen, die im Rumpfteil kurze auseinanderstehende Fortsätze darstellen, im Schwanzteil aber sich zur Bildung eines Kanals für die Schwanzgefäße vereinigen und in einen unteren Dornfortsatz sich fortsetzen. Bei den Amphibien und Amnioten erscheinen die oberen Bogen komplizierter gestaltet, die unteren fehlen dagegen vielfach gänzlich. An den oberen entwickeln sich außer dem schon bei den Fischen vorhandenen oberen Dornfortsatz noch jederseits ein Querfortsatz, der manchmal durchbohrt ist und Rippen zur Anlagerung sowie

Muskeln zur Befestigung dient, ferner am vorderen und hinteren Umfang jederseits Gelenkfortsätze, also zwei vordere und zwei hintere, durch die benachbarte Wirbel noch weiter miteinander verbunden werden (Fig. 14). Untere Bogen, die wie bei den Fischen einen Kanal für Blutgefäße umschließen, finden sich am Schwanz bei langschwänzigen Amphibien, manchen Reptilien (Krokodilen, Brückenechsen u. a.), selbst noch bei einigen Säugern (Fig. 7). Vielleicht sind hierher zu zählen aber auch die soliden unteren Dornfortsätze, die bei

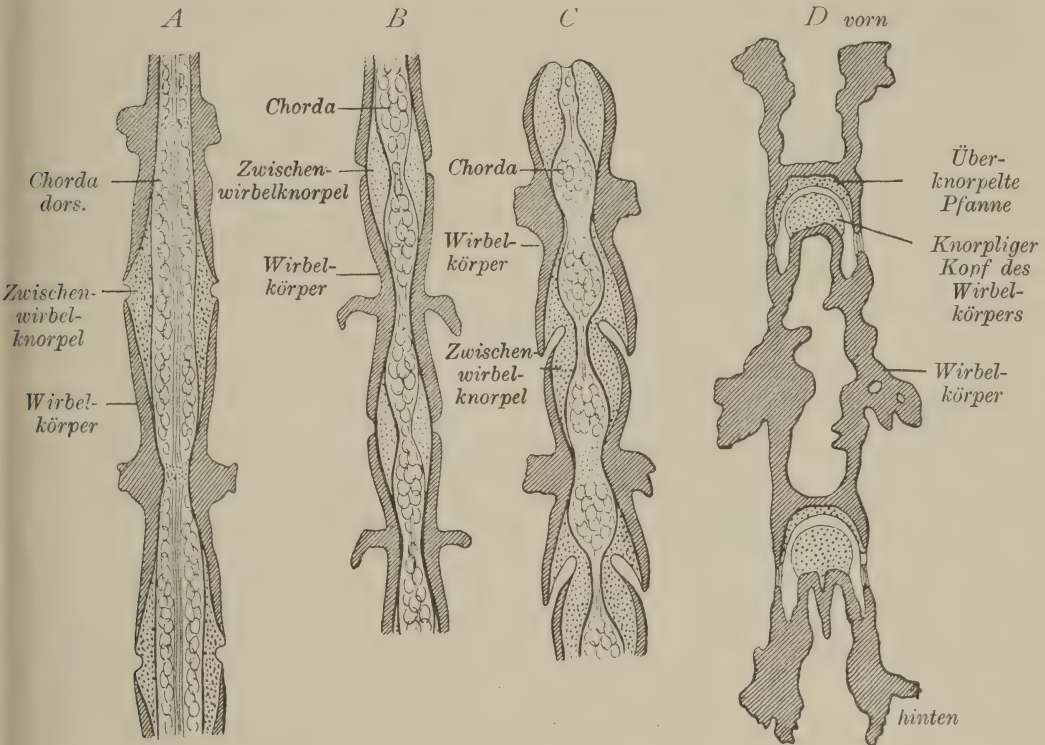


Fig. 13. Längsdurchschnitte durch die Wirbelsäule einiger Urodeln. *A* von *Ranodon sibiricum*, *B* von *Amblystoma tigrinum*, *C* von *Gyrinophilus porphyreus*, *D* von *Salamandrina perspicillata*. Nach WIEDERSHEIM.

vielen Reptilien, aber auch bei Vögeln von der Unterfläche der Halswirbel aus sich zwischen die hier gelegenen Muskeln einschieben.

Diese nur in ganz groben Umrissen die wichtigsten morphologischen Tatsachen skizzierende Schilderung erfordert eine wenigstens kurze Ergänzung durch Betrachtung der Gesamtwirbelsäule bei den verschiedenen Formgruppen. Eine solche lehrt uns die mannigfachsten Anpassungen an die Besonderheiten der Lebensweise und Beziehungen zu den verschiedensten sonstigen Einrichtungen der Organismen kennen. Einfach in ihrer Gliederung erscheint die Wirbelsäule der Fische, an der nur ein Rumpf- und ein Schwanzabschnitt unterscheidbar sind: ersterer so weit reichend, als die Leibeshöhle sich erstreckt, und gewöhnlich Rippen tragend, letzterer jenseits dieses Gebietes, mit kräftiger Muskulatur versehen und das Hauptbewegungsorgan bildend. Die Zahl der Einzelwirbel, die sie zusammensetzen, schwankt in sehr weiten Grenzen: bei

den Haien groß, oft sehr groß (bis gegen 365), wird sie bei Knochenfischen geringer, kann manchmal sogar sehr klein werden (bis 15) und erhält sich nur bei Formen mit langem wurmförmigen Körper und ganz zurücktretenden Flossen auf größerer Höhe (Aal: 200). Demgegenüber zeigt die Wirbelsäule der landlebenden Wirbeltiere eine reichere Gliederung und überhaupt ein mannigfaltigeres Verhalten im einzelnen. Zu der Ausdehnung der Leibeshöhle kommt der Einfluß der vorderen und der hinteren Extremitäten als Gliederung bedingendes Moment hinzu. Das Gebiet, in das die Leibeshöhle vorn nicht hineinragt, wird als „Halsteil“ bezeichnet; seine hintere Grenze fällt mit der Lage des Schultergürtels zusammen. Im hinteren Gebiet der Wirbelsäule bedingt die Anlagerung des Beckengürtels an die Wirbelsäule die Ausbildung eines „Kreuzteiles“, der bei Amphibien aus einem, bei Reptilien aus zwei Wirbeln besteht, während bei Vögeln und Säugern eine größere Anzahl von Wirbeln unter Verschmelzung zu einem Kreuzbein zusammengetreten. Der ganze Abschnitt der Wirbelsäule zwischen Hals- und Kreuzteil bildet dann den „Rumpfteil“ der Wirbelsäule, an dem durch die Ausbildung von Rippen ein vorderer „Brustteil“ von einem hinteren „Lendenteil“, nicht immer

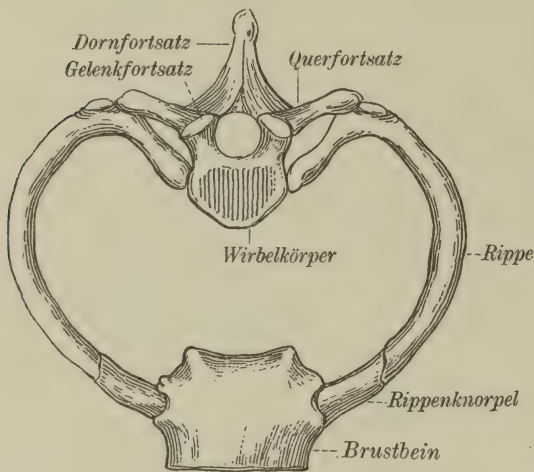


Fig. 14. Erster Brustwirbel mit den ersten Rippen und dem obersten Teil des Brustbeines.
Aus WIEDERSEHEIM, Bau des Menschen.

mit guter Begründung und fester Grenzbestimmung, unterschieden werden. Was hinter dem Kreuzteil der Wirbelsäule folgt, ist dann der „Schwanzteil“ derselben, von sehr verschiedener Länge und sonstigem verschiedenem Verhalten, auch nicht immer als Stütze eines frei hervortretenden äußeren Schwanzes erscheinend, sondern manchmal (z. B. bei den „schwanzlosen“ Amphibien) als gar nicht unbeträchtlicher Abschnitt, an dem auch die einzelnen Wirbel untereinander verschmelzen können, im Inneren des Körpers versteckt („Innenschwanz“). Die Zahl der Wirbel an der Gesamtsäule wie an den einzelnen Abschnitten schwankt sehr bedeutend und steht zu dem Verhalten der Extremitäten vor allem in bestimmter Beziehung. So steigt die Gesamtzahl der Wirbel bei Schlangen, wo die Wirbelsäule allein vom Skelett die Ortsbewegung besorgt, Extremitäten aber fehlen, sehr beträchtlich (bei der Tigerschlange auf 422), während sie andererseits bei den schwanzlosen Amphibien bis auf 9 oder 8 freie Wirbel, denen sich noch ein aus der Verschmelzung mehrerer Schwanzwirbel entstandenes Schwanz- oder Steißbein anschließt, sinkt. (Die Blindwühlen besitzen bis 300, der Aalmolch 100, der Salamander 42 Wirbel; bei den Echsen steigt die Zahl selten über 100, bei den übrigen Reptilien — mit Ausnahme der Schlangen — sowie bei Vögeln und Säugern ist

sie wesentlich kleiner.) Die Beweglichkeit ist um so mehr über die ganze Säule verteilt, je mehr diese an der Ortsbewegung Anteil nimmt, während stärkeres Hervortreten der Extremitäten eine schärfere Scheidung in bewegliche und starre Abschnitte zur Folge hat. Das erstere ist der Fall bei Schlangen und anderen fußlosen Formen, für das letztere können als Beispiel die Schildkröten und Vögel dienen, bei denen nur drei Abschnitte an der ausgebildeten Wirbelsäule unterscheidbar sind: vorn ein beweglicher Hals-, hinten ein beweglicher Schwanzteil und dazwischen ein starrer, die übrigen Gebiete in sich vereinender Abschnitt. Seine Unbeweglichkeit ist bei den Schildkröten durch die Ausbildung des Rückenschildes, bei den Vögeln vor allem durch die sehr starke Ausdehnung des Beckens bedingt, das sich mit seinem Darmbein jederseits nach vorn wie nach hinten weit auf die Wirbelsäule heraufschiebt, nach vorn bis auf den hinteren Teil der Brustwirbelsäule, nach hinten auf einen Teil der Schwanzwirbelsäule. So vernichtet es die Beweglichkeit dieser Abschnitte und bringt ihre einzelnen Wirbel untereinander zur festen Verwachsung zu einem starren Abschnitt, dem sich vorn dann noch die übrigen Brustwirbel, ebenfalls untereinander fast unbeweglich werdend, anschließen. Vom Standpunkte funktioneller Betrachtung aus ist darin eine Besonderheit zu sehen, die mit der den Vögeln eigentümlichen Art der Fortbewegung durch den Flug zusammenhängt: jene Umwandlung des ganzen mittleren Abschnittes der Wirbelsäule zu einem starren Gebilde sichert die feste Walzenform des Vogelkörpers beim Fliegen und verhindert das Schlottern oder Heruntersinken des Hinterkörpers, ohne daß dazu besondere Muskelmassen und damit eine unzweckmäßige Vermehrung des Gewichtes verbunden wären.

Auch abgesehen von Schildkröten und Vögeln, deren Wirbelsäule einseitig ausgebildete Einrichtungen zeigt, pflegt die Brustwirbelsäule der Tetrapoden ein starrer Abschnitt zu sein, da sie meist Rippen trägt, von denen ein Teil ventral durch das Brustbein verbunden wird. Fehlen der Rippen wie bei den schwanzlosen Amphibien oder Fehlen des Brustbeines wie bei den Schlangen gestattet auch der Brustwirbelsäule eine größere Beweglichkeit. Eine solche kommt sehr gewöhnlich dem Halsteil, der als beweglicher Stiel für den Kopf zu dienen hat, und dem Lendenteil, der in ähnlicher Weise einen beweglichen Stiel für den Vorderkörper bildet, zu, wenn es sich nicht um Wassertiere, wie die Wale handelt, bei denen der als Wasserbrecher vorangehende Kopf festere Verbindung braucht, und demzufolge die Halswirbelsäule durch Verkürzung und Verwachsung der Halswirbel zu einem kurzen starren Abschnitt wird. Diesem Extrem stehen die langen beweglichen Häuse der Schildkröten und Vögel gegenüber.

Ganz besonders wichtige Ergebnisse liefert ein Vergleich der Zahlen der Einzelwirbel innerhalb der einzelnen Abschnitte der Säule. Das Prinzip, nach dem sich die verschiedenen Einzelbefunde erklären lassen, ist das, daß innerhalb eines einzelnen Abschnittes eine Vermehrung oder Verminderung der Wirbelzahl niemals durch Einfügung oder Ausschaltung eines Wirbels stattfindet, sondern daß die Verschiedenheit der Zahlen, die einen Abschnitt zusammen-

setzen, auf Grenzverschiebungen beruhen, so daß also ein Abschnitt auf Kosten seiner beiden Nachbarn wachsen oder zugunsten derselben kleiner werden kann. Brustwirbel können durch Reduktion der Rippen zu Hals- oder Lendenwirbeln werden, Lendenwirbel durch Vorrücken des Beckens zu Kreuzwirbeln. Bei diesen Grenzverschiebungen spielen die Wanderungen der Extremitäten die Hauptrolle. Weder der Schultergürtel noch der Beckengürtel haben eine ein für allemal konstante Lage am Rumpf; beide lassen vielmehr Verschiebungen erkennen, die innerhalb der einzelnen Klassen ganz bestimmte Richtungen zeigen. So wandert bei den Vögeln der Schultergürtel nach hinten, wodurch ein immer größerer Abschnitt der Wirbelsäule vorn als Halsteil frei wird (die Zahl der Halswirbel beträgt bei Tauben und Spechten 12, beim Flamingo 18, beim Schwan 23), während andererseits bei den schwanzlosen Amphibien sich der Beckengürtel mit der hinteren Extremität im Laufe der Stammesgeschichte weit nach vorn verschoben hat, so daß nur 7 oder 8 freie Wirbel vor dem Kreuzwirbel liegen. In ähnlicher Weise läßt sich nachweisen, daß auch bei den Vorfahren des Menschen eine Vorwärtswanderung des Beckens stattgefunden hat, ja daß sogar dieser Prozeß noch nicht zum Stillstand gekommen ist. Unter dieser Betrachtungsweise gewinnen Varietäten der Wirbelsäule bei den verschiedenen Formen ein ganz besonderes Interesse. Wirkliche Unterdrückung von Wirbeln, Schwund von solchen, beobachtet man nur an beiden Enden der Wirbelsäule, am hinteren wie am vorderen. Namentlich findet vom hinteren Ende der Säule aus eine Verkürzung derselben statt.

Die Verhältnisse am vorderen Teil der Wirbelsäule erfordern noch eine ganz besondere Beachtung. Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie bekunden übereinstimmend, daß schon bei den Selachiern der hinterste Teil des Schädels sich aus Skelettsegmenten aufbaut, die eigentlich den vordersten Teil der Wirbelsäule darstellen, und daß bei den höheren Fischen wie bei den Amnioten noch weitere Wirbel in den Aufbau des Schädels einbezogen werden. Als Schlußfolgerung ergibt sich, daß die cranio-vertebrale Grenze bei den einzelnen Wirbeltieren nicht überall an gleicher Stelle liegt. So entspricht die bei den Knochenfischen nicht der bei den Selachiern, und die bei den Amnioten nicht der bei den Amphibien. Aber bei allen den genannten Formen ist doch die Schädelwirbelverbindung auf eine Verbindung, die ursprünglich zwischen zwei Wirbeln lag, zurückzuführen. Bei den Fischen gleicht sie demnach auch in ihrem Bau meist einer solchen, während sie bei den landlebenden Formen in besonderer Weise ausgestaltet wird, um dem Kopfe eine besondere Beweglichkeit zu sichern. Doch bestehen auch hier Verschiedenheiten. Bei den Amphibien schließt der Schädel hinten mit zwei Gelenkhöckern (Hinterhaupthöckern) ab, die mit zwei Pfannen des vordersten Wirbels gelenkig verbunden werden in Gelenken, die wohl mit Bogengelenken der Wirbelsäule vergleichbar sind. Dagegen besteht bei Reptilien und Vögeln nur ein einziger Hinterhaupthöcker, der in sehr eigenartiger Weise mit dem ersten und dem zweiten Wirbel verbunden wird. Der erste Wirbel der genannten Formen, der als Atlas bezeichnet wird, entspricht nur einem Halbwirbel, indem ein wichtiger Bestandteil von

ihm, der von der Chorda dorsalis durchsetzte Körper, sich von ihm getrennt und als Zahnfortsatz dem zweiten Wirbel (Drehwirbel, *Epistropheus*) angegeschlossen hat. Der eine Hinterhauptecker des Schädels verbindet sich demnach in hier nicht näher zu erörternder Weise mit den Bogenteilen des Atlas, wie mit dem Zahn des *Epistropheus*. Grundsätzlich das gleiche gilt auch für die Säuger, wenn auch hier die Bildung des Drehwirbels etwas anders vor sich geht als dort. Darin stimmt sie jedenfalls mit der bei den Reptilien überein, daß der Drehwirbel einen Zahnfortsatz erhält, der auf den Körper des ersten Wirbels zurückzuführen ist, und daß demnach dem Atlas ein eigentlicher Körperabschnitt fehlt. Mehr in die Augen springend ist ein anderer Unterschied: bei den Säugern schließt der Schädel mit zwei Hinterhaupteckern ab, ähnlich wie bei den Amphibien. Man hat darin auch einen Hinweis auf die Amphibienabstammung der Säuger sehen wollen, doch mit Unrecht, denn es ließ sich nachweisen, daß diese zwei Hinterhauptecker der Säuger durch Zerlegung des einen Höckers der Reptilien entstanden sind, wie auch der ganze Kopfgelenkapparat bei den Säugern die vollkommenste Übereinstimmung mit dem der Reptilien zeigt. Die Zweihöckrigkeit des Säuger- und Amphibien-schädels beruht auf Konvergenz; ein Vergleich beider ist schon darum ausgeschlossen, weil der Säugerschädel um drei Wirbel länger ist als der Amphibien-schädel, somit die hintere Schädelgrenze bei beiden gar nicht an der gleichen Stelle liegt.

Von den Anhangsgebilden der Wirbelsäule sind zuerst zu nennen die Skeletteile, die bei den Fischen den unpaaren Flossensaum oder die einzelnen Abschnitte desselben (Rücken-, Schwanz-, Afterflosse) stützen. Von den Selachiern an sind diese Skelettstücke zweierlei Art: eine erste Kategorie schließt sich als Flossenstrahlträger an der Basis der Flosse den Dornen der Wirbel an, die zweite ist als Flossenstrahlen in den äußeren Teil der Flosse eingelagert. Die Flossenstrahlträger gehören zum Innenskelett und sind knorplig oder knöchern, die Flossenstrahlen werden bei Haien und Dipnoern von festen Bindegewebsfäden (fälschlich als Hornfäden bezeichnet) gebildet, bei den Ganoiden und Teleostiern durch knöcherne (harte, oder weiche gegliederte) Strahlen, die die Natur von Deckknochen, also von Integumentalbildungen, haben. Nur der Schwanzflosse fehlen Flossenstrahlträger; hier sind demnach die Flossenstrahlen unmittelbar den Dornen der Schwanzwirbelsäule angegeschlossen, wohl im Interesse größerer Festigkeit der Schwanzflosse, die ja das Hauptbewegungsorgan der Fische bildet. Ein für die Stammesgeschichte wie für die Systematik wertvolles Merkmal stellt die Form der Schwanzflosse dar, deren Verschiedenheiten aus der Fig. 15 hervorgehen. Den Ausgang bildet die diphyckerke Flosse, die das Ende der Wirbelsäule gleichmäßig umsäumt (z. B. bei *Protopterus*); ihr schließt sich die heterocerke Form an mit nach aufwärts gekrümmter Wirbelsäule und ungleichen Lappen der Flosse (Haie, Stör), und als jüngste und letzte Form erscheint die homocerke Flosse, bei der zwar auch die Wirbelsäule mit ihrem Ende aufwärts, in den oberen Lappen der Flosse,

Anhangsgebilde
der Wirbelsäule
Skelett des
unpaaren
Flossensaumes.

gerichtet ist, durch ungleiche Länge der Skeletteile aber doch äußere Gleichheit des oberen und unteren Flossenlappens erzielt ist. Sie zeichnet den jüngsten Zweig der Fische, die Knochenfische, aus. — In den medianen Flossensäumen der Amphibien und höheren Formen finden sich keine Skelettstücke mehr.

Rippen. Eine viel weitere Verbreitung besitzen die Anhangsgebilde der Wirbelsäule die als Rippen bezeichnet werden. Die Vergleichung lehrt, daß morphologisch zwei Arten von Rippen scharf unterschieden werden müssen: untere und obere. Die unteren, die auf die Fische beschränkt sind, finden sich in den binde-

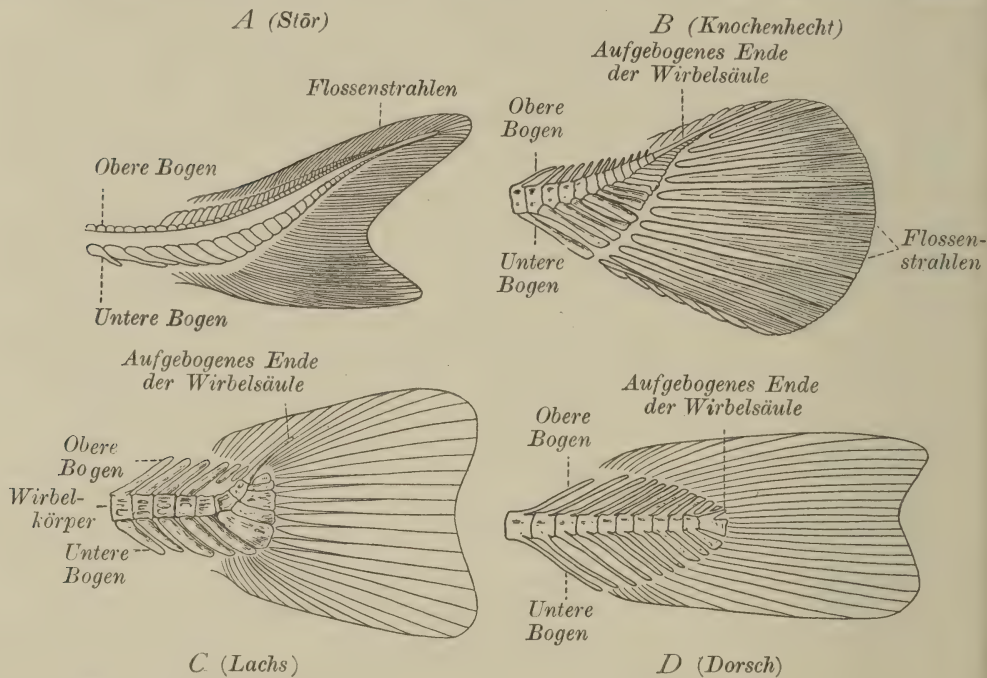


Fig. 15. Ende des Schwanzes verschiedener Fische. *A* Dipycerke Flosse. *B*, *C*, *D* Homocerke Flossen (die Flossen erscheinen äußerlich symmetrisch, doch ist in ihrem Inneren das Ende der Wirbelsäule aufwärts gebogen. In *C* ist der aufgebogene Teil der Wirbelsäule noch wohl entwickelt, in *D*, das den gewöhnlichen Zustand der Knochenfische repräsentiert, dagegen sehr klein. Aus Boas.

gewebigen Scheidewänden, die hier die ventrale Längsmuskulatur des Rumpfes in einzelne metamere Abschnitte teilen, und liegen der Wand der Leibeshöhle an (Fig. 16C); die oberen liegen in dem horizontalen Septum, das die dorsale und die ventrale Längsmuskulatur voneinander trennt (Fig. 16A). Die Mehrzahl der Fische besitzt nur untere Rippen, den Haien wie allen tetrapoden Wirbeltieren kommen nur obere zu. Das Vorkommen von Fischformen (z. B. *Polypterus*, Fig. 16B), die beide Arten von Rippen besitzen, beweist besonders klar die Notwendigkeit der gemachten Unterscheidung. Mit den echten Rippen, die dem Innenskelett angehören, haben nichts zu tun die sog. Fleischgräten, die bei Knochenfischen als Sehnenverknöcherungen auftreten, manchmal, wie beim Hering, in besonders großer Anzahl.

Die größte Mannigfaltigkeit bieten in ihrem besonderen Verhalten die oberen Rippen. Anfangs, bei den Haien, nur kurze knorpelige Anhängsel der

Wirbel darstellend, bei den Amphibien noch weiter reduziert, wachsen sie bei fast allen Amnioten im vorderen Rumpfbereich zu langen gekrümmten Spangen aus, die den Brustraum umgürten und häufig in zwei oder gar drei Stücke gegliedert werden, von denen mindestens das erste, der Wirbelsäule angeschlossene, verknöchert. Ein Teil von ihnen verbindet sich gewöhnlich an der Bauchseite des Körpers mit einem Brustbein: diese werden dann als wahre Rippen den auf sie folgenden falschen, die diese Verbindung nicht erlangen, gegenübergestellt (Fig. 7). Der Mangel eines Brustbeines bei den Schlangen stempelt alle Rippen derselben, die fast die ganze Länge der Wirbelsäule einnehmen, zu

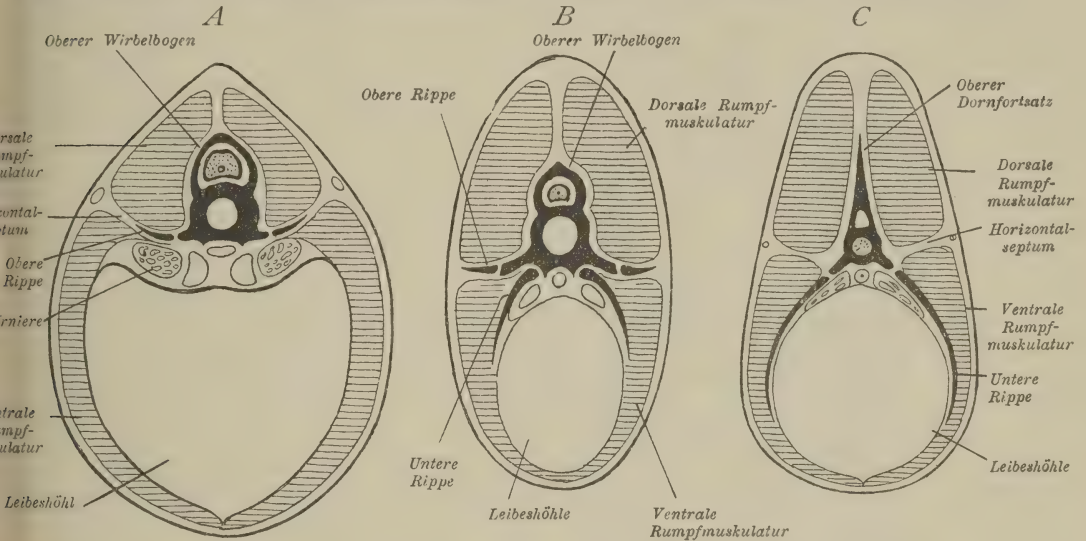


Fig. 16. Schematische Querschnitte, um die Lage der oberen und der unteren Rippen bei den Fischen zu zeigen. Nach GÖPPERT und BÜTSCHLI.

falschen Rippen. Rippen und Brustbein bilden zusammen mit der Brustwirbelsäule den Brustkorb, das Gehäuse, in dem die Lungen und das Herz liegen, und das, durch die Bewegung der Rippen einer Erweiterung und einer Verengerung fähig, die Ansaugung von Luft in die Lungen und die Wiederauspressung derselben, also die Ein- und Ausatmung bewirkt. Aber nicht nur dem Brustteil der Wirbelsäule fügen sich Rippen an, sondern auch dem Hals- und Lendenteil, ja selbst am Aufbau des Kreuzbeins nehmen bei den Säugern Skelettstücke Anteil, die als Rippenrudimente aufgefaßt werden. Hals- und Lendenrippen sind kürzer als die Brustrippen und vielfach fest mit den Wirbeln verschmolzen.

Für das unpaare, in der ventralen Körperwand gelegene Skelettstück, das ^{Brustbein.} eben als Brustbein (Sternum) erwähnt wurde, ist die Aufgabe, einer Anzahl Rippen zur Befestigung zu dienen, nicht die einzige; es kommt ihm noch eine zweite zu, nämlich die, eine Anlagerungsstätte für die Schultergürtel beider Seiten zu bilden. In dieser Verwendung findet es sich bereits bei den Amphibien, bei denen Beziehungen zu den — nur sehr kurzen oder ganz fehlenden — Rippen nicht bestehen. Ganz besonders besitzt bei den langschwänzigen Am-

phibien das durch eine breite Knorpelplatte dargestellte Brustbein eine wichtige Bedeutung zur Befestigung der beiderseitigen Schultergürtel (Fig. 18). Diese Funktion geht ihm aber auch bei den Reptilien — unter denen es nur den Schlangen und Schildkröten fehlt — nicht verloren und zeigt sich auch deutlich noch bei den Vögeln, wo das verknöcherte Brustbein, an dessen Seitenrand die Rippen angefügt sind, mit seinen Vorderrändern die beiderseitigen „Coracoide“ der Schultergürtel in Rinnen aufnimmt (Fig. 17). Im übrigen ist gerade bei den

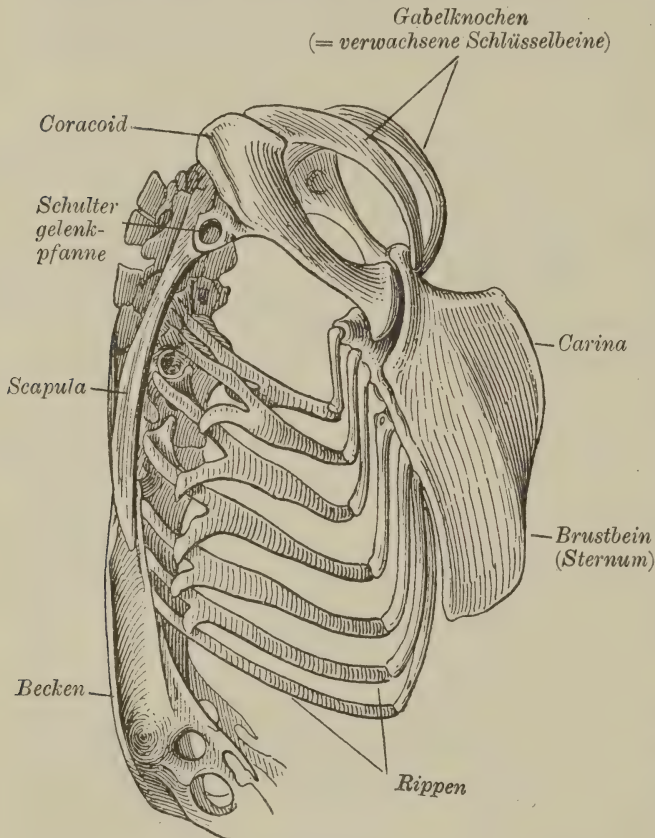


Fig. 17. Brustkorb und Schultergürtel eines Falken, von rechts.
Nach WIEDERSHEIM.

Vögeln das Brustbein ein sehr wichtiger Knochen, da von ihm der große Brustmuskel entspringt, dem beim Fliegen die Hauptarbeit zufällt. Um für ihn größere Ursprungsflächen zu schaffen, erhebt sich auf dem Brustbein ein hoher Kamm (*Carina*), dessen Anwesenheit die Flugvögel (*Carinaten*) von den Laufvögeln (*Ratiten*), die seiner entbehren, unterscheidet. Unter den Säugern erfüllt das Brustbein nur noch bei den Kloakentieren die Aufgabe, dem Coracoid als Stütze zu dienen; bei allen anderen geht mit der Rückbildung des Coracoids diese Aufgabe verloren, wofür aber ein anderer Knochen des Schultergürtels, das Schlüsselbein, sich das Brustbein als Anlagerungs-

stätte wählt. In den Fällen, wo das Schlüsselbein fehlt, bleibt dem Brustbein nur die Aufgabe, einer Anzahl von Rippen zur Befestigung zu dienen.

Episternum. Dem Brustbein auf seiner Ventralfläche aufgelagert ist, gewissermaßen zur Verstärkung, bei den Reptilien und den Kloakentieren unter den Säugern ein schon bei Stegocephalen vorhandener Deckknochen, der als Episternum bezeichnet wird.

Auch an den Brustkorb knüpfen sich, wie an alle größeren Abschnitte des Skelettes, mancherlei morphologische Fragen, die die Zahl der in ihn eingehenden Rippen, seine Form, die Form des Brustbeines, die Verbindungen der Rippen mit den Wirbeln und vieles andere betreffen. Auf sie einzugehen ist hier unmöglich.

Panzer der Schildkröten.

Dagegen seien hier kurz noch gestreift die ganz eigenartigen Verhältnisse bei den Schildkröten. Die Rippen umgürten hier nicht den Brustraum, sondern stellen nach der Seite gerichtete Fortsätze der Wirbel dar, die streckenweise stark verbreitert sind und so die Rippenplatten des Rückenschildes bilden. (Die Unbeweglichkeit der Rippen bedingt denn auch einen ganz eigenartigen Atemmechanismus bei den Schildkröten.) Am Aufbau des Rückenschildes nehmen dann noch die Dornfortsätze der Wirbel teil, die sich zu Wirbelplatten verbreitern. Eine Ergänzung erfahren diese vorn wie hinten durch Platten, die Hautverknöcherungen darstellen. Auch die Randplatten des Rückenschildes wie die Platten des ganzen Brustschildes haben den Charakter von Hautver-

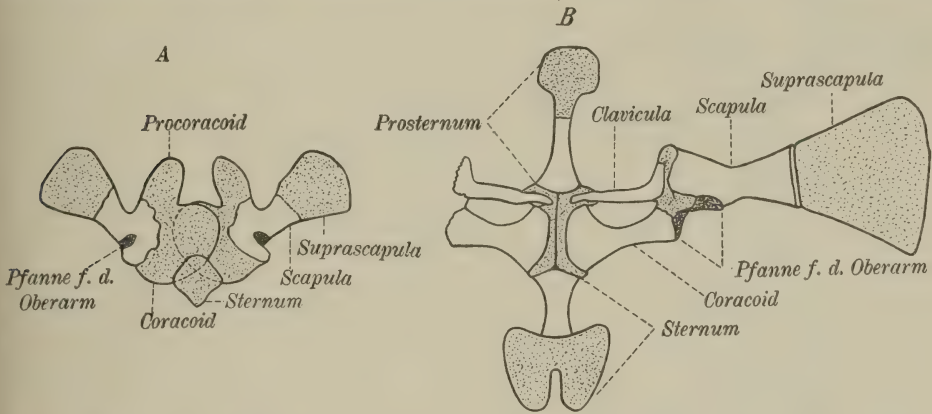


Fig. 18. Brustbein und Schultergürtel von Amphibien. *A* vom Landsalamander, *B* vom Frosch. Von der Bauchseite gesehen. Die scapularen Abschnitte sind ventralwärts in die Fläche umgelegt, der rechte Scapulartheil des Frosch-Schultergürtels ist fortgelassen. Nach BOAS.

knöcherungen. Auf die Frage nach der Stammesgeschichte des Schildkrötenpanzers kann hier nicht eingegangen werden.

b) Kopfskelett.

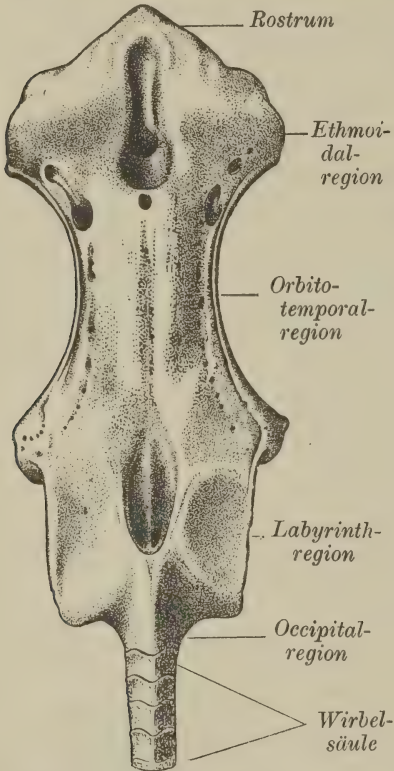
b) Kopfskelett, Aufgaben.

Die Hartgebilde, die sich im Bereiche des Kopfes finden und als Kopfskelett zusammengefaßt werden, erfüllen verschiedene Aufgaben. Sie dienen zum Schutze nervöser Organe, d. h. des Gehirnes und der Hauptsinnesorgane (des Gehör- und Gleichgewichts-, des Seh- und Geruchsorganes), sie umgürten ferner den Anfang des Nahrungskanals, die Mundhöhle, und treten hier in den Dienst verschiedener spezieller Aufgaben: sie bieten den Zähnen feste Widerlager dar, vermitteln unter dem Einfluß einer oft reich entwickelten Muskulatur eine Öffnung und Schließung des Mundes, vielfach unter Ausbildung ganz besonders sinnreicher Mechanismen zum Ergreifen und Festhalten der Nahrung, sie dienen der Befestigung der Zunge und den Bewegungen dieses Organes und treten auch, ebenfalls in der Umgebung des Nahrungskanals, in den Dienst der Atmung, indem sie bei den kiemenatmenden Wirbeltieren die Kiemen-spalten stützen und ihre Öffnung und Schließung regulieren, ja selbst bei den lungenatmenden Amphibien noch dem Boden der als Saug- und Druckpumpe arbeitenden Mundhöhle Festigkeit verleihen. Schließlich aber finden Hartgebilde am Kopfe noch manche spezielle Verwendung und Bedeutung, da der

Kopf der vorderste und exponierteste Teil des Körpers ist. Als solcher hat er bei Wassertieren als Wasserbrecher voranzugehen und kann besondere, diesem Zwecke angepaßte Teile des Kopfskelettes aufweisen; als solcher stellt er ferner für die Ausbildung von Waffen oder von in die Augen fallenden Schmuckteilen, wie von Hörnern, Geweihen, Höckern eine bevorzugte Örtlichkeit dar.

Einteilung.

Im Dienste aller der genannten Aufgaben finden wir Hartgebilde am Kopfe, in mehr oder minder reicher und komplizierter Entwicklung. Sie gruppieren



Grundplan.

Fig. 19. Schädel von Heptanchus, von oben.

sich jenen Aufgaben entsprechend zu einem dorsal gelegenen neuralen Abschnitt, der die Umgebung des Gehirns und der Hauptsinnesorgane bildet, und einem ventral gelegenen visceralen (Eingeweide-) Abschnitt, der die festen Wandungen der Mund- und Kiemenhöhle zu bilden bestimmt ist. Von diesen letzteren

Teilen nehmen die hinteren, die ursprünglich im Dienste der Kiemenatmung stehen, bei den Lungenatmern aber als Zungenbein wesentlich den Bewegungen der Zunge dienen, eine gewisse Sonderstellung ein; da sie gewöhnlich nur lose mit dem übrigen Kopfskelett verbunden sind, können sie als gar nicht zu diesem gehörig erscheinen, und unter dem Begriff Schädel faßt daher der gewöhnliche Sprachgebrauch nur den neuralen Teil des Kopfskelettes mit dem vorderen, ihm enger angeschlossenen Abschnitt des visceralen Teiles zusammen, nicht aber auch das Kiemenskelett und das aus ihm hervorgehende Zungenbein.

In der speziellen Ausgestaltung bietet wohl kein Abschnitt des ganzen Skelettes eine so große Mannigfaltigkeit dar, wie gerade das Kopf

Primordialschädel.

skelett. Und doch liegt auch diesem ein gemeinsamer, sich immer wiederholender Plan zugrunde, der sofort klar zutage tritt, wenn man die verschiedenen Kopfskelette in ihren embryonalen Zuständen betrachtet und untereinander vergleicht. Die primordialen Bestandteile, als Primordialschädel oder Knorpelschädel zusammengefaßt, bilden bei den Rundmäulern wie bei den Knorpelflossern zeitlebens allein das Kopfskelett; weder Ersatz- noch Deckknochen treten hier zu ihnen hinzu. Der Grundplan, dem sie in ihrer Anordnung folgen wird somit bei jenen Formen am leichtesten erkannt. Von den beiden schon genannten Abschnitten bildet der neurale in ausgebildetem Zustande eine in sich zusammenhängende Knorpelkapsel, an der einzelne Regionen unterschieden werden. Rundmäuler und Haie zeigen hier einen grundsätzlichen Unterschied, dem eine besondere Wichtigkeit für das Verständnis des Kopfskelettes zukommt: am Knorpelschädel der Rundmäuler sind nur drei solche

Regionen unterscheidbar, die von vorn nach hinten als Nasen-, Augen- und Ohrregion bezeichnet werden, und hinter der letzten folgen bereits die vordersten Wirbelbogen; bei den Selachiern schließt sich aber an die Ohrregion noch eine vierte hinterste Region an, die Hinterhaupt-(Occipital-)region, die nach ihrer Entwicklungsgeschichte und nach dem Verhalten der in ihrem Bereich austretenden Nerven aus der Verschmelzung einer größeren Anzahl von Wirbeln oder, allgemeiner gesprochen, von spinalen Skelettelementen entstanden zu denken ist. Fürbringer hat die drei vordersten Regionen des neuralen Schädels als Palaeocranium (Urschädel) zusammengefaßt und ihm die Hinterhauptregion als Neocranium (Neuschädel) gegenübergestellt. Beide Abschnitte

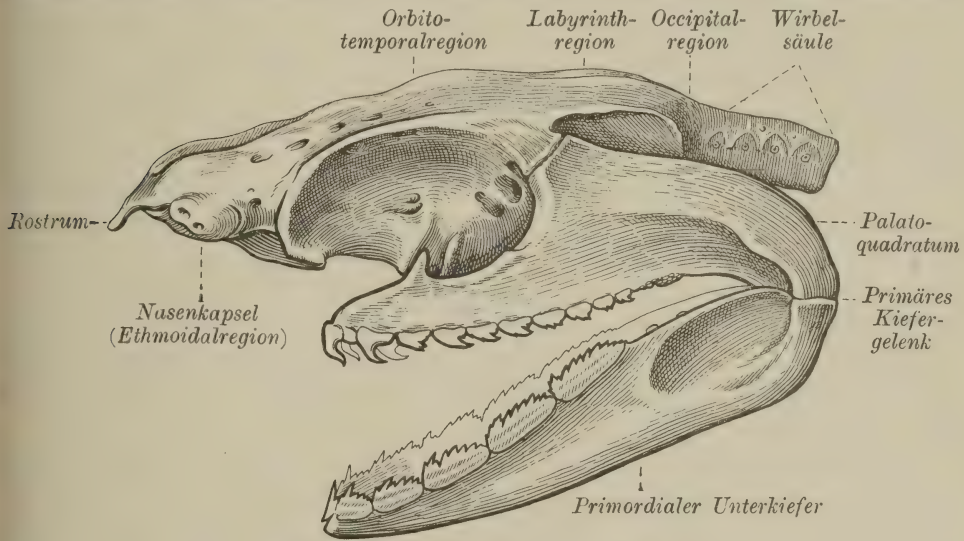


Fig. 20. Neuralschädel und Kieferbogen von Heptanchus, von der Seite.

sind nach dem jetzigen Stande der Kenntnisse als grundsätzlich verschieden zu betrachten: für den Urschädel läßt sich bisher nicht nachweisen, daß er einmal eine Gliederung ähnlich der der Wirbelsäule besaß, und es ist viel wahrscheinlicher, daß er von vornherein als zusammenhängende Knorpelkapsel entstand; dagegen darf der Neuschädel (Wirbelschädel) mit gutem Rechte als eine spätere Zutat zu jenem aufgefaßt werden, als der vorderste Teil der Wirbelsäule, dessen einzelne Skelettelemente untereinander verschmolzen und sich nun als letzter Abschnitt dem Schädel anschlossen. Das Verhalten bei den Rundmäulern redet dieser Auffassung das Wort, insofern als hier ein Zustand des Schädels dauernd ist, der nur dem „Palaeocranium“ entspricht. Es geht schon hieraus hervor, daß der Begriff „Schädel“ keine konstante Größe bezeichnet, und ein Vergleich der verschiedenen übrigen Knorpelschädel führt weiter zu der Erkenntnis, daß auch bei den Kiefermäulern noch Verschiedenheiten in der Ausdehnung des Schädels bestehen, indem bei den einzelnen offenbar die Zahl der Wirbelsäulen-Elemente, die in den Aufbau der Hinterhauptregion eingehen, verschieden ist. So darf als gut begründet angesehen werden, daß der Schädel der Reptilien, Vögel und Säuger um drei Wirbel länger ist als der der Amphibien,

daß also der erste Wirbel der drei erstgenannten Klassen dem vierten der Amphibien entspricht. Das spricht sich freilich nicht so ohne weiteres etwa in einer tatsächlich verschiedenen „Länge“ der Hinterhauptgegend aus, sondern kann nur aus der Entwicklungsgeschichte, aus dem Verhalten der Muskelsegmente, Nerven und Skelettanlagen erschlossen werden.

Die soeben kurz erörterte Erkenntnis ist der letzte Rest, der von der einstmals so berühmten Goethe-Okenschen „Wirbeltheorie des Schädels“ übriggeblieben ist. Diese Theorie irrte, indem sie annahm, daß der ganze Schädel ein Komplex von mehreren Wirbeln sei (am häufigsten wurden vier solcher „Schädelwirbel“ angenommen); sie irrte ferner darin, daß sie diese Schädelwirbel künstlich zusammensetzte, d. h. gewisse Ersatzknochen und Deckknochen willkürlich als zusammengehörig zu Schädelwirbeln vereinigte, wozu sie durch den weiteren Mißgriff verleitet wurde, daß sie die höchste Ausbildungsform des Schädels, nämlich den Säugetierschädel, zum Ausgang der Betrachtung nahm, aber es bleibt ihr das Verdienst, mit der Aufstellung des Gedankens von dem einheitlichen Aufbau des gesamten Achsenskelettes ungemein anregend auf die Forschung gewirkt und eine Anzahl Arbeiten über den Schädel (ich nenne hier nur Gegenbaurs Werk über den Selachierschädel) hervorgerufen zu haben, die für das Verständnis dieses Skeletteiles grundlegend geworden sind. Und wenigstens für einen Teil des Schädels, die Hinterhauptgegend, hat sich jener Gedanke, wie gezeigt wurde, auch als richtig herausgestellt, wenn auch in anderer Weise, als die Begründer der Wirbeltheorie gemeint hatten.

Kehren wir hiernach zu dem Knorpelschädel zurück und betrachten, indem wir den der Rundmäuler als vielfach ganz einseitig ausgebildet beiseite lassen den der Selachier noch etwas genauer. Der schematische Grundriß Fig. 21 zeigt daß der Knorpelschädel einen mittleren Raum umschließt, der sich nach vorn aber nur bis zu der Nasengegend erstreckt: die „Schädelhöhle“ im engeren Sinne die das Gehirn enthält. Dazu kommen einige Nebenräume. In der Ohr (Labyrinth-)Gegend zeigt der Schädel eine beträchtliche Verbreiterung, weil es hier jederseits eine Ohrkapsel für die Bergung des häutigen Labyrinthes, d. i. des Gleichgewichts- und Gehörorganes, bildet. Davor findet sich, in der Augenschläfengegend (Orbitotemporalregion), seitlich neben der Schädelwand eine Nische, die für die Aufnahme des Auges und von Kiefermuskeln bestimmt ist. Vorn erhält sie ihren Abschluß durch die seitliche Verbreiterung der vordersten Schädelgegend, der Nasen- oder Ethmoidalgegend, die zwei durch eine mittlere Scheidewand getrennte Räume zur Aufnahme der Geruchsäcke enthält und daher auch als Nasenkapsel bezeichnet wird. Die Zugänge zu diesen Räumen liegen bei den Haien jederseits an der Unterseite der Kapsel. Ein verschieden gestalteter „Schnabel“ (*Rostrum*) springt von der Vorderfläche der Nasenkapsel nach vorn als Wasserbrecher vor. Die Schädelhöhle ist unten, oben, seitlich und vorn knorpelig begrenzt; Öffnungen in den Wandungen leiten die Gehirnnerven aus ihr heraus. Sie sind in die schematische Figur 21 eingetragen. Die oben besprochene Tatsache, daß die Hinterhauptregion auf verschmolzenen

Wirbel zurückzuführen ist, spricht sich darin aus, daß die Schädelbasis dieser Gegend embryonal von der Chorda dorsalis durchsetzt wird; diese geht jedoch noch weiter nach vorn und findet ihr vorderstes Ende erst an der Grenze der Ohr- und Augen-Schläfengegend, an einer Stelle des Bodens, die als quere Leiste (Sattellehne) vorspringen kann, und vor der ein sehr merkwürdiger Hirnabschnitt, der später zu besprechende Hirnanhang (die Hypophyse) liegt.

Im Gegensatz zu dem neuralen Teil des Schädels, der keine Gliederung aufweist, besteht der

unter ihm gelegene viscerele (Einge-weide-)Abschnitt aus einer Anzahl bogenförmiger Spangen, die den Anfangsteil des Darmrohres umgürten (Fig. 22). Auf einige weniger bedeutende, als Lippenknorpel in die Ober- und Unterlippe eingelagerte Stücke folgendie eigentlichen Schlundbogen, von denen der erste, kräftigste, als Kieferbogen den Mundeingang umgürtet und so- wohl auf seinem

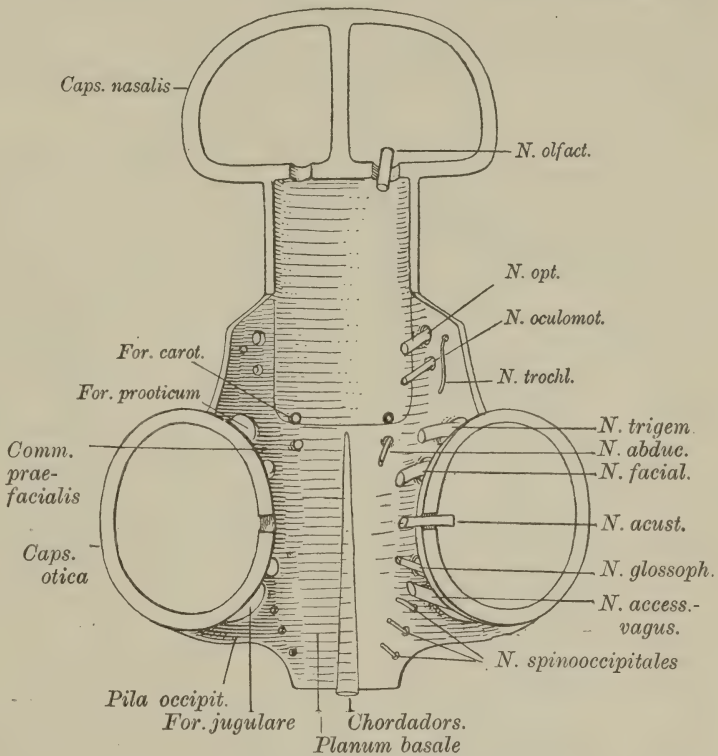


Fig. 21. Schematischer Grundriß eines plattbasischen Primordialcraniums, rechterseits mit den austretenden Gehirnnerven. Nach E. GAUFF.

oberen Stück, dem sog. Palatoquadratum, wie auf seinem unteren Stück, dem primordialen Unterkiefer, Zähne trägt. Beide Stücke sind untereinander in dem primordialen Kiefergelenk beweglich verbunden, im übrigen ist bei den Haien auch der obere Abschnitt nur beweglich dem neuralen Schädel angeschlossen. Auch der zweite oder Zungenbeinbogen besteht aus zwei Stücken, von denen das obere, als Hyomandibula bezeichnet, bei den meisten Haien zugleich zum Tragen des Kieferapparates dient; nur bei den Grauhaien hat es diese Aufgabe nicht, da hier das Palatoquadratum sich selbst mit einem kräftigen Fortsatz an die Ohrkapsel anlegt (Fig. 20). Die folgenden Bogen, meist fünf an der Zahl, sind als Kiemenbogen zwischen den Kiemen-spalten gelagert; ein jeder von ihnen gewöhnlich in vier Stücke gegliedert, deren Beweglichkeit eine Erweiterung und Verengung der Kiemen-spalten ermöglicht. Ihren Mittelstücken sitzen außen dünne Knorpelstäbchen („Radien“)

an, die die Scheidewände zwischen den Kiemenpalten stützen, und in den äußeren Rändern dieser Scheidewände sind vielfach noch besondere Knorpelstückchen als „Extrabranchnialia“ eingelagert. Die untersten Teilstücke der Kiemenbogen nebst dem des Zungenbeinbogens (dem Ventrohyale) werden schließlich in der ventralen Mittellinie, also am Boden der Schlundhöhle, durch eine Reihe hintereinander gelegener unpaarer Schlußstücke („Copulae“) vereinigt, deren vorderstes der Zunge zur Stütze dient.

Der Knorpelschädel, der hier in seinem allgemeinen Aufbau geschildert wurde, bildet bei den Knorpelflossern zeitlebens allein das Kopfskelett; er wird auch bei allen über denselben stehenden Wirbeltieren, wenn auch mit manchen

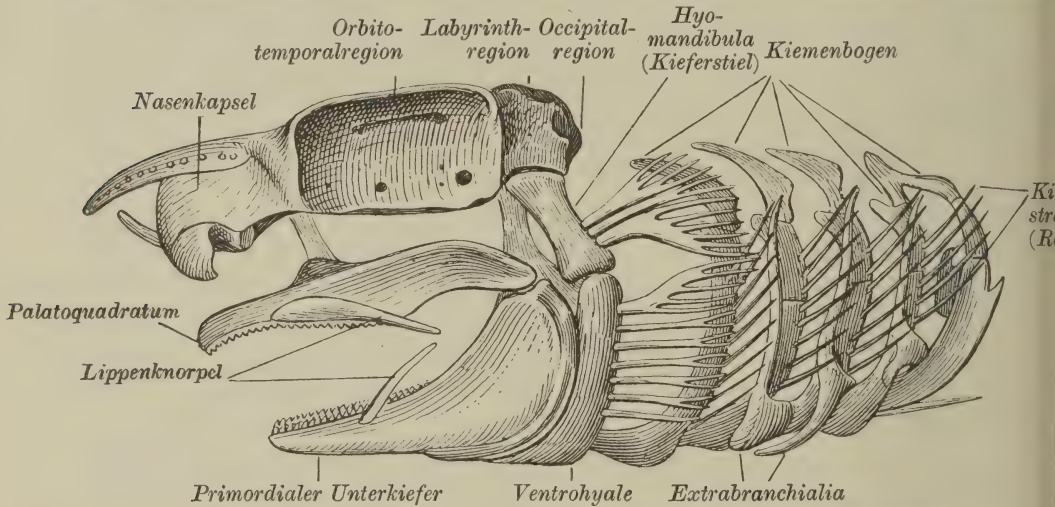


Fig. 22. Kopfskelett eines Haifisches, von links. Nach W. K. PARKER, aus WIEDERSHEIM.

Formbesonderheiten, doch nach dem gleichen Grundplan, immer wieder als Grundlage des Schädels embryonal angelegt, bleibt aber hier nicht allein, sondern erfährt eine Ergänzung durch das Hinzutreten von knöchernen Elementen. Ontogenetisch und phylogenetisch die frühesten sind Deckknochen, die teils an seinem dorsalen und lateralen Umfang, teils in den Wandungen der Mundhöhle ihre Entstehung nehmen und sich dem Knorpelschädel zunächst nur lose auflagern; zu ihnen gesellen sich bald, schon bei den höheren Fischen, Ersatzknochen, die nur bei ihrer ersten Entstehung in der Knorpelhaul dem Knorpel aufliegen, dann aber, während letzterer selbst zugrunde geht, an seine Stelle treten.

Deckknochen.

Von den Deckknochen wird eine erste Gruppe, die auf der Oberfläche und an den Seiten des Knorpelschädels auftritt, zum Teil wenigstens auf Verknöcherungen der Haut zurückgeführt, die allmählich in größere Tiefe rückten und zu dauernden Bestandteilen des Schädels wurden. Bei den Knorpelganoiden zeigen sie sich noch in einem mehr indifferenten Verhalten, mit manchen Varianten in bezug auf Zahl und Form, doch schon bei den Knochenfischen erscheinen gewisse Stücke in bestimmtem Verhalten, das sich dann weiterhin dauernd erhält. Am Dach des Schädels sind ziemlich konstant drei

Paare von Knochen, die, von hinten nach vorn, als Scheitel-, Stirn- und Nasenbeine bezeichnet werden; von ihnen liegen die Scheitel- und Stirnbeine (*Parietalia* und *Frontalia*) im Gebiet der drei hinteren Schädelregionen und übernehmen, wenn unter ihnen die knorpelige Schädeldecke nicht mehr zur Ausbildung kommt,

was meist der Fall ist, die Herstellung eines knöchernen Daches der Schädelhöhle, während die Nasenbeine (*Nasalia*) sich dem Dach der Nasenkapsel auf-lagern. Weniger konstant sind einige Knochen, die jederseits seitlich von den genannten liegen: das *Supratemporale* (seitlich vom Scheitelbein auf der Ohrkapsel); das hintere Stirnbein (*Postfrontale*), das sich hinter dem Auge, ohne erkennbare Beziehung zum Knorpelschädel, dem Stirnbein anschließt; das vordere Stirnbein (*Praefrontale*),

vor dem Auge an der Nasenkapsel; und an der letzteren noch das *Septomaxillare* und *Adlacrimale*. Ohne Beziehung zum Knorpelschädel findet sich weiterhin häufig ein Jochbein (*Zygomatium*), als Verbindungsbrücke zwischen dem Oberkiefer und den Knochen der Schläfengegend (*Supratemporale*, *Squamosum*, *Quadratojugale*). Von den letzteren wurde das *Supratemporale* schon als Deckknochen der Ohrkapsel erwähnt; die beiden anderen, das *Squamosum* und das *Quadratojugale*, sind Deckknochen an der Außenseite des Palatoquadratum, doch kann das *Squamosum* von hier aus aufwärts an den neuralen

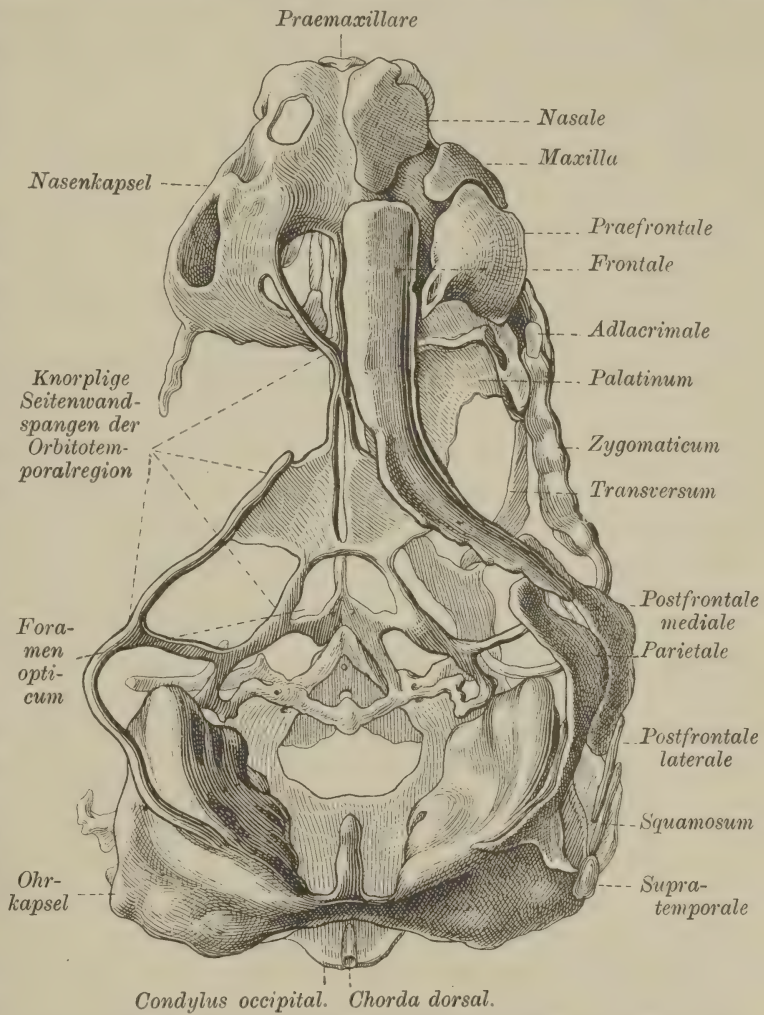


Fig. 23. Schädel eines 47 mm langen Embryo von *Lacerta agilis*, nach Entfernung der Deckknochen der linken Seite. Nach einem Wachsmo-dell. Ansicht von der Oberseite.

Schädel rücken. Auch in der Umgebung des hinteren Abschnittes des primordialen Unterkiefers können Deckknochen dieser ersten Gruppe auftreten (*Angulare*, *Supraangulare*, *Complementare*, *Goniale*). Dagegen kommen an den Stücken des Zungenbein-Kiemenbogenskelettes hierher gehörige Deckknochen nur ausnahmsweise zur Ausbildung, so bei den Knochenfischen, wo sich an die Stücke des Zungenbeinbogens ein aus Deckknochen bestehender Kiemendeckelapparat anschließt. Inkonstanter Natur und nur auf bestimmte Wirbeltiergruppen beschränkt sind oberflächlich gelagerte Deckknochenringe um die Augen (bei manchen Knochenfischen und Echsen), oberflächliche Hautverknöcherungen der Schläfengegend (bei manchen Echsen) u. a.

Eine andere, gut abgrenzbare Gruppe von Deckknochen wird seit O. Hertwig (1874) als Zahnknochen aufgefaßt, d. h. als Knochen, die ursprünglich aus einer Verwachsung von Zähnen entstanden sind. Die hierher gehörigen Elemente sind bei niederen Wirbeltieren in oder unter der Mundschleimhaut gelegen und können alle — bei dieser oder jener Form — Zähne tragen, lassen auch vielfach noch — bei Fischen und langschwänzigen Amphibien — entwicklungsgeschichtlich die Entstehung aus einer Verschmelzung von Zahnsockeln erkennen. Oft genug aber zeigen sie eine Emanzipation von den Zähnen: sie entstehen selbständig und verbinden sich erst sekundär mit den ebenfalls selbständig entstandenen Zähnen, ja schließlich können nur die Knochenstücke allein noch zur Entwicklung kommen, die Zähne auf ihnen aber unterdrückt werden. Da bei den Haien kleine Zähnchen in der ganzen Mundhöhle verbreitet sind, so können auch bis tief in dieselbe hinein zahntragende Knochenstücke entstehen; verständlich ist es aber auch, daß dies ganz besonders da der Fall ist, wo knorpelige Skeletteile, die die Mundhöhle begrenzen, für solche Zahnknochen ein festes Widerlager bildeten. Als breiteste Anlagerungsstätte bot sich da zunächst am Mundhöhlendach die Schädelbasis dar, an der denn auch ein ausgedehnter, auf Zahnverwachsung zurückzuführender Knochen zur Entstehung kommt: das *Parasphenoid* (Nebenkeilbein). Aus der Verwachsung der großen Kieferzähne, die bei den Haien dem Palatoquadratum aufsitzen, gehen mindestens zwei zahntragende Knochenplatten hervor: eine hintere, das *Pterygoid* (Flügelbein) und eine vordere, das *Palatinum* (Gaumenbein). Vielleicht entstand auch das Pflugscharbein (der *Vomer*) als drittes, vorderstes Stück erstmalig auf dem Palatoquadratum, doch bot ihm vielleicht der Boden der Nasenkapsel, an dem es sich tatsächlich gewöhnlich findet, auch schon die erste Anlagerungsstätte dar. Jedenfalls kam also hier am Dach der Mundhöhle jederseits ein aus Vomer, Palatinum, Pterygoid zusammengesetzter Bogen zahntragender Knochen zustande, der nun aber, und das ist wichtig genug, niemals mehr da liegt, wo man ihn erwarten sollte, d. h. am Eingang zur Mundhöhle, sondern stets mehr in der Tiefe derselben. Es bildet sich nämlich vor ihm ein zweiter, vorderer oder äußerer Zahnbogen, bestehend aus zwei hintereinander gelegenen Zahnknochen, einem vorderen Zwischenkiefer (*Praemaxillare*) und einem hinteren Oberkiefer (*Maxilla*). Vielleicht bot diesen der obere Lippenknorpel, wie ein solcher bei Haien besteht,

bei den übrigen Fischen aber nebst dem unteren Lippenknorpel bald verschwindet, die erste Anlagerungsstätte dar, vielleicht aber entstanden sie auch von vornherein an der Nasenkapsel, der sie sich tatsächlich bei den meisten Wirbeltieren anlegen und an der sie besonderen Halt gewinnen, indem sich ihren zahntragenden Abschnitten aufsteigende, wohl dem Integument entstammende Teile anschließen und sich auf die Außenfläche der Nasenkapsel heraufschieben. So

erkennen wir, daß der aus Zwischen- und Oberkiefer gebildete obere Begrenzungsrand der Mundhöhle, wie er bei den meisten Wirbeltieren besteht, nicht dem Mundrand der Selachier entspricht, der von dem Palatoquadratum hergestellt wird, sondern vor diesem liegt: der Mundeingang ist bei den über den Selachiern stehenden Formen sozusagen nach vorn verschoben worden. Entsprechend den Verhältnissen am Dach der Mundhöhle kommen

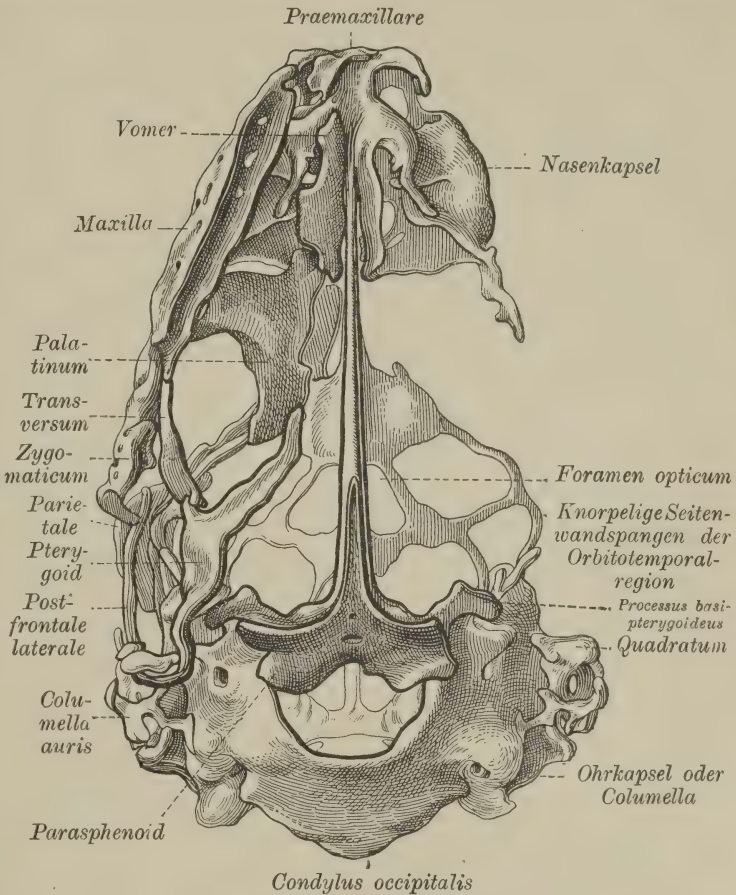


Fig. 24. Derselbe Schädel wie Fig. 23, Ansicht von der Unterseite.

auch am primordialen Unterkiefer zwei Bogen zahntragender Knochen zur Ausbildung, ein äußerer, hergestellt durch das *Dentale*, und ein innerer, durch das *Spleniale* gebildet. Endlich aber können auch auf den verschiedensten Teilen des Zungenbein- und Kiemenbogenskelettes zahntragende Knochen entstehen, so daß bei manchen Knochenfischen die ganze Mundhöhle von zahntragenden Knochenplatten umgeben ist, von Zähnen geradezu starrt.

Die zweite große Gruppe von Knochen, die bei den über den Selachiern stehenden Wirbeltieren am Schädel auftreten, sind die Ersatzknochen, deren Wesen darin besteht, daß sie sich nicht auf eine bloße Bedeckung des Knorpelschädels beschränken, sondern einzelne Bezirke desselben ersetzen, nachdem

hier der Knorpel selbst zugrunde gegangen. So wird der neurale Schädel, der auf dem Knorpelstadium eine ungegliederte einheitliche Kapsel darstellt, in einzelne knöcherne Territorien zerlegt, aber diese Gliederung ist, wie nun ersichtlich, ein sekundärer Vorgang, und damit verbietet sich jeder Vergleich der so entstehenden einzelnen Stücke etwa mit „Wirbeln“ oder mit Teilen von solchen, wie ihn die alte „Wirbeltheorie“ durchführen wollte. Doch läßt sich eine Gruppierung der Ersatzknochen des neuralen Schädels vornehmen nach den Gegenden, in denen sie auftreten, und es lassen sich demnach unterscheiden: *Occipitalia* (Hinterhauptbeine), die die Occipitalgegend okkupieren und meist in der Vierzahl, als je ein oberes und unteres und zwei seitliche, vorhanden sind; *Otica* (Ohrknochen), die die Ohrkapsel jeder Seite in knöcherne Stücke zerlegen, an Zahl nicht konstant sind und häufig untereinander zu einem einheitlichen Felsenbein (*Petrosum*) verschmelzen; *Sphenoidalia* (Keilbeine), die Verknöcherungsgebiete der Augen-Schläfengegend, als basale und laterale unterscheidbar; endlich *Ethmoidalia* (Siebbeine), die Ersatzknochen der Nasenkapsel, die ebenfalls in der Mehrzahl auftreten können. Im Gebiet des Kieferbogens verknöchern, oft schon bei den Fischen und Amphibien, und ganz regelmäßig bei den Amnioten, die Gelenkteile des Palatoquadratum und des primordialen Unterkiefers, jener als Quadratbein (*Quadratum*), dieser als Gelenkbein (*Articulare*), und endlich kann der Verknöcherungsprozeß auch die Teile des Zungenbein-Kiemenbogenskelettes in größter Ausdehnung ergreifen.

Der Ersatz des Knorpelschädels durch Ersatzknochen geht bei den einzelnen Wirbeltieren verschieden weit, und dementsprechend werden verschiedenen große Bezirke des ersteren auch unverändert in den erwachsenen Schädel übernommen. Der Schädel der Störe und anderer Ganoiden, vieler Knochenfische und Amphibien besteht auch im erwachsenen Zustand noch zu einem sehr großen Teil aus Knorpel und auch an der Zusammensetzung des Schädels mancher Reptilien nimmt Knorpel noch einen großen Anteil, ja selbst bei Vögeln und Säugern, wo der Ersatz des Knorpelschädels durch knöcherne Territorien am vollständigsten ist, bleibt die Nasenkapsel wenigstens zum Teil knorpelig. Beim Menschen sind die Knorpel der äußeren Nase Reste des Knorpelschädels. Einen Schädel, der nur aus Knochen bestände, ohne knorpelige Teile, dürfte es wohl überhaupt nicht geben. Aber allerdings tritt die Bedeutung derselben im großen und ganzen immer mehr zurück, je höher wir in der Wirbeltierreihe aufsteigen, und zwar ist das nicht nur dahin zu verstehen, daß immer ausgehntere Teile des embryonalen Knorpelschädels durch Knochen verdrängt werden, sondern auch dahin, daß derselbe von vornherein nicht mehr in der Vollständigkeit angelegt wird, wie bei den Selachiern. Namentlich die Decke und die Seitenwände werden lückenhaft und schwinden oft ganz, und es sind vor allem die basalen Teile, die noch zur Anlage gelangen, während an den Seiten und an der Decke Deckknochen den Abschluß der Schädelhöhle übernehmen. So besonders bei den Säugern einschließlich des Menschen. In dieser allmählichen Reduktion des Knorpelschädels prägt sich die größere Wertigkeit der knöchernen Skeletteile gegenüber den knorpeligen aus; sie schließt übrigens

nicht aus, daß nicht auch gelegentlich bei einer höheren Form wieder eine Vermehrung der knorpeligen Teile erfolgt.

Unverknöchert bleibende Teile des Knorpelschädels, Ersatzknochen und Deckknochen sind die Bestandteile, die den Schädel aller über den Selachiern stehenden Wirbeltiere zusammensetzen. Die vergleichende Betrachtung hat sie alle gesondert zu betrachten an der Hand der Entwicklungsgeschichte. Diese hat die Zugehörigkeit der verschiedenen Knochenstücke zu einer der beiden Hauptkategorien festzustellen, wie auch etwaige Verwachsungen verschiedener Elemente nachzuweisen. Denn solche sind häufig genug, und am erwachsenen menschlichen Schädel z. B. gibt es mehrere „Knochen“, die tatsächlich Knochen-Komplexe darstellen, Verwachsungsprodukte aus verschiedenen und auch verschiedenwertigen Teilstücken, wie denn das Schläfenbein des Menschen aus einer ganzen Anzahl von Bestandteilen zusammengesetzt ist: aus den Ersatzknochen der Ohrkapsel und ihrer Umgebung, dem verknöcherten oberen Ende des Zungenbeinbogens und zwei Deckknochen, dem Schuppenbein und dem Paukenbein, welches letzteres wahrscheinlich auf einen früheren Unterkiefer-Deckknochen zurückzuführen ist. Diese letztere Angabe eröffnet zugleich einen Blick auf ein großes und schwieriges Gebiet der vergleichenden Schädelforschung: die Feststellung der bei den einzelnen Formen einander entsprechenden (homologen) Knochenstücke, eine Aufgabe, die erschwert wird durch die Tatsache, daß auch die Kopfknochen einen Wechsel ihrer speziellen Verwendung erleiden können. Die Feststellung der Homologien ist die Vorbedingung für eine vergleichende Betrachtung der Veränderungen, die der Gesamtschädel in Anpassung an die ihm obliegenden Aufgaben, in Abhängigkeit von den Organen, in deren Dienst er steht, durchmacht. Wie beträchtlich dieselben sind, lehrt das ganz verschiedene Aussehen, das die einzelnen Schädel, etwa der eines Knochenfisches, eines Frosches, Vogels und Säugers, darbieten. Die Entwicklungsgeschichte analysiert diese Verschiedenheiten und macht sie verständlich, indem sie sie zurückführt auf die Veränderungen der einzelnen Teile. Es zeigt sich dabei, daß die Verschiedenheiten des Gesamtschädels in viel höherem Maße auf Rechnung des Eingeweideteiles des Schädels kommen, als auf solche des neuralen Abschnittes. Von jenem befreit, erscheint der letztere sofort viel verständlicher und läßt den oben geschilderten Grundplan leicht erkennen, ganz besonders wenn man ihn betrachtet, solange er sich noch auf der Höhe des Knorpelstadiums befindet, und Ersatzknochen noch nicht an ihm aufgetreten sind.

Von den Hauptunterschieden, die an dem neuralen Schädel festzustellen sind, wurden zwei, die Hinterhauptregion betreffende, schon genannt: die Verschiedenheit dieser Region hinsichtlich der Zahl der Wirbel, die in ihren Aufbau eingehen, sowie die verschiedene Art der Gelenkung mit der Wirbelsäule (S. 428). Ein weiterer, scheinbar unbedeutender, tatsächlich aber sehr bedeutungsvoller betrifft die Ohrkapseln: bei allen landlebenden Wirbeltieren, von den Amphibien an, sind dieselben nicht mehr wie bei den Fischen nach außen völlig geschlossen, sondern besitzen eine kleine Öffnung, das Vorhofsfenster,

Die Bestandteile des ausgebildeten Schädels; Verwachsungen, Homologien, Funktionswechsel.

Besonderheiten des neuralen Schädels.

das durch das innere Ende eines kleinen Stäbchens, der Ohr columella, verschlossen wird und so die Übertragung von Schallwellen durch jenes Stäbchen auf das in der Ohrkapsel eingeschlossene Gehörlabyrinth gestattet. Auffallender ist ein Unterschied, den die Augengegend zeigen kann: anstatt des in Fig. 21 dargestellten Verhaltens trifft man sehr häufig ein anderes, dadurch ausgezeichnet, daß durch die großen und tief gelagerten Augen die Schädelhöhle zwischen ihnen auf einen engen oben vom Stirnbein geschlossenen Kanal reduziert und auf den oberen Rand einer mittleren unpaaren Scheidewand (des Septum interorbitale) verlagert wird. Schon unter den Fischen ist das nicht selten, es ist ferner eine Eigenheit aller Reptilien und Vögel, und auch beim

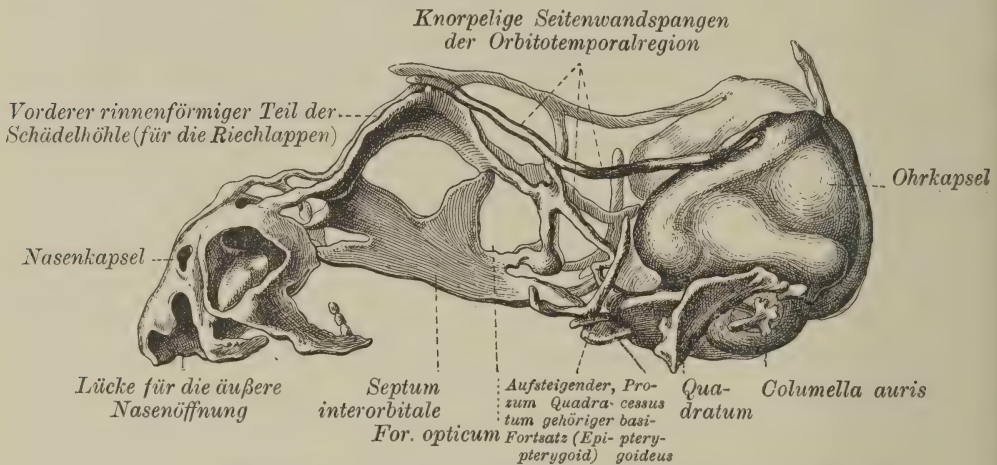


Fig. 25. Knorpelschädel eines 31 mm langen Embryo von *Lacerta agilis*, von der linken Seite. Nach einem Wachsmo- dell.

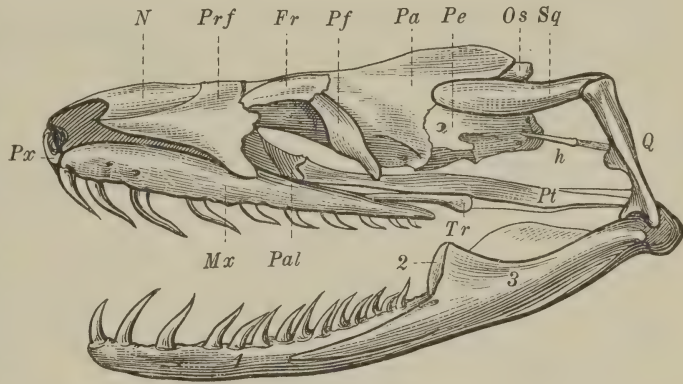
Säugerschädel ist es noch als Hinweis auf die Reptilien-Abstammung der Säuger deutlich erkennbar. Sehr viele Formbesonderheiten zeigt ferner im Gebiet des neuralen Schädels die Nasenkapsel, in Anpassung an die fortschreitende Entwicklung des Geruchsorganes. Da ist zunächst zu nennen das Verhalten ihrer Öffnungen. Während bei den Haien der Zugang zu dem Inneren der Nasenkapsel jederseits an der Unterseite des Kopfes liegt, rückt er bei Ganoiden und Knochenfischen an die Oberseite desselben, und bei allen luftatmenden Wirbeltieren, von den Amphibien an, erhält der Raum jeder Seite sogar zwei Öffnungen, eine äußere, die an der Oberfläche des Kopfes liegt, und eine innere, die in die Mundhöhle führt. Damit wird die Nasenhöhle in den Dienst der Luftatmung gestellt: die Luft kann nun durch den Raum der Nasenhöhle hindurch in die Mundhöhle geleitet werden. Daran knüpft eine andere Veränderung an: die Bildung eines neuen Daches der Mundhöhle oder des sekundären Gaumens durch Deckknochen der Mundhöhle, die wir noch zu betrachten haben werden. Von den vielen Umbildungen im Inneren der Nasenkapsel verdient besonders das Auftreten von Nasenmuscheln genannt zu werden, Vorsprünge der Kapselwand, die Schleimhauterhebungen zur Stütze dienen. Auch auf sie wird noch zurückzukommen sein.

Die meisten Besonderheiten von allen Neuralschädeln zeigt wohl der der Säuger. Die starke Entwicklung, die hier das Gehirn erfährt, führt zu einer Umgestaltung des Schädels, die die Schaffung eines größeren Raumes für dasselbe zum Ziele hat. Sie vollzieht sich in der Weise, daß die alten Wände der Schädelhöhle in der Ohrgegend an die Basis niedergelegt, in der Augenschläfengegend überhaupt unterdrückt, und Räume zu der Schädelhöhle hinzugezogen werden, die ihr früher nicht angehörten. So lehrt die Betrachtung des Säugerschädels die bemerkenswerte Tatsache kennen, daß die „Schädelhöhle“ keine konstante Größe in der Wirbeltierreihe ist.

Eine viel größere Mannigfaltigkeit beherrscht den Eingeweideteil des Schädels, eine Tatsache, die nicht überraschen kann, wenn man bedenkt, daß

Besonderheiten
des Eingeweide-
teiles des
Schädels.

Fig. 26. Linke Hälfte des Schädels von *Boa constrictor*, von der Seite (und etwas von oben) gesehen. *Fr* Frontale (Stirnbein), *h* Hörknöchelchen, *Mx* Maxilla (Oberkieferbein), *N* Nasale (Nasenbein), *Os* Occipitale superius (Supraoccipitale, oberes Hinterhauptbein), *Pa* Parietale (Scheitelbein), *Pal* Palatinum (Gaumenbein), *Pe* Petrosus (Felsenbein), *Pf* Postfrontale (hinteres Stirnbein), *Prf* Praefrontale (vorderes Stirnbein), *Pt* Pterygoid (Flügelbein), *Px* Praemaxillare (Zwischenkieferbein), *Q* Quadratum, *Sq* Squamosum (Schuppenbein), *Tr* Transversum. 1, 2, 3 Unterkieferknochen (1 Dentale, 2 Complementare, 3 ein aus mehreren Stücken verschmolzener „Großknochen“). Nach BOAS.



gerade die Aufgaben, die dieser Teil übernimmt, Nahrungsaufnahme und Atmung, sich unter den verschiedensten Bedingungen vollziehen. Sehr verschieden ist da zunächst die Art, wie der Kieferapparat mit dem neuralen Schädel verbunden wird. Als ursprüngliches Verhalten ist zu betrachten, daß der Aufhängeapparat des Unterkiefers, das Palatoquadratum, beweglich dem neuralen Schädel angefügt ist, mag es sich, wie bei den Grauhaien (Fig. 20) nur durch eigene Fortsätze mit jenem verbinden, oder mag dabei das obere Stück des Zungenbeinbogens als Kieferstiel (Hyomandibula) Verwendung finden (Fig. 22). Letzteres ist der Fall bei weitaus den meisten Fischen (Selachiern, Ganoiden, Knochenfischen). Doch schon unter den Fischen kann das ursprüngliche Verhalten einem anderen Platz machen: bei den Chimaeren und den Doppelatmern verwächst das Palatoquadratum fest mit dem neuralen Schädel. Auch für die landlebenden Wirbeltiere hat bewegliche Verbindung des Palatoquadratus am neuralen Schädel als Ausgangszustand zu gelten und findet sich bei manchen Amphibien, sehr vielen Reptilien sowie allen Vögeln (Fig. 26). Im einzelnen gestalten sich die dadurch ermöglichten Bewegungen sehr verschieden, nicht nur in bezug auf ihre Ausgiebigkeit, sondern auch in bezug auf ihre Art und Wirkung; in letzterer Hinsicht kommt in Betracht, daß die Bewegung des Quadratus stets auch auf andere Teile übertragen wird, vor allen Dingen auf den von Flügel- und Gaumenbein gebildeten Knochenbogen, und weiterhin auf den

Oberkiefer. Echsen, Schlangen, Vögel zeigen ganz verschiedene, außerordentlich interessante Bewegungen im Gebiete des Oberschädels. Als abgeänderter Zustand ist es demgegenüber zu betrachten, wenn das Quadratum ganz fest und unbeweglich mit dem neuralen Schädel verbunden wird, wie es bei sehr vielen Amphibien, bei den Schildkröten und Krokodilen der Fall ist (Fig. 27). Die Kieferbewegungen sind alsdann beschränkt auf Bewegungen des Unterkiefers im Kiefergelenk.

Die allermerkwürdigste Entwicklung schlägt aber der Kieferapparat bei den Säugern ein (Fig. 28). Sie führt dazu, daß der ganze hintere Abschnitt des Unterkiefers, wie er bei den Reptilien besteht, zusammen mit dem Quadratum

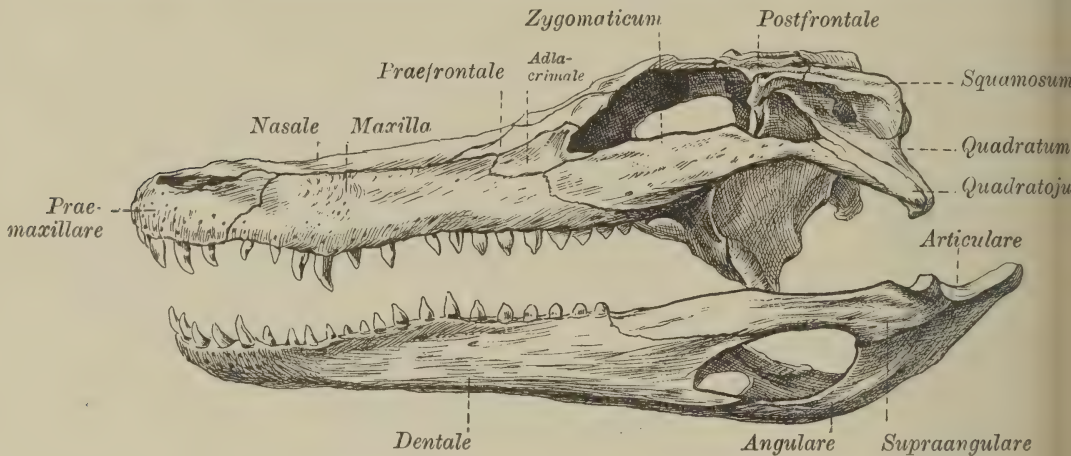


Fig. 27. Schädel vom Alligator. Nach SCHIMKEWITSCH.

aus der Zusammensetzung des Kieferapparates ausgeschaltet und einer neuen Bestimmung dienstbar gemacht wird: der Zuleitung der Schallwellen zu dem Gehörorgan. Aus dem Quadratum, das bis herauf zu den Vögeln den Unterkiefer trägt, geht bei den Säugern ein Gehörknöchelchen, der Amboß, hervor; ein zweites Gehörknöchelchen, der Hammer, wird gebildet aus dem früheren Gelenkbein des Unterkiefers (dem Articulare) nebst einem der früheren Deckknochen des Unterkiefers (dem Goniale), und aus einem weiteren der alten Unterkiefer-Deckknochen, dem Winkelbein oder Angulare, geht bei den Säugern das Paukenbein (Tympanicum) hervor, das Ring- oder Röhrenform annimmt und einen Rahmen bildet, in dem sich das Trommelfell ausspannt. In das letztere fügt sich der Hammer ein, der die Schwingungen des Trommelfelles dem Amboß übergibt, von dem sie schließlich auf ein drittes Gehörknöchelchen, den Steigbügel, übertragen werden. Dieser, der wahrscheinlich aus dem früheren Kieferstiel (der Hyomandibula) hervorgeht, und als innerer Abschnitt des Gehörknöchelchens schon bei Reptilien vorhanden ist, verschließt mit seiner Fußplatte das Vorhofsfenster der Ohrkapsel und vermag so die Schwingungen des Trommelfells schließlich dem häutigen Labyrinth mitzuteilen, das in der Ohrkapsel eingeschlossen ist. So haben wir hier in der Geschichte der Gehörknöchelchen der Säuger einen höchst merkwürdigen Fall von Funktions-

wechsel, vielleicht den merkwürdigsten aus dem ganzen Bereiche der Wirbeltier-Morphologie: Skeletteile, die früher wichtige Glieder des Kieferapparates bildeten, sind bei den Säugern diesem entfremdet und in ganz neue Verwendung übergeführt worden. Der Unterkiefer der Säuger entspricht somit nicht mehr dem ganzen Unterkiefer der Nichtsäuger, sondern nur der vorderen, zahntragenden Hälfte desselben, ja wohl nur dem äußeren Knochen derselben, dem Dentale, und dieses ist nun genötigt, seinerseits eine Verbindung mit dem neuralen Schädel zu gewinnen, ein neues Kiefergelenk zu bilden, nachdem das alte zum Hammer-Amboßgelenk geworden ist. Das Dentale entwickelt zu diesem Zweck einen aufsteigenden Fortsatz, der sich an die Unterfläche des Schuppenbeins anlegt und mit dieser ein Gelenk bildet. Dieses „sekundäre“ Kiefergelenk der Säuger, das nichts mit dem „primären“ Kiefergelenk der Nichtsäuger zu tun hat, sondern vor diesem neu entstanden ist, bildet vielleicht das wichtigste morphologische Merkmal, das die Säuger charakterisiert.

wech- sel, vielleicht den merkwürdigsten aus dem ganzen Bereiche der Wirbeltier-Morphologie: Skeletteile, die früher wichtige Glieder des Kieferapparates bildeten, sind bei den Säugern diesem entfremdet und in ganz neue Verwendung übergeführt worden. Der Unterkiefer der Säuger entspricht somit nicht mehr dem ganzen Unterkiefer der Nichtsäuger, sondern nur der vorderen, zahntragenden Hälfte desselben, ja wohl nur dem äußeren Knochen derselben, dem Dentale, und dieses ist nun genötigt, seinerseits eine Verbindung mit dem neuralen Schädel zu gewinnen, ein neues Kiefergelenk zu bilden, nachdem das alte zum Hammer-Amboßgelenk geworden ist. Das Dentale entwickelt zu diesem Zweck einen aufsteigenden Fortsatz, der sich an die Unterfläche des Schuppenbeins anlegt und mit dieser ein Gelenk bildet. Dieses „sekundäre“ Kiefergelenk der Säuger, das nichts mit dem „primären“ Kiefergelenk der Nichtsäuger zu tun hat, sondern vor diesem neu entstanden ist, bildet vielleicht das wichtigste morphologische Merkmal, das die Säuger charakterisiert.

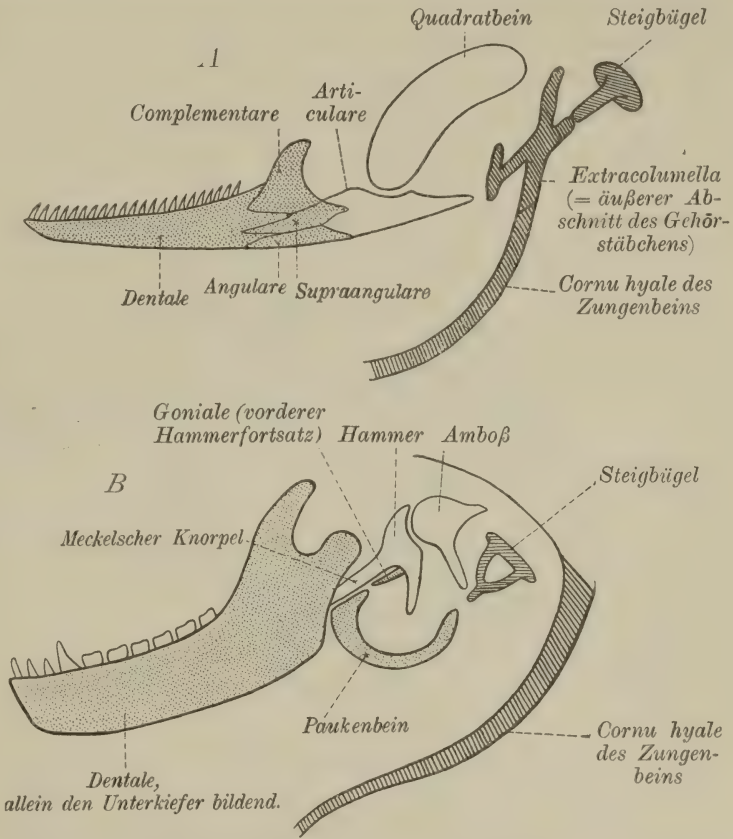


Fig. 28. Schematische Darstellung des Verhaltens des Kiefer- und schalleitenden Apparates, A bei Saurierembryonen, B bei Säugerembryonen. Primordiale Teile des Kieferbogens weiß, Deckknochen des Meckelschen Knorpels punktiert, Steigbügel quer schraffiert, Ventrohyale (ventraler Teil der Skelettspanne des Zungenbeinbogens) schräg schraffiert. Von dem Ventrohyale gliedert sich bei Sauropsiden der obere Abschnitt als Extracolumella ab; bei den Säugern verbindet sich das obere Ende des Ventrohyale mit der Ohrkapsel. Nach E. GAUFF.

Das Dentale entwickelt zu diesem Zweck einen aufsteigenden Fortsatz, der sich an die Unterfläche des Schuppenbeins anlegt und mit dieser ein Gelenk bildet. Dieses „sekundäre“ Kiefergelenk der Säuger, das nichts mit dem „primären“ Kiefergelenk der Nichtsäuger zu tun hat, sondern vor diesem neu entstanden ist, bildet vielleicht das wichtigste morphologische Merkmal, das die Säuger charakterisiert.

Im Anschluß an das verschiedene Verhalten des Kieferapparates sind aus der an Einzelproblemen überreichen Morphologie des Schädels endlich noch zwei Fragen kurz zu streifen: das Verhalten der Deckknochen der Schläfengegend und die Gaumenbildung. Auf Grund des ersteren lassen sich bei den Tetrapoden dreierlei verschiedene Zustände unterscheiden. In dem ersteren sind die Deckknochen breite Platten, die so aneinanderschließen, daß sie über

Schläfengegend, Gaumenbildung.

der Schläfengegend eine zusammenhängende Knochendecke bilden; in dem zweiten stellen sie dünnere Spangen dar und bilden einen oder zwei Joch- oder Schläfenbogen, die die Schläfengegend überbrücken; in dem dritten erscheint die Schläfengegend überhaupt von Deckknochen entblößt, da die letzteren teils geschwunden, teils an anderer Stelle verlagert sind. Der erste Zustand ist namentlich bei den ausgestorbenen Stegocephalen und bei vielen ausgestorbenen Reptiliengruppen festzustellen und hat wohl den Ausgang für die Entstehung der beiden anderen abgegeben, womit nicht gesagt sein soll, daß nicht in manchen Fällen auch eine Wiederverbreiterung von

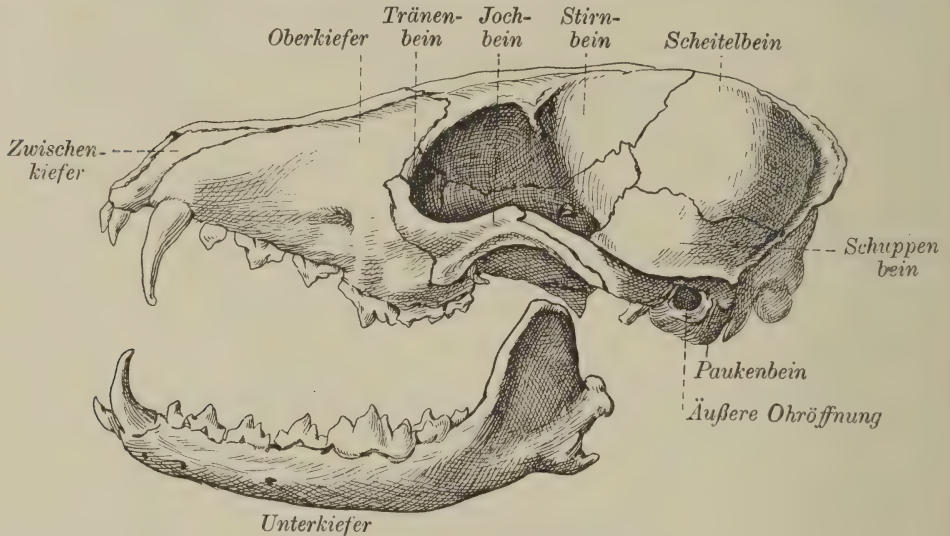


Fig. 29. Schädel vom Fuchs, von der Seite. Nach SCHIMKEWITSCH.

Schläfenbogen stattgefunden und sekundär wieder zur Bildung eines zusammenhängenden Schläfendaches geführt habe. Gerade diese Verhältnisse sind neuerdings viel behandelt, aber wohl auch in ihrer Bedeutung, namentlich in systematischer und allgemein stammesgeschichtlicher Hinsicht manchmal überschätzt worden.

Größere Wichtigkeit kommt der zweiten oben genannten Frage, der Gaumenbildung, zu. Dieser Vorgang knüpft an an das Eintreten der Nasenhöhle in den Dienst der Atmung bei den luftatmenden Wirbeltieren und bedeutet die Schaffung eines neuen Mundhöhlendaches, durch das ein Raum der Mundhöhle von dieser abgetrennt und zur Vergrößerung der Nasenhöhle verwendet wird. Genauer ist darauf in dem Abschnitt über die Mundhöhle eingegangen. An der Bildung jenes Daches nehmen Knochen der Mundhöhle teil, vor allem der Oberkiefer und das Gaumenbein, indem dieselben horizontale Gaumenplatten nach innen entsenden, die sich mit denen der anderen Seite in der Mittellinie vereinigen. So ist es die Regel bei den Säugern; bei den Krokodilen beteiligt sich in gleicher Weise auch das Flügelbein an der Bildung des Gaumens, der dadurch eine ganz besonders große Ausdehnung in der Richtung nach hinten hin erlangt. Unter den übrigen Reptilien finden sich verschiedene

Ansätze zur Bildung eines sekundären Gaumens, bei den Amphibien sind dieselben in noch primitiverem Verhalten zu beobachten oder fehlen ganz.

Es bleibt uns zum Schluß noch übrig, einen Blick auf die Veränderungen zu werfen, die das Zungenbein- und Kiemenbogen-Skelett in der Wirbeltierreihe durchmacht. Es sind das einerseits Reduktionen, andererseits Anpassungen an neue Verwendungen. Bei den Fischen bewahrt jenes Skelett im allgemeinen das gleiche Verhalten wie bei den Haien, nur daß bei Ganoiden, Knochenfischen und Dipnoern eine mehr oder minder vollständige Verknöcherung der

einzelnen Stücke erfolgt; von den Amphibien an aber treten bemerkenswerte Umwandlungen ein, die durch das Aufgeben der Kiemenatmung bedingt sind. Der hinterste (fünfte) Bogen, der schon bei den Fischen Rückbildungserscheinungen aufweist, fehlt als Kiemenbogen bei den Amphibien, doch besteht guter Grund zu der Annahme, daß er in dem Knorpelstück zu sehen ist, das hier als Seitenknorpel den Kehlkopfeingang stützt und so das erste Kehlkopferüst darstellt, das dann bis herauf zu den Säugern mannigfache Weiterbildungen durchmacht. Die übrigen Kiemenbogen aber werden nach Aufgabe des Wasserlebens unter Vereinfachung ihrer Gliederung mit dem Zungenbein-

bogen zu einem neuen Apparat zusammengearbeitet, dem Zungenbein, das vor allem die Zunge zu tragen hat und oft genug auch an den Bewegungen derselben einen wesentlichen Anteil nimmt oder gar diese allein bedingt. Das Zungenbein der landlebenden Wirbeltiere ist also nicht ein einfaches Skelettstück, sondern ein Skelettkomplex, bestehend aus dem eigentlichen Zungenbeinbogen und aus verschiedenen Kiemenbogen. Seine Zusammensetzung im besonderen ist sehr variabel, namentlich in bezug auf die Zahl der Bogen, die in seinen Aufbau eingehen und die Hörner des Zungenbeines bilden, während aus den unpaaren Verbindungsstücken (*Copulae*) der Körper desselben hervorgeht. Auch das dem eigentlichen Zungenbeinbogen entsprechende vorderste Horn kann schwinden. Bei den Säugern erfährt dieser Zungenbeinapparat eine weitere Minderung seines Bestandes, indem die zweite und dritte Kiemenbogenspanne aus seiner Zusammensetzung ausscheiden und durch Verschmelzung ein ganz neues Gebilde entstehen

Zungenbein- und
Kiemenbogen-
Skelett.

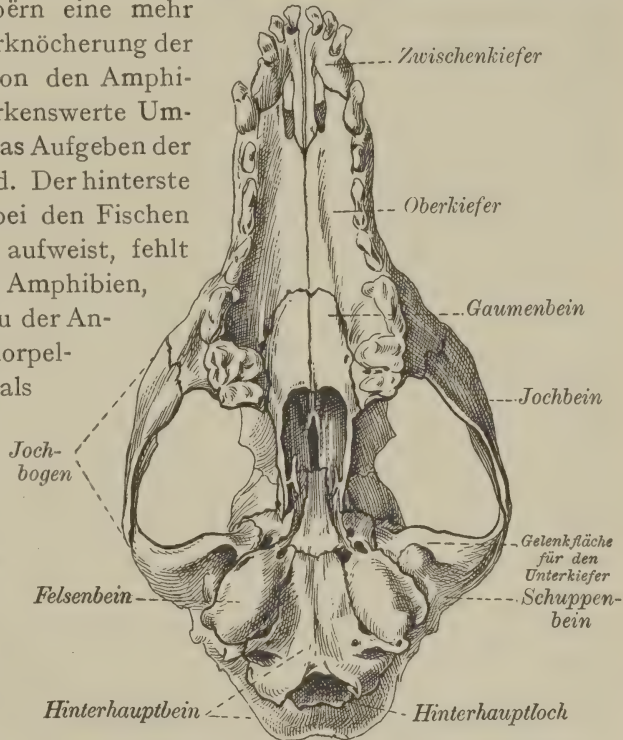


Fig. 30. Schädel vom Fuchs, von unten. Nach SCHIMKEWITSCH.

lassen: den Schildknorpel, der sich dem primären Kehlkopfgerüst hinzugesellt.

Ein besonderes Schicksal endlich scheint der Kieferstiel oder die Hyomandibula, die bei den meisten Fischen den Kieferapparat trägt, bei den landlebenden Wirbeltieren zu erleiden: es besteht guter Grund zu der Auffassung, daß er hier in den Dienst der Schalleitung tritt und ein kleines Stäbchen (*Columella*) bildet, das sich in das Vorhofsfenster der Ohrkapsel einfügt. In einfacher Form bei den Amphibien, erfährt es bei den Reptilien eine Ergänzung durch ein zweites vom Zungenbeinbogen stammendes Skelettstück, das sich ihm außen anfügt, während es bei den Säugern den Steigbügel (*Stapes*) bildet, der mit den schon erwähnten Gehörknöchelchen, Amboß und Hammer, eine schalleitende Kette bildet. Somit wären alle drei Gehörknöchelchen der Säuger auf Teile des früheren Eingeweideskelettes (des Kiefer- und Zungenbeinbogens) zurückzuführen, die einen Funktionswechsel durchgemacht haben.

Extremitäten-
Skelett.

2. Extremitäten-Skelett.

Die paarigen Extremitäten, deren allgemeine Morphologie bereits besprochen wurde, erhalten durch Verdichtung und histologische Umwandlung des embryonalen Stützgewebes (des *Mesenchyms*) in ihrem Innern ein Skelett, das in seinem besonderen Aufbau bei den Fischen sehr anders ausfällt als bei den übrigen Wirbeltieren, den Tetrapoden. In einem Punkte freilich stimmen die beiden genannten Formgruppen überein: hier wie dort kann man, und zwar an der vorderen wie an der hinteren Extremität, einen an der Basis der Extremität gelegenen Gürtel von dem Skelett der freien Extremität unterscheiden. Die spezielle Ausgestaltung dieser beiden Abschnitte aber zeigt große Verschiedenheiten; weniger die der Gürtel, die sich noch leidlich gut miteinander vergleichen lassen, in höherem Maße die der freien Extremitäten, die bei Fischen und Tetrapoden ganz verschiedenen Grundplänen folgen, deren Beziehungen zueinander noch immer eine der umstrittensten Fragen der Wirbeltiermorphologie bilden. Wir betrachten zunächst die Extremitätengürtel und dann erst das Skelett der freien Extremitäten.

Schultergürtel.

Der Schultergürtel (Gürtel der vorderen Extremität) erscheint in primitiver Form bei den Selachiern. (*Amphioxus* und die Rundmäuler besitzen keine Extremitätengürtel, wie sie auch keine Extremitäten haben.) Hier, bei den Selachiern, besteht er jederseits aus einer knorpeligen Spange, an der ein ventraler, quer gelagerter, und ein in etwa rechtem Winkel davon abgeknickter dorsaler Abschnitt zu unterscheiden sind. Letzterer steigt an der Seite des Körpers auf und steckt bei den Haien frei in der Muskulatur, während er bei den Rochen an der Wirbelsäule Befestigung gewinnt. Da, wo die beiden Abschnitte aneinander stoßen, springt ein Gelenkkopf zur Verbindung mit der freien Extremität vor; die beiderseitigen Gürtel hängen in der ventralen Mittellinie untereinander zusammen. Dieser primordiale, noch ganz knorpelige Schultergürtel erfährt bei den übrigen Fischen eine Weiterbildung durch das Auftreten von Knochen, von denen sich die einen als Deckknochen seiner Außenfläche nur auflagern, die anderen als Ersatzknochen einzelne Gebiete des

Knorpels okkupieren. Von Deckknochen entsteht einer außen am Gelenkteil: das Cleithrum; nach oben hin schließen sich ihm gewöhnlich zwei Supracleithralia an, von denen der obere die Aufhängung des Schultergürtels am Schädel übernimmt, während unterhalb des Cleithrums, also an der ventralen Querspange des primordialen Schultergürtels, als Deckknochen die Clavicula (das Schlüsselbein) auftritt und sich mit der der anderen Seite in der Mittelinie verbindet. Unter diesen Deckknochen kann der primordiale Schultergürtel rückgebildet werden (so bei Knorpelganoiden), doch bleibt sein Gelenk-

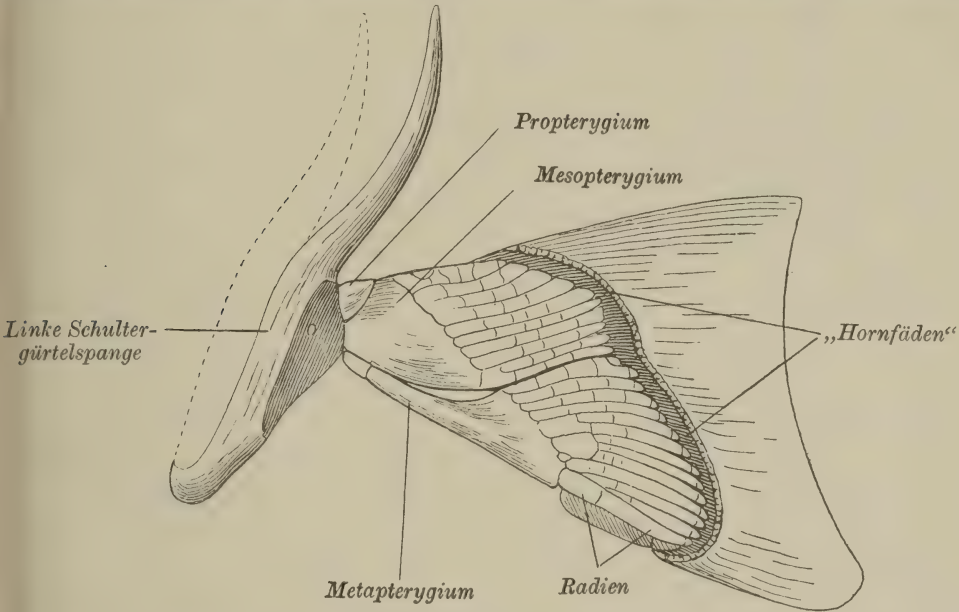


Fig. 37. Schultergürtel und Brustflosse der linken Seite von Heptanchus. Die Flosse ist nach oben geschlagen. Nach WIEDERSHEIM.

teil stets erhalten und kann sogar zur Grundlage zweier Ersatzknochen, eines oberen (*Scapula*) und eines unteren (*Coracoid*) werden. Im besonderen zeigen die genannten Teile bei Ganoiden, Knochenfischen und Dipnoern viele Eigenheiten; so schlagen die Knochenfische einen selbständigen Weg ein, der zum Untergang der Clavicula, sehr starker Vergrößerung des Cleithrums und beträchtlicher Reduktion des primordialen Anteiles führt.

Auch für die Betrachtung des Schultergürtels der Tetrapoden kann man von einem ähnlichen Schema ausgehen. Der primordiale Schultergürtel läßt auch hier einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt unterscheiden, an deren Zusammenstoß sich die Anlagerungsstelle für die freie Extremität, hier bei den Tetrapoden aber in Form einer Pfanne, findet. Der ventrale Abschnitt besitzt die Form einer breiten Platte, an der gewöhnlich ein breiterer hinterer Coracoid-Abschnitt und ein vorderer dünnerer Procoracoid-Abschnitt unterscheidbar sind, beide voneinander getrennt entweder durch einen von innen und vorn her eindringenden Einschnitt oder durch ein Fenster (Fig. 18). Im letzteren Falle hängen der Coracoid- und der Procoracoid-Abschnitt innen von dem Fenster

untereinander zusammen. Eine im dorsalen Abschnitt des primordialen Schultergürtels regelmäßig auftretende Ersatzverknöcherung wird als Schulterblattknochen oder *Os scapulare* bezeichnet, ein die ventrale Platte in verschieden großer Ausdehnung einnehmender, nahezu konstanter Ersatzknochen führt den Namen Rabenschnabelbein oder *Coracoid*. Von Deckknochen ist bei den rezenten Formen nur noch die *Clavicula* vorhanden; als *Cleithra* gedeutete Knochen werden bei den ausgestorbenen *Stegocephalen* gefunden.

Die große Mannigfaltigkeit in der besonderen Ausführung, die dieser Grundplan gestattet, mag nur durch einige wenige Beispiele dargelegt werden. Bei den Schwanzlurchen, Brückenechsen und Echsen schieben sich die ventralen Platten der beiderseitigen Schultergürtel mit ihren inneren Rändern übereinander und werden durch das Brustbein, das sich ihren hinteren Rändern anfügt, in dieser Lage fixiert; bei den Fröschen tritt an die Stelle der gegenseitigen Deckung die Vereinigung der medianen Ränder in der Mittellinie, und das Brustbein verliert jene Bedeutung. Dagegen zeigen Krokodile und Vögel wieder das einfach gestaltete *Coracoid* dem Vorderrand des Brustbeins angefügt (Fig. 17). Selbst unter den Säugern erreicht bei den Kloakentieren noch das *Coracoid* das Brustbein, bei den übrigen erfährt es dagegen eine Rückbildung und bleibt nur als ein Fortsatz, „Rabenschnabelfortsatz“, am Schulterblatt bestehen. Das letztere wäre damit ganz seiner ventralen Stütze beraubt, wenn nicht das Schlüsselbein die Verbindung zwischen Schulterblatt und Brustbein übernähme. Es geschieht das bei allen Säugern, die ihre Vordergliedmaßen zu komplizierteren Bewegungen, wie Graben, Schwimmen, Fliegen, Greifen gebrauchen, während bei denen, wo dieselben nur einfache Pendelschwingungen auszuführen haben, d. h. nur zum Laufen dienen, wie bei den Huftieren, auch das Schlüsselbein zugrunde geht, und somit nur das Schulterblatt (mit dem Rabenschnabelfortsatz), durch Muskeln in seiner Lage festgehalten, als Anlagerungsstätte des Oberarmes übrigbleibt. Bei Amphibien und Reptilien spielt das Schlüsselbein eine geringe Rolle und kann auch ganz schwinden (Schwanzlurche, Krokodile, Schildkröten); mehr hervor tritt es bei den Vögeln, wo es mit dem der anderen Seite zu einem „Gabelknochen“ verwächst, dem bei den Flugbewegungen eine wichtige Bedeutung zukommt (Fig. 17).

Beckengürtel.

Der Beckengürtel (Gürtel der hinteren Extremität) spielt bei den Fischen, im Zusammenhang mit der zurücktretenden Bedeutung der Bauchflossen, auch nur eine geringe Rolle und kann sogar ganz schwinden. Bei den Selachiern stellt er, ähnlich dem Schultergürtel, eine quer gelagerte Knorpelspanne dar, an die sich jedoch nur bei den Chimaeren ein kleiner, seitlich aufsteigender Abschnitt jederseits anschließt. Bei den Ganoiden noch weiter reduziert, fehlt ein Becken bei den Knochenfischen gänzlich, so daß hier das Skelet der freien Bauchflosse lediglich in der Muskulatur steckt. Nur bei den Dipnoern findet sich eine ausgedehntere ventrale knorpelige Beckenplatte, die auch in manchen Punkten den Anschluß der Beckenplatte der höheren Formen gestattet. Bei diesen tritt im Gegensatz zu den Fischen der Beckengürtel ganz besonders hervor, entsprechend der Tatsache, daß bei ihnen auch die hinteren

Extremität bei der Ortsbewegung in erster Linie wirksam ist, zum Vorwärtstreiben des Körpers verwendet wird. Demzufolge verbindet sich der Beckengürtel auch stets durch einen aufsteigenden Pfeiler mit der Wirbelsäule. Im Gegensatz zu dem Schultergürtel kommen am Beckengürtel Deckknochen nicht zur Entwicklung; er gehört vielmehr ganz dem primordialen Skelett an und besteht somit anfangs aus primordialen Knorpelteilen, die dann aber mehr oder minder vollständig durch Ersatzknochen verdrängt werden können. Ganz regelmäßig verknöchert der eben erwähnte aufsteigende Pfeiler, der die Anlagerung an die Wirbelsäule sucht, als Darmbein (*Os ilium*), und ebenso ist in der ventralen Beckenplatte ein hinteres Verknöcherungsgebiet jederseits konstant, das als Sitzbein (*Os ischii*) bezeichnet wird. Zu diesen beiden, schon bei Amphibien vorhandenen Knochenterritorien gesellt sich

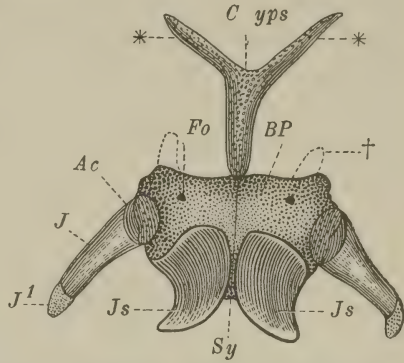


Fig. 32. Becken von *Salamandra maculosa*, von der Ventralseite. *Ac* Hüftgelenkpfanne (Acetabulum), *BP* ventrale Beckenplatte, *C yps* ypsilonförmiger Knorpel, * Fortsatz desselben, *Fo* Nervenloch, *J* Ilium (Darmbein), *J¹* knorpeliges oberes Ende desselben, *Js* Ischium (Sitzbein), *Sy* Symphyse. Nach WIEDERSHEIM.

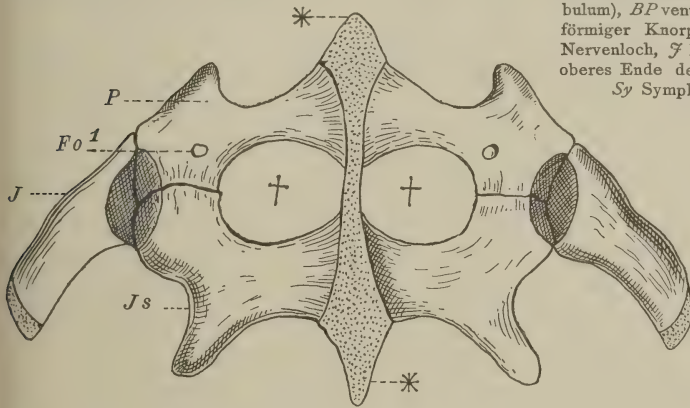


Fig. 33. Becken von *Sphegnodon* (Brückenechse), von der Ventralseite gesehen. In den Bezeichnungen geändert. *Fo¹* Nervenloch, *J* Darmbein, *Js* Sitzbein, *P* Schambein, ** Mittlerer Knorpelstreifen zwischen beiden Beckenhälften, ++ Foramina obturata („verstopfte Löcher“). Nach WIEDERSHEIM.

von den Reptilien an ein drittes, das den vorderen Teil einer jeden Seite der ventralen Beckenplatte einnimmt und den Namen Schambein (*Os pubis*) führt. Zwischen ihm und dem Sitzbein bildet sich ein Fenster in der Beckenplatte aus, das nur von einer Membran verschlossen und daher als „verstopftes Loch“ bezeichnet wird. An der Stelle, wo von der ventralen Beckenplatte der aufsteigende Pfeiler des Darmbeins abgeht, findet sich die Pfanne für den Oberschenkel. Auch dieses Grundrißschema des Beckengürtels gestattet sehr viele Möglichkeiten der besonderen Ausführung. Dieselben betreffen weniger die ventrale Platte, als den aufsteigenden Abschnitt, das Darmbein. Für die schwanzlosen Amphibien charakteristisch ist, daß dasselbe sehr lang auswächst und von der Beckenplatte aus nach vorn hin aufsteigt, während es bei den geschwänzten Amphibien viel kürzer ist und die umgekehrte Richtung — nach hinten und oben — einschlägt, um sich mit dem Querfortsatz eines besonders stark ausgebildeten (Kreuzbein-)Wirbels zu verbinden. Die letztere Richtung bewahrt es bei den

Reptilien, bei denen es sich jedoch an die Querfortsätze zweier Wirbel anlegt. Von diesem Zustand ist auch das Verhalten bei den Vögeln abzuleiten, das jedoch nach vielen Richtungen verändert wird, so daß das ausgebildete Vogelbecken auf den ersten Blick ein recht absonderliches Aussehen zeigt (Fig. 34). Das Darmbein vergrößert das Gebiet seiner Anlagerung an die Wirbelsäule, indem es nach vorn wie nach hinten auswächst, sich nach vorn über die ganze Lendenwirbelsäule und selbst noch über einen Teil der Brustwirbelsäule, nach hinten aber über einen Teil der Schwanzwirbelsäule hinweg schiebt. Mit allen diesen Wirbeln verschmilzt es fest, und ebenso verschmelzen die von ihm überlagerten Wirbel untereinander zu einem „sekundären Kreuzbein“, das bis zu 23 einzelne Wirbel in sich vereinigen kann. Weitere Besonderheiten des Vogelbeckens be-

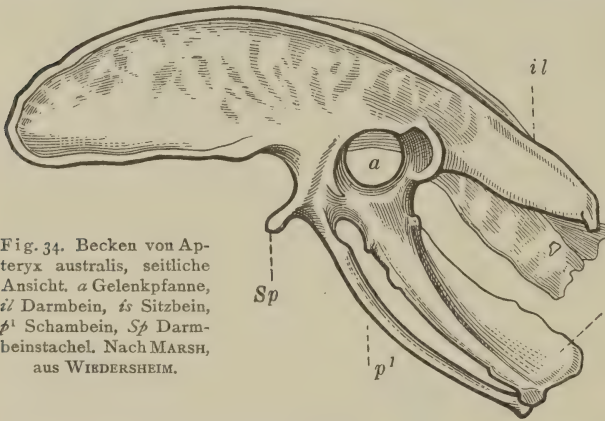


Fig. 34. Becken von *Apteryx australis*, seitliche Ansicht, *a* Gelenkpfanne, *il* Darmbein, *is* Sitzbein, *p'* Schambein, *Sp* Darmbeinstachel. Nach MARSH, aus WIEDERSHEIM.

treffen dessen ventralen Teil. Der ganz besonders starke Halt, den es an der Wirbelsäule gewinnt, ermöglicht, daß die beiden Hälften in der ventralen Mittellinie nicht zur Vereinigung und so zur gegenseitigen Stütze kommen, sondern voneinander getrennt bleiben: die Vögel besitzen ein „Spaltbecken“, das in der ventralen Mittellinie weit klafft und so dem

Vogelweibchen die Ablage der sehr großen Eier gestattet, eine Einrichtung, die wohl auch nur als zweckmäßig für das Flugvermögen angesehen werden kann. Nur wenige Vögel, so der Strauß, machen davon eine Ausnahme. Endlich ist eine letzte Besonderheit gegeben in der eigentümlichen Richtung, die das Schambein annimmt: dasselbe stellt sich so ein, daß es nach hinten gerichtet, dem Sitzbein parallel verläuft, und das „verstopfte Loch“ zu einer langen schmalen Spalte verwandelt wird.

In ganz anderer Richtung bewegen sich die besonderen Umwandlungen, die das Becken der Säuger erleidet. Bei vielen niederen Formen noch leicht auf die Form des Reptilienbeckens zurückführbar, erhält es bei den Primaten mit der Annahme des aufrechten Ganges den Anstoß zu einer besonderen Entfaltung des Darmbeines, dadurch, daß dasselbe zum Tragen der Gedärme herangezogen wird. Es verbreitet sich so zu einer „Darmbeinschaukel“, deren Entwicklung besonders dem Menschenbecken sein eigenartiges Gepräge gibt. Im übrigen lagert sich auch bei den Säugern das Darmbein embryonal nur an zwei Wirbeln an (wie bei den Reptilien), doch kann es später das Anlagerungsgebiet etwas vergrößern, und den ersten zwei Wirbeln können sich einige weitere zur Bildung eines festen Kreuzbeins anschließen. Beim Menschen besteht das Kreuzbein aus fünf verschmolzenen Wirbeln. Eine Besonderheit des Beckens der Kloaken- und Beuteltiere sind die Beutelknochen, die in die Bauchwand eingeschlossen

nach vorn vorspringen und Muskeln zur Anheftung dienen. Es ist die Vermutung geäußert worden, daß sie auf einen knorpeligen Vorsprung zurückzuführen sind, der schon bei manchen Amphibienbecken beobachtet wird.

Wenden wir uns nach dieser Betrachtung der Extremitätengürtel zu dem Skelett der freien Extremitäten, so treffen wir hier eine viel größere Mannigfaltigkeit, namentlich viel auffallendere Unterschiede zwischen dem Skelett der Fischflosse (dem *Ichthyopterygium*) und dem der Tetrapoden-Extremität (dem *Cheiropterygium*).

Aber auch das Skelett der Fischflosse allein zeigt bei den einzelnen Gruppen der Fische ein so verschiedenartiges Aussehen, daß schon hier ein einheitlicher Grundplan nur auf dem Wege der Hypothese konstruiert werden kann, und die Meinungen darüber, wie diese verschiedenen Bildungen aufeinander zu beziehen sind, weit auseinandergehen. Gemeinsam ist allen den verschiedenen Flossen nur, daß an ihnen, ebenso wie an den unpaaren Flossen, zwei Teile des Skelettes unterscheidbar sind: ein primordiales, dem Innenskelett angehöriger, der ursprünglich knorpelig ist, aber verknöchern kann, und ein sekundärer, dem Integument entstammender, der bei Selachiern und Dipnoern aus Bindegewebsfäden (fälschlich als Hornfäden bezeichnet), bei Ganoiden und Knorpelfischen aber aus knöchernen Flossenstrahlen besteht. Die primordialen Teile stützen den basalen, die Bindegewebsfäden und Knochenstrahlen den peripheren Teil der Flosse; die beiden letztgenannten Bildungen schaffen ganz besonders die Verbreiterung der Flossen.

Von den mannigfachen Einzelbildungen greifen wir zunächst die Flossen des in Queensland lebenden Dipnoers *Ceratodus* heraus, die in der Frage nach der Urform des Flossenskelettes eine große Rolle gespielt haben (Fig. 35). Brust- und Bauchflosse folgen hier demselben Grundplan: bei beiden besteht ein die Achse der Flosse durchsetzender, gegliederter, knorpeliger Flossenstamm, dem beiderseits ebenfalls gegliederte Knorpelstrahlen (Radien) ansitzen. Diesen schließen sich dann die Bindegewebsfäden an. Recht anders erscheint demgegenüber das Flossenskelett der Haie (Fig. 31): hier liegt der knorpelige Haupt-Skelettstamm der Flosse nicht in der Achse derselben, sondern an ihrem inneren Rande, und ihm schließen sich einseitig, nämlich nach außen und hinten hin, die zahlreichen gegliederten Knorpelradien an, die dann den Bindegewebsfäden zur Befestigung dienen. Nur am hintersten Ende des Stammes finden sich einige Strahlen auch an der inneren Seite desselben. An der kleineren Bauchflosse wird der Haupt-Skelettstamm gewöhnlich aus zwei Basalknorpeln (*Pro-* und *Metapterygium* genannt) gebildet, an der größeren Brustflosse meist aus drei (*Pro-*, *Meso-* und

Freie Extremitäten.

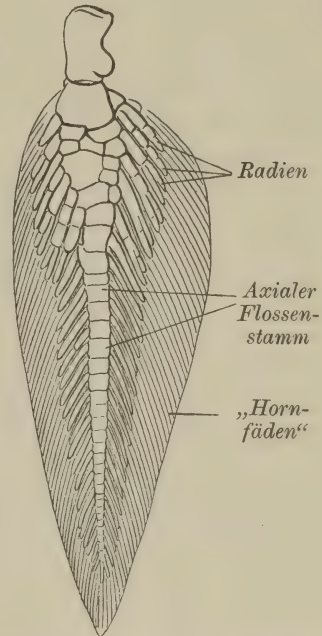
Fischflosse (*Ichthyopterygium*).

Fig. 35. Skelett der Brustflosse von *Ceratodus Forsteri*.
Nach GEGENBAUR.

Metapterygium). Starkes Auswachsen des vordersten Teiles der Brustflosse an die Seite des Kopfes bedingt bei den Rochen die breite Form des Körpers. Der wichtigste Unterschied der beiden geschilderten Flossenformen liegt darin, daß bei der *Ceratodus*-flosse der Flossenstamm zweireihig, biserial, mit Radien besetzt ist, bei den Haien fast nur einreihig, uniserial. Nach der von Gegenbaur aufgestellten *Archipterygium*-theorie wäre der erstere Zustand als der primitivere anzusehen, und der zweite von ihm abzuleiten. Gegenbaurs Vorstellung zufolge sind der Schultergürtel wie der Beckengürtel modifizierte Kiemenbögen, die aus der Reihe der übrigen ausschieden und sich nach hinten verschoben; der Beckengürtel in höherem Maße als der Schultergürtel. Das Skelett der freien Extremitäten wäre dann auf die Kiemenstrahlen zurückzuführen, die nur ihre Beziehungen zu dem Bogen geändert hätten, indem einer von ihnen eine besondere Mächtigkeit erlangte, und die anderen, von dem Bogen weg, auf ihn rückten. So sei ein „biserials *Archipterygium*“, wie es *Ceratodus* noch annähernd zeigt, entstanden, und von diesem leite sich dann durch Schwund der einen (inneren) Strahlenserie der Zustand der Selachierflosse ab. Dieser Anschauung lassen sich mancherlei begründete Einwände gegenüberstellen, und so neigt heutzutage die Mehrzahl der Forscher der anderen Auffassung zu, die bereits unter dem Namen der Seitenfaltentheorie erwähnt wurde und die eine ursprünglich metamere, über mehrere Rumpfssegmente sich erstreckende Anlage der Brust- wie der Bauchflosse annimmt. Ihr zufolge würden auch einzelne hintereinander gelegene Knorpelradien, in ähnlicher Weise wie in dem medianen unpaaren Flossensaum, die erste Form des Flossenskelettes gebildet haben. Durch Verschmelzung ihrer basalen Glieder wären dann die Basalknorpel entstanden, denen dann die Radien einreihig ansaßen. Biserials Anordnung der Radien an einem axialen Flossenstamm, wie bei *Ceratodus*, wäre danach ein ganz abgeändertes Verhalten.

Wieder ganz andere Zustände des Flossenskelettes zeigen die Ganoiden und Knochenfische. Doch gehen wir auf sie nicht weiter ein und bemerken nur, daß bei beiden Fischgruppen die knöchernen Flossenstrahlen, die als Hautverknöcherungen (Deckknochen) entstehen, im Aufbau der Flosse immer mehr hervortreten und die Bedeutung der primordialen basalen Stücke und Radien in den Hintergrund drängen. Ganz besonders stark ist das der Fall bei den Knochenfischen.

Cheiropterygium.

Im Gegensatz zu der Vielgestaltigkeit des Flossenskelettes der Fische (des *Ichthyopterygiums*) steht die Übereinstimmung in dem Gestaltungsplan, dem das Skelett der freien Extremitäten bei den Tetrapoden (das *Cheiropterygium*) folgt. Dieser Plan beherrscht in gleicher Weise die vordere wie die hintere Extremität und ist auch da noch gut erkennbar, wo sich diese beiden in stark auseinandergehenden Richtungen besonders entwickelt haben. Letzteres ist freilich nicht häufig; es findet sich vor allem bei Flug- und Flattertieren, sowie beim Menschen.

Jener Grundplan gestattet die Unterscheidung eines Stieles und eines Endstückes der freien Extremität (Fig. 36; s. auch Fig. 7). Am Stiel sind stets zwei

Abschnitte vorhanden: Ober- und Unterarm, durch das Ellbogengelenk verbunden, an der vorderen, — Ober- und Unterschenkel, im Kniegelenk zusammenstoßend, an der hinteren Extremität. Den oberen Abschnitten liegt nur je ein Knochen zugrunde (*Humerus* und *Femur*), den unteren Abschnitten kommen deren je zwei zu: Speiche (*Radius*) und Elle (*Ulna*) an der vorderen, Schienbein (*Tibia*) und Wadenbein (*Fibula*) an der hinteren Extremität. Dem Kniegelenk kann, von den Reptilien an, eine als Sehnenverknöcherung in der Sehne des großen Streckmuskels des Unterschenkels auftretende Kniescheibe vorgelagert sein. Am Endstück (Hand oder Fuß) vermittelt je ein Wurzelabschnitt — Handwurzel (*Carpus*) und Fußwurzel (*Tarsus*) — die Verbindung mit dem Stiel; ihm folgen ein Mittelstück — Mittelhand (*Metacarpus*) und Mittelfuß (*Metatarsus*) — und endlich die Finger oder Zehen, die wieder aus einzelnen Gliedern (*Phalangen*) bestehen. Die Knochen des Stielabschnittes sind der Regel nach lange, zylindrische (Röhren-) Knochen und erfahren nur bei Wassertieren eine starke Verkürzung, entsprechend der Aufgabe, eine kurze breite Flosse bilden zu helfen (z. B. bei den ausgestorbenen Ichthyosauriern oder den Walen); auch die Knochen der Mittelhand und des Mittelfußes sowie die der Finger und Zehen folgen meist diesem Formtypus, wenn sie auch absolut wesentlich kleiner sind. Dagegen bestehen die Hand- und Fußwurzel fast stets aus kurzen Skelettstücken von unregelmäßiger Form, ohne Bevorzugung einer bestimmten Richtung.

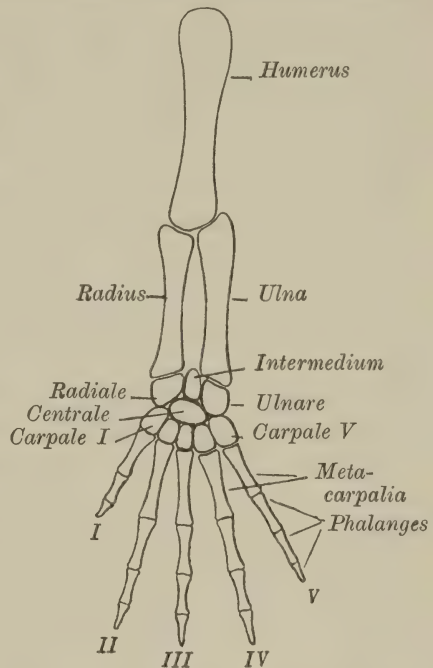


Fig. 36. Schematische Darstellung des Skelettes der rechten vorderen Extremität eines Landwirbeltiers. Nach BOAS.

Gerade in diesen Abschnitten zeigen sich bei den Wirbeltieren die meisten Besonderheiten, die sich aber doch alle auf ein bestimmtes, für die Hand- und die Fußwurzel in gleicher Weise geltendes Schema zurückführen lassen (Fig. 36). Als solches wird ein Aufbau des Carpus und Tarsus aus neun Stücken angenommen, die sich in zwei Reihen um ein mittleres Centrale gruppieren. An der Handwurzel werden die drei Stücke der ersten Reihe als Radiale, Intermedium, Ulnare, die fünf Stücke der zweiten Reihe als 1., 2., 3., 4., 5. Carpale bezeichnet; an der Fußwurzel heißen die entsprechenden Stücke: Tibiale, Intermedium, Fibulare; 1., 2., 3., 4., 5. Tarsale. Jedem Carpale schließt sich ein Metacarpale, jedem Tarsale ein Metatarsale an. Dieses Schema entspricht also einem fünfstrahligen (fünfzehigen oder fünfvingrigen) Endstück, und in der Tat läßt sich ein solches für die Extremität der Tetrapoden als Ausgangsform annehmen. Dem ist jedoch hinzuzufügen, daß von manchen Seiten sowohl am radialen (tibialen) wie am ulnaren (fibularen) Rande der Hand und

des Fußes ein Strahl als fortgefallen, d. h. als im Laufe der Stammesgeschichte zugrunde gegangen angenommen wird, so daß als eigentliche Ausgangsform nicht eine fünf-, sondern eine siebenstrahlige Extremität zu gelten hätte. Diese Annahme gründet sich auf das hier und da zu beobachtende Vorkommen von besonderen Skelettstücken an den beiden Rändern des Carpus und Tarsus, die als Reste überzähliger Finger und Zehen aufgefaßt werden. So gilt das Erbsenbein (*Pisiforme*), das bei Reptilien wie bei Säugern sich dem Ulnare der Hand anfügt, vielen als Rest eines „Postminus“ der Hand, eine Anschauung, die noch nicht als bewiesen gelten kann. Am radialen Rande der Hand neben dem Daumen gelegene Skelettstücke werden auf einen „Praepollex“, entsprechend gelagerte des Fußes auf einen „Praehallux“ zurückgeführt und so bezeichnet. Mag man aber von einer fünf- oder einer siebenstrahligen Extremität ausgehen, so würden doch immer, das ist wenigstens die verbreitetste Auffassung, Formen mit nur 4-, 3-, 2- oder 1-strahligen Händen oder Füßen als Reduktionsformen aufzufassen sein, als Formen, bei denen eine verschiedene Zahl von Strahlen in Wegfall gekommen wäre.

Die Zahl der Phalangen (Glieder), aus denen die einzelnen Finger oder Zehen bestehen, ist nicht immer gleich und schwankt namentlich bei den niederen Wirbeltieren beträchtlicher; bei den Säugern hat sich als allgemeingültige Norm herausgebildet, daß der erste Finger und die erste Zehe aus zwei, die übrigen Finger und Zehen aus je drei Phalangen bestehen.

Die Frage nach der ursprünglichen Strahlzahl der terrestrischen Wirbeltier-Extremität führt zu der weiteren, in welcher Weise diese Extremität mit der Fischflosse zu vergleichen ist, einer Frage, über die ein abschließendes Urteil auch noch nicht zu geben ist. An Versuchen, auch die pentadaktyle Extremität im Sinne der Archipterygiumtheorie zu deuten, hat es nicht gefehlt; je nach der verschiedenen Auffassung, welche Skeletteile man als Hauptstamm zusammenfassen sollte, hat man sie dabei als uni- oder als biserial mit Radien besetzt betrachtet.

Etwas mehr, wenn auch nicht völlige, Übereinstimmung herrscht dagegen in der Frage, wie die vordere und die hintere Extremität untereinander zu vergleichen seien. Weitester Anerkennung erfreut sich die Auffassung, daß der Radius des Unterarmes der Tibia des Unterschenkels, und dementsprechend die Ulna der Fibula zu vergleichen ist, der erste (innerste) Finger der ersten Zehe. Bei diesem Vergleich fallen mehrere Unterschiede in der Stellung der beiden Extremitäten auf, die bei Säugern ganz besonders deutlich hervortreten (Fig. 7). An der vorderen Extremität ist der Oberarm, vom Schultergelenk aus, nach hinten gerichtet, der Unterarm von hier aus nach vorn, so daß das Ellenbogengelenk nach hinten vorspringt und dem Unterarm die Beugung nach vorn gestattet; an der hinteren Extremität ist umgekehrt der Oberschenkel, vom Hüftgelenk aus, nach vorn gerichtet, der Unterschenkel von hier aus nach hinten, das Kniegelenk springt nach vorn vor und gestattet dem Unterschenkel den Ausschlag nach hinten. Damit hängt zusammen eine Verschiedenheit in der Stellung der Vorderarm- und der Unterschenkelknochen. An der hinteren Extremität er-

scheint das Verhalten einfacher: beide Knochen, Tibia und Fibula, stehen parallel zueinander, die Tibia innen, die Fibula außen; an der vorderen Extremität dagegen kreuzen sich die beiden Knochen des Unterarmes in der Weise, daß der Radius vor die Ulna zu stehen kommt (Pronationsstellung der Vorderarmknochen). Für beide Zustände kann man von einem indifferenten Ausgangszustand ausgehen, wo beide Extremitäten nach der Seite vom Körper abstanden und der Scheitel des Ellenbogen- wie der des Kniegelenkes nach außen vorsprang. Die Verschiedenheit der Drehungen, die für beide Extremitäten, von diesem Ausgangszustand aus, anzunehmen sind, steht in Verbindung mit der Verschiedenheit der Leistungen, die ihnen bei der Vorwärtsbewegung zukommen, bei der die hintere hauptsächlich das Vorwärtstreiben des Körpers übernimmt, während die vordere zwar manchmal diese Wirkung durch Vorwärtsziehen des Körpers unterstützen kann, vor allem aber wohl zum Aufhalten, Hemmen oder gar Rückwärtsschieben des Körpers Verwendung findet. Dieser Verschiedenheit der Aufgaben entspricht die Verschiedenheit in der Anordnung der Teile bei aller grundsätzlichen Gleichheit des Baues.

Die besondere Art, wie der hier geschilderte Grundplan der pentadaktylen Extremität bei den verschiedenen Formen abgeändert ist, macht auch die Morphologie der Extremitäten zu einem der interessantesten Kapitel der ganzen Morphologie überhaupt, dazu zu einem der wichtigsten in stammesgeschichtlichen Fragen. Es gibt keine Klasse der Wirbeltiere, bei der jenes Bauschema überall unverändert beibehalten wäre; in jeder finden sich Formen mit mehr oder minder bedeutenden besonderen Abweichungen. Schon bei den langschwänzigen Amphibien ist Verminderung der Fingerzahl an der Hand auf nur vier ganz gewöhnlich, aber auch eine weiter gehende auf drei oder gar nur zwei kommt vor; im übrigen bewahren die Extremitäten insofern eine primitive Stellung, als sie richtige Kriechextremitäten bilden, nach der Seite des Körpers abstehen und diesen mit seiner Bauchfläche zur Berührung mit dem Boden kommen lassen. Aber schon die schwanzlosen Amphibien, Frösche, Kröten usw., zeigen beträchtliche Abänderungen, durch die die hinteren stark verlängerten Extremitäten zu kräftigen Sprungbeinen mit flossenartig verbreiterten Endstücken, die vorderen aber, stark verkürzt, zu Greiforganen umgewandelt werden. Und doch besteht auch hier die auffallende Übereinstimmung zwischen vorn und hinten, daß Radius und Ulna ebenso wie Tibia und Fibula untereinander zu je einem Knochen verwachsen. Unter den Reptilien herrscht die nach der Seite abstehende Kriechextremität vor; die Formen, bei denen Anpassungen ganz besonderer Art bestanden, sind ausgestorben: die Ichthyosaurier und Plesiosaurier mit ihren Ruderflossen, die Pterosaurier mit ihren Flughäuten, die namentlich von der vorderen Extremität ihre Stütze erhielten. Bei genauerem Zusehen zeigen freilich auch Arme und Beine der lebenden Reptilien genug Besonderheiten des inneren Baues, von denen nur erwähnt sei, daß bei den Schildkröten der Arm, um aus dem Panzer hervorzukommen, sich in eine Stellung drehen muß, die das Ellenbogengelenk nach vorn bringt, während es ja sonst stets nach hinten gerichtet ist. Von den Extremitäten der

Reptilien sind die der Vögel abzuleiten; die ausgestorbenen Dinosaurier gestatten in mancher Hinsicht einen Einblick in die Stadien, die dabei zu durchlaufen waren. Vordere und hintere Extremität gehen hier ihre ganz eigenen Wege (Fig. 37). Die vordere wird unter starker Entwicklung des Ober- und Unterarmes und Vereinfachung des Handskelettes, von dem nur Reste von drei Fingern übrig-

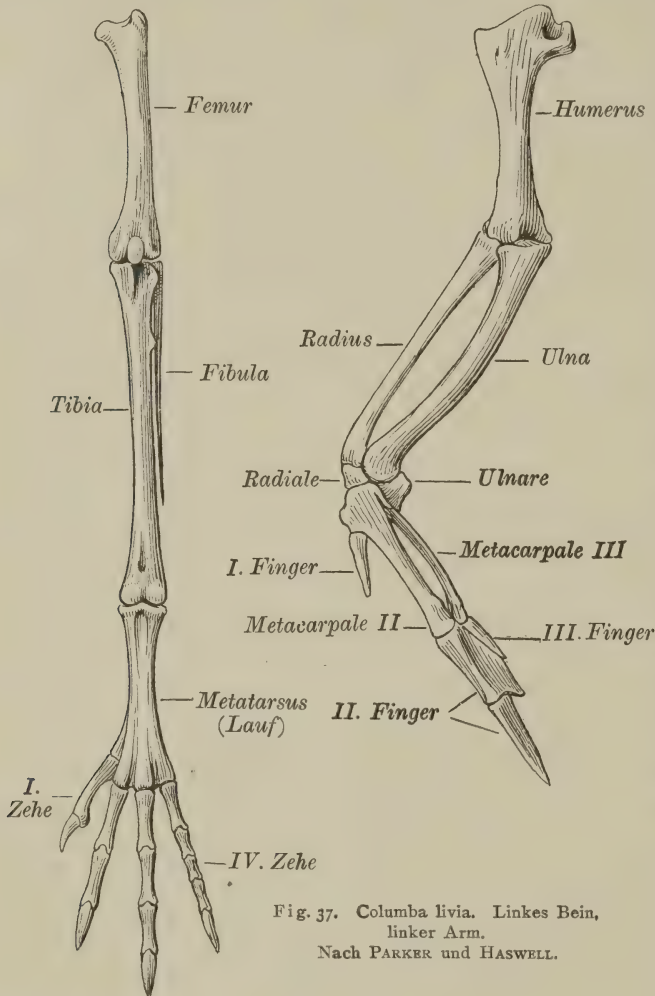


Fig. 37. *Columba livia*. Linkes Bein,
linker Arm.
Nach PARKER und HASWELL.

bleiben, die teilweise untereinander verschmelzen, zum Skelett des Flügels, während die hinteren befähigt werden, auf dem Lande den ganzen Körper zu tragen und schreitend vorwärts zu bewegen. Die wichtigsten Umwandlungen des inneren Baues sind dabei: Verkümmern des Wadenbeines, Verwachsung der ersten Reihe der Fußwurzelknochen mit dem Schienbein, Verwachsung der (4) Mittelfußknochen untereinander und mit der zweiten Reihe der Fußwurzelknochen zu einem „Laufknochen“, Reduktion der Zehenzahl auf vier, drei oder selbst zwei (beim afrikanischen Strauß).

Bei keiner Klasse der lebenden Wirbeltiere zeigt aber doch der Bau des Extremitätenskelettes die Variationsfreudigkeit der Natur in so hohem Maße

als bei den Säugern. Neben den in überwiegender Anzahl vertretenen Land-Extremitäten fehlen die dem Wasserleben angepaßten verkürzten und verbreiterten Flossen ebensowenig wie die Fallschirme für die Bewegung in der Luft. Aber auch die Land-Extremitäten bieten eine Fülle von Verschiedenheiten dar. Eins freilich ist ihnen im Gegensatz zu den Kriechextremitäten gemeinsam: sie sind stets Stelzen, die nicht mehr seitlich vom Körper abstehen, sondern unter ihn gestellt sind und ihn tragen, so daß der Bauch nicht mehr zur Berührung mit dem Boden kommt. Vor allem verschieden aber ist die Art, wie die Extremitäten sich auf den Boden stützen. Bei vielen geschieht dies

noch in der ursprünglichen Weise, d. h. mit dem ganzen Handteller und der ganzen Fußsohle (Sohlgänger: Insektenfresser; Bären, Dachse); daran schließen sich die Zehengänger an, bei denen die Finger und Zehen den Boden berühren, Mittelhand und Mittelfuß aber über denselben erhoben sind (die meisten Raubtiere: Hunde, Katzen usw.); endlich erreicht bei den Spitzengängern (Paar- und Unpaarhufern) die Aufrichtung der Extremitäten den höchsten Grad und läßt diese nur noch mit den Spitzen einiger Zehen den Boden berühren. Damit verbindet sich eine Reduktion der Zehenzahl, die an der ersten beginnt, dann die fünfte und zweite in Wegfall kommen läßt, so daß in dem Stamm der Paarhufer mit den Wiederkäuern der Zustand erreicht wird, wo nur noch die dritte und vierte Zehe übrigbleiben, während bei den Unpaarhufern die Pferde auch den vierten Strahl (Finger und Zehe) rückbilden und somit nur noch den dritten behalten. Andere Veränderungen: Verwachsungen der Unterarm- und Unterschenkelknochen, Verwachsungen oder Schwund von Hand- und Fußwurzel-Elementen — die hier bei den Säugern besondere, in der menschlichen Anatomie traditionelle Namen erhalten — schließen sich jenen Reduktionen an. Die Entwicklung der Paar- und Unpaarhufer ist eins der wichtigsten und interessantesten Kapitel der Säuger-Stammesgeschichte, auf das namentlich die Befunde der Paläontologie viel Licht geworfen haben. Waltet bei dieser Entwicklungsrichtung die Tendenz vor, die Extremitäten unter Verkleinerung ihrer Berührungsfläche mit dem Boden immer mehr zu einer reinen Lauf-Extremität zu machen, so schlagen die Primaten eine ganz andere Richtung ein, die zu einer Steigerung der Greiffunktion der Extremitäten, und zwar bei den Affen sowohl der vorderen wie der hinteren, bei dem Menschen nur der vorderen, führt. An der vorderen Extremität gewinnen dabei zwei Einrichtungen eine besondere Bedeutung: die Fähigkeit des Radius, sich um die Ulna zu drehen (Supinationsfähigkeit), und die Fähigkeit des Daumens, von den übrigen Fingern entfernt und ihnen gegenübergestellt („opponiert“) werden zu können. Die letztere Möglichkeit kommt auch der ersten Zehe des Affenfußes in hohem Maße zu, während sie an dem stützenden Gewölbefuß des Menschen fehlt. Sonst aber bleiben auch zwischen Affenhand und Affenfuß die typischen Unterschiede erhalten, die zwischen Hand und Fuß der übrigen Säuger bestehen und namentlich in einer ganz verschiedenen Anordnung der Hand- und Fußwurzelknochen zum Ausdruck kommen. Beim Menschen gestattet die Ausbildung des Fußes die volle Aufrichtung des Gesamtkörpers auf den hinteren Extremitäten und gewährt damit den vorderen die Möglichkeit, die Funktion von Greiforganen zu ganz besonderer Höhe zu steigern.

3. Muskelsystem.

In dem von den Zellen und den Geweben handelnden Abschnitt wurden die Elemente des Muskelsystems, die glatten und die quergestreiften, in ihrem feineren Verhalten geschildert. Von diesen finden sich die glatten Muskelzellen in Form besonderer kleiner Muskelchen in der Haut der Vögel und Säuger als Aufrichter der Federn und Haare (von denen die ersteren eine An-

Elemente des
Muskelsystems.

deutung von Querstreifung zeigen), ferner als innere Augenmuskeln (Muskeln der Regenbogenhaut, Akkommodationsmuskeln, bei den Vögeln ebenfalls mit einer Andeutung von Querstreifung versehen), als kleine Muskeln in der Umgebung der Nasenlöcher bei manchen niederen Wirbeltieren, vor allem aber in weitester Verbreitung in der Wand des Darmkanales, in den Gängen der Atmungs-, Harn- und Geschlechtsorgane, in Drüsen, sowie in den Wandungen der Blut- und Lymphgefäße. Von den quergestreiften Muskelementen bilden die einen in besonderer Form und Anordnung die unwillkürliche Herzmuskulatur, die anderen die große Menge der willkürlichen Muskeln, die vor allen Dingen am Skelett, aber auch an der Haut und an bestimmten Organen (Augapfel, Zunge, Kehlkopf, Rachen, Ausgang des Darms und der Urogenitalorgane) angeordnet sind. Entwicklungsgeschichtlich gehören fast alle Muskelemente dem mittleren Keimblatt an, nur die glatten Elemente in den Hautdrüsen der Amphibien, den Schweißdrüsen der Säuger und den Muskeln der Regenbogenhaut des Auges entstammen dem äußeren Keimblatt.

Willkürliche
Muskeln.
Einteilung.

Die willkürlichen Muskeln, über die allein hier noch einige Bemerkungen angefügt werden sollen, können auf Grund ihrer Herkunft in *parietale* und *viscerale* eingeteilt werden. Die *parietalen* Muskeln entstehen aus den Ursegmenten (s. den Abschnitt über die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere) und umfassen: die Rumpfmuskeln und ihre Fortsetzungen an der Ventralseite des Halses, dazu das Zwerchfell und die Muskeln der äußeren Geschlechtsorgane, die Muskeln der Zunge, die von der ventralen Halsmuskulatur abstammen, die Muskeln der Extremitäten, die von dem ventralen Teil der Rumpfmuskulatur aus in die Anlagen der Extremitäten einwachsen, und die Muskeln des Auges, die von den Ursegmenten des Kopfes ihren Ursprung nehmen. Die Rumpfmuskulatur läßt in ihren primitiven Zuständen eine deutliche Metamerie, die der des Rumpfskelettes entspricht, erkennen (Fig. 38); bei den höheren Formen wird dieselbe noch in den kurzen Muskeln der Wirbelsäule festgehalten, erfährt aber sowohl dorsal durch Ausbildung längerer, mehrere Segmente überspringender Muskeln wie auch ventral durch Differenzierung der „Bauchmuskeln“ eine Störung. Auch die Muskeln der Extremitäten entstehen metamer, von mehreren Ursegmenten aus. Als *viscerale* Muskeln bezeichnet man die, die aus den Seitenplatten des Mesoderms im Bereiche des Kopfes, d. h. aus den Wandungen der Kopfhöhlen, ihren Ursprung nehmen. Es sind die Muskeln der Schlundbogen: des Kieferbogens (sog. Kaumuskeln), des Zungenbeinbogens und der Kiemenbogen, die bei Fischen eine reiche Entwicklung erfahren. Auch die kleinen Muskelchen der Gehörknöchelchen bei Reptilien, Vögeln und Säugern gehören hierher.

Hautmuskeln.

Von *parietalen* wie von *visceralen* Muskeln können besondere Hautmuskeln ihren Ursprung nehmen, die entweder mit einem Ende oder sogar mit beiden sich in der Haut befestigen. Das größte Interesse beansprucht unter diesen die *mimische* (Ausdrucks-)Muskulatur des Gesichtes der Säuger, die beim Menschen zur höchsten Entfaltung gelangt. Wie ihre Innervation durch den siebten Gehirnnerven andeutet, leitet sie sich her von der Muskulatur des

Zungenbeinbogens, d. h. von einer Muskulatur, die ursprünglich hinter dem Unterkiefer gelegen ist und hier schon bei Reptilien sich über den ganzen Hals ausdehnt und Beziehungen zur Haut besitzt. Auch bei den Säugern behält ein Teil diese Lage am Halse bei, andere Teile wandern dagegen in das Gebiet des Kopfes ein und erlangen in der Umgebung der Augen, der Nase, des Mundes und der Ohren Beziehungen zu der Haut und zu den in dieselbe eingelagerten festeren Teilen (Knorpel der äußeren Nase, Ohrmuschel). So werden sie zu Öffnungs- und Schließmuskeln an den Pforten des Seh-, Geruchs- und Gehörorganes, sowie des Mundes, und beim Menschen endlich zu den Vermittlern der

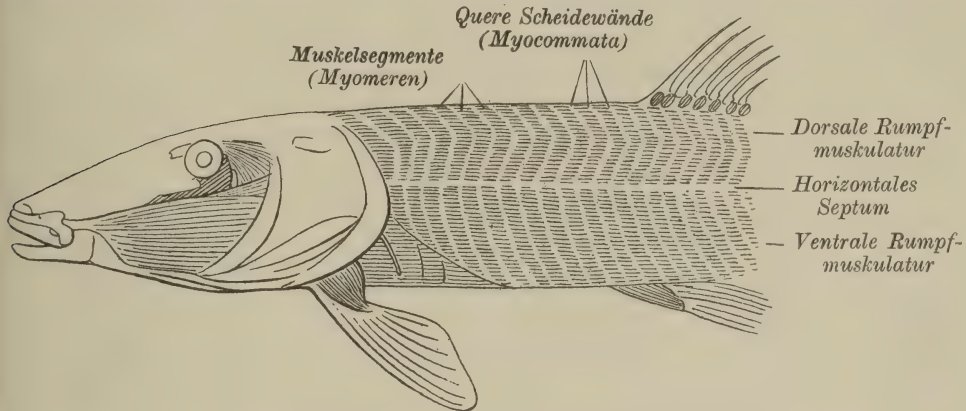


Fig. 38. Seitenstammuskel von *Barbus vulgaris*. Nach GEGENBAUR.

mannigfaltigen Veränderungen, Furchen- und Falten-Bildungen, die in ihrer Gesamtheit als Mienenspiel bekannt sind.

Als besonders umgebildete Muskeln sind endlich noch die elektrischen Organe zu betrachten, die bei einigen Fischen vorkommen. Wie diese Fische selbst sehr verschiedenen Gruppen angehören (Zitterrochen, Torpedo: Rochen; Zitterwels, Malopterurus: Welse; Zitteraal, Gymnotus: Gymnotiden), so sind auch ihre elektrischen Organe ganz verschieden nach Lage und Innervation und zeigen damit an, daß sie aus der Umwandlung ganz verschiedener Muskeln hervorgegangen sind, somit selbständige Erwerbungen der genannten Fische bilden, nicht aber einen engeren verwandtschaftlichen Zusammenhang derselben zum Ausdruck bringen.

Elektrische
Organe.

4. Nervensystem.

Mit weitgehenden Aufgaben betraut tritt uns das Nervensystem entgegen, nach innen wie nach außen seine Tätigkeit entfaltend. Im Innern des Organismus beherrscht es die Funktionen der einzelnen Organe, regt sie an, zügelt sie aber auch nötigenfalls und verknüpft sie untereinander zu harmonischem Zusammenwirken; nach außen hin vermittelt es den Verkehr des Organismus mit der Umgebung, führt ihm Eindrücke aus dieser zu und veranlaßt seine Rückwirkungen. Für die Oberleitung aller dieser Funktionen besitzen alle Wirbeltiere ein nervöses Zentralorgan, das Zentralnervensystem, das bei allen Kranioten zwei große Hauptabschnitte, das

Aufgaben und
Organe des
Nervensystems.

Gehirn und das Rückenmark, unterscheiden läßt, an verschiedenen Stellen des Organismus aber außerdem noch über kleinere Stationen, Ganglien (Nervenknoten), verfügt. Durch besondere Leitungsbahnen, Nervenfasern, die in Bündeln, den peripheren Nerven, vereinigt sind, steht es in Verbindung mit allen Organen des Körpers, den Eingeweiden wie den Muskeln und der Haut. Auf der Oberfläche des Körpers wie in seinem Innern bilden sich Sinnesorgane als Aufnahmestationen für Reize, die aus der Außenwelt kommen oder im Organismus selbst ihren Ursprung haben. Das ganze Nervensystem der Wirbeltiere ist in seinen wichtigsten nervösen Teilen eine Bildung des äußeren Keimblattes, doch gewinnt auch das mittlere Keimblatt an dem Aufbau der nervösen Organe einen nicht unbeträchtlichen Anteil.

Entwicklungs-
geschichte.

Das Zentralnervensystem entsteht ursprünglich als ein von dem äußeren Keimblatt sich abschnürendes Rohr (Medullarrohr), das vom vorderen bis zum hinteren Ende des Körpers sich erstreckend die Rückenseite desselben bestimmt. Formveränderungen, die zunächst als einfache Blasenbildungen erscheinen, lassen seinen vordersten Abschnitt sich zum Gehirn umgestalten, demgegenüber der größere im Bereiche des Rumpfes gelegene Abschnitt als Rückenmark mehr den ursprünglichen Charakter der einfachen Röhre, freilich mit sehr stark verdickten Wänden und sehr reduziertem Zentralkanal, beibehält. Von Gehirn und Rückenmark nehmen auch die erwähnten vorgeschobenen Stationen, die Ganglien, ihren Ursprung, von denen eine Anzahl, an bestimmten Stellen des Kopfes sowie jederseits in langer Reihe neben der Wirbelsäule gelegen und untereinander vielfach zusammenhängend, den Hauptteil des sog. sympathischen Nervensystems bildet, das gegenüber dem Gehirn und Rückenmark eine gewisse Selbständigkeit erlangt und vor allem in den Eingeweiden, Drüsen, Gefäßen das Verzweigungsgebiet seiner Äste und damit das Bereich seiner Wirksamkeit findet. Die Grundelemente in all diesen Organen sind die Neurone, Nerveneinheiten, die an anderer Stelle geschildert wurden (S. 84 ff.).

Die ganze Anlage des Zentralnervensystems stellt anfangs ein einfaches epitheliales, nur von einer Zellschicht gebildetes Rohr (das Medullarrohr) dar. Bald aber verdicken sich die Wände dieses Rohres beträchtlich, indem von jener ersten Zellschicht aus neue zellige Elemente, Nervenbildungszellen, ihren Ursprung nehmen, die sich durch Aussenden von Fortsätzen (Fasern) zu wirklichen Nervenzellen umwandeln. Nervenzellen und Nervenfasern bilden dann einen Mantel um das ursprüngliche Epithelrohr herum, das nach wie vor als einfache Zellschicht (*Ependym*) den Hohlraum des Rohres (im Rückenmark als Zentralkanal, in den einzelnen Abschnitten des Gehirns als Gehirnkammern, Ventrikel, bezeichnet) auskleidet und faserige Fortsätze seiner Zellen zwischen die Elemente des umgebenden Mantels zur Stütze derselben entsendet. An jenem Mantel aber bilden die zelligen Elemente im Gebiet des Rückenmarkes eine innere, als graue Substanz bezeichnete Schicht, der sich die Nervenfasermassen als weiße Substanz außen auflagern. Im Gebiet des Gehirnes ist diese Anordnung durch Ausbildung neuer Fasermassen vielfach gestört. Bei den

Säugetern kommt es auch noch zur Ausbildung sternförmiger, mit reichlichen faserigen Ausläufern versehener Stützzellen (Nerven kittzellen), die ebenso wie die Nervenbildungszellen von der epithelialen Auskleidung des Nervenrohres ihren Ursprung nehmen. Der geschilderte Entwicklungsgang erleidet nur an einigen Stellen des Gehirns eine Störung, indem hier die Ausbildung von Nervenzellen unterbleibt, und so die Wandung zeitlebens auf dem Zustand einer einfachen Zell-Lamelle, eines „Ependyms“, verharret.

Von den Nervenfasermassen, die aus den Nervenzellen auswachsen, bleiben viele auf das Gebiet des Zentralnervensystems beschränkt und bilden hier kürzere und längere Bahnen, durch die näher oder entfernter gelegene Abschnitte desselben untereinander verbunden werden. Es kommen so Eigenbahnen des Rückenmarkes und des Gehirns sowie Verbindungsbahnen zwischen Rückenmark und Gehirn zustande, und zwar sowohl solche, die auf einer Seite bleiben, als auch sich kreuzende, von einer Seite auf die andere herüber tretende, die teils in auf-, teils in absteigender Richtung verlaufen und die Grundlage für die wunderbar verwickelten Leistungen des Zentralnervensystems abgeben. Außerdem aber bilden sich die peripheren Nerven aus, die das Zentralorgan mit den verschiedenen Teilen des Körpers in Verbindung zu setzen und ihm die Herrschaft über diese zu verschaffen haben. Dabei zeigt sich ein Unterschied zwischen den motorischen und den sensiblen Nervenfasern. Die motorischen, vom Zentralorgan nach der Peripherie leitenden Fasern wachsen von Zellen, die im Zentralorgan selbst gelegen sind, aus; wohingegen die Zellen, die den sensiblen Fasern den Ursprung geben sollen, bei den meisten Wirbeltieren zunächst aus dem Zentralorgan ausgeschaltet werden und neben diesem besondere Nervenknotten (Ganglien) bilden, um dann erst zwei Fortsätze entstehen zu lassen: einen, der nach der Peripherie des Körpers auswächst, und einen, der in das Zentralorgan hineinwächst. Die Menge der motorischen Fasern ordnet sich zu einzelnen Bündeln, den motorischen Nervenwurzeln, die sensiblen Fasern bilden in gleicher Weise die sensiblen Nervenwurzeln.

Fassen wir nach diesen allgemein unterrichtenden Vorbemerkungen das Rückenmark. Zentralnervensystem noch etwas genauer ins Auge, so finden wir an dem Rückenmark eine wesentlich größere Einförmigkeit der äußeren Form und des inneren Baues als an dem Gehirn. Eingelagert in den Kanal der Wirbelsäule bietet es im allgemeinen die Form eines dicken gegen das hintere Ende sich verjüngenden Stranges, an dem eine ventrale tiefe Furche und eine dorsale flache Rinne die rechte und linke Hälfte oberflächlich voneinander scheiden. Auf

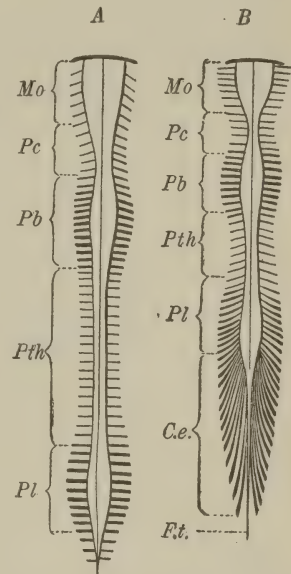


Fig. 39. Zwei verschiedene Formen des Rückenmarkes mit den austretenden Nerven. *A* ein Rückenmark, welches bis zur Schwanzspitze geht, *B* ein anderes, welches weit vor der letzteren aufhört und nur das Filum terminale (*Ft.*) nach hinten entsendet. *C.e.* Cauda equina, *Mo* Medulla oblongata, *Pb* Plexus brachialis, *Pc* Plexus cervicalis, *Pl* Plexus lumbosacralis, *Pth* Pars thoracalis des Rückenmarkes. Nach WIEDERSHEIM.

jeder Hälfte werden dann noch durch die ventrale Reihe der motorischen und die dorsale Reihe der sensiblen Nervenwurzeln drei Gebiete voneinander abgegrenzt. Die gleichmäßig nach hinten sich verjüngende Form, die das Rückenmark bei den Fischen besitzt, erfährt eine Störung bei solchen Formen, bei denen die Extremitäten die Aufgabe der Fortbewegung allein oder doch in der Hauptsache übernehmen: es bilden sich hier zwei Anschwellungen des Rückenmarkes, eine vordere und eine hintere, entsprechend den Gebieten, in denen die Nerven der Extremitäten ein- und austreten. Eine andere auffallende, in ihrer Bedeutung noch nicht ganz klare Besonderheit besteht bei manchen Formen (bei manchen Fischen, bei Fröschen, Vögeln, beim Igel, Menschen u. a.) darin, daß das Rückenmark mit dem Wachstum der Wirbelsäule nicht gleichen Schritt

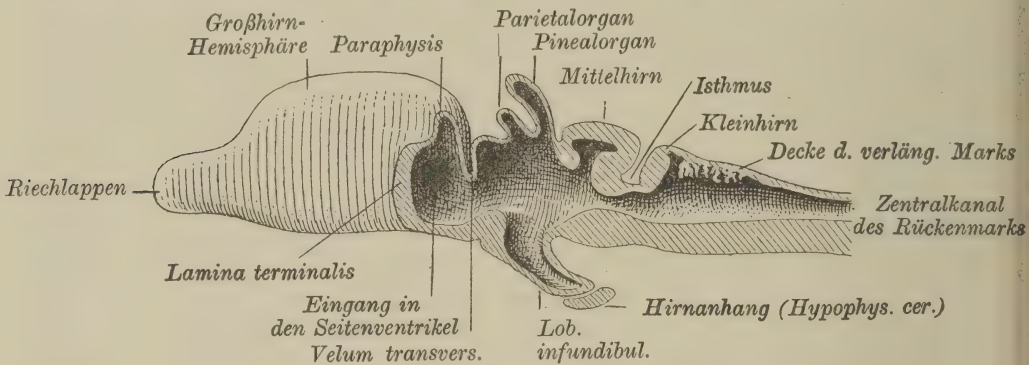


Fig. 40. Schematischer Medianschnitt durch das Wirbeltiergehirn.

hält, so daß es im erwachsenen Zustand schon mehr oder minder weit vorn in dem Wirbelkanal sein hinteres Ende erreicht und nur durch einen dünnen Ependymfaden bis zu dem hinteren Ende der Wirbelsäule fortgesetzt wird. Eine Folge davon ist, daß auch eine große Anzahl der Rückenmarksnerven von ihrem weit vorn gelegenen Ursprung aus erst eine längere Strecke in dem Wirbelkanal nach hinten verlaufen müssen, ehe sie zu den für sie bestimmten Öffnungen gelangen. Sie bilden so im hinteren Abschnitt des Wirbelkanals ein Bündel, dem man den Namen „Pferdeschweif“ (Cauda equina) gegeben hat.

Gehirn. Eine viel größere Mannigfaltigkeit der besonderen Ausbildung als das Rückenmark bietet das Gehirn der Wirbeltiere dar. Eine erste Andeutung von ihm ist sogar schon bei dem schädellosen Amphioxus vorhanden, indem hier in dem vorderen Ende des Nervenrohres, das im allgemeinen den Charakter eines Rückenmarkes besitzt, eine Erweiterung des Zentralkanales sich findet, die den Vergleich mit einem Gehirnventrikel nahelegt. Es ist gar nicht unmöglich, daß die Einfachheit dieser Bildung zum Teil auf einer Rückbildung beruht. Durchaus übereinstimmend ist aber der Grundplan, nach dem das Gehirn bei allen Kanioten gebildet ist. Aus drei blasenförmigen Auftreibungen, die hintereinander am vorderen Abschnitt des Nervenrohres entstehen (den drei primären Gehirnbläschen: Vorder-, Mittel-, Hinterhirnbläschen), gehen durch weitere Umgestaltungen des ersten und des dritten die definitiven Abschnitte des Gehirns hervor, die in der Reihenfolge von hinten nach vorn

bezeichnet werden als: 1. Nachhirn oder verlängertes Mark, 2. Hinter- oder Kleinhirn, 3. Rautenhirnge — diese drei auch zusammengefaßt als Rautenhirn —, 4. Mittelhirn, 5. Zwischenhirn, 6. Endhirn mit einem hinteren größeren Abschnitt, dem Hemisphärenhirn, und einem vorderen kleineren Abschnitt, den beiden Riechlappen. Die ersten fünf dieser Abschnitte sind unpaar; das Endhirn, das mit dem Zwischenhirn aus dem primären Vorderhirnbläschen entsteht, wird dagegen gewöhnlich in zwei seitliche Hälften zerlegt, von denen eine jede sich in den größeren hinteren Teil, die Großhirnhemisphäre, und den kleineren vorderen Teil, den Riechlappen, gliedert. Durch alle diese Abschnitte setzt sich der Zentralkanal des Rückenmarks erweitert fort, die verschiedenen Ventrikel bildend, von denen einige noch besondere, ursprünglich für das menschliche Gehirn geschaffene Namen besitzen: vierter Ventrikel oder Rautengrube (= Ventrikel des Rautenhirns), Sylvische Wasserleitung (= Ventrikel des Mittelhirns), dritter Ventrikel (= Ventrikel des Zwischenhirns), Seitenventrikel (die Ventrikel der Großhirnhemisphären).

Der geschilderte Grundplan beherrscht den Aufbau des Gehirns bei sämtlichen Kranioten; seine Durchführung im besonderen bietet aber viele Abweichungen und läßt die Gehirne der einzelnen Formabteilungen sehr verschiedenartig erscheinen. Jeder einzelne Gehirnteil erfüllt ganz bestimmte Aufgaben, enthält

ganz bestimmte nervöse Zentralstationen und steht mit ganz bestimmten Teilen des Körpers in engerer Verbindung, und daraus ergibt sich eben, daß ein jeder auch für sich abändern und bei allem Zusammenhang, der zwischen ihm und den anderen Teilen besteht, doch bis zu einem gewissen Grade seinen eigenen Entwicklungsweg gehen kann. Von einer gleichmäßig fortschreitenden Entwicklung des Gehirns in allen seinen Teilen kann man nicht reden. So ist auch das Gehirn des Menschen, dem wir so leicht geneigt sind, die höchste Stellung zuzuschreiben, zwar in der Ausbildung und Leistungsfähigkeit des Großhirns in der Tat das höchststehende, besitzt aber z. B. dem Gehirn des Hundes gegenüber geringer entfaltete Riechlappen, da eben das Geruchsvermögen des Menschen dem des Hundes unterlegen ist.

Verhältnismäßig am einförmigsten verhält sich das verlängerte Mark, in dem sich ganz regelmäßig der Zentralkanal des Rückenmarkes zu einer „Rautengrube“ erweitert, deren Decke stets auf dem Zustand einer durch zahlreiche Blutgefäße vielfach gefalteten Epithellamelle stehen bleibt, und in dem außerdem die Zentra einer Anzahl der wichtigsten Hirnnerven gelegen sind: des 6., 7., 8., 9., 10., 11. und, wo vorhanden, auch des 12. Hirnnervenpaares.

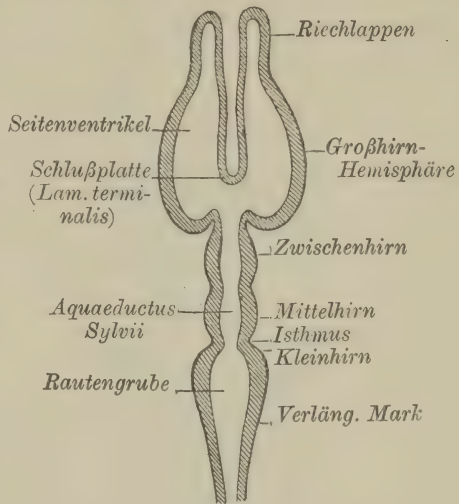


Fig. 41. Schematischer Horizontalschnitt durch das Wirbeltiergehirn.

Größere Verschiedenheiten schon, von denen einige wohl mit der Funktion der Gleichgewichtserhaltung zusammenhängen, zeigt das davor gelegene Kleinhirn, das aus seinem ventralen Gebiet den 5. Hirnnerven austreten läßt. Wieder mehr einförmig, als eingeschnürte Stelle des Gehirns, erscheint die Rautenhirnge, an deren Dorsalseite der 4. Hirnnerv das Gehirn verläßt. Dagegen ist das Mittelhirn, dessen Decke zwei halbkuglige Vorwölbungen, die Sehlappen, entwickelt, wieder recht verschieden in seiner Entfaltung, was sich in

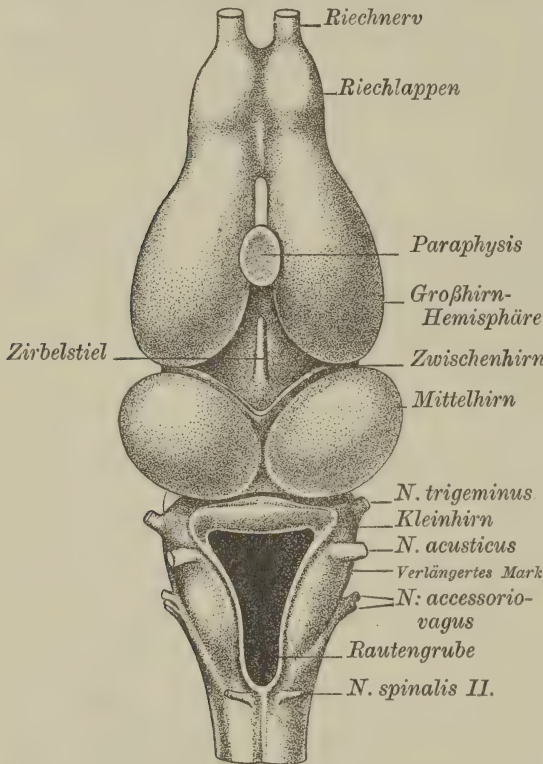


Fig. 42. Gehirn des Frosches, von oben.
Nach dem von F. ZIEGLER hergestellten Modell.

erster Linie durch seine Beziehungen zum Sehvermögen erklärt. Bei Knochenfischen und Vögeln erreicht es eine besonders starke Entwicklung, wohingegen es bei Säugern wieder mehr zurücktritt. Aus seinem ventralen Gebiet tritt der dritte Hirnnerv heraus. In formaler Hinsicht der komplizierteste Gehirnteil ist das Zwischenhirn, mit dem die Reihe der unpaaren Hirnabschnitte vorn abschließt. Aus ihm entstehen schon frühzeitig durch Ausstülpungen die beiden primären Augenblasen, die die ersten Anlagen der paarigen Augen bilden; an seiner Decke entstehen ferner drei hintereinander gelegene unpaare handschuhfingerförmige Ausstülpungen, die als Paraphyse, Parietalorgan, Zirbel bezeichnet werden, und von denen wenigstens die beiden letzten mit Recht als ursprüngliche Sinnesorgane gelten dürfen, ja bei manchen Formen jetzt noch als

solche funktionieren (s. Sehorgane), während für die zuvorderst gelegene Paraphyse, die durch starke Blutgefäßentwicklung zu einem großen „Adergeflechtknoten“ werden kann, die gleiche Auffassung doch noch zweifelhaft ist. Den Ausstülpungen stehen, ebenfalls am Dache des Zwischenhirnes, zwei Einstülpungen der dünnen Decke gegenüber, die mit ihrer starken Blutgefäßentwicklung vielleicht für die Erneuerung der in dem Ventrikelsystem des Gehirns befindlichen Flüssigkeit eine Bedeutung besitzen. In den Seitenteilen des Zwischenhirnes bilden sich wichtige Endstationen für den Sehnerven aus, und am Boden endlich entsteht als besondere Ausbuchtung der Trichterlappen, der besonders bei Fischen bedeutende Dimensionen erreicht, und dem sich der vom Dach der Mundhöhle aus entstehende Hirnanhang, ein Organ von drüsiger Struktur, eng anlegt. Erst mit dem Hemisphärenhirn haben wir den Hirn-

teil erreicht, dessen gewaltiger Entfaltung der Mensch seine beherrschende Stellung in der Schöpfung verdankt. In dem dorsalen oder Mantelteil der Großhirnhemisphären kommt es von den Reptilien an zur Ausbildung einer Großhirn-Rinde, an die wir die psychischen Funktionen geknüpft annehmen müssen. Die verschiedenen Säuger lassen die allmählich zunehmende Vergrößerung des Hirnmantels gut erkennen. Während er bei manchen von ihnen sich nach hinten höchstens bis über das Zwischenhirn ausdehnt, das Mittelhirn aber frei läßt, erstreckt er sich bei anderen auch über dieses hinweg bis zur Berührung mit dem Kleinhirn, und bei noch anderen, vorzüglich beim Menschen, deckt er auch dieses, so daß bei der Betrachtung des Gesamtgehirnes von oben her überhaupt nur die Mantelteile der Hemisphären sichtbar sind. Eine andere Verschiedenheit der Hemisphärenmäntel der Säuger betrifft die Oberfläche derselben, die entweder glatt oder mit zahlreichen, gesetzmäßig angeordneten, durch Furchen getrennten Windungen versehen ist. Im allgemeinen darf in dieser Furchenbildung wohl ein Mittel zur Vergrößerung der grauen Hirnrinde gesehen werden, doch ist damit nicht gesagt, daß die furchenreicheren Gehirne stets die intelligenteren seien im Verhältnis zu den furchenärmeren. Wie der Mantelteil der Hemisphären bei den Säugern zu ganz besonderer Entfaltung gelangt, so wird er andererseits bei den Knochenfischen ganz rudimentär und auf eine dünnwandige ungeteilte Epithelblase reduziert. — Die beiden Riechlappen endlich, die sich vorn den Hemisphären anschließen, und in denen die Fasern der Riechnerven endigen, sind in ihrer Ausbildung von der des Geruchsorganes abhängig, daher bei den Säugern besonders mächtig, wenn sie hier nicht, wie bei Affen, Delphinen und in geringerem Grade auch beim Menschen, Rückbildungen erleiden. In ihrer Form sind sie in bemerkenswerter Weise von der Form des Schädels und in letzter Instanz auch von dem Verhalten der Augen abhängig.

Über das periphere Nervensystem müssen hier einige kurze Andeutungen genügen. Es umfaßt 1. die vom Rückenmark abgehenden und im Bereich der Wirbelsäule austretenden Nerven: Rückenmarks- (Wirbelsäulen-) oder spinalen Nerven; 2. die vom Gehirn abgehenden und durch den Schädel austretenden Nerven: Gehirn- (Schädel-) oder cerebralen (kranialen) Nerven; 3. das im Bereiche des Rumpfes wie in dem des Kopfes vorhandene, von den beiden erstgenannten Gruppen abstammende, ihnen gegenüber aber zu besonderer Selbständigkeit gelangte Eingeweide- oder sympathische Nervensystem. Die beiden ersten Gruppen werden auch als Cerebrospinalnerven zusammengefaßt und als solche dem sympathischen Nervensystem gegenübergestellt.

Peripheres
Nervensystem.

Aus dem, was früher über das Verhältnis der Wirbelsäule zum Schädel und über die Grenze beider gegeneinander gesagt wurde, ergibt sich, daß auch die Grenze der Rückenmarks- gegen die Schädel-Nerven bei den einzelnen Schädeltieren nicht konstant ist. So bilden die Nerven, die bei Reptilien, Vögeln und Säugern als letzte „Gehirnnerven“ den hintersten Teil des Schädels verlassen, bei den Amphibien noch die vordersten freien „Rückenmarksnerven“, da der

Skelettabschnitt, der hier den vordersten Teil der Wirbelsäule bildet, dort als hinterster Teil der Hinterhauptregion dem Schädel einverleibt ist. Mit anderen Worten: bei verschiedenen Schädeltieren werden die hintersten „Gehirnnerven“ durch Nerven dargestellt, die früher einmal freie „Rückenmarksnerven“ waren und es bei manchen Formen auch jetzt noch sind.

Rückenmarksnerven.

Bei weitaus den meisten Wirbeltieren — Amphioxus und die Rundmäuler ausgenommen — verhalten sich die Rückenmarksnerven an ihrem Ursprung alle in gleicher gesetzmäßiger Weise. Auf jedes Körperglied (Metamer) kommt

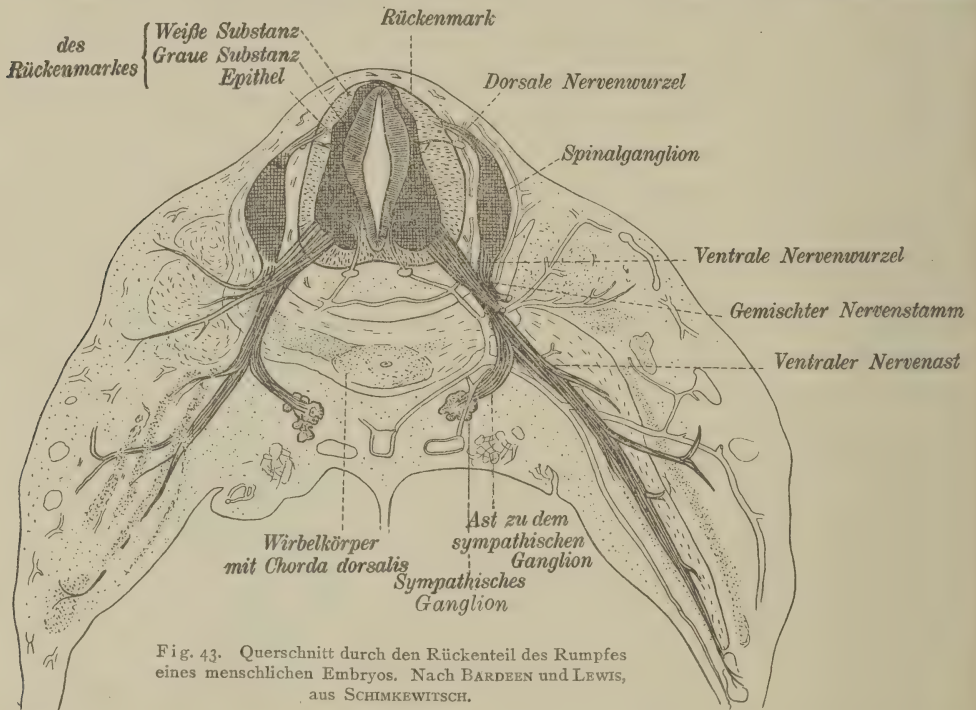


Fig. 43. Querschnitt durch den Rückenteil des Rumpfes eines menschlichen Embryos. Nach BARDEEN und LEWIS, aus SCHIMKEWITSCH.

ein Nervenpaar, dessen beide Nerven (der rechte wie der linke) aus je zwei Wurzeln, einer ventralen motorischen und einer dorsalen sensiblen, entstehen. Die ventrale Wurzel verläßt das Rückenmark an dessen Ventralseite, die dorsale an der Dorsalseite; die letztere ist mit einer Anschwellung, einem Ganglion versehen, das die eigentlichen Ursprungszellen der sensiblen Nervenfasern enthält. Jenseits dieses Ganglion vereinigt sich die sensible Wurzel mit der motorischen zu einem gemischten (d. h. motorische wie sensible Fasern enthaltenden) Stamm, von dem sehr bald drei Äste abgehen: je einer zu der Rück- und der Bauchseite des Körpers und einer, der das sympathische Nervensystem bilden hilft. Von den der Bauchseite zugeteilten Ästen gehen auch die für die Gliedmaßen bestimmten Nerven ab, die stets aus den Wurzeln mehrerer Segmente ihre Fasern beziehen, indem Äste mehrerer hintereinander gelegener Rückenmarksnerven zusammentreten und so ein Nervengeflecht (einen *Plexus*) bilden, in dem eine neue Anordnung der Fasern stattfindet, und aus dem dann die neugebildeten Äste in die Extremitäten eintreten. Diese Plexus der Ex-

tremitätennerven, deren es somit zwei, einen vorderen und einen hinteren, gibt, weisen darauf hin, daß eine jede Extremität mehreren Rumpfmotomeren angehört — wie ja auch ihre Muskulatur mehreren Ursegmenten entstammt —; ihre besondere Zusammensetzung aus den Nerven mehr vorn oder mehr hinten gelegener Körpersegmente weist auf die Verschiebungen hin, die die Extremitäten bei den einzelnen Wirbeltieren erfahren haben.

Die Gehirn- oder Schädelnerven scheiden sich in zwei durch ihre Beziehungen zu den Gebieten des Schädels gekennzeichnete Gruppen. Die vordere derselben bilden die dem „Urschädel“ angehörigen Nerven („paläokraniale“, „Urschädel“-Nerven), die zweite wird durch jene Nerven dargestellt, die im Bereich der Hinterhauptregion austreten und, entsprechend der Herkunft der letzteren, früher vorderste Rückenmarksnerven waren („neokraniale“, „Neuschädel“- „Hinterhaupt“- „spino-occipitale Übergangs“-Nerven). Da bei den Rundmäulern der Schädel lediglich ein „Urschädel“ ist, dem sich noch keine Wirbelsäulenteile angeschlossen haben, so kommen ihnen auch nur die Urschädel-Nerven zu.

Von den in der Zehnzahl auf jeder Seite vorhandenen Urschädelnerven verbindet der vorderste als Riechnerv (*Nervus olfactorius*) das Geruchsorgan mit dem Riechlappen des Gehirns; der zweite, der eigentlich die Bedeutung eines Gehirnteiles besitzt (s. Sehorgan), ist der Sehnerv (*N. opticus*); der dritte, vierte und sechste (*N. oculomotorius*, *N. trochlearis*, *N. abducens*) gehen zu Augenmuskeln und haben somit die Bedeutung von Augenbewegungsnerven; der fünfte oder dreigeteilte Nerv (*N. trigeminus*) enthält in seinen drei Ästen wesentlich Empfindungsnerven für das Gebiet der Stirn, der Nase, des Auges, des Ober- und Unterkiefers, in seinem dritten Ast aber auch die Bewegungsnerven für die meisten Unterkiefermuskeln; der siebente verdankt seinen Namen Gesichtsnerv (*N. facialis*) seinem Verhalten beim Menschen, wo er in der Tat in der Ausdrucksmuskulatur des Gesichtes ein weites Verbreitungsgebiet für die in ihm enthaltenen Bewegungsfasern besitzt, während er bei niederen Wirbeltieren dem Gesicht noch fremd bleibt und vor allem im Gebiet des Zungenbeinbogens seine noch spärlichen Bewegungs- und viel zahlreicheren Empfindungsfasern verbreitet; der achte oder Hörnerv (*N. acusticus*), der engere Beziehungen zu dem siebenten Nerven besitzt, verbindet das Labyrinthorgan mit dem Gehirn und steht demzufolge nicht nur im Dienste der Hör-, sondern auch in dem der statischen Funktion; der neunte (*N. glossopharyngeus*) versorgt bei Fischen die Gebilde des ersten eigentlichen Kiemenbogens mit Bewegungs- und Empfindungsfasern und findet bei den höheren, landlebenden Wirbeltieren als Zungen-Rachen-Nerv sein Verbreitungsgebiet in den Organen, die sein Name nennt; der zehnte endlich (*N. accessorio-vagus*) ist bei Fischen der Nerv der Kiemenbogen, vom zweiten an, und dehnt im übrigen sein Gebiet weit aus: auf die Lunge bei lungenatmenden Formen, auf das Herz, selbst den Magen und Darm. Bei höheren Wirbeltieren sondert er sich in zwei Nerven, die als zehnter und elfter gezählt werden; von diesen enthält der zehnte alle die zu jenen genannten, vom Kopfe entfernten Gebieten

verlaufenden Fasern und trägt daher mit Recht den Namen eines herum-schweifenden Nerven (*N. vagus*), während sich in dem elften oder Beinerven (*N. accessorius*) nur ein kleiner Teil, für gewisse Muskeln bestimmter, Bewegungsnerven abgesondert hat. Dem zehnten Nerven entspringt bei den Fischen noch ein sehr merkwürdiger Ast, der Seitenerv, der bis zur Schwanzspitze hin kleine Sinnesorgane der Haut versorgt. Er schließt sich damit drei anderen Nerven an, die als Äste des siebenten Hirnnerven bei den Fischen zu den gleich gebauten Sinnesorganen im Kopfgebiet gehen. Bei den landlebenden Wirbeltieren gehen mit den genannten Sinnesorganen auch die zugehörigen Nerven zugrunde, und es bleibt nur ein Nerv übrig, den man seinem ganzen Verhalten nach mit jenen Hautsinnen-Nerven auf eine Stufe zu stellen berechtigt ist: der achte Hirnnerv (Gehörnerv).

Neuschädelnerven (*neokraniale N.*) finden sich schon bei Haien in größerer Anzahl, da ja schon hier eine auf Wirbelsegmente zurückzuführende Hinterhauptsregion besteht. Bei Vögeln, Reptilien und Säugern sind diese den Haien zukommenden verschwunden oder nur noch embryonal nachweisbar; dagegen sind drei andere, weiter hinten folgende Nerven in den Schädel aufgenommen und bilden zusammen den sog. zwölften Hirnnerven (*N. hypoglossus*), der als Zungenfleischerv vor allen Dingen die Muskeln der Zunge versorgt.

Die Unterscheidung zwischen den Nerven des ursprünglichen und denen des neuen Schädelgebietes wird übrigens nicht nur durch das Verhalten zu dem Kopfskelett gefordert, sondern prägt sich auch in dem entwicklungsgeschichtlichen Verhalten beider Gruppen von Nerven aus: während die neokranielen Nerven darin dem Schema der Rückenmarksnerven folgen und somit anfangs wenigstens eine ventrale und eine dorsale (mit Ganglion versehene) Wurzel erkennen lassen, entwickeln sich die Nerven des Urschädelgebietes in einer davon abweichenden, ihnen eigenen Weise.

Sympathicus.

Als ein zu selbständiger Bedeutung gelangter Abkömmling des Gehirn- und Rückenmarksnerven-Systems erscheint endlich das sympathische oder Eingeweide-Nervensystem, das schon bei Rundmäulern sich zu sondern beginnt. Bei den höheren Formen findet sich gewöhnlich jederseits von der Wirbelsäule ein Grenzstrang, bestehend aus einer Reihe von Nervenknoten, die sowohl untereinander wie mit den Rückenmarksnerven zusammenhängen, und von denen Äste zu den Gefäßen, Eingeweiden, Drüsen abgehen. Auch in den Verlauf der Äste sind vielfach noch Nervenzellen, einzeln oder gruppenweise als Ganglien, eingelagert. Solche sympathische Ganglien finden sich auch im Bereiche des Kopfes, wo sie mit gewissen Gehirnnerven verbunden sind.

5. Sinnesorgane.

5. Sinnesorgane.
Allgemeiner Bau,
Verteilung.

Einrichtungen zur Aufnahme von Reizen, die weiterhin dem Zentralnervensystem auf dem Wege der peripheren Nervenfasern zugeleitet werden, finden sich an der äußeren Oberfläche wie im Innern des Körpers. In ihrer einfachsten Form werden sie durch freie Endigungen der sensiblen Nerven gebildet, wie sie sich in verschiedenen Epithelien (der äußeren Haut, der Hornhaut des

Auges, der Mundschleimhaut u. a.) und im Bindegewebe verschiedener Organe (z. B. der Muskeln, der Lunge u. a.), also in Abkömmlingen des äußeren und des mittleren Keimblattes, finden. Auf die höhere Stufe eigentlicher Sinnesorgane erheben sich diese Einrichtungen, wenn die ektodermalen oder mesodermalen Gewebelemente in der Umgebung jener letzten Nervenendigungen entweder als Sinneszellen selbst die erste Aufnahme der nervösen Reize übernehmen oder aber besondere schützende oder die Reizaufnahme vermittelnde oder begünstigende Hüllen um die Nervenenden bilden. Von den Sinneszellen aus erfolgt die Weitergabe des Reizes auf die Nervenenden einfach durch Kontakt. Bei weitem die meisten Sinnesorgane der Wirbeltiere folgen in ihrem Bau diesem Prinzip: der Reiz wird unmittelbar oder mittelbar von freien Nervenendigungen aufgenommen. Eine grundsätzliche Sonderstellung nimmt nur das Geruchsorgan ein: hier müssen die den Reiz aufnehmenden Riechzellen, die im Gebiete des äußeren Keimblattes entstehen, geradezu als Nervenzellen betrachtet werden: die Nervenfasern, die den Reiz weiter zu leiten hat, steht mit der Zelle nicht durch Berührung in Verbindung, sondern ist ein wirklicher Fortsatz derselben und wächst unmittelbar von ihr aus.

An der Herstellung der Sinnesorgane hat das äußere Keimblatt den Haupt- Herkunft. teil. Nicht nur gehören diesem die Nervenfasern und ihre Endigungen an, sondern auch die meisten Sinneszellen entstammen ihm, wie das ja schon dadurch bedingt ist, daß der Bedeutung der Sinnesorgane entsprechend die äußerste Oberfläche des Körpers ganz besonders für die Ausbildung solcher Reizaufnahmestationen prädestiniert ist. Denn hier ist durch die Beziehungen zur Außenwelt das größte Bedürfnis für dieselben gegeben. Eine interessante Besonderheit bieten die Sehorgane der Wirbeltiere: ihre wichtigsten lichtperzipierenden Elemente nehmen zwar auch von dem äußeren Keimblatt ihre Entstehung, aber von dem Gebiet desselben, das zur Bildung des Zentralnervensystems eingefaltet wird, sie sind somit an das letztere geknüpft. Außer dem äußeren Keimblatt kann auch noch das mittlere an der Herstellung von Sinnesorganen teilnehmen; selten durch Ausbildung wirklicher Sinneszellen (in den unten zu erwähnenden Grandry'schen Körperchen), häufiger durch Ausbildung von allerlei Hilfs-, namentlich Schutzeinrichtungen jener Organe.

Nach der Größe, der Einfachheit oder Komplikation des Baues, und der Einteilung. physiologischen Wertigkeit können die Sinnesorgane als niedere und höhere unterschieden werden.

Zu den niederen Sinnesorganen gehören die dem Tast-, Druck-, Temperatur-, Geschmackssinn dienenden Einrichtungen, ferner gewisse Organe Niedere Sinnesorgane. der wasserlebenden Anamnia, die wohl für die Perzeption von Erschütterungen (Wellenbewegungen) des Wassers bestimmt sind, und endlich zahlreiche im Innern des Körpers an verschiedenen Stellen angebrachte Körperchen, von denen den einen Registrierung der Blutdruckschwankungen, anderen die der Größe der Muskeldehnung und des Muskeldruckes zugeschrieben wird, während für manche die besondere Bedeutung noch unklar ist. Die schon erwähnten

freien Nervenendigungen in verschiedenen Epithelien und Bindegewebspartien stellen die primitivsten Einrichtungen dieser Art dar. Von den Organen, in denen besonders differenzierte Sinneszellen die Aufnahme des Reizes besorgen, besitzen die oben genannten, vermutlich für Wellenbewegungen des Wassers bestimmten Organe ein besonderes Interesse. Eine Gruppe von Sinneszellen, die umgewandelte Oberhautzellen darstellen, bildet mit anderen Zellen der gleichen Herkunft, die sich aber nur als schützender Mantel um jene herumlegen, einen kleinen Sinnes- oder Nervenbügel, der entweder seine Lage frei auf der äußeren Haut beibehält, oder durch Einfaltung der letzteren in die Tiefe unter die Oberhaut eingesenkt wird. Rundmäuler, alle Gruppen der kiefermäuligen Fische, die wasserlebenden Amphibien und Amphibienlarven besitzen diese Hautsinnesorgane in bestimmter gesetzmäßiger Anordnung am Kopfe wie am übrigen Körper; am Rumpfe speziell jederseits in einer bis zum Schwanze hinziehenden Linie, der sogenannten Seitenlinie, die jenen Organen auch den Namen Seitenorgane verschafft hat. Bei den kiefermäuligen Fischen finden sich die meisten dieser Organe in Kanälen („Schleimkanälen“), die unter der Haut gelagert sind und nur in bestimmten Abständen durch kleine Querkanäle sich auf dieser öffnen, so dem Wasser den Zutritt zu den Sinnesorganen gestattend. Bei den Knochenfischen (teilweise auch schon bei Ganoïden) sind diese Kanäle am Kopf in die Kopfknochen, am Rumpf in die Schuppen eingebettet; die Schuppen, die den Kanal der Seitenlinie enthalten, machen sich schon für das bloße Auge durch ihre Durchlöcherung bemerkbar. Den Sinneshügeln ähnlich sind die Endknospen, die als Geschmacksorgane vor allem in der Mundhöhle in weiter Verbreitung vorkommen, bei Fischen aber auch auf der Oberfläche des Körpers, besonders in der Umgebung des Mundes sich finden und wohl auch hier die Aufgabe einer Kontrolle der chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums erfüllen.

Bei den terrestrischen Wirbeltieren liegen die Hautsinnesorgane nicht mehr oberflächlich, sondern mehr in die Tiefe verlagert: als Tastzellen in den unteren Schichten der Epidermis hier und da, als besondere Tastkörperchen mit komplizierter Struktur in der Lederhaut, als Kolbenkörperchen ebenfalls in der Lederhaut oder im Unterhautbindegewebe. Besondere Formen der eigentümlich gebauten Kolbenkörperchen finden sich auch im Innern des Körpers, in der Umgebung der Gelenke, in der Auskleidung der Bauchhöhle, innerhalb mancher Organe. Eine eigene Art Tastkörperchen, an deren Aufbau Tastzellen bindegewebiger Abstammung teilnehmen, kommt bei Vögeln, besonders in der Wachshaut des Schnabels, vor (Grandrysche Körperchen). Weitere eigentümliche hierher gehörige Nervenendapparate sind schließlich die Muskel- und Sehnenspindeln. Am Aufbau aller dieser Gebilde, soweit sie innerhalb des Bindegewebes liegen, sind mesodermale Elemente wesentlich beteiligt.

Höhere
Sinnesorgane.
Labyrinthorgan,

Von den höheren Sinnesorganen (Labyrinth-, Seh-, Geruchsorgan) schließt sich hier zunächst das beim Amphioxus fehlende Labyrinthorgan an, da es morphologisch in die Gruppe der oben genannten Seitenorgane gehört, gewissermaßen eine besonders hohe Ausbildungsform eines solchen darstellt.

Diese Auffassung wird vor allem begründet durch die Natur des achten Gehirnnerven, in dessen Endgebiet es sich ausbildet: wie schon oben gesagt, gehört derselbe mit den Nerven der übrigen Seitenorgane zu einem besonderen System zusammen. Seiner funktionellen Bedeutung nach ist das Labyrinthorgan dem statischen Sinn (Raumsinn, Gleichgewichtssinn) sowie dem Gehörsinn vorgeordnet. Im Dienste des letzteren bildet es die sog. innere Ohrsphäre, der sich in der aufsteigenden Wirbeltierreihe noch eine mittlere und eine äußere anschließen. Verglichen mit einem einfachen Seitenorgan bietet das Labyrinthorgan freilich recht beträchtliche Komplikationen dar. Nur in seiner ersten Anlage, die als eine sich bald zu einem kleinen Grübchen (Hörgrübchen) einsenkende Verdickung des äußeren Keimblattes jeder-

seits im hinteren Teil des Kopfes auftritt, ist es jenen vergleichbar; weiterhin aber schlägt es seinen selbständigen Weg zu höherer Entfaltung ein. Das kleine Grübchen senkt sich tiefer unter die Haut ein und gestaltet sich durch Faltenbildungen, Abschnürungen und Verwachsungen zu einem kompliziert geformten Bläschen oder Säckchen um, das eben wegen dieser merkwürdigen Form den Namen häutiges Labyrinth bekommen hat.

Anfangs nur aus einer einfachen ektodermalen Zellschicht bestehend, erhält es weiterhin von dem umgebenden Bindegewebe eine etwas festere Wandung. Durchgehends, bei allen Wirbeltieren, sind an ihm nach seiner Vollendung zwei Hauptabschnitte, ein oberer und ein unterer, unterscheidbar (Fig. 44). An dem oberen bildet der sog. Utriculus den Hauptteil, dem sich die drei halbzirkelförmigen Kanäle oder Bogengänge — als vorderer, hinterer, seitlicher unterschieden — anschließen; an dem unteren ist der Hauptraum der mit dem Utriculus kommunizierende Sacculus, der als anfangs kleine halbkuglige Ausbuchtung die sogenannte Lagena entwickelt. Von den Reptilien an wächst diese beträchtlich zu einem längeren Kanal, dem Schneckenkanal, aus, so benannt, weil er sich bei den Säugern unter weiterer Verlängerung schneckenhausartig in eine Anzahl Windungen legt. Zu dem geschilderten Bläschen tritt der achte Gehirnnerv, in mehrere Zweige geteilt, heran; an seinen Endigungen differenzieren sich die das Säckchen auskleidenden Epithelzellen zu besonderen Nervenendstellen. Bei den Fischen sind es sieben (drei in besonderen Erweiterungen der Bogengänge, drei durch Übereinstimmung des Baues ausgezeichnete in dem Utriculus, dem Sacculus und der Lagena und

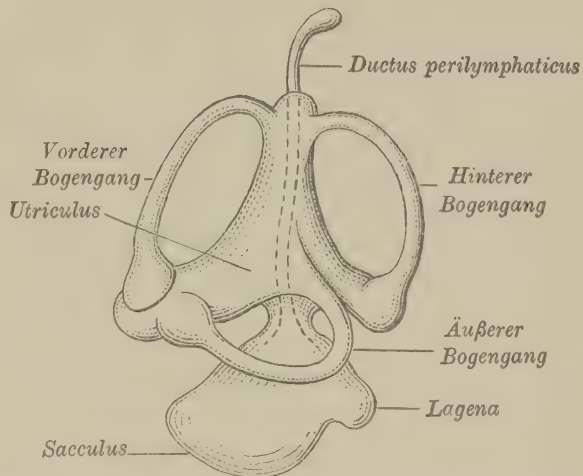


Fig. 44. Halbschematische Darstellung des häutigen Gehörorgans (Labyrinthes) der Wirbeltiere. Linke Seite von außen. Nach WIEDERSHEIM.

dazu noch eine besondere im Sacculus); bei Amphibien, Reptilien und Vögeln gesellt sich am Anfangsteil der Lagena eine achte hinzu, die dann mit Auswachsen der Lagena ebenfalls sich vergrößert und bei den Säugern das sogenannte Cortische Organ, das eigentliche Organ des Hörens, bildet. Durch Rückbildung zweier anderer Endstellen wird bei den Säugern die Gesamtzahl derselben auf sechs verringert. Die Mehrzahl der erwähnten Nervenendstellen steht wohl in erster Linie im Dienste der statischen Funktion; einige von ihnen werden durch Kalkauflagerungen, die entweder feste Steine (Otolithen, Gehörsteine) oder breiige Massen bilden, für ihre Funktion besonders tauglich gemacht. Abgesehen von diesen Kalkmassen bildet eine Flüssigkeit, die Endolympe, den Inhalt des häutigen Labyrinths; auch dieser kommt durch die Schwankungen, die sie erleidet, eine Bedeutung für die Funktion gewisser Nervenendstellen zu.

Die kalkabsondernde Fähigkeit gewisser, das Labyrinthbläschen auskleidender Zellen, auf die die Anwesenheit der Otolithen hinweist, wird bei manchen Amphibien und Reptilien noch in besonderer Weise ausgenutzt. Bei der Einsenkung des Labyrinthbläschens unter die Haut zieht sich die ursprüngliche Verbindungsstelle desselben mit dem Ektoderm zu einer langen schornsteinförmigen Röhre, dem Ductus endolymphaticus, aus, der bei Haien zeit lebens offen bleibt und so das Innere des häutigen Labyrinths mit dem Wasser in Verbindung setzt, meist aber sich völlig abschnürt. Dieser blind endigende Gang nun wächst z. B. bei Fröschen und manchen Geckoarten sehr stark aus, in den Schädel, ja selbst in die Wirbelsäule und durch die Nervenlöcher derselben in die Bauchhöhle bei Fröschen, an den Hals bei manchen Geckonen, und bildet an den genannten Stellen mit Kalk gefüllte Säckchen, die natürlich zu den eigentlichen Funktionen des Labyrinthorganes keine Beziehung mehr haben, sondern lediglich Kalkreservoirs darstellen. Ihre spezielle Bedeutung ist wohl noch nicht ganz klar; bei Fröschen stehen sie vielleicht zu der Bereitung der Geschlechtsprodukte während des Winterschlafes in Beziehung.

Das hier in aller Kürze geschilderte häutige Labyrinth wird schon von den Cyclostomen an in einen Teil des Schädels, die knorpelige oder knöcherne Ohrkapsel, eingelagert.

Mittelohr und
äußeres Ohr.

Hilfseinrichtungen des Labyrinthorganes treten vor allem bei den landlebenden Wirbeltieren in Form des Mittelohres und weiterhin des äußeren Ohres auf, die, wie schon der Name sagt, beide der Vervollkommnung der Hörfunktion dienen. Als Teile des Mittelohres werden die Einrichtungen bezeichnet, die der Schalleitung dienen, somit auch schon die einfachen Gehörstäbchen, die bei Amphibien auftreten und früher beschrieben wurden. Schon bei manchen schwanzlosen Amphibien und ebenso weiterhin bei den meisten Reptilien sowie bei den Vögeln und Säugern werden sie von einem Raum, der Paukenhöhle, umgeben, die im Anschluß an die erste Schlundtasche entsteht, sonach mit der Schlundhöhle in Zusammenhang steht und außen sich bis an die Haut ausdehnt. Hier entsteht somit eine verdünnte, zunächst in gleicher Flucht mit der Haut gelegene und von dieser überzogene

schwingungsfähige Membran, das Trommelfell, in das das äußere Ende der schalleitenden Skelettkette, mag dieselbe aus einem, zwei oder drei Gliedern bestehen, eingelassen wird (Fig. 45). So können die von den Schallwellen erzeugten Schwingungen des Trommelfelles dem Labyrinth zugeleitet werden. Die letzte Vervollkommnung besteht dann in der Ausbildung besonderer Einrichtungen in der äußeren Umgebung des Trommelfelles, die teils dem Schutz desselben, teils dem Auffangen der Schallwellen dienen. Zu dieser in ihrer Gesamtheit als Teile der äußeren Ohrsphäre oder kurz des äußeren Ohres bezeichneten Bildungen gehören bewegliche Schutzklappen, wie sie z. B. die

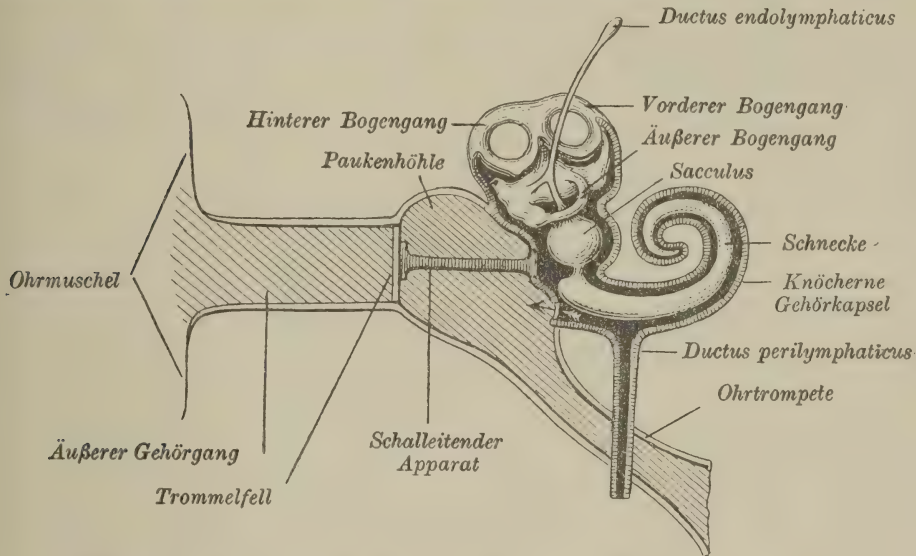


Fig. 45. Schematische Darstellung des gesamten Gehörorgans vom Menschen; rechte Seite, von außen. Die knöcherne Gehörkapsel ist in größter Ausdehnung eröffnet; man sieht in ihr das häutige Labyrinth, umgeben von einem „perilymphatischen“ Raum, der sich in einen perilymphatischen Gang fortsetzt. Der Pfeil zeigt eine durch eine Membran verschlossene Öffnung an, gegen die die Perilymphe ausweichen kann. Nach WIEDERSHEIM.

Krokodile besitzen und beim Tauchen im Wasser verwenden, vor allem aber die Ohrmuschel und der äußere Gehörgang der Säuger. Durch die Entstehung des letzteren wird das Trommelfell bei den Säugern in größere Tiefe verlagert; die Ohrmuschel aber bildet in mannigfaltiger besonderer Ausgestaltung an seinem Eingang einen Schallbecher, an dem die in das Gesicht eingewanderte Hautmuskulatur Anheftungen gewinnt, und der so den Schallwellen zugewendet werden kann, wie wir es z. B. bei Pferden beobachten, vielfach aber auch als schützende Klappe zum Verschluss des äußeren Gehörganges Verwendung findet.

Für die Sehorgane der Wirbeltiere charakteristisch ist, daß sie alle in ihrer Entstehung an das Zentralnervensystem geknüpft sind, somit die lichtempfindlichen zelligen Elemente besonders differenzierte Zellen des Zentralnervensystems darstellen. Das gilt zunächst von den primitivsten Sehorganen der Wirbeltiere, den Sehzellen des eines besonderen „Auges“ entbehrenden Amphioxus, die hier im Rückenmark, fast in der ganzen Länge desselben, in Gruppen verteilt sind. Ein Teil von ihnen zeigt außer gewissen spezifischen

Sehorgane.

Sehzellen des Amphioxus.

Strukturen und der Verbindung mit einer Nervenfasern nichts weiter, ein anderer vervollkommnet sich dadurch, daß zu der Sehzelle noch eine dieselbe schalenförmig umgebende Pigmentzelle als Lichtschirm hinzutritt. Als Bildaugen werden diese einfachen Apparate gewiß nicht dienen können; ihre Fähigkeit, auf Lichtreize zu reagieren, dürfte aber als bewiesen gelten, aus den physiologischen Experimenten wie aus ihrer Ähnlichkeit mit den Lichtorganen vieler Wirbelloser.

Pineal- und
Parietalorgan.

Auf einer höheren Stufe schon stehen die beiden Organe, die als unpaare, mediane Augen bezeichnet werden: das Pineal- oder Zirbelauge und das Parietal- oder Scheitelauge. Ihre Entstehung nehmen beide an der Decke des Zwischenhirnes als handschuhfingerförmige Ausstülpungen, die nach der Oberfläche des Kopfes hin auswachsen und dann an ihrem Ende das kleine bläschenförmige Auge entwickeln können, das sich abschnürt. Bei manchen Formen werden beide genannte Organe angelegt, und dann erweist sich das Scheitelorgan als das vordere, das Zirbelorgan als das hintere. Nur ausnahmsweise (beim Neunauge) kommen aber beide wirklich zu hoher Ausbildung; häufiger entwickelt sich nur das eine weiter, während das andere verkümmert, und am häufigsten sind beide oder gar nur noch eins, nur in rudimentärem Zustand vorhanden. So finden wir bei den Säugern, Vögeln, Krokodilen, Schildkröten und Schlangen nur noch das Zirbelorgan als kleines drüsiges Knötchen dem Gehirn aufsitzen, während das Scheitelorgan nicht einmal mehr zur Anlage kommt. Formen, bei denen das Zirbelorgan zu hoher Entwicklung gelangt, sind die Neunaugen und Frösche, während bei den Brückenechsen und zahlreichen Eidechsen das Parietalauge eine überraschend augenähnliche Ausbildung erfährt, indem seine der Haut zugekehrte Wand sich zu einer lichtbrechenden Linse verdickt, die gegenüberliegende Wand Seh- und Pigmentzellen entwickelt, und die Haut über dem Organ durchsichtig wird. Daß es tatsächlich auf Lichtstrahlen reagiert, ist objektiv festgestellt.

Paarige Augen.

Über jeden Zweifel erhaben ist die Sehfunktion bei den paarigen Augen, die, mit Ausnahme des Amphioxus, sämtlichen Wirbeltieren zukommen, bei manchen allerdings in Anpassung an die Dunkelheit der Umgebung, in der Tiefsee, unter der Erde in lichtlosen Grotten und Höhlen, rudimentär werden. Auch sie sind in ihrem wichtigsten, lichtperzipierenden Teil, der Netzhaut oder Retina, Bildungen des Gehirns. Im Zusammenhang mit dem Vorderhirn entsteht als seitliche Ausstülpung jederseits die primäre Augenblase, die weiterhin durch Einstülpung ihrer Außenwand in den Augenbecher umgewandelt wird. In dem eingestülpten Blatt, der eigentlichen Netzhaut, entwickeln sich weiterhin die Sehzellen; von ihm aus erfolgt auch die Bildung der meisten Sehnervenfasern, die in das Gehirn einwachsen, während der Augentstiel, die ursprüngliche Verbindung der Augenblase mit dem Gehirn, zugrunde geht. Als wichtigstes Hilfsorgan gesellt sich zu dem vom Gehirn stammenden Augenbecher die lichtbrechende Linse hinzu, die sich von dem Ektoderm der äußeren Haut abschnürt und in die Höhlung des Augenbeckers legt. Vor ihr hellt sich die äußere Haut zur Hornhaut des Auges auf, und aus der Umgebung

des Augenbeckers bilden sich um diesen herum Ernährungs- und Schutzhüllen: die Gefäßhaut, die sich dem äußeren Blatt der Netzhaut anlegt und vor der Linse eine durchbohrte Scheibe mit veränderlicher Öffnung, die Regenbogenhaut mit der Pupille, bildet, weiter die Faserhaut, die dem Augapfel seine feste Form zu verleihen hat und zu diesem Zwecke selbst knorpelige oder knöcherne Einlagerungen erhält. An ihr gewinnen auch die Augenmuskeln Anheftung, die

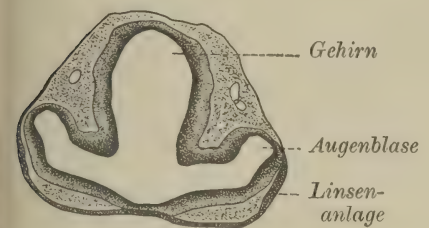


Fig. 46. Querschnitt durch Gehirn und Augenblasen eines Hühnerembryos. Nach HERTWIG aus LUBOSCH.

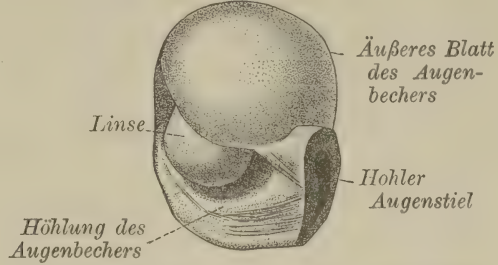


Fig. 48. Linker Augenbecher mit Linse von einem Eidechsen-embryo. Nach einem Modell, von FRORIEP.

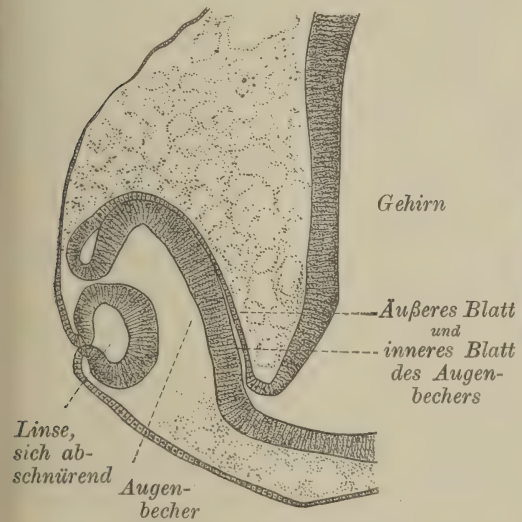


Fig. 47. Querschnitt durch den Augenbecher und das sich abschnürende Linsensäckchen. Aus zwei Abbildungen von FRORIEP kombiniert von LUBOSCH.

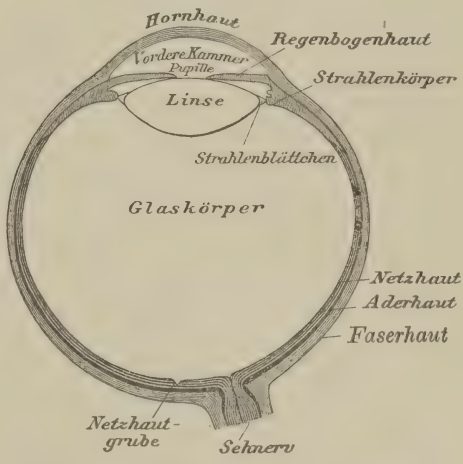


Fig. 49. Das Auge des Menschen. Nach ABELSDORFF. Aus LUBOSCH.

ihre Entstehung den Ursegmenten des Kopfes verdanken. Vor der Hornhaut können zum Schutze des Auges Falten der Haut, Augenlider, entstehen, die aber erst bei den Säugern Lidmuskeln — der in das Gesicht einwandernden Hautmuskulatur entstammend — eingelagert erhalten, und von den Amphibien, d. h. von der Aufgabe des Wasserlebens, an entstehen in dem Gebiet der Lider auch Drüsen, deren Sekret die Hornhaut feucht erhält und vor Staub und vor der austrocknenden Wirkung der Luft und Hitze schützt.

Der geschilderte Bau ist typisch, in allen Grundzügen immer wieder derselbe, wie das bei einem Apparat, der einer so spezifischen Funktion dient, auch nicht anders zu erwarten ist. Besonderheiten, die überhaupt festzustellen

sind, und von denen die meisten als Anpassungen an das umgebende Medium erscheinen, lassen jenes Grundschema des Baues unberührt, sie betreffen die Größe und Form des Auges sowie die Einrichtungen der Akkommodation, d. h. die Einrichtungen zur Einstellung des Auges auf verschiedene Entfernungen. Von den Formbesonderheiten erwähnen wir noch die stark verlängerten „Teleskopaugen“ vieler Tiefseefische und der Vögel — im übrigen verbietet der Raum ein weiteres Eingehen auf die genannten Unterschiede und Bau-Eigentümlichkeiten. Vom rein morphologischen Standpunkt muß als die wichtigste Tatsache gelten, daß das paarige Auge in seinem Hauptteil eine Bildung des Gehirns darstellt und gewissermaßen nur ein vorgeschobener Abschnitt desselben ist, wie das ja auch für die unpaaren Augen gilt. Diesen gegenüber besteht aber die Besonderheit, daß das lichtbrechende Organ, die Linse, beim paarigen Auge als selbständige Bildung von der äußeren Haut aus entsteht, während sie bei dem unpaaren Scheitelauge sich aus der äußeren Wand der Augenblase selbst bildet.

Geruchsorgan.

Es bleibt endlich noch übrig, auf das letzte der großen Sinnesorgane, das Geruchsorgan, einen Blick zu werfen. Ob ein solches bereits dem Amphioxus zukommt, ist zweifelhaft; man hat es in einer unpaaren, beim erwachsenen Tier an die linke Seite rückenden Grube am vorderen Körperende erkennen wollen, zu der auch ein Nerv des „Gehirns“ tritt. Sicher vorhanden ist aber ein Geruchsorgan bei allen Schädeltieren, und zwar als paariges, nur bei den Rundmäulern äußerlich unpaar scheinendes Organ. Immer entsteht es als eine — paarige oder unpaare — vor der Mundbucht gelegene Einsenkung des äußeren Keimblattes, in deren Grund sich ein Teil der Zellen zu Riechzellen gestaltet, indem sie auf ihrem freien Ende Riechhärchen entwickeln und am anderen Ende einen wirklichen Nervenfortsatz gegen den Riechlappen des Gehirns auswachsen lassen. Die Menge dieser Nervenfortsätze bildet den Riechnerven.

Vollzieht sich soweit die Entwicklung bei Rund- und Kiefermäulern grundsätzlich gleichartig, so gehen im weiteren die Wege merkwürdig auseinander. Bei den Rundmäulern bildet sich eine eigentümliche Besonderheit aus: ein enger Anschluß des Geruchsorganes an die sog. Rathkesche Tasche. Dieses als Einsenkung am Dach der primären Mundbucht entstehende Gebilde, das bei den Kiefermäulern bald ganz abgeschnürt wird und sich als Hirnanhang der Unterfläche des Gehirns anlagert, wächst bei den Rundmäulern zu einem langen Gange aus, der seine Verbindung mit der Oberhaut beibehält, und dessen Mündung durch eigentümliche Wachstumsvorgänge auf den Rücken des Kopfes verlagert wird. Dabei nimmt er die anfangs vor ihm gelagerte äußerlich unpaare Riechgrube gewissermaßen mit, so daß dieselbe schließlich eine sackförmige Ausbuchtung am hinteren Umfange jenes röhrenförmigen Ganges bildet, dessen unpaare Öffnung auf der Oberfläche des Kopfes beim Neunauge oder Schleimfisch leicht gesehen werden kann (Fig. 50). Der äußerlich unpaare Riechsack der Rundmäuler wird von einer unpaaren knorpeligen Nasenkapsel, die dem neuralen Schädel angehört, umgeben.

Bei allen Kiefernäulern entstehen und bleiben die Riechsäcke deutlich paarig und werden in die beiden Hälften der durch eine Scheidewand im Inneren geteilten Nasenkapsel eingeschlossen. Sehr verschieden gestalten sich aber die Zugangsverhältnisse zu ihnen. Bei den Haien stellt jedes Geruchsorgan eine blinde Grube dar, deren Öffnung an der Unterfläche des Kopfes vor der Mundspalte gelegen ist und nur durch eine Hautklappe in eine vordere Ein- und eine hintere Ausflußpforte für das Wasser geteilt wird, während bei Schmelzschupfern und Knochenfischen zwei durch eine Hautbrücke völlig getrennte Öffnungen als vordere und hintere Nasenöffnung bestehen, die aber beide auf dem Rücken des Kopfes liegen, die vordere manchmal auf einer besonderen stielartigen Erhebung. Wieder anders, aber hier nicht weiter zu erörtern, liegen die Dinge bei den Doppelatmern. Diesen Verschiedenheiten bei den Fischen gegenüber besteht von den Amphibien an eine größere Einförmigkeit: die Riechgrube oder, wie wir jetzt sagen, die Nasenhöhle, mündet stets mit einer

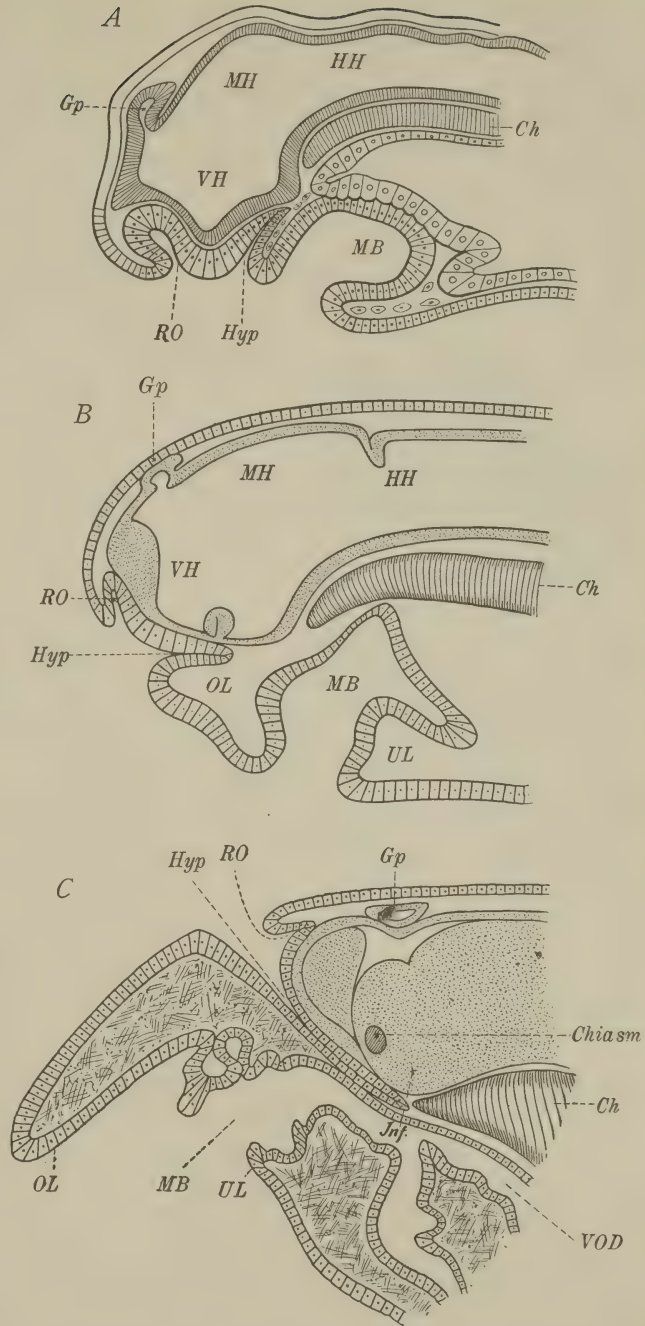


Fig. 50 A, B, C. Medianschnitte durch den Kopf von drei verschiedenen Entwicklungsstufen einer Larve von *Petromyzon planeri* (Ammocötes). Die Figuren zeigen die allmähliche Verschiebung der Hypophyse (*Hyp*) und der Riechgrube (*RO*) aus ihrer ursprünglichen ventralen Lage auf den Rücken des Kopfes. *Ch* Chorda dorsalis, *Chiasm* Chiasma opticum, *Gp* Glandula pinealis (Zirbel), *HH* Hinterhirn, *Hyp* Bucht der Hypophyse, *Inf* Infundibulum, *MB* Mundbucht, *MH* Mittelhirn, *OL* Oberlippe, *RO* Riechorgan, *UL* Unterlippe, *VH* Vorderhirn, *VOD* Vorderdarm. Zum größten Teil nach KUPFFER und DOHRN. Aus WIEDERSHEIM.

äußeren, bald mehr seitlich, bald mehr vorn gelegenen Nasenöffnung auf der Oberfläche des Kopfes und mit einer inneren Nasenöffnung in die Mundhöhle. Damit ist für sie die Möglichkeit gegeben, in den Dienst einer neuen Funktion, der Luftatmung, zu treten, und mancherlei weitere Komplikationen entstehen in Anpassung an diese neue Aufgabe. So kommt es bald zu einer schärferen Trennung zweier Raumabschnitte: eines, der der Zu- und Ableitung der Atmungsluft dient, und eines zweiten, der der Riechfunktion vorsteht. In diesen letzteren zieht sich das Riechepithel zurück, während der

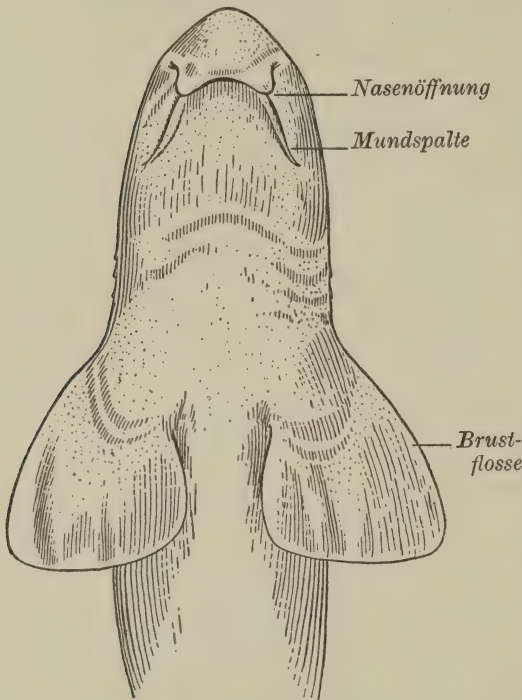


Fig. 51. Kopf eines Haifisches, von unten (vgl. Fig. 57).

ertere eine Auskleidung mit indifferentem Epithel erhält. In wirksamster Weise wird diese Scheidung vervollkommenet durch die Ausbildung eines neuen Munddaches, eines sekundären Gaumens, die in der Weise erfolgt, daß ein Teil der früheren Mundhöhle von dieser abgetrennt und der Nasenhöhle zugeteilt wird, an der er dann naturgemäß nur den der Atmung dienenden Raumabschnitt vergrößern kann, da ihm ja eine Auskleidung mit Riehzellen fehlt. Auf die Vorgänge bei der Bildung des sekundären Gaumens ist bei der Besprechung der Mundhöhle genauer eingegangen; hier mag es genügen, darauf hinzuweisen, daß durch dieselbe die innere Nasenöffnung, die bei Amphibien sehr weit vorn, dicht hinter dem Zwischenkiefer liegt, immer weiter nach hinten verlagert wird (Fig. 53). Sie gelangt dadurch in immer engere Nachbarschaft des Kehlkopfeinganges, und der Weg für die Ein- und Ausatmungsluft wird so immer vollständiger von der Mundhöhle abgetrennt. Unter den Reptilien besitzen die Krokodile einen sekundären Gaumen, der ganz besonders weit nach hinten reicht, bei den Säugern ist er eine überall bestehende Einrichtung, doch dehnt er sich nicht so weit aus als bei den Krokodilen.

Mit dem Landleben und der daran geknüpften Luftatmung stehen noch andere Einrichtungen in Verbindung, die sich an der ursprünglich so einfachen Riechgrube ausbilden. Hierher gehören Drüsen, die von den Amphibien an zu bleibendem Besitz der Wirbeltiere werden, und deren leicht erkennbarer Zweck es ist, mit ihrem Sekret die Riechschleimhaut vor Austrocknung zu schützen. In Zusammenhang mit dem Auftreten von Drüsen in der Umgebung des Auges, das ebenfalls erst an die Aufgabe des Wasserlebens geknüpft ist, bildet sich ferner von den Amphibien an ein Tränennasengang, der, ur-

sprünglich als eine Rinnenbildung der äußeren Haut entstehend, den Bindehautsack des Auges mit der Nasenhöhle in Verbindung setzt und das Sekret der Tränendrüsen in die Nasenhöhle abführt. Vor allem aber führen die günstigeren Bedingungen, unter denen das Geruchsorgan bei den luftlebenden Wirbeltieren seine Funktion ausübt, zu einer immer weiter gehenden Steigerung seiner Leistungsfähigkeit, die bei den Säugern ihren höchsten Grad erreicht. Morphologisch prägt sich das vor allem in einer Vergrößerung der mit Riechzellen bekleideten Schleimhautoberfläche aus, die einerseits durch Vergrößerung der ganzen Nasenhöhle, andererseits durch die Ausbildung von Vorsprüngen der Wandungen gegen das Innere der Höhle erfolgt. In der Ausbildung solcher Vorsprünge gehen die Amphibien noch vielfach eigene Wege,

während bei den Reptilien, Vögeln und Säugern größere grundsätzliche Übereinstimmung herrscht. Es kommt hier zur Bildung von Nasenmuscheln, Schleimhautvorsprüngen, die knorpelige (bei den Säugern verknöchernde), mit der Skelettwandung der Nasenhöhle in Verbindung stehende Einlagerungen erhalten und der Ähnlichkeit mit Muschelschalen, die sie beim Menschen tatsächlich besitzen, ihren Namen verdanken. Bei den Reptilien entsteht zunächst eine solche Muschel, und zwar von der seitlichen Nasenwand aus; sie vererbt sich weiter-

hin auf die Vögel und Säuger, erleidet aber bei den letzteren als „untere“ Muschel einen bemerkenswerten Wechsel ihrer Bedeutung. Denn während sie bei den Reptilien von Riechepithel überzogen ist, somit ganz besonders zur Vergrößerung der Riechschleimhaut dient, ziehen sich bei den Säugern die Riechzellen aus ihrem Bereiche zurück und machen indifferenten Zellen Platz. Das ganze Organ gibt damit seine unmittelbare Beteiligung an der Riechfunktion auf und gestaltet sich dafür unter mannigfaltiger Komplikation seines Baues zu einem Verteilungs-, Filtrier-, Erwärmungs- und Durchfeuchtungsapparat für die Atmungsluft um. Wird so bei den Säugern die altererbte untere Muschel der ursprünglichen Aufgabe der Riechfunktion entfremdet, so wird dafür reicher Ersatz geschaffen in der Ausbildung neuer „Muscheln“, die im Gebiet der Riechgegend entstehen und zu einer beträchtlichen Vergrößerung der Riechschleimhaut führen. Da die Skeletteinlagerungen dieser Muscheln Teile des Siebbeins darstellen, so hat man sie als Siebbeinmuscheln (*Ethmoturbinalia*) bezeichnet, im Gegensatz zu der unteren Muschel, die auch den Namen Kiefermuschel (*Maxilloturbinale*) führt, weil die ihr eingelagerte Knochenplatte keinen Zusammenhang mit dem Siebbein besitzt und dafür am Oberkiefer Befestigung sucht. Eine weitere Vervollkommnung erfährt dieser Muschelapparat vielfach durch Ausbildung mehrerer wulstiger Verdickungen (Riechwülste) auf einer Muschel sowie durch Entstehung kleinerer Muscheln, die in den Zwischenräumen zwischen den großen ihren Platz

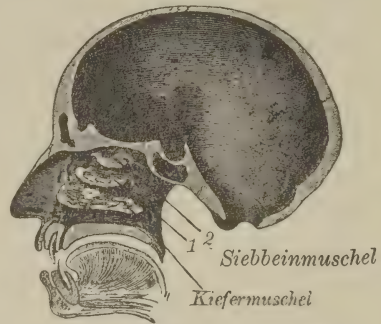


Fig. 52. Halbierter Menschenschädel.
Aus LUBOSCH.

finden. Alles dies bedeutet auch wieder eine Vergrößerung des riechenden Schleimhautgebietes und steht somit in einem Verhältnis zu der Schärfe des Geruchsvermögens, die ja auch innerhalb der Säuger noch schwankt. Bei sehr vielen Säugern ist die Zahl der großen Siebbeinmuscheln fünf; eine Vermehrung zeigen besonders Huftiere und Zahnarme; eine Verminderung bieten dagegen die Affen und der Mensch: der letztere besitzt für gewöhnlich nur zwei, als mittlere und obere Muschel bezeichnete Siebbeinmuscheln, denen sich nur ab und zu eine dritte hinzugesellt. Noch weiter rückgebildet als das Geruchsorgan des Menschen ist das der Affen, und als völlig zugrunde gegangen muß es bei manchen Zahnwalen, so beim Delphin, angesehen werden. Das Geruchsorgan der Säuger bietet so ein schönes Beispiel für höchste Ausbildung und Steigerung der Leistungsfähigkeit, zugleich aber auch für das Wiederzurücksinken und schließlich den völligen Schwund eines Organs.

Am Geruchsorgan der Säuger sind endlich noch zweierlei Einrichtungen bemerkenswert: die Ausbildung mehr oder minder ausgedehnter Nebenhöhlen der Nasenhöhlen, die in verschiedene der umgebenden Knochen einwachsen, in ihrer funktionellen Bedeutung aber noch nicht klar sind, sowie die Umgestaltung des vordersten Teiles des Nasenskelettes zu einer unter der Herrschaft der Gesichtsmuskulatur stehenden und so als Spür- und Schnüffelorgan dienenden „äußeren Nase“. Daß wir in ihr tatsächlich nicht eigentlich eine Neubildung, sondern eine Umbildung des vordersten Abschnittes der Nasenkapsel zu sehen haben, wurde bereits in dem Abschnitt über das Kopfskelett auseinandergesetzt.

Die Betrachtung des Geruchsorgans kann schließlich nicht vorbeigehen an einer wenigstens kurzen Erwähnung des Jacobson'schen Organs, einer Art Nebennasenhöhle, in deren Schleimhaut sich ebenfalls typisches Riechepithel findet, und deren Riechfunktion damit außer Zweifel steht. Bei Amphibien noch ein Teil der großen Haupt-Nasenhöhle, wird es bei den Reptilien, die es besitzen (den Schildkröten und Krokodilen fehlt es ebenso wie den Vögeln), eine selbständige kleine Nasenhöhle, die auch für sich in die Mundhöhle einmündet. In diesem Zustand besitzen es auch die Säuger, bei denen es jedoch vielfach rückgebildet wird. Auch beim Menschen ist es rudimentär. Seine besondere Bedeutung ist noch nicht ganz klar, doch spricht manches dafür, daß es die Aufgabe besitzt, die Ausatemungsluft (also auch den Mundhöhleninhalt) unter besondere Kontrolle des Riechorgans zu stellen.

6. Darm-System. (Organe der Ernährung und der Atmung.)

6. Darm-System.
Begriff.
Aufgaben.

Als zum Darmsystem im weiteren Sinne gehörig bezeichnet man alle Organe, die durch die verschiedenen Abschnitte des Darmkanales selbst sowie durch Abkömmlinge derselben dargestellt werden. Funktionell betrachtet sind das die Organe der Ernährung und der Atmung. Grundlage und Mutterboden für sie ist somit der Darmkanal.

Darmrohr.
Entwicklung,
Einteilung,
Abkömmlinge.

Der Darmkanal der Wirbeltiere stellt ein Rohr dar, das ventral (bauchwärts) von dem Achsenskelett verläuft und zwei Öffnungen besitzt, eine vordere, Mund, und eine hintere, After (*Anus*). Entwicklungsgeschichtlich gehört

die wichtigste am Aufbau dieses Rohres beteiligte Schicht, die dasselbe innen auskleidende Zellschicht, dem inneren Keimblatt an; nur das Mundende des Rohres wird eine Strecke weit von Epithel ausgekleidet, das dem äußeren Keimblatt entstammt. Das erklärt sich durch die Art, wie das Darmrohr, das anfangs vorn blind endet, seine Verbindung mit der Außenwelt erlangt (Fig. 50). Diesem blinden Ende entgegen senkt sich nämlich das äußere Keimblatt in Form der primären Mundbucht ein, bleibt von ihm aber zunächst durch eine aus zwei Zellblättern bestehende dünne Lamelle, die primäre Rachenhaut, getrennt, und erst durch Schwund der letzteren kommt die Vereinigung des Darmlumens mit dem Raum der Mundbucht und dadurch mit der Außenwelt zustande. Somit wird der vordere Teil der definitiven Mundhöhle von Epithel ektodermaler Natur ausgekleidet, und es erklärt sich dadurch die Erscheinung, daß hier die Zähne entstehen, d. h. Gebilde, die ihrer ganzen Entwicklung und ihrem Aufbau nach durchaus gleichartig sind den Zähnchen in der Haut der Haie.

An dem hinteren Ende des Darmrohres, das anfangs ebenfalls blind endet, erfolgt eine entsprechende tiefere Einsenkung des äußeren Keimblattes nicht, und so reicht hier das Gebiet der entodermalen Auskleidung des Darmrohres bis oder fast bis an die Afteröffnung selbst.

An dem ganzen, vom Mund bis zum After reichenden Darmrohr lassen sich vor allem zwei Hauptabschnitte unterscheiden, der Kopfdarm und der Rumpfdarm. Der Kopfdarm liegt im Bereiche des Kopfes und des vordersten Teiles der Wirbelsäule und erhält von dem Skelett und der Muskulatur des Kopfes feste Wandungen; der Rumpfdarm stellt nur ein dünneres Rohr dar, ohne solche festen Wandungen und zum großen Teil innerhalb der Leibeshöhle gelegen.

Der Unterschied zwischen den beiden Abschnitten des Darmrohres ist aber noch ein weitergehender, ein funktioneller. Der Kopfdarm dient einerseits zur Aufnahme der Nahrung und enthält meistens auch schon Organe zur Zerkleinerung und Durchfeuchtung, selbst zur Verdauung der Nahrung, bildet also den Anfang des Ernährungssystems, steht aber andererseits auch in Beziehung zur Atmung. Er kann nicht nur selbst Atmungsfunktionen übernehmen, sondern von ihm geht auch die Bildung der hauptsächlichsten Atmungsorgane, Kiemen und Lungen, aus. Der Rumpfdarm dagegen kann nur in ganz seltenen Fällen noch bei der Atmung mithelfen; fast immer ist er ausschließlich Nahrungsrohr.

Von beiden Teilen des Darmrohres geht die Bildung wichtiger Abkömmlinge aus, die zum Teil sehr spezielle Aufgaben übernehmen und damit eine mehr oder minder große Selbständigkeit gegenüber dem Darmrohr gewinnen. In höchstem Maße ist das der Fall am Kopfdarm. Von diesem gehen aus:

1. Die Rathkesche Tasche;
2. die Kiemenspalten und ihre Bildungen (Paukenhöhle, Thymusdrüse, Epithelkörperchen u. a.);
3. die luftführenden Organe des Darmrohres: Schwimmblase und Lungen;

4. die Schilddrüse;
5. Zahnbildungen, Drüsen, Zunge.

Von diesen erlangen die an den vier ersten Stellen genannten Organe eine gewisse Selbständigkeit gegenüber ihrem Mutterboden, während Zähne, Mundhöhlendrüsen und Zunge räumlich und in ihren Funktionen dem Kopfdarm enger angeschlossen bleiben.

Vom Rumpfdarm nehmen vor allem Drüsen ihre Entstehung: die Leber, die Bauchspeicheldrüse und kleine Drüsen, die die Wandung des Darmrohres nicht überschreiten; an das hinterste Ende des Darmrohres ist außerdem noch die Entstehung der Blase und Harnröhre geknüpft.

Im nachfolgenden sind nun zunächst das Darmrohr selbst mit den ihm enger verbundenen Abkömmlingen und dann erst die zu mehr selbständiger Bedeutung gelangenden Bildungen desselben zu betrachten.

Kopfdarm.
Allgemeine
Einrichtung.

Das allgemeine Verhalten des Kopfdarmes, über das wir uns zuerst kurz unterrichten müssen, bietet bei den einzelnen Wirbeltieren mancherlei Verschiedenheiten dar. Beim Amphioxus (Fig. 9), wo ein eigentlicher Kopf fehlt, kann man die ihm entsprechende Darmstrecke immerhin einigermaßen bestimmen und soweit rechnen, als Kiemenspalten vorhanden sind. Es ergibt sich so als Kopf- oder Kiemendarm ein recht ausgedehnter Darmabschnitt, von dem vorn durch eine ringförmige Falte ein Vorraum abgetrennt ist. In diesen führt die von einem Halbkreis von „Cirren“, stabähnlichen Fortsätzen, umgebene Mundöffnung hinein. In ähnlicher Weise beginnt auch bei den Rundmäulern der Kopfdarm mit einem kleinen Vorraum, in dessen Grunde sich der durch die Kiemenspalten ausgezeichnete Abschnitt des Rohres anschließt. Das runde Saugmaul wird hier durch besondere Knorpel gestützt. Demgegenüber besitzen alle übrigen Schädeltiere als Kiefermäuler einen Kopfdarm, dessen quer spaltförmiger Eingang zwischen einem dem Oberschädel angeschlossenen Ober- und einem herunterklappbaren Unterkiefer liegt. Auf beiden können sich die zum Ergreifen, Festhalten, Zerkleinern der Nahrung dienenden Zähne bilden. Nicht selten wird freilich vor diesem Kiefereingang des Kopfdarmes noch ein anderer vorgeschobener Eingang durch Lippen, d. h. Falten der Haut, gebildet, die einen vor den Kiefern gelegenen Vorraum der Mundhöhle abschließen. Solche lippenartigen Hautfalten sind schon bei Fischen verbreitet und kommen in verschiedener Ausbildung auch manchen Amphibien und Reptilien zu, unter den letzteren namentlich bei Echsen und Schlangen durch die Einlagerung von Drüsen (die Giftdrüse der Giftschlangen ist eine Oberlippendrüse) zu größerer Bedeutung gelangend. Wo die Kiefer von hornigen Schnabelscheiden überzogen werden, wie bei Schildkröten und Vögeln, fehlen Lippen gänzlich. Dasselbe ist demnach auch bei Kloakentieren der Fall, die ja auch mit Hornkiefen versehen sind, während bei den übrigen Säugern die Lippen gerade eine besonders starke Entfaltung erfahren und, von der in das Gesicht einwandernden Gesichtsmuskulatur eingenommen, zu beweglichen und bei der Nahrungsaufnahme mannigfache Verwendung findenden Organe werden. Ganz gewöhnlich ist die von ihnen begrenzte Mundspalte kleiner als der Kieferein-

gang der Mundhöhle, da sie seitlich durch „Backen“ ineinander übergehen, die die seitlichen Abschnitte des Vorräumers der Mundhöhle vollständiger nach außen abschließen und unter Ausbildung besonderer Ausbuchtungen, Backetaschen, bei manchen Nagern und Affen, zu Vorratskammern für die Nahrung werden können.

Der Innenraum des Kopfdarmes ist als „primäre Mundhöhle“ bei den Fischen noch einheitlich; sein hinterer Abschnitt stellt sich nur dadurch in einen gewissen Gegensatz zu dem vorderen, daß seine Seitenwände von den Kiemenspalten durchsetzt werden (Fig. 53). Auf dem gleichen Zustand einer primären Mundhöhle verharrt die Kopfdarmhöhle auch noch bei den Amphibien, nachdem die Kiemenspalten verschwunden, und an ihrer Stelle vom hintersten Teil des Kopfdarmes aus die Lungen entstanden sind. Und doch bieten die Amphibien bereits gegenüber den Fischen eine wichtige neue Einrichtung, die den Anstoß zu weiteren Umwandlungen abgibt: die Einmündung der Nasenhöhlen in die primäre Mundhöhle, die weit vorn, dicht hinter dem Zwischenkiefer, also in kurzer Entfernung von der Mundspitze, erfolgt. Dieses Eintreten der Nasenhöhle in die Verwendung als Luftweg für die

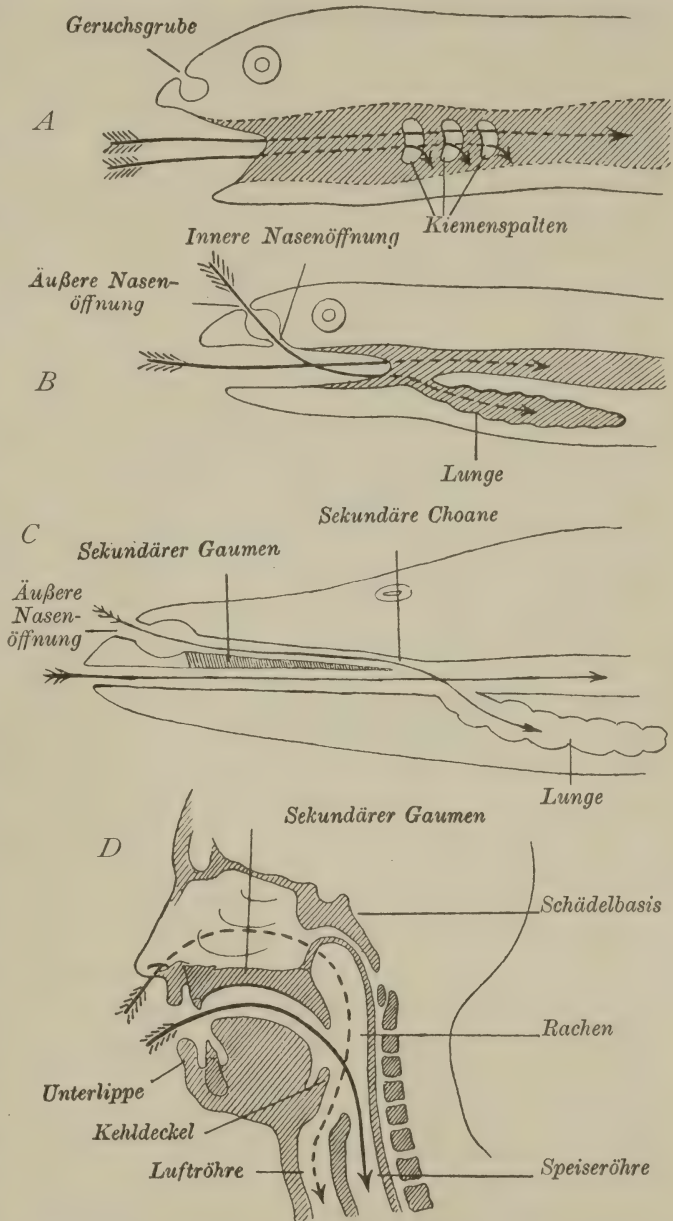


Fig. 53. Schematische Darstellung des Kopfdarmes der Fische (A), Amphibien (B), Säuger (D). Nach WIEDERSHEIM. Fig. C ist hinzugefügt, um die Bildung des sekundären Gaumens verständlich zu machen, unter Zugrundelegung der Verhältnisse bei Krokodilen. Nahrungs- und Atemweg sind durch Pfeile bezeichnet.

Lungenatmung führt schon innerhalb der Reptilien zu einer als bedeutender Fortschritt aufzufassenden neuen Einrichtung: der schon mehrfach erwähnten Entstehung eines neuen Mundhöhlendaches, eines sekundären Gaumens. Wenn wir von den allerlei mehr unvollkommenen Ansätzen in dieser Richtung bei den verschiedenen Gruppen der Reptilien absehen, so finden wir besonders bei den Krokodilen einen solchen sekundären Gaumen in höchster Ausbildung. Er stellt, wie die Fig. 53 schematisch zeigt, ein Dach dar, das in kurzer Entfernung unterhalb des ursprünglichen (primären), von der Schädelbasis gebildeten Munddaches in der Art angebracht ist, daß es sich vorn an den vorderen Begrenzungsrand der primären inneren Nasenöffnung anschließt, hinten aber mit freiem Rande endigt. Der über ihm gelegene niedrige Raum setzt somit die Nasenhöhle nach hinten fort, um über dem freien Rande der Gaumenplatte mit der sekundären Nasenöffnung oder sekundären Choane in den hintersten Teil der Mundhöhle zu münden. Jener niedrige, über dem sekundären Gaumen gelegene Raum wird als Nasenrachengang bezeichnet, er stellt einen von der ursprünglichen Mundhöhle abgetrennten und der Nasenhöhle zugeschlagenen Raum dar; die Mundhöhle selbst ist dadurch zu einer sekundären Mundhöhle geworden. Die Zweckmäßigkeit dieser Einrichtung ist klar: es wird dadurch der Luftstrom über der Mundhöhle und unabhängig von derselben bis in die nächste Nähe des Kehlkopfeinganges geleitet. In seiner größten Länge wird dieser sekundäre Gaumen bei den Krokodilen durch von der Seite her gegen die Mittellinie vorspringende und hier zur Vereinigung kommende Gaumenplatten der beiderseitigen Oberkiefer-, Gaumen- und Flügelbeine gestützt, nur hinten schließt sich an den freien Rand dieses harten Gaumens noch ein häutiger Abschnitt als weicher Gaumen (Gaumensegel) an, der den Abschluß der Mundhöhle gegen den Luftweg vervollständigt.

Auch bei den Säugern bildet sich in der angegebenen Weise ein sekundärer Gaumen, nur reicht derselbe nicht so weit nach hinten, da an seiner Bildung fast stets nur die Oberkiefer- und Gaumenbeine beteiligt sind. Auch hier erfährt der harte Gaumen eine Ergänzung durch einen weichen Gaumen, in dessen Bildung auch Muskeln eingehen. Durch die Gaumenbildung wird auch bei den Säugern von dem vorderen Abschnitt der Kopfdarmhöhle der Nasenrachengang abgetrennt, und die Mundhöhle erhält so den Charakter einer sekundären Mundhöhle; dagegen bleibt der hintere Abschnitt der Kopfdarmhöhle, in den der sekundäre Gaumen nicht hineinreicht, ungeteilt: er wird als Rachen bezeichnet. Von ihm nehmen embryonal die Kiementaschen und die Lunge ihren Ursprung.

Zahnbildungen.

Von den Gebilden, die dauernd an die Mundhöhle, mag dieselbe eine „primäre“ oder eine „sekundäre“ sein, geknüpft bleiben, sind zunächst die zu nennen, die, aus Hartsubstanzen gebildet, zum Ergreifen und Zerkleinern der Nahrung dienen, die Zahnbildungen im weitesten Sinne. Hierher gehören Hornzähne, die sich in der Mundhöhle der Rundmäuler und, in anderer Form, auch bei den Larven der ungeschwänzten Amphibien finden, zahnähnliche Bildungen, an deren Herstellung das Epithel den Hauptanteil hat, vor allem aber

die echten oder Dentin-Zähne. Sie setzen sich aus genau den gleichen Substanzen (Schmelz, Dentin, Zement) zusammen, die auch die kleinen Hautzähnen der Haifische aufbauen, und sind nur durch die Größe von diesen verschieden; ihr Auftreten in der Mundhöhle erklärt sich durch die oben gewürdigte Tatsache, daß die Schleimhaut, die den vorderen Teil der Mundhöhle auskleidet, aus eingestülpter äußerer Haut hervorgeht. Wie bei der Bildung der Hautzähne, so sind auch bei der der Mundhöhlenzähne das Epithel und das darunter gelegene Bindegewebe beteiligt: ersteres, indem es die den Zahn bekleidende Schmelzkappe bildet, letzteres, indem es den Dentinkegel entstehen läßt, der dem ganzen Zahn zugrundeliegt, ferner das Zement, das in wechselnder Anordnung an der Herstellung der Basis des Zahnes beteiligt ist, und endlich das die Zahnhöhle erfüllende weiche Gewebe, die gefäß- und nervenreiche Zahnpulpa. Der Anstoß zu der Bildung der Zähne geht auch hier vom Epithel aus: dieses wuchert in Form einer Leiste (Zahnleiste) in das unterliegende Bindegewebe und erzeugt an dieser dann durch weitere Wucherung einzelne kappenförmige Gebilde, Schmelz-

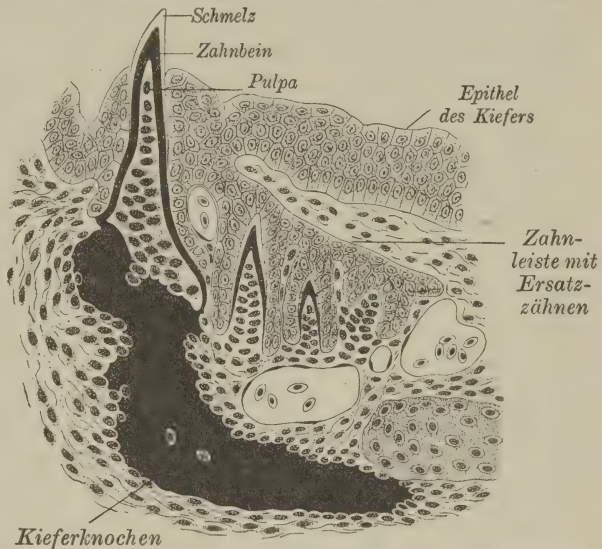


Fig. 54. Triton cristatus, Querschnitt durch die vordere Hälfte des Unterkiefers. Funktionierender Zahn, Zahnleiste mit Ersatzzähnen. Nach C. RÖSE.

organe, die aus dem unterliegenden Bindegewebe eine den Innenraum der Kappe erfüllende Zahnpapille herausmodellieren (Fig. 54). Schmelzorgan und Zahnpapille bilden zusammen die Zahnanlage; die innersten Epithelzellen des ersteren scheiden weiterhin auf ihrer Innenfläche den Schmelz, die oberflächlichen Bindegewebszellen der Papille das Dentin ab. Das umgebende Bindegewebe läßt das Zement entstehen. Stets produziert die Zahnleiste die Anlagen für mehrere Generationen von Zähnen; am Kiefer entsteht die erste Generation über dem Kiefer selbst, die anderen nach innen davon.

Zähne von dem geschilderten Bau finden sich von den kiefermäuligen Fischen an bis zu den Säugern in mannigfacher eigenartiger Ausbildung; wo sie fehlen, da läßt sich mit Sicherheit schließen, daß sie rückgebildet wurden. Es ist das der Fall bei Schildkröten, Vögeln und manchen Säugern; eine Hornbekleidung des Kiefers schafft dabei vielfach einen funktionellen Ersatz für den Zahnangel. Die Besonderheiten des Gebisses innerhalb der einzelnen Klassen betreffen vor allem die Verteilung der Zähne, ihre Form und die Art ihres Ersatzes. Vorzügliche Ausgangszustände bieten die Haie dar. Die Zähne sitzen hier ziemlich lose in der Mundschleimhaut, und zwar als sehr kleine Ge-

bilde in der ganzen Mundhöhle bis zum Eingang der Speiseröhre, und als große kräftige Kieferzähne auf den Knorpelbogen, die den Mundeingang begrenzen, dem Palatoquadratum und dem primordialen Unterkiefer (Fig. 20). Stets finden sich hier bereits mehrere Generationen von Zähnen, und zwar so zueinander angeordnet, daß nur die im Gebrauch befindliche Zahnreihe aufgerichtet ist, während die nach innen davon in mehreren Reihen liegenden Ersatzzähne noch ihre Spitzen nach abwärts kehren, um sich erst aufzurichten, wenn ihre Vordermänner verbraucht und ausgefallen sind. Innen von den jüngsten Ersatzzähnen wuchert die Zahnleiste weiter und sichert den fortdauernden Zahnersatz während des ganzen Lebens durch Erzeugung immer neuer Zähne (unbegrenzter Zahnwechsel, Polyphyodontie). Die Einzelzähne sind untereinander gleich („Homodontie“, Gleichartigkeit des Gebisses), haben aber bei den einzelnen Arten recht verschiedene Formen, von spitzen und schneidenden lanzettförmigen Gebilden bis zu rundlichen Höckern oder breiten Platten, die bei Rochen zum Zermalmen der Muschelschalen dienen müssen.

Der wichtigste Fortschritt, den die übrigen Fische gegenüber den Haien zeigen, liegt darin, daß die Zähne in den meisten Fällen nicht mehr lose in der Schleimhaut stecken, sondern in größerer Anzahl auf knöchernen Platten angewachsen sind. Schon bei Betrachtung des Kopfskelettes wurde das dahin gedeutet, daß einzelne Gruppen von Zähnen mit ihren basalen Zement-Abschnitten untereinander zu zahntragenden Knochen verwachsen sind. Durch die Verbreitung der Zähne bei den Haien erklärt es sich, daß bei den höheren Fischen solche zahntragende Knochen nicht nur an den Kiefernändern, sondern auch in der Tiefe der Mundhöhle, selbst auf den Kiemenbogen, vorkommen. Freilich zeigen die Schmelzschupper, Knochenfische und Doppelatmer, und unter diesen drei großen Gruppen wieder die kleineren Untergruppen und Arten eine sehr große, zu der Art der Nahrung mancherlei Beziehungen bietende Mannigfaltigkeit in der Verteilung der Zähne und der Form des Einzelzahnes: nicht alle Mundhöhlenknochen, die in ihrer ersten Entstehung auf Verwachsung von Zähnen zurückgeführt werden, behalten dieselben bei allen Formen bei; vielfach gehen die Zähne verloren, während die Knochen als zahnlose Platten erhalten bleiben. Mit fortdauerndem Zahnersatz darf wenigstens bei Schmelzschuppern und Knochenfischen gerechnet werden. Das gleiche gilt auch für die Amphibien und die meisten Reptilien, bei denen im übrigen die Zähne in der Tiefe der Mundhöhle immer mehr schwinden, und somit allein die auf den Knochen des Mundrandes übrig bleiben: auf dem Zwischen- und Oberkiefer im Gebiet des oberen, auf dem Dentale und manchmal auf dem Spleniale in dem des unteren Mundrandes. Doch erreichen auch unter den Reptilien die auf dem Gaumen- und dem Flügelbein sitzenden Zähne noch einmal eine größere Bedeutung bei den Schlangen, bei denen außerdem ein Oberkieferzahn als Giftzahn Verwendung finden und zu diesem Zweck mit einem besonderen Giftkanal versehen werden kann. Völligen Schwund auch der Kieferzähne zeigen die Schildkröten; beim Frosch fehlen die Zähne des Unterkiefers, während die des Oberkiefers als sehr kleine Gebilde erhalten bleiben. Bei allen hier

nicht zu verfolgenden Verschiedenheiten in der Verteilung der Zähne bietet doch das Gebiß der Amphibien, Brückenechsen, Echsen und Schlangen noch ein gemeinsames Merkmal: die Einzelzähne sind mit den Knochen, auf denen sie sich finden, ähnlich wie bei den Knochenfischen, verwachsen. Eine wichtige Neuerung zeigen die Krokodile: die kegelförmigen Zähne stecken hier in Fächern (Alveolen) des Ober- und Unterkiefers. Diese Einrichtung ist zur Regel geworden bei den Säugern und führt zur schärferen Scheidung einer in die Alveole eingesenkten Zahnwurzel, in der die Zahnhöhle auf einen sehr feinen Kanal verengt wird, gegenüber der frei hervorstehenden Krone, einer Scheidung, durch die der Einzelzahn auf eine höhere Stufe der Ausbildung und damit zu längerer Lebensdauer gelangt. Dementsprechend kommt jetzt die Einrichtung des unbegrenzten Zahnersatzes, die von den Haien an bestand, in Wegfall; die Zahnleiste wird nur noch zur Erzeugung weniger Zahngenerationen in Anspruch genommen. Bei weitaus den meisten Säugern kommen deren zwei zur Ausbildung und Funktion, das auf die Jugend beschränkte Milchgebiß und das, von einem gewissen Alter an, an seine Stelle tretende, bleibende Gebiß. Doch zeigen sich hier und da, und auch beim Menschen noch Andeutungen zweier weiterer Zahngenerationen („Dentitionen“), einer, die dem Milchgebiß vorhergeht, und einer, die dem bleibenden Gebiß folgt. Andererseits kommt auch noch eine weitere Reduktion auf nur eine Zahngeneration vor, sei es dadurch, daß die Milchzähne schon embryonal wieder schwinden, und somit nur die Ersatzzähne zur Ausbildung gelangen, sei es dadurch, daß die Milchzähne das ganze Leben bestehen bleiben. Übrigens nimmt bei manchen Säugerzähnen der in die Alveole versenkte Abschnitt nicht den Charakter einer Wurzel an, sondern behält seinen weiten Zahnkanal bei, ein Zustand, der ein fortwährendes Wachstum des Zahnes unterhält. Solche wurzellosen immerwachsenden Zähne sind z. B. die Nagezähne der Nager, bei denen so fortwährend das ersetzt wird, was an der freien Kante des Zahnes abgenutzt wird.

Gewiß eine der bemerkenswertesten Besonderheiten des Säugergebisses ist aber die Verschiedenheit in den Formen der Einzelzähne. Von den Delphinen abgesehen, bei denen alle Zähne ähnlich denen der Reptilien kegelförmig gestaltet sind, finden wir bei den Säugern ganz regelmäßig eine Scheidung in meißelförmige Schneide-, kegelförmige Eck- und mit Höckern versehene kleine und große Backzähne, denen allen bei der Nahrungsbewältigung verschiedene Aufgaben zufallen. Denn während bei den niederen Wirbeltieren, wenigstens den lebenden unter ihnen, die spitzen Zähne in erster Linie zum Ergreifen und Festhalten der Beute dienen, diese dann aber gewöhnlich unzerkleinert heruntergeschluckt wird, findet bei den Säugern eine weitgehende Zerkleinerung der Nahrung, ein Kauakt, in der Mundhöhle statt, bei dem sich die verschieden gestalteten Zähne in die einzelnen besonderen Aufgaben — Festhalten, Zerschneiden, Zermalmen — teilen. Den kleinen und großen Backzähnen — die unter sich durch ihre eigene Größe sowie durch die Größe und die Zahl ihrer Höcker und Wurzeln unterschieden sind — fällt dabei das eigentliche Zermalmen der Nahrung zu, eine Aufgabe, für die sie eben durch die

Höckerbildungen ihrer Kronen eingerichtet sind. Diese Höcker zeigen recht verschiedene Formen: von niedrigen Hügeln, schneidenden Kanten, quer- oder längsgestellten Jochen — Verschiedenheiten, die zu der Art der Nahrung in Beziehung stehen. Morphologisch sind alle die verschiedenen Formen der Backzähne wohl von solchen mit stumpfen niedrigen Hügeln abzuleiten, wie sie bei den ausgestorbenen Säugern des Tertiär weit verbreitet waren.

Für die Feststellung des verwandtschaftlichen Zusammenhanges der Formen spielt gerade bei den Säugern das Gebiß eine sehr große Rolle, wobei neben der Form der Backzähne besonders die Zahl der in den einzelnen Zahnkategorien vorhandenen Einzelzähne die größte Bedeutung besitzt. Die jetzt lebenden Säuger bieten in ihren Zahnformeln, die jenes Zahlenverhältnis zum Ausdruck bringen, viele Verschiedenheiten, doch hat sich gezeigt, daß für eine sehr große Zahl von ihnen Formen mit der Zahnformel $\frac{3^{143}}{3^{143}} = 44$ den Ausgang abgegeben haben. (Die Formel, die jetzt noch für Tapire, Schweine und manche Insektenfresser gilt, bedeutet, daß im Ober- wie im Unterkiefer auf jeder Seite 3 Schneidezähne, 1 Eckzahn, 4 kleine und 3 große Backzähne, im ganzen somit 44 Zähne vorhanden sind.) Bei manchen Beutlern ist die Zahl der Zähne noch größer, die meisten lebenden Placentaltiere haben dagegen reduzierte Gebisse, so der Mensch ($\frac{2^{123}}{2^{123}} = 32$), die Wiederkäuer ($\frac{0033}{3^{133}} = 32$; im Oberkiefer fehlen die Schneidezähne und der Eckzahn), der Biber ($\frac{104}{104} = 20$; es sind nur je ein Schneidezahn und 4 Backzähne vorhanden). Vollständiger Mangel der Zähne kommt unter den Säugern bei den Kloakentieren sowie beim Ameisenfresser und Schuppentier vor.

Zunge. Eine gleich große Bedeutung in stammesgeschichtlicher Bedeutung wie den Zähnen kommt dem nächsten Organ der Mundhöhle, der Zunge, nicht zu; für das Tier selbst steht sie aber an Wichtigkeit hinter den Zähnen nicht zurück. Ursprünglich erscheint sie als eine Faltenbildung der Schleimhaut am Boden der Mundhöhle, die eng an die hier gelegenen Skeletteile geknüpft ist und nur in Zusammenhang mit diesen bewegt werden kann. In dieser Form erreicht sie bei den Rundmäulern, wo sie mit Hornzähnen besetzt ist, eine hohe Ausbildung und findet beim Ansaugen des Neunauges wie ein Spritzenkolben, beim Schleimfisch auch zum Bohren Verwendung. Bei den kiefermäuligen Fischen wird sie durch den Schleimhautüberzug über dem unpaaren Skeletteil des Zungenbeinbogens dargestellt, und trägt nicht selten sogar Zähne. Zu höherer selbständiger Bedeutung gelangt sie erst von den Amphibien an, einmal durch die Entwicklung reichlicher Drüsen, andererseits durch das Einwandern von Muskeln in sie, durch die Entstehung einer Eigenmuskulatur, die ihr auch eine eigene, von dem Visceralskelett unabhängige Beweglichkeit verschafft. Bei den langschwänzigen Amphibien bleibt sie freilich noch wie bei den Fischen eng an das Visceralskelett geknüpft, und selbst beim Spelerpes, einem kleinen Molch, der seine Zunge zum Insektenfang sehr weit aus dem Maule herausschießen lassen kann, ist dies nur dadurch möglich, daß ein Teil des Zungenbeinskelettes mit herausschießt; aber bei den Fröschen ist die

Emanzipation der Zunge vom Zungenbeinskelett vollständig geworden, und die erstere führt ihre fliegenklappenartigen Bewegungen lediglich durch die ihr eigene Muskulatur aus, und zwar um die Spitze des Unterkiefers herum, an der sie mit ihrer eigenen Spitze angewachsen ist. Die Reptilien besitzen die Zunge in mannigfacher Ausbildung, bald als dickere wenig bewegliche Schleimhautfalte, bald als dünnes schlankes, lebhafter Bewegung fähiges Organ, dessen „züngelnde“ Bewegungen bei den Schlangen auf seine Bedeutung als Tastorgan hinweisen: Das Höchstmögliche in bezug auf Beweglichkeit wird aber doch von der Zunge des Chamäleon erreicht, die durch einen sehr kunstvollen Mechanismus blitzschnell weit aus dem Maul herausschießen kann, um mit ihrer drüsenreichen Spitze die Beute zu erhaschen. Im Gegensatz dazu ist die Zunge der Vögel wieder, abgesehen von der der Papageien, nur wenig beweglich, und wo sie, wie bei Spechten, weit aus dem Schnabel herausgesteckt werden kann, da geschieht dies unter Beteiligung des Zungenbeinapparates. Im übrigen zeigt gerade die Vogelzunge eine große Mannigfaltigkeit der äußeren Gestaltung; manchmal lang und spitz, wie bei Spechten und Kolibris, ist sie in anderen Fällen breit und dick, wie bei Wasservögeln. Hornbildungen, in Form eines ausgedehnten Hornüberzuges oder horniger Papillen, spielen auf der Vogelzunge eine sehr große Rolle. Eine sehr hohe Ausbildung erlangt endlich die Zunge bei den Säugetieren, wo sie unter Entwicklung einer reichen Muskulatur zu einem voluminösen und beweglichen Organ wird, das in verschiedener Weise bei der Nahrungsgewinnung und -bewältigung mit tätig ist, zugleich aber durch Ausbildung von Geschmacksknospen auf ihrer Oberfläche zu dem wichtigsten Geschmacksorgan wird. Doch fehlen auch der Zunge der Säuger die Hornbildungen nicht, namentlich finden sie sich bei Formen, bei denen die Eigenheit der Nahrung einen Schutz der Zungenschleimhaut gegen Verletzungen (z. B. durch zerbissene Knochen, durch schneidende Gräser) erheischt.

In funktioneller Hinsicht bietet gerade die Zunge das allergrößte Interesse, ihre Verwendung beim Fangen, Erhaschen, Bewältigen, Herunterschlucken der Nahrung, als Tastorgan, Geschmacksorgan und schließlich im Dienste der menschlichen Sprache zeigt eine Vielseitigkeit der Anpassungsfähigkeit, die kaum von einem anderen Organ erreicht wird, und macht sie zugleich für viele Formen zu einem für die Erhaltung des Lebens sehr wichtigen Gebilde.

Im Anschluß an die Zunge verdienen die queren Gaumenleisten Be- Gaumenleisten. Beachtung, die auf dem harten Gaumen der Säuger vorhanden sind und die Tätigkeit der gegen den Gaumen arbeitenden Zunge bei der Bewältigung der Nahrung wirksam unterstützen; aus ihnen gehen bei den Bartenwalen mächtige quere Hornplatten hervor, die Barten, die vom Gaumen in die Mundhöhle herunterhängen und an ihrem freien Rande sich in Hornfäden auflösen, so mit der Zunge einen Siebapparat bildend, durch den kleine mit dem Wasser aufgenommene Tiere zurückgehalten werden. Das Horn ist ein Erzeugnis des Epithels.

Endlich ist dann noch kurz der Mundhöhlendrüsen zu gedenken, die Mundhöhlen- drüsen. von der Aufgabe des Wasserlebens, also von den Amphibien an auftreten, auf den Zungen, den Lippen, Backen, dem Munddach und Mundboden ihren Sitz

haben können und nicht nur der Durchfeuchtung der Nahrung dienen, sondern auch chemisch wirksame Stoffe produzieren, wie den Speichel, oder das Gift der Giftschlangen, das, einer Oberlippendrüse entstammend, durch den Drüsenang in den Giftzahn geleitet wird.

Rumpfdarm.
Allgemeines.

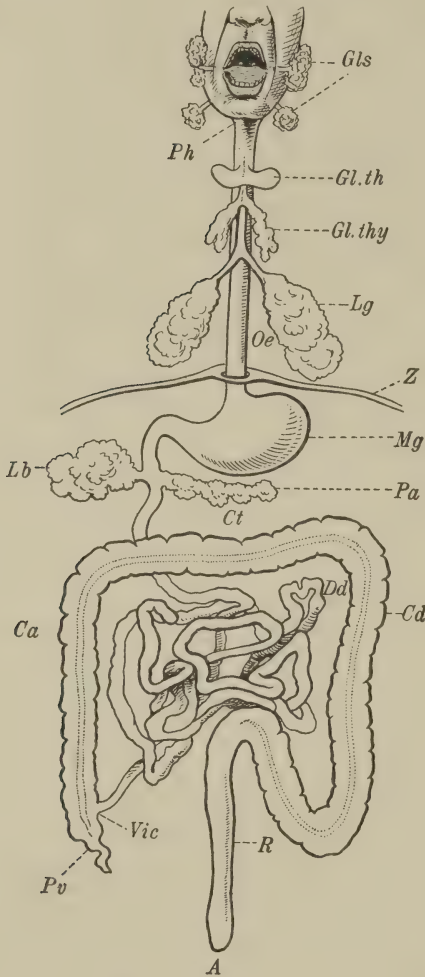


Fig. 55. Schematisches Übersichtsbild über den gesamten Darmtractus des Menschen. *A* After, *Ca* Colon ascendens, *Cd* Colon descendens, *Ct* Colon transversum, *Dd* Dünndarm, *Gls* Glandulae salivales, *Gl.th* Glandula thyroidea, *Gl.thy* Glandula thymus, *Lb* Leber, *Lg* Lunge, *Mg* Magen, *Oe* Oesophagus, *Pa* Pankreas, *Ph* Pharynx, *Pr* Processus vermiformis, *R* Rectum, *Vic* Valvula ilio-colica, *Z* Zwerchfell.

Der Betrachtung des Kopfdarmes schließen wir hier zunächst die des Rumpfdarmes an, an dem ganz allgemein drei Abschnitte, als Vorderdarm, Mittel- oder Dünndarm, End- oder Dickdarm unterscheidbar sind. Der Vorderdarm gliedert sich noch in Speiseröhre und Magen. Der gesamte Rumpfdarm stellt ein Rohr mit nicht sehr dicker Wandung dar, dessen innerste, zellige Schicht, das Epithel, dem Entoderm entstammt, während die übrigen aus Bindegewebe und glatter Muskulatur bestehenden Schichten von dem visceralen Blatte des mittleren Keimblattes geliefert werden. Der größte Teil des Rumpfdarmes liegt in der Leibeshöhle, an deren dorsaler Wand er durch ein Gekröse (*Mesenterium*), das den Übergang des visceralen Mesodermblattes in das parietale Blatt vermittelt, befestigt ist (Fig. 8). Dieses schematisch einfache Verhalten erleidet allerdings, namentlich bei den Säugern, mancherlei Störungen. Die Speiseröhre sowie der hinterste Teil des Enddarmes liegen nicht mehr im Bereiche der Leibeshöhle. Der gesamte Rumpfdarm durchzieht in seiner ersten Anlage den Körper in gerade gestrecktem Verlaufe, bewahrt aber nur beim *Amphioxus* und bei den Rundmäulern noch einigermaßen dieses primitive Verhalten, während er sonst durch beträchtliches Längenwachstum in mehr oder minder zahlreiche Windungen gelegt wird.

Die Gliederung in die genannten Abschnitte, die beim Lanzettfischchen noch nicht durchführbar ist, ist auch bei den Schädeltieren nicht immer scharf ausgesprochen. Wo sie gut ausgebildet ist, bildet die Speiseröhre ein enges, wesentlich zur Zuleitung der Nahrung dienendes Rohr, dem als erweiterter Abschnitt der Magen folgt. In ihm erfolgt unter dem Einfluß des Sekretes spezifischer Magendrüsen die Verdauung. Durch eine Ringfalte von ihm ab-

gesetzt, schließt sich ihm der dünne und meist in mehr oder minder reichliche Windungen gelegte Mitteldarm an, in dem einmal die Aufsaugung des Darminhaltes, außerdem aber noch ein Teil der Verdauung erfolgt, letzteres vor allem durch das Sekret der beiden großen, dem Rumpfdarm zukommenden Drüsen, der Leber und der Bauchspeicheldrüse, die beide am Anfang des Mitteldarmes ihren Ursprung nehmen und mit ihren Mündungen somit die vordere Grenze desselben angeben, wenn, wie bei Rundmäulern und manchen kiefermäuligen Fischen, ein erweiterter Magenabschnitt fehlt. Der End- oder Dickdarm schließlich, der den Darminhalt herausleitet, aber auch noch aufsaugende Wirkungen ausübt, ist im allgemeinen durch wieder dickeres Kaliber, häufig auch noch dadurch von dem Mitteldarm abgesetzt, daß sich an seinem Anfang ein blinder Anhang des Darmrohres, der Blinddarm, findet.

Von den einzelnen Abschnitten des Rumpfdarmes ist es der Vorderdarm, Vorderdarm. der die meisten Besonderheiten bei den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere zeigt. Seine Scheidung in eine Speiseröhre und einen Magen fehlt, wie eben schon gesagt, noch bei manchen Fischen, ist aber bei anderen schon deutlich und erhält sich bei den landlebenden Wirbeltieren. Daß bei Formen mit langem Hals auch die Speiseröhre länger ist als bei solchen mit kurzem Hals, ist leicht verständlich. Manchmal tritt sie aus der Rolle eines bloßen Zuleitungsrohres für die Nahrung heraus: so kann sie durch Ausbildung besonderer Drüsen an der Verdauung teilnehmen (z. B. beim Frosch), oder durch Entwicklung horniger Papillen auf ihrer Schleimhaut, wie bei der großen Suppenschildkröte, zur Zerkleinerung der Bissen beitragen, oder endlich, wie bei Vögeln, eine Ausbuchtung, den sog. Kropf, entwickeln, der entweder nur zum Aufspeichern größerer Mengen von Nahrung Verwendung findet oder in seinem Innern ein Sekret absondert, das zur Ernährung der Jungen dient (Taubenmilch der Tauben). Der Magen, der bald längs, bald quer im Leibesraum gelagert ist und sich darin vor allem nach der Form des Körpers richtet (längsgestellt bei langem, quer bei breitem Körper), erleidet manchmal eine weitere Zerlegung in einzelne Abschnitte. So zerfällt er bei Vögeln in einen Drüsenmagen, in dem die chemische Beeinflussung der Nahrung vor sich geht, und einen sehr dickwandigen Muskelmagen, der mit der mächtigen Muskulatur seiner Wandung und unterstützt durch einen aus erstarrtem Drüsensekret gebildeten rauhen festen Überzug seiner Schleimhaut, den Inhalt mechanisch durcharbeitet und damit das nachholt, was, bei dem Mangel der Zähne, in der Mundhöhle nicht geleistet werden konnte. Die merkwürdigste Zerlegung des Magens zeigen aber doch die Wiederkäuer, die nicht weniger als vier einzelne Abschnitte unterscheiden lassen. Von diesen werden die zwei ersten zunächst zum Anfüllen mit Nahrung verwendet, die aber dann wieder in die Mundhöhle zurückbefördert wird, um nunmehr erst gründlich durchgekaut und durchspeichelt zu werden. Der abermalige Schluckakt führt sie dann in den dritten und vierten Abschnitt des Magens, die als die eigentlich verdauenden Abschnitte anzusehen sind. Übrigens lassen auch die Mägen anderer Pflanzenfresser mancherlei Besonderheiten und Unterschiede gegenüber den Mägen von Fleischfressern erkennen.

Mitteldarm. Die Verschiedenheiten, die der Mitteldarm äußerlich darbietet, sind viel weniger in die Augen springend und beschränken sich im wesentlichen auf die Reichlichkeit der Schlingenbildungen und die Anordnung der Schlingen, Besonderheiten, die von funktionellen Momenten abhängig sind. Im Innern läßt die Schleimhaut mancherlei Faltenbildungen entstehen, unter denen eine nach ihrer Anordnung als Spiralfalte bezeichnete manchen Fischen zukommt. Ihre Bedeutung dürfte darin liegen, den Transport des Darminhaltes zu verlangsamen und so die bessere Ausnutzung desselben zu ermöglichen.

Enddarm. Der Enddarm erscheint bei Fischen zunächst als ein verdickter kurzer Abschnitt des Darmes mit geradem Verlaufe, der demnach in dieser Form auch als Rektum bezeichnet wird. Dieser Zustand bleibt auch zunächst noch bei den landlebenden Wirbeltieren bestehen und erfährt erst bei den Säugern eine Weiterbildung durch starkes Auswachsen des Enddarmes, dessen größerer Teil sich nun auch in eine Schlinge legt und damit als Kolon (Dickdarm im engeren Sinne) dem gerade bleibenden Endabschnitt, dem Rektum (geraden Darm) gegenübergestellt werden kann. An beiden bilden sich Bau-Besonderheiten aus. Da, wo der Dünndarm in den Dickdarm einmündet, entsteht im Innern des letzteren eine Schleimhautklappe, die den Rücktritt des Dickdarminhaltes in den Dünndarm verhindert. Der letzte Abschnitt des Enddarmes nimmt bei niederen Wirbeltieren als Kloake die Mündungen der Harn- und Geschlechtsorgane auf und erhält dadurch den Anstoß zu weiteren Umbildungen, denen wir bei den Harn- und Geschlechtsorganen begegnen werden.

Eine besondere Erwähnung verdient endlich noch die schon oben genannte blinde Ausbuchtung, die am Enddarm da entsteht, wo in ihn der Mitteldarm einmündet: der Blinddarm oder das Caecum. Schon bei manchen Amphibien angedeutet, ist es bei Reptilien weit verbreitet und fehlt auch den Vögeln gewöhnlich nicht. Hier sind sogar in der Regel zwei Blinddärme vorhanden, die im allgemeinen bei herbivoren Formen besser ausgebildet sind als bei karnivoren und damit auf eine besondere Bedeutung bei der Verdauung vegetabilischer Nahrung hinweisen. Gleiche Verschiedenheiten sind auch bei den Säugern erkennbar, wo gewöhnlich nur einer, und nur sehr selten zwei Blinddärme bestehen. Jener eine, der besonders bei manchen Huftieren und Nagern gut entwickelt ist, bei Raubtieren mehr zurücktritt, erleidet bei mehreren Formen, darunter dem Menschen, eine Rückbildung seines Endabschnittes zu einem mit engem Lumen versehenen wurmförmigen Anhängsel: dem Wurmfortsatz, der somit in die Reihe der rudimentären Organe gehört und beim Menschen bekanntlich, infolge der an ihm nicht selten auftretenden Erkrankungen, häufig operativ entfernt wird.

Leber und
Bauchspeichel-
drüse.

Dem Rumpfdarm angeschlossen sind zwei große Drüsen, die Leber und die Bauchspeicheldrüse (das *Pancreas*). Beide nehmen ihre Entstehung von dem Anfangsteil des Mitteldarmes und verleihen diesem, indem sie in ihn ihre Sekrete ergießen, seine Fähigkeit, verdauend, d. h. chemisch verändernd auf die Nahrungstoffe zu wirken.

Eine Leber hat man schon beim Amphioxus erkennen wollen in einem vom Anfang des Rumpfdarmes abgehenden Blindsack; sicher vorhanden ist sie bei Rundmäulern. Den Kiefermäulern kommt sie ohne Ausnahme zu. Sie entsteht stets an der ventralen Darmwand als einfache Ausstülpung, aus der weiterhin durch lebhaftes Wachstum und Sprossenbildung unter starker Beteiligung des Blutgefäßsystems ein großes drüsiges Organ von meist brauner Farbe hervorgeht. Schon bei den Rundmäulern erscheint es zweilappig. Von seinem Ausführungsgange aus kann eine Gallenblase, als besonderes Reservoir für die in der Leber abgesonderte Galle, ihren Ursprung nehmen.

Die Bauchspeicheldrüse entsteht ebenfalls vom Anfang des Mitteldarms, in nächster Nähe der Leber, und zwar sehr gewöhnlich (bei vielen Fischen, bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern) mit drei Anlagen, einer dorsalen und zwei ventralen. Dementsprechend können auch an dem ausgebildeten Organ mehrere selbständige Ausführungsgänge erhalten bleiben, doch kommt es auch oft zu einer Vereinigung derselben, wie auch Anschluß des Ausführungsganges der Bauchspeicheldrüse an den Lebergang nicht selten besteht. Das Verhalten des fertigen Organes schwankt im übrigen sehr.

Wir haben damit das Darmrohr und seine Anhangsgebilde, soweit sie im Dienste der Ernährung stehen, besprochen und müssen nun noch einmal zum Kopfdarm zurückkehren, um auch den Abkömmlingen desselben gerecht zu werden, die dieser Funktion entfremdet werden und auch morphologisch eine größere Selbständigkeit gegenüber dem Darmrohr erlangen. In erster Linie wurde da genannt die Rathkesche Tasche. Das ist eine taschenförmige Ausstülpung, die vom Dach der Mundhöhle, noch im ektodermalen Gebiete desselben, ihren Ursprung nimmt, bei allen Kiefermäulern sich abschnürt und als drüsiges Körperchen an die Unterfläche des Gehirns legt, hier den Hirnanhang (die Hypophyse) bildend, während sie bei den Rundmäulern in Zusammenhang mit dem Ektoderm bleibt, aber ganz merkwürdige, bereits (S. 480) geschilderte Umänderungen und Verlagerungen erleidet. Weiterhin kommen in Betracht die Schlundtaschen und die von ihnen ausgehenden Bildungen, ferner die luftführenden Anhänge des Darmrohres, Schwimmblase und Lungen, endlich die Schilddrüse. Sie alle nehmen ihren Ursprung von dem hinteren Teil der Kopfdarmhöhle, den man auch kurzweg als Kiementeil des Darmes bezeichnen kann. Das ihn auskleidende Epithel gehört durchaus dem Entoderm an; d. h. das ganze Gebiet liegt hinter der primären Rachenhaut, im Bereiche des Darmrohres selbst, und die ektodermale Mundbucht hat keinen Anteil mehr an ihm.

Von den genannten Organen werden die Schlundtaschen und die Lungen zu den Atmungsorganen; in ihnen lokalisiert sich somit eine Funktion, die bei den Amphibien sogar einem großen Teil der ganzen Mundhöhle zukommt: die des respiratorischen Gaswechsels, darin bestehend, daß aus den Blutgefäßen der betreffenden Schleimhautgebiete die bei der Organtätigkeit gebildete Kohlensäure in das Medium, das jene Schleimhäute berührt, mag es nun Wasser oder Luft sein, abgegeben wird, und dafür aus

diesem Medium neuer Sauerstoff in die Gefäße eintritt. Diese Aufgabe hat eine allen Atmungsorganen gemeinsame Eigentümlichkeit im Gefolge: während alle anderen Körperorgane durch ihr zuführendes Blutgefäß (die Arterie) sauerstoffreiches Blut erhalten und durch das abführende Gefäß (die Vene) sauerstoffarmes und dafür kohlenensäurereiches Blut abgeben, bekommen die Atmungsorgane durch ihre zuführenden Gefäße gerade das „venöse“, kohlenensäurereiche, der Verbesserung bedürftige Blut überliefert und geben es durch die abführenden Gefäße in „arterialisiertem“ Zustand, von seiner Kohlenensäure befreit und mit Sauerstoff neu beladen, wieder ab. Eine sehr reiche Verästelung der feinsten Blutgefäße (des Kapillarnetzes) ist eine weitere, in ihrer Bedeutung leicht verständliche Eigentümlichkeit aller Schleimhautgebiete, in denen jener Gaswechsel erfolgt.

Kiemensapparat.

Fassen wir nun zunächst den von den Schlundtaschen gebildeten Kiemensapparat und seine Abkömmlinge ins Auge. Sein erstes Auftreten wurde schon in dem entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt kurz berührt: von den beiden Seitenwänden des Kiemendarmes aus bilden sich paarig angeordnete taschenförmige Ausstülpungen, die Schlundtaschen, und ihnen entgegen kommen von dem Ektoderm der äußeren Körperoberfläche flache rinnenförmige Einsenkungen, die Kiemenfurchen. Die Schlundtaschen begrenzen so an der Seitenwand der Kopfdarmhöhle, wie die Kiemenfurchen an der äußeren Körperoberfläche, die Substanzmassen, die man als Visceral- oder Kiemensbogen bezeichnet. Bei den wasserlebenden Anamniern treten diese Bildungen in den Dienst der Atmung, indem die Schlundtaschen in die Kiemenfurchen durchbrechen, so daß durchgehende Spalten, Schlund- oder Kiemenspalten zustande kommen, die aus der Kopfdarmhöhle nach außen auf die freie Körperoberfläche führen und in dieser Richtung vom Wasser durchströmt werden können. An der vorderen wie an der hinteren Wand dieser Spalten, d. h. an den die Spalten begrenzenden Kiemensbögen, bilden sich dann die Kiemen, bestehend aus zahlreichen Fältchen der Schleimhaut, die reich mit Blutgefäßen versorgt werden, und durch deren dünnes Epithel hindurch das Blut der Gefäße mit dem vorbeiströmenden Wasser in den oben erwähnten Gasaustausch treten kann. Bei den Amnioten, die niemals ein Stadium des Wasserlebens durchmachen, erfolgt nur noch hin und wieder ein Durchbruch der Schlundtaschen und Kiemenfurchen ineinander; häufig unterbleibt derselbe, und die Schlundtaschen bilden sich, nachdem sie manchmal noch bestimmten Organen den Ursprung gegeben haben, wieder zurück, ebenso wie die Kiemenfurchen.

In den besonderen Einrichtungen des ausgebildeten Kiemensapparates zeigen sich bei den Formen, die ihn zum Wasser-Atmungsapparat ausgestalten, weitgehende Unterschiede. Ganz abseits steht auch hier wieder der Amphioxus, und gerade das besondere Verhalten seines Kiemensapparates gehört zu den Merkmalen, die es unmöglich machen, in ihm etwa die Stammform aller Wirbeltiere zu sehen. Die Zahl der Kiemenspalten beim Amphioxus ist viel größer als die bei den Schädeltieren, nämlich über hundert, die einzelnen werden noch in mehrere Etagen geteilt, und ihre äußeren Mündungen, die anfangs auf der

äußeren Körperoberfläche liegen, werden im Laufe der Entwicklung von dieser abgeschlossen und in die Tiefe verlagert, indem auf jeder Seite eine Hautfalte jenes ganze Gebiet der Körperoberfläche in der Richtung von oben nach unten überwächst und sich in der ventralen Mittellinie mit der der anderen Seite vereinigt. Es kommt so zwischen der ursprünglichen Körperoberfläche des Kiemengebietes und jenen Falten ein Raum, der Peribranchialraum, zustande, der nur an einer Stelle der ventralen Mittellinie sich nach außen öffnet (mit dem *Porus branchialis*), im übrigen aber abgeschlossen ist (Fig. 9, Fig. 56). In ihn strömt somit das Wasser aus den Kiemenpalten zunächst, um dann erst durch den Branchialporus nach außen zu gelangen. In die Wand, die den Peribranchialraum außen abschließt und ursprünglich aus Faltenbildungen der Haut hervorging, wachsen weiterhin Muskeln sowie die Keimdrüsen hinein, so daß auch die Geschlechtsprodukte in den Peribranchialraum entleert werden. Für diese Einrichtung besteht bei den Kranioten nichts Analoges.

Auch der Kiemenapparat der Cyclostomen zeigt eine Anzahl spezifischer Einrichtungen, steht aber, namentlich in der viel geringeren Zahl der Kiemenpalten, dem der kiefermäuligen Fische schon viel näher, welche letzterer, trotz mancher Besonderheiten der einzelnen Gruppen, doch im ganzen einem gemeinsamen Grundplan folgt. Die Zahl der Kiemenpalten ist hier selten größer als fünf, manchmal sogar noch geringer, wobei zu bemerken ist, daß dabei die vorderste, zwischen dem Kiefer- und dem Zungenbeinbogen gelegene Spalte nicht mitgerechnet ist, da dieselbe bei Knochenfischen, Doppelatmern und manchen Schmelzschuppen ganz verschwindet, bei anderen Schmelzschuppen und bei den Knorpelflossern aber zu einem engen hinter dem Auge gelegenen Kanal, dem Spritzloch, wird, das nur hin und wieder noch eine „Kieme“ in seiner Wandung entwickelt und damit respiratorische Funktionen erhält, meist aber nur als Einführungsgang für das Atemwasser in die Mundhöhle dient. Die äußeren Öffnungen der Kiemenpalten finden sich bei Haien und Rochen frei auf der äußeren Körperoberfläche (und zwar seitlich bei den Haien, dagegen durch die weit nach vorn ausgedehnte Brustflosse an die Ventralfläche verdrängt bei den Rochen), bei den übrigen Fischen werden sie von einem Kiemendeckel, der von dem Zungenbeinbogen nach hinten vorwächst, überdeckt und in das Innere einer Höhle, der äußeren Kiemenhöhle, verlagert. Die

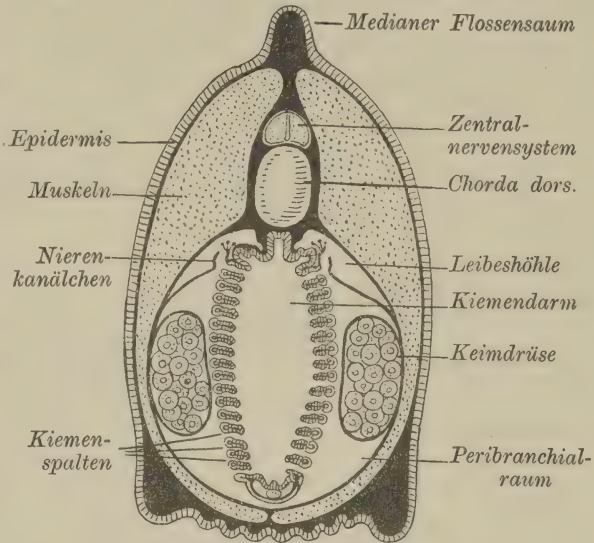


Fig. 56. Querschnitt von Amphioxus, Schema.
Nach LANKESTER und BOVERI, geändert von BOAS.

Fig. 59 zeigt das von einem Knochenfisch und läßt zugleich weitere Besonderheiten in der Anordnung der Kiemen erkennen, die die Knochenfische und Schmelzschrupper gegenüber den Knorpelflossern (Fig. 58) auszeichnen. Der obere Teil des Kiemendeckels bei den Knochenfischen erhält eine Einlagerung von breiten Knochenplatten, der untere stellt eine Membran mit einzelnen eingelagerten knöchernen Strahlen dar, das ganze Gebilde ist vorn beweglich befestigt und wird bei den Atembewegungen abgehoben, um dem Atemwasser den Weg nach außen zu öffnen. Ein Filtrierapparat, durch verschiedenartige Vorsprünge am Eingang der Kiemenspalten gebildet, verhindert bei den Fischen das Eindringen fester Teile in die Spalten.

Es bleibt endlich noch der Tatsache zu gedenken, daß bei den Embryonen

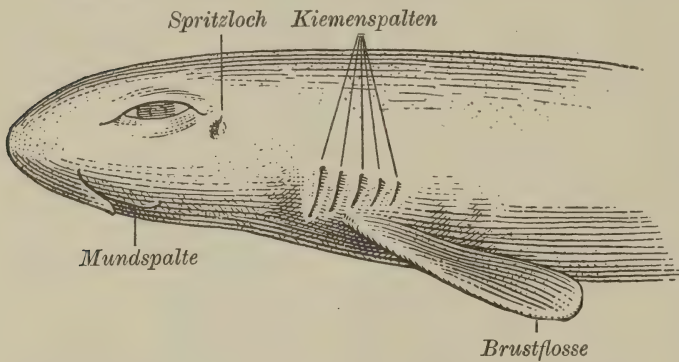


Fig. 57. Kopf eines Haifisches, von der linken Seite (vgl. Fig. 51).

und Jungen vieler Fische (Haie und Rochen, Schmelzschrupper, Doppelatmer, selbst einiger Knochenfische) sogenannte äußere Kiemen vorhanden sind, die bald die Form langer und dünner Fäden haben, bald baumförmig oder nach Art eines Kammes oder Feder-

bartes verzweigte Gebilde darstellen und entweder an den Öffnungen der Kiemenspalten sitzen oder aus denselben heraushängen. Es scheinen Bildungen des äußeren Keimblattes zu sein.

Zum letztenmal tritt der Kiemenapparat als Atmungsorgan in Tätigkeit bei den Amphibien. Einige derselben behalten ihn dauernd bei, wie sie auch das Wasserleben nicht aufgeben, andere besitzen ihn nur während des Larvenstadiums, verlieren ihn aber bei der Metamorphose, d. h. beim Übergang zum Landleben. Die ersteren, die als fischähnliche Amphibien (*Ichthyoden*) zusammengefaßt werden, verhalten sich darin verschieden, daß einige von ihnen äußere Kiemenbüschel an den Öffnungen der Kiemenspalten besitzen, wie z. B. der blinde Olm, der in den Höhlen des Karst lebt, während andere diese verlieren und nur eine Kiemenspalte beibehalten. Die übrigen Amphibien besitzen Kiemenspalten und äußere Kiemenbüschel nur während des Larvenlebens, und zwar mit mancherlei besonderen, von dem Verhalten der Fische abweichenden Einrichtungen, deren Darstellung hier unterbleiben muß. Die Erfahrungen an dem bekannten Axolotl, den man früher zu den fischähnlichen Amphibien zählte, bis es gelang, ihn zur Umwandlung in einen Landsalamander zu zwingen und damit seine Natur als einer Larvenform nachzuweisen, haben zu der Anschauung geführt, daß auch alle jetzt noch als fischähnliche Amphibien bezeichneten Geschöpfe nicht selbständige Formensind, sondern geschlechtsreif gewordene Larvenformen von salamanderähnlichen Landamphibien mit

einer ganzen Menge selbständiger besonderer Anpassungen an das Larvenleben. Damit wäre ihnen der Charakter als besonders „primitiver“ Amphibien, den man ihnen früher zuschrieb, genommen.

Mit den Amphibien hat der Kiemenapparat seine Rolle als Atmungsapparat ausgespielt. Bei den Amnioten kommen Schlundtaschen zwar embryonal noch in verschiedener Zahl (meist 4 oder 5) zur Anlage, doch meist nicht mehr zum Durchbruch nach außen.

Aber doch dürfen sie nicht kurzweg als bedeutungslose Bildungen angesehen werden, die etwa lediglich dem Vererbungsgesetze zufolge immer wieder erscheinen. Vielmehr lassen sie mancherlei Organe entstehen und beweisen damit eben ihre Existenzberechtigung. So geht schon bei den Fröschen von der ersten, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen gelegenen Tasche, die nicht zum Durchbruch kommt, die Entstehung eines großen Raumes, der Paukenhöhle aus, die das Gehörknöchelchen umwächst und sich bis zu der äußeren Haut ausdehnt. Da sie in den Dienst des Gehörorgans tritt, so sind wir ihr schon bei diesem begegnet. Beiden Amnioten wiederholt sich ihre Bildung; nur bei den Schlangen unterbleibt sie. Weiter nimmt schon bei Haien von dem Epithel mehrerer Kiementaschen ein be-

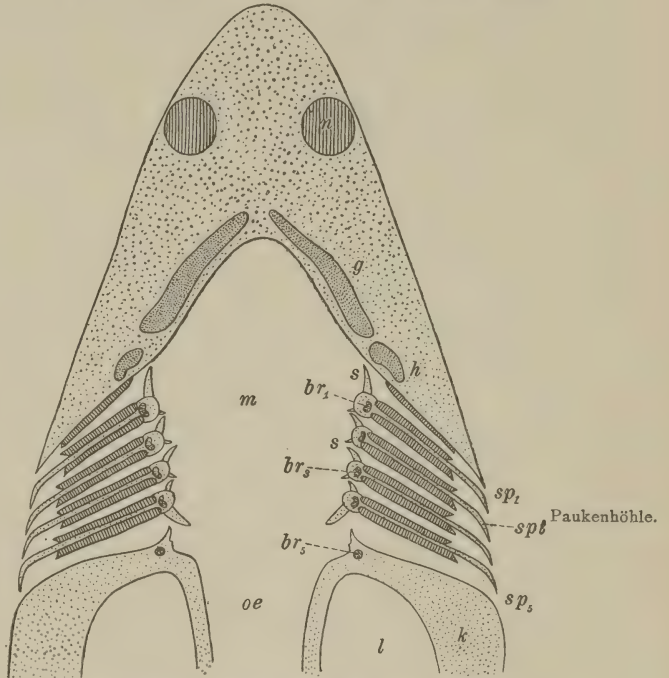


Fig. 58. Wagerechter Schnitt durch den Kopf eines Haies (Acanthias), schematisiert. Die Visceralbögen sind punktiert, die Kiemenblättchen schraffiert. *br₁*, *br₃*, *br₅* erster, dritter, fünfter Kiemenbogen, *g* oberer Abschnitt des Kieferbogens (Palatoquadratknorpel), *h* Zungenbeinbogen, *k* Leibeswand, *l* Leibeshöhle, *m* Mundhöhle, *n* Riechgrube, *oe* Speiseröhre, *s* Stäbchen am Innenrande der Kiemenbögen (Seihapparat), *sp₁* erste, *sp₂* fünfte Kiementasche, *spt* Scheidewand zwischen zwei Kiementaschen. Nach BOAS.

sonderes Organ, die Thy m u s d r ü s e, seinen Ursprung, und dieses Organ erhält sich bis herauf zum Menschen als Abkömmling von meist mehreren Kiementaschen. Andere hierher gehörige Bildungen sind die Epithelkörperchen, die als „Drüsen mit innerer Sekretion“, d. h. als Organe, die einen für gewisse Funktionen des Organismus notwendigen Stoff erzeugen, auch beim Menschen neuerdings Beachtung finden. Wir müssen uns mit der bloßen Nennung dieser Organe begnügen, ebenso mit der Erwähnung der sog. postbranchialen Körper, die hinter der letzten Schlundtasche und nach Art einer solchen entstehen. Alle diese Bildungen zeigen, daß die Aufgabe der Schlundtaschen mit der Herstellung des Atmungsapparates der kiemenatmenden Wirbeltiere nicht erschöpft ist.

Die luftführenden Anhangsorgane des Kopfdarmes sind die Schwimmblase und die Lungen.

Thymusdrüse.

Epithelkörperchen.

Postbranchiale Körper.

Luftführende Anhangsorgane des Kopfdarmes

Schwimmblaste.

Von diesen stellt die auf Schmelzschupper und Knochenfische beschränkte Schwimmblaste eine fast stets einheitliche, gasgefüllte, dünn- aber festwandige Blase dar, die dorsal von dem Darmrohr liegt und entweder mit diesem noch durch einen sehr engen Luftgang in Verbindung steht oder, infolge von Schwund des Luftganges, vollständig nach außen abgeschlossen ist. Die Blase, die mancherlei besondere Formen darbietet, entsteht als Ausstülpung vom Kopfdarm aus, doch kann die Einmündungsstelle sich später rückwärts ver-

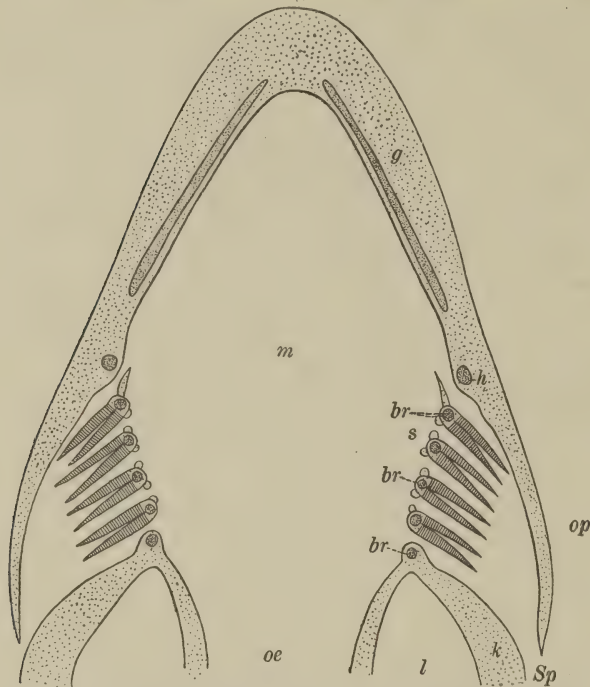


Fig. 59. Wagerichter Schnitt durch den Kopf eines Knochenfisches (Dorsch), oberhalb der Mundöffnung; etwas schematisiert. Buchstaben wie in Fig. 58, mit Ausnahme von: *op* Kiemendeckel, *Sp* äußere Öffnung der Kiemenhöhle. Der obere Abschnitt des Kieferbogens (*g*) ist hier teilweise verknöchert. Nach Boas.

schieben. Funktionell stellt sie einen hydrostatischen Apparat dar, der in hier nicht näher zu erörternder Weise dem Fisch Steigen und Sinken im Wasser, sowie Änderung in der Richtung der Längsachse seines Körpers (Heben oder Senken des Kopfes) gestattet, ihn zugleich aber an bestimmte Tiefen und damit an einen bestimmten Wasserdruck bindet. Reichliche Nervenendigungen in ihrer Wandung verleihen ihr gleichzeitig die Bedeutung eines Sinnesorgans, das auf den wechselnden Druck des Wassers reagiert und zweckmäßige Schwimmbewegungen, nach Tiefen mit höherer oder geringerer Druckspannung, auslöst. Auch Atmungsfunktionen kommen ihr bei manchen Formen zu. Bei

einigen Knochenfischen bildet sich aus umgewandelten Rippen- und Wirbelteilen eine Kette kleiner Knöchelchen, die sich an das Vorderende der Schwimmblaste anschließt und eine Übertragung des Druckes derselben auf die Flüssigkeit in der Umgebung des Rückenmarks und des Gehirns vermittelt (Weberscher Apparat). Auch hierdurch dürften auf dem Wege über die Zentralorgane des Nervensystems zweckmäßige Schwimmbewegungen je nach dem auf der Schwimmblaste lastenden Druck ausgelöst werden.

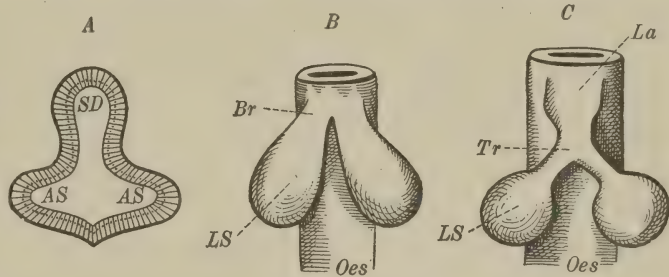
Die morphologische Stellung der Schwimmblaste zu der Lunge ist noch nicht klar. Als Hauptunterschied gilt, daß die Schwimmblaste, mit wenig Ausnahmen, von der Dorsalwandung des Kopfdarmes entsteht, während die Lunge stets eine Ausstülpung der ventralen Wand desselben darstellt. So nehmen manche Autoren (z. B. Wiedersheim) an, daß beide Organe als selbständige Bildungen des Kopfdarmes zu betrachten sind, ohne nähere Beziehungen zu-

einander, während andere eine stattgehabte Wanderung der Ausmündungsstelle vermuten. In welcher Weise diese zu denken wäre, darüber gehen die Ansichten aber wieder auseinander.

Die Lungen entstehen jedenfalls stets von der Ventralwand des Kopf-Lungen-darmes aus, in dem Gebiet hinter den Kiemenspalten. Man hat infolgedessen auch ihre Bildung, ebenso wie die der Schwimmlase, in engere Beziehung zu den Kiementaschen bringen, sie von diesen ableiten wollen, doch ist das einstweilen noch durchaus Hypothese. Neueren Angaben zufolge entstehen sie (wenigstens bei Amphibien, Schildkröten, Vögeln) als paarige Ausbuchtungen der ventralen Darmwand, die aber mit ihren Anfangsteilen sich bald zu einem unpaaren Abschnitt vereinen. Dieser unpaare Abschnitt wächst dann als solcher weiter aus, und ebenso vergrößern sich die beiden paarigen Säcke, in

Fig. 60. A Lungenanlage bei Amphibien und Schildkröten (Querschnitt), *SD* Primärer Vorderdarm, *AS* seitliche Ausbuchtungen desselben. *B, C* spätere Entwicklungsstadien, in welchen es zur allmählichen Herausbildung eines Lungensackes (*LS*), primitiver Bronchien (*Br*), einer Trachea (*Tr*) und eines Kehlkopfes (*La*) kommt, *Oes* Oesophagus. *B* und *C* stellen die Vorderansicht dar. Alle Figuren sind schematisch gehalten.

Nach WIEDERSHEIM.



die er sich fortsetzt. Auf verhältnismäßig einfachem Zustande bleibt der ganze Apparat bei den Doppelatmern (*Dipnoi*) stehen, dagegen beschreiten die Amphibien den Weg zu höherer Entfaltung, indem bei ihnen, zunächst im Gebiet des unpaaren Abschnittes, jederseits Knorpelteile zur Stütze desselben auftreten, die vielleicht auf die fünften Kiemenbogen der Fische zurückzuführen sind. Indem an diesem „primären Kehlkopfskelett“ Öffnungs- und Schließmuskeln ansetzen, wird ein vortrefflicher Schlußmechanismus geschaffen, der selbst ein so blitzschnelles Öffnen und Schließen des Eingangs zu den Lungen ermöglicht, wie wir es etwa bei der Atmung des Frosches beobachten können. Denn bei diesem wie bei den Amphibien überhaupt ist jener Eingang für gewöhnlich geschlossen und öffnet sich nur ganz vorübergehend, wenn durch eine Schluckbewegung des Mundhöhlenbodens die Luft von der Mundhöhle aus in die Lungen gepreßt werden soll. Der Frosch zeigt uns aber noch eine andere Einrichtung, deren Auftreten an jene Skeletteile geknüpft ist: im Innern des unpaaren Lungen-Eingangsraumes finden sich vorspringende Schleimhautfalten, Stimmlippen, die, von eingelagerten elastischen Stimmbändern gestützt, durch die vorbeistreichende Luft zum Schwingen und damit zum Erzeugen der bekannten quakenden Töne gebracht werden können. So ist also zu der ersten Funktion jenes Eingangsabschnittes, ein Verschluß- und Öffnungsapparat zu sein, eine zweite, die der Stimmerzeugung, hinzugekommen, und jener Abschnitt verdient nun voll die Bezeichnung Stimmlade, die man ihm gegeben hat. Bei den langschwänzigen Amphibien mit ihrem langgestreckten Körper ist statt einer kurzen Stimmlade ein längeres, jetzt als Luftröhre bezeichnetes

Rohr vorhanden, an dessen Anfang jener Verschluß- und Öffnungsapparat als Kehlkopf erhalten bleibt. Zur Ausbildung von Stimmbändern kommt es in ihm nicht, wohl aber ist das Knorpelskelett vorhanden, das auch schon mancherlei Sonderungen bei den Amphibien erkennen läßt. Als Ausgangsform kann ein einheitlicher Knorpel (Seitenknorpel) auf jeder Seite des Kehlkopfeinganges gelten (*Necturus*), von diesem gliedert sich bei den Salamandriden ein vorderes Stück als Stell- oder Gießbeckenknorpel gegenüber dem hinteren nun als Ringknorpel bezeichneten Stück ab; endlich lösen sich, z. B. bei Siren, von diesem noch kleine Knorpelchen ab, die die Wand der Luftröhre stützen. Auch dem Frosch kommen zwei Gießbeckenknorpel und ein Ringknorpel zu, der aus der Verschmelzung der zwei seitlichen entstanden ist; an den Gießbeckenknorpeln sind innen die Stimmbänder angebracht.

Mit der Gliederung des unpaaren Anfangsteiles der Lungensäcke in Kehlkopf und Luftröhre sind Einrichtungen getroffen, die bei allen Amnioten erhalten bleiben. Zugleich erfolgt eine weitere Sonderung: die Ausbildung zweier Luftröhrenäste als Übergang der Luftröhre in die beiden Lungensäcke. Auch diese Luftröhrenäste können bedeutend auswachsen. Am Kehlkopf erhält sich das primäre Kehlkopfgerüst, gewöhnlich aus zwei paarigen Stellknorpeln und einem unpaaren Ringknorpel zusammengesetzt; zu ihm kommt bei den Säugern ein weiterer Knorpel, der Schildknorpel, der aus der Verschmelzung des zweiten und dritten Kiemenbogenknorpels hervorgeht. Da infolge des veränderten Atmungsmechanismus (die Amnioten saugen die Luft in die Lungen, durch Erweiterung der Räume, in denen diese liegen) der Kehlkopf für gewöhnlich offen steht, so spielt die Muskulatur an seinem Eingang wohl vor allem eine Rolle beim Schluckakt, um das Eindringen von Speisen in den Kehlkopf zu verhindern. Bei Säugern steht auch die Entwicklung eines Kehldeckels vor dem Kehlkopfeingang mit dieser Aufgabe in Verbindung. Zur Entstehung von Stimmbändern im Kehlkopf und damit zur Möglichkeit der Stimmerzeugung kommt es bei manchen Reptilien (Geckonen), sowie bei den Säugern, und unter diesen wieder wird sie beim Menschen unter weitgehender Sonderung der Muskeln zu hoher Leistungsfähigkeit gesteigert. Dagegen findet die Stimmbildung bei den Vögeln nicht in dem bisher besprochenen, sondern in einem unteren Kehlkopf statt, der sich als Besonderheit der Klasse weiter unten an der Luftröhre, meist an ihrer Teilungsstelle in die zwei Luftröhrenäste, ausbildet.

Werfen wir endlich noch einen Blick auf die Lungensäcke, so finden wir dieselben bei Doppelatmern wie bei Amphibien als dünnwandige, manchmal rechts und links ungleich ausgebildete Säcke mit einem großen zentralen Innenraum, von dem aber häufig schon durch leistenförmige netzförmig angeordnete Vorsprünge der Wand ein System kleiner der Wand anliegender Räume (Alveolen) abgekammert wird. Damit ist eine Vergrößerung der atmenden inneren Oberfläche des Sackes erreicht. Bei den Amnioten macht die Ausbildung von Scheidewänden, die in das Innere der Lunge einwachsen, Fortschritte und führt schließlich zu einer völligen Zerlegung des ursprünglichen einheitlichen Raumes in eine große Menge kleinerer Räume. Bei den Säugern schließt sich so an jeden

Luftröhrenast eine die Lunge durchsetzende Fortsetzung desselben (als Stammbronchus) an und entsendet eine Anzahl reich verästelter Seitenbronchi, an deren letzte Verzweigungen sich endlich die Endbläschen (Alveolen) anschließen. Letztere sind dann die Hauptstätten, in denen der respiratorische Gasaustausch erfolgt, während die meisten der größeren und kleineren Gänge nur als Wege für das Hin- und Herstreichen der Luft dienen. Schon bei manchen Reptilien setzen sich, ebenso wie bei Vögeln und Säugern, ringförmige oder unregelmäßig gestaltete Knorpelstücke auf die Wandung der Luftröhrenäste und ihre Verzweigungen bis tief hinein in die Lunge fort.

Als ganz besondere Eigentümlichkeit der Vögel haben wir noch große dünnwandige Luftsäcke zu erwähnen, die als Fortsetzungen des Hohlraumsystems der Lungen in die Brust- und Bauchhöhle, an den Hals und selbst in die Knochen eindringen. Es wird ihnen eine besondere Bedeutung für die Atmung des Vogels während des Fliegens zugeschrieben.

Zu den Abkömmlingen des Kiemendarmes gehört nun endlich noch die Schilddrüse. In ihrer ursprünglichen Form findet sie sich unter den Wirbeltieren bei den Larven der Neunaugen, den sog. Querdmern: hier stellt sie eine am Boden des Kiemendarmes gelegene Einsenkung desselben dar, der wohl die

Bedeutung einer Drüse zukommt. In dieser Form vermittelt sie den Anschluß an eine ähnliche, nur ausgedehntere Rinne, die Hypobranchialrinne, die sich beim Amphioxus und, was von besonderer Wichtigkeit ist, auch schon bei Tunikaten findet. Beim umgewandelten Neunauge schnürt sich die Rinne ab und wandelt sich unter Bildung von Sprossen und Abtrennung derselben in eine Summe geschlossener Follikel, d. h. verschieden geformter Schlauchstücke um. Einen ähnlichen Entwicklungsgang zeigt die Schilddrüse der übrigen Wirbeltiere: sie entsteht als hohle Ausstülpung am Boden der Mundhöhle in der Mittellinie, wächst dann aus, verliert die Verbindung mit der Mundhöhle und wird zu einem Organ, in dem eine Summe kleinerer und größerer geschlossener Follikel durch Bindegewebe zu einem kompakten Körper vereinigt wird. Die Lage der ausgebildeten Schilddrüse ist nicht immer gleich: sie findet sich bald mehr vorn, bald mehr hinten am Hals; auch zeigt das Organ vielfach eine Teilung in zwei Lappen oder sogar eine Zerlegung in zwei selbständige Organe. Ein Ausführungsgang besteht nie. Daß die Vergrößerung der Schilddrüse beim Menschen als „Kropf“ bezeichnet wird, sei als bekannt nur kurz noch erwähnt.

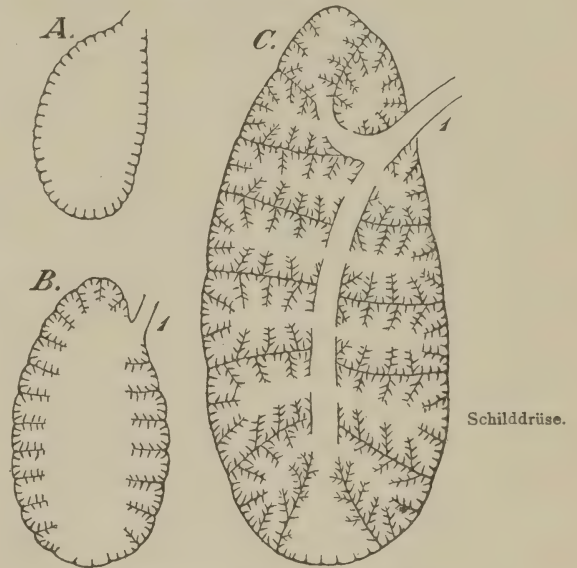


Fig. 6r. Schematische Darstellung der zunehmenden Komplizierung der Lungeninnenfläche. 1 Bronchus. Aus HESSE-DOFLEIN.

7. Gefäßsystem (Organe des Kreislaufes).

7. Gefäßsystem.
(Organe des
Kreislaufes.)
Aufgaben. All-
gemeine Übersicht.

Dem Gefäßsystem fällt die Aufgabe zu, die aus dem Darm entnommenen Nahrungsstoffe sowie den Sauerstoff aus den Atmungsorganen den einzelnen Teilen des Körpers zuzuführen und die Produkte der Organtätigkeit aus denselben fortzuschaffen. Als Beförderungsmittel für alle die genannten Stoffe dienen die Körperflüssigkeiten, die bei den Kranioten in zwei Formen, als Blut und Lymphe, vorhanden sind (s. den Abschnitt über Zellen und Gewebe). Dadurch ist bei allen Schädeltieren auch die Unterscheidung eines Blut- und eines Lymphgefäßsystems bedingt, als zweier selbständiger Kanalsysteme, von denen das letztere allerdings in das erstere einmündet. Das Blutgefäßsystem ist ausgezeichnet durch den Besitz eines muskulösen Herzens, das als kräftiger Motor das Blut aus dünnwandigen Gefäßen (Venen) ansaugt und in dickwandige Arterien oder Schlagadern hineinwirft, die, vielfach verzweigt, es den einzelnen Organen zuführen. In diesen erfolgt der Übergang der Arterien in Haargefäße (Kapillaren), durch deren dünne Wandungen hindurch ein Austausch von Gasen und Flüssigkeiten zwischen dem Gefäßinhalt und den Geweben stattfinden kann. Die aus dem Kapillarnetz hervorgehenden Blutadern oder Venen führen dann das Blut zum Herzen zurück. Dieses ganze Rohrnetz kann, wie bereits anderweitig gesagt wurde, mit Ausnahme geringfügiger Unterbrechungen als gegen die Körpergewebe abgeschlossen betrachtet werden, so daß eben nur durch die dünnen Wände der Kapillaren hindurch der erwähnte Stoffaustausch erfolgen kann. (Eine Unterbrechung des geschlossenen Blutgefäßnetzes, d. h. Öffnung desselben gegen das umgebende Gewebe, scheint in der Milz, wenigstens bei manchen Wirbeltieren, zu bestehen.) Die ernährende Flüssigkeit, die aus den Haargefäßen in die verschiedenen Gewebe ausgetreten ist, bewegt sich, als Lymphe, zunächst in den Spalträumen der Gewebe und wird dann erst in geschlossene Bahnen übergeführt, die schließlich in die Venen, also in die Blutbahn, einmünden. Auch in den Verlauf der Lymphgefäßbahnen sind manchmal besondere Motoren, Lymphherzen, eingeschaltet. Im Gegensatz zu dem Blutgefäßsystem ist somit das Lymphgefäßsystem nicht überall als geschlossenes Rohrnetz vorhanden, sondern nimmt seinen Anfang in den verschiedenen Spalträumen der Gewebe, namentlich des Bindegewebes. Eine besondere Bedeutung kommt noch dem im Darmkanal wurzelnden Abschnitt des Lymphgefäßsystems zu, da derselbe aus dem Darm Ernährungsstoffe als Chylus aufnimmt und weiterhin der Blutbahn zuführt. — Die scharfe Trennung eines Blut- und eines Lymphgefäßsystems besteht noch nicht beim Amphioxus. Hier ist nur ein Blutgefäßsystem vorhanden, dessen Inhalt im Gegensatz zu dem Blut der Kranioten farblos ist. Besondere Lymphräume sind zwar vorhanden, bilden aber noch kein zusammenhängendes System. Eine weitere Eigentümlichkeit des Amphioxus besteht darin, daß ein eigentliches muskulöses Herz fehlt, und statt dessen besondere, durch Kontraktilität ausgezeichnete Gefäßstrecken die Aufgabe übernehmen, die Körperflüssigkeit vorwärts zu bewegen. Abgesehen hiervon zeigt aber die

Anordnung des Gefäßsystems beim Amphioxus eine weitgehende Übereinstimmung mit dem der Kranioten, das uns allein im folgenden noch etwas genauer beschäftigen soll.

Entwicklungsgeschichtlich ist das Gefäßsystem wohl ausschließlich dem mittleren Keimblatt zuzuschreiben, in dessen verschiedenen Gebieten es in Form von Spaltbildungen auftritt. Auf die schwierigen Vorgänge bei der Bildung des Herzens kann hier nicht eingegangen werden.

Die wichtigsten Unterschiede, die das Blutgefäßsystem bei den Wirbeltieren aufweist, sind gegeben in der Anordnung der beiden Kreislaufgebiete, des der Atmung dienenden sog. kleinen Kreislaufgebietes zu dem großen oder Körperkreislaufgebiet. Die der Wasseratmung dienenden Kiemen sind an anderer Stelle in den Kreislauf eingefügt als die der Luftatmung dienenden Lungen.

Bei Fischen mit reiner Kiemenatmung sind beide Gebiete hintereinander angeordnet, in der Art, daß das Körperkreislaufgebiet dem respiratorischen Gebiet folgt. Die Fig. 62 mag das erläutern. Das Herz der Fische, das hinter dem Kiemenapparat ventral vom Darmrohr liegt, ist einfach und venös, d. h. es wird nur von venösem Blute durchströmt. Ein besonderer Herzabschnitt, der Venensinus (*s. v.*), nimmt das Blut, das aus dem Körper zurückströmt, auf und übergibt es dem nächsten Abschnitt, dem Vorhof (*au*). Aus diesem gelangt es in einen sehr dickwandigen Kammer-Abschnitt (*v*), dessen Zusammenziehung es dem Herzbulbus (*c. art.*) weitergibt. Klappen, die sich nur in der angegebenen Stromrichtung öffnen, sorgen dafür, daß bei den rhythmisch aufeinanderfolgenden Zusammenziehungen der einzelnen Herzabschnitte das Blut nicht etwa einmal in der entgegengesetzten Richtung getrieben wird. An den Herzbulbus schließt sich dann ein unpaarer Gefäßstamm (*Truncus arteriosus*, ventrale Aorta *v. ao*) an, der unter dem Kiemenapparat in der Mittellinie nach vorn verläuft und die einzelnen zuführenden Kiemengefäße (*a. br. a.*) zu den Kiemenbogen entsendet. Diese Gefäße steigen zur Seite des Kiemendarmes in den Kiemenbogen auf und lösen sich in den Kiemen in ein reiches Netz von Haargefäßen auf, die in den Kiemen in nahe Berührung mit dem Atemwasser kommen (s. Kiemenapparat). Aus dem Kapillarnetz sammeln dann abführende Kiemengefäße (*e. br. a.*) das nunmehr mit Sauerstoff beladene (arterialisierte) Blut, verlassen die Kiemenbogen an ihrem oberen Ende und vereinen sich zu einem über denselben gelegenen Längsstamm, der hinten mit dem entsprechenden der anderen Seite zu dem unpaaren Hauptgefäß des Körperkreislaufgebietes, der unpaaren dorsalen Aorta (*d. ao.*) zusammentritt. Aus dieser, die unter der Wirbelsäule nach hinten zieht, gehen dann die Gefäße für die verschiedenen Organe des Rumpfes einschließlich der Extremitäten ab; von einer vorn am Kopfe gelegenen Verbindung beider Längsstämme entspringen gewöhnlich die Arterien für das Kopfgebiet. Aus allen den verschiedenen Teilen des Körperkreislaufgebietes sammeln dann Blutadern (Venen) das Blut und führen es zum Herzen zurück. Doch besteht an zwei Stellen eine Besonderheit. Das Blut, das aus den verschiedenen Teilen des Darmrohres kommt und mit Nahrungs-

Blutgefäßsystem,
Anordnung der
Kreislauf-
gebiete.

Anordnung bei
reiner Kiemen-
atmung

stoffen beladen ist, wird nämlich von einer Vene gesammelt, die nicht sofort in das Herz, sondern zunächst in die Leber geht. In dieser erfolgt aufs neue

ein Übergang der Vene in ein Netz von Haargefäßen, das zu den Leberzellen in enge Berührung tritt und ihnen das Material für die Bereitung der Galle zuführt. Somit besteht für die Leber außer der Leberarterie auch noch eine Vene, die Blut in das Organ hineinführt, eine sog. Pfortader der Leber (*h.p.v.*), und das Blut dieses

Pfortader-Kreislaufgebietes macht somit zweimal eine Verteilung in ein Haargefäßnetz durch: im Darm und in der Leber. Aus der Leber wird dann sämtliches Blut durch eine Lebervene (*h.v.*) abgeführt, die gewöhnlich selbstständig in den Venensinus des Herzens einmündet. Eine ganz entsprechende Einrichtung besteht an den Nieren: auch diese erhalten durch je eine Pfortader (dienebender Nierenarterie besteht) venöses Blut (aus dem Schwanz) zugeführt, und geben es in verändertem Zustand durch die Nierenvenen wieder ab.

Recht anders sieht das Schema aus, das uns das Verhalten des Kreislaufs

bei einem Vogel oder einem Säuger veranschaulicht (Fig. 63). Hier ist das Herz seiner ganzen Länge nach in eine rechte und eine linke Hälfte geteilt, von denen eine jede aus einem Vorhof und einer Kammer besteht. Ein besonderer Venensinus ist nicht mehr vorhanden: derselbe ist in den rechten Vorhof aufgegangen;

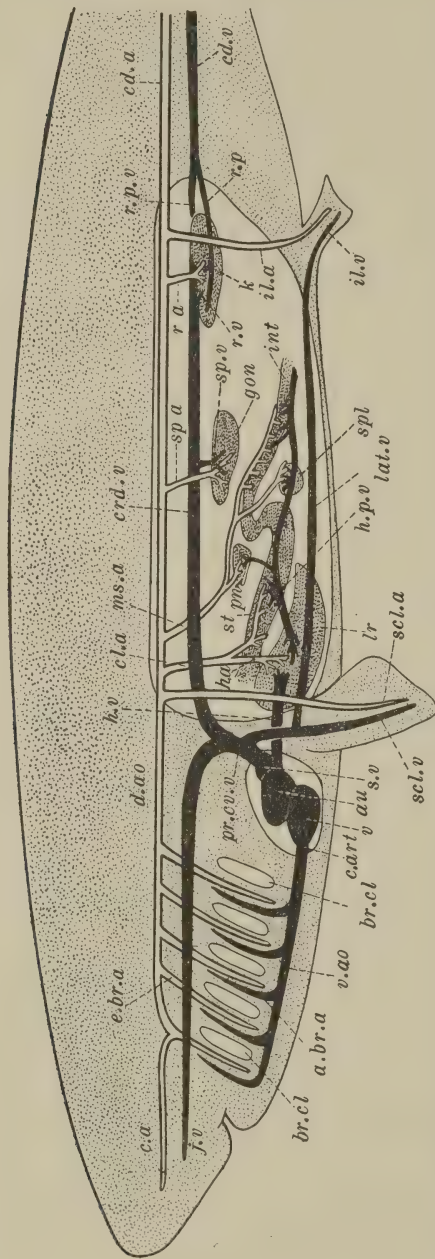


Fig. 62. Seitliche Ansicht des Gefäßsystems eines Hundshaies. Halbschematisch. *a.br.a.* zuführende Kiemengefäße, *au* Herzvorhof, *br.cl* Kiemen-spalten, *c.a.* Carotis (Hauptschlagader des Kopfes), *cart* Haupt-Arterienstamm, *cd.a* Schwanzarterie, *cd.v* Schwanzvene, *cl.a* Arteria coeliaca (Schlagader für Magen und Leber), *cr.d.v* Vena cardinalis posterior (Hauptblutader der hinteren Körperhälfte), *d.a.o* dorsale Aorta, *e.br.a* abführende Kiemengefäße, *gon* Geschlechtsdrüse, *h.a* Leber-Schlagader, *h.p.v* Leberpfortader, *h.v* Lebervene, *i.l.a* Arteria iliaca (Schlagader der hinteren Extremität), *i.l.v* Vena iliaca, *int* Darm, *j.v* Vena jugularis (Veno des Kopfes), *k* Niere, *lat.v* Vena lateralis, *lr* Leber, *ms.a* Arteria mesenterica (zu Darm, Pancrreas, Milz), *pn* Pancrreas, *pr.c.v.v* Ductus Cuvieri, *r.a* Arteria renalis (Nieren-Schlagader), *r.p.v* Nierenpfortader (in der Niere, & kapillär sich auflösend), *r.v* rückführende Venen der Niere, *s.c.l.a* Arteria subclavia (Schlagader der vorderen Extremität). *s.c.l.v* Vena subclavia, *sp.a* Arteria spermatica (zur Geschlechtsdrüse, *gon*), *sp.v* Vene der Geschlechtsdrüse, *st* Milz, *st* Magen, *s.v* Sinus venosus des Herzens, *v* Ventrikel (Herzkammer), *v.a.o* ventrale Aorta. Nach T. J. PARKES, aus WIEDERSHEIM.

Anordnung bei
reiner Lungen-
atmung.

ebenso fehlt ein besonderer Herzbulbus. Die beiden Kreislaufgebiete sind jetzt nicht mehr hinter-, sondern nebeneinander angeordnet, so daß sowohl das venöse wie das arterielle Blut durch das Herz hindurchgeführt wird: das venöse durch die rechte, das arterielle durch die linke Hälfte. Das aus dem Körper zurückkehrende Blut wird durch die Hauptvenenstämmen zunächst in den rechten Vorhof und von hier in die rechte Kammer geleitet, die es durch die Lungenarterien in die Lungen treibt. Hier wird es „durchgeatmet“ und gelangt in arterialisiertem Zustand durch die Lungenvenen wieder heraus.

Statt nun aber sofort in die Körperorgane geleitet zu werden, kommt es mit der Lungenvene wieder in das Herz zurück, diesmal jedoch in die linke Hälfte desselben, durchströmt den linken Vorhof und die linke Kammer und wird von dieser in die Aorta geworfen, von der sämtliche Gefäße des Körperkreislaufes entspringen. Aus den Körperorganen sammeln die Körpervenen das Blut und führen es zum Herzen zurück, wobei, wie bei den Fischen, das Darmblut zunächst durch die Pfortader in die Leber geführt wird und hier noch einmal ein Kapillarnetz zu durchströmen hat, ehe es durch die Lebervene dem Herzen zugeleitet wird. Da-

gegen fehlt ein Pfortaderkreislauf der Nieren. Somit ist hier bei der Lungenatmung die Anordnung grundsätzlich die gleiche wie bei der Kiemenatmung: das venöse Körperblut wird zunächst dem Reinigungsapparat der Atemorgane übergeben, um dann erst in besserem Zustande den Körperorganen zugeführt zu werden; dadurch aber, daß es dazwischen noch einmal durch das Herz geleitet wird, gelangt es unter unmittelbarer Wirkung dieses Motors, der nun mit einer Zusammenziehung beide Blutarten weiter treibt und sowohl das kleine wie das große Kreislaufgebiet speist. Rein räumlich betrachtet sind diese beiden Gebiete mehr nebeneinander angeordnet.

Die Übergänge zwischen den beiden geschilderten Zuständen festzustellen, die Herausbildung des einen aus dem anderen zu verfolgen, ist eine der interessantesten Aufgaben der Wirbeltier-Morphologie. Wir können ihr hier nicht weiter nachgehen und müssen uns begnügen, der gegebenen Schilderung nur noch wenige Ergänzungen zuzufügen.

1. Die Teilung des Herzens in eine rechte und eine linke Hälfte bahnt sich bei den Amphibien an und führt hier zunächst zu einer Teilung des Vor-

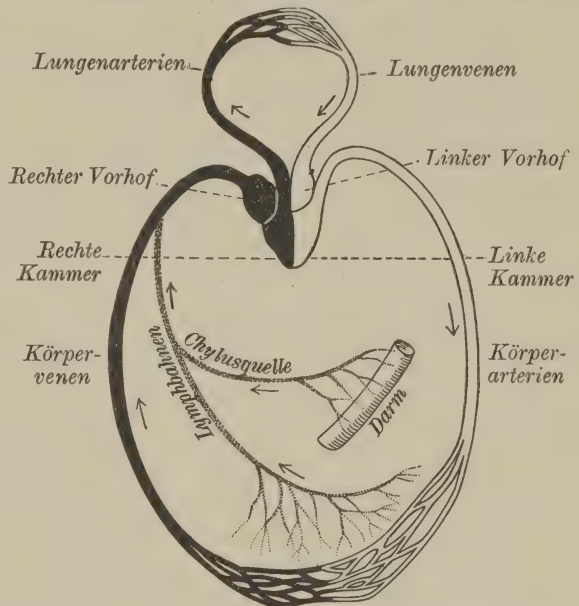


Fig. 63. Schematische Darstellung des Gefäßsystems mit den Lymph- und Chylusgefäßen. Nach GEGENBAUR.

hofes; bei den Reptilien bildet sich allmählich auch die Teilung des Kammerabschnittes aus, ohne aber ganz vollständig zu werden. Letzteres ist erst bei Vögeln und Säugern der Fall. Somit ist bei Amphibien noch die Möglichkeit gegeben, daß in dem einheitlichen Kammerabschnitt eine Vermischung der beiden aus dem linken und dem rechten Vorhof kommenden Blutarten erfolgt, mithin den Körperorganen das Blut nicht in dem hochwertigen Zustand überliefert wird, wie es aus den Lungen kommt. Die trägeren Lebensäußerungen der Kaltblüter mögen damit zusammenhängen. Beim Frosch wird durch einen sehr sinnreichen Klappenmechanismus im Herzen dieser Fehler ausgeglichen. Venensinus und Herzbulbus beginnen in der Klasse der Reptilien als selbständige Herzabschnitte zu verschwinden. Im übrigen rückt das Herz, das bei den Fischen weit vorn, am Kopfe, liegt, bei den höheren Wirbeltieren immer weiter nach hinten, so daß es in die Brusthöhle zu liegen kommt.

Kiemenbogen-
gefäße.

2. Kiemenbogengefäße gibt es bei den Fischen embryonal auf jeder Seite gewöhnlich sechs, nämlich je eins für den Kiefer- und den Zungenbeinbogen und vier für die darauffolgenden, meist in der Vierzahl vorhandenen kiementragenden Bogen. Die für den Kiefer- und Zungenbeinbogen bestimmten Kiemengefäße gehen gewöhnlich schon embryonal wieder zugrunde, und die genannten Gebiete erhalten dann arterielles Blut aus benachbarten Gefäßen. Auch bei den Amphibien und den Amnioten werden embryonal diese sechs Kiemenbogengefäße jederseits angelegt, aber nur bei den fischähnlichen Amphibien sowie bei den Larven der anderen noch im Dienste der Kiemenatmung verwendet, während sie bei den Amnioten von vornherein, ohne sich in den Kiemenbogen kapillär zu verästeln, von dem ventralen Gefäßstamm aus ununterbrochen als Aortenwurzeln zu dem Längsgefäß über den Kiemenbogen verlaufen, das sich mit dem der anderen Seite zu der unpaaren dorsalen Aorta vereinigt. Das definitive Schicksal dieser Gefäße, das bei den einzelnen Gruppen der Amphibien und Amnioten schwankt, geht für einige derselben aus den schematischen Darstellungen der Fig. 64 hervor. Sie zeigen, daß die Gefäße des Kiefer- und Zungenbeinbogens überall wieder zugrunde gehen, und daß auch den fünften Gefäßbogen gewöhnlich das gleiche Schicksal trifft. Dagegen bleibt der dritte stets auf beiden Seiten erhalten und setzt sich in das Gefäß für die Organe des Kopfes nach vorn fort. Seine Verbindung mit dem hinteren Abschnitt des dorsalen Längsstammes, der die unpaare Aorta bilden hilft, kann er behalten (Fig. 64D) oder verlieren (Fig. 64E). Der vierte Gefäßbogen bildet stets eine Haupt-Aortenwurzel, entweder beiderseitig, wie bei Amphibien und Reptilien (Fig. 64C, D) oder einseitig, wie bei Vögeln und Säugern (Fig. 64E, F). In der Tatsache, daß bei den Vögeln der rechte, bei den Säugern aber der linke vierte Gefäßbogen den definitiven Aortenbogen bildet, während der der anderen Seite zugrunde geht, ist ein grundsätzlicher Unterschied zwischen beiden Klassen gegeben, der sie beide zu selbständigen Abkömmlingen des Reptilienstammes stempelt. Der sechste Bogen läßt stets die zu den Lungen tretenden Gefäße aus sich hervorgehen und kann dabei seine Verbindung mit der Aorta erhalten oder verlieren. Durch eine, ebenfalls

in verschiedener Weise erfolgende, Zerlegung des ventralen unpaaren Gefäßstammes werden die verschiedenen genannten Gefäße in bestimmter Weise der rechten oder der linken Kammerhälfte zugeteilt, vor allem der Stamm der Lungenarterie dem rechten venösen Kammerabschnitt.

3. Die Anordnung der großen Haupt-Venenstämme, die das Blut zum Herzen zurückführen, ist bei den Fischen und bei den Embryonen der übrigen

Haupt-Venenstämme.

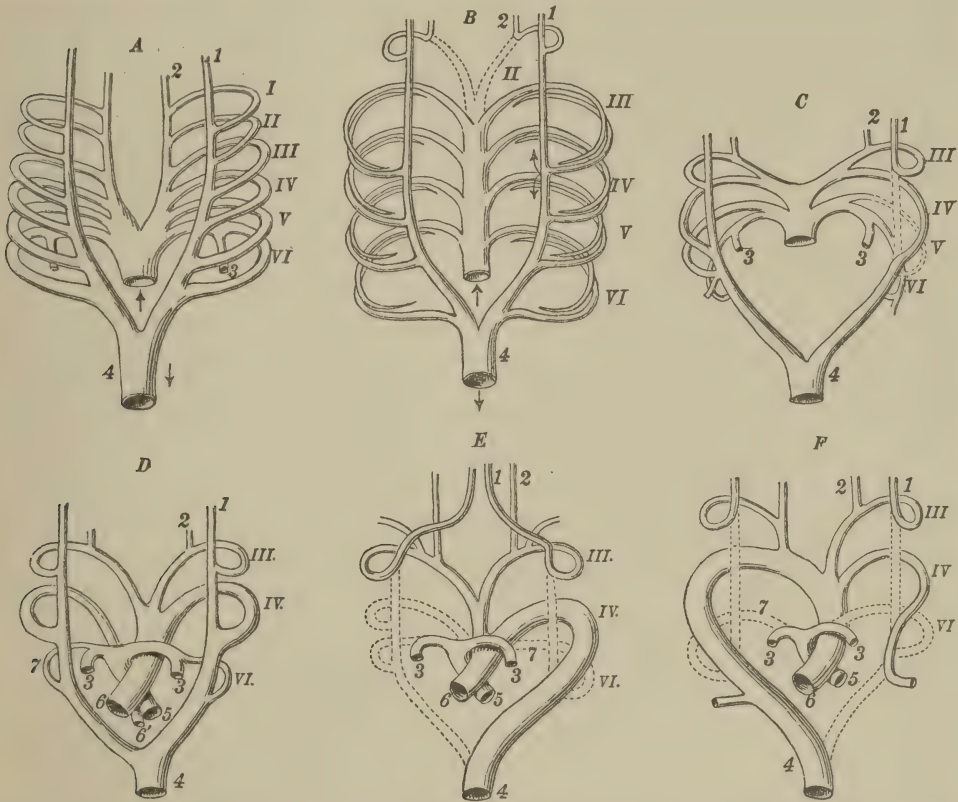


Fig. 64. Schema der Aortenbogen bei verschiedenen Wirbeltierklassen, von der Rückseite gesehen. *A* Grundschema, unter Weglassung der Lungenarterien (3) für Selachier geltend. *B* Knochenfisch. *C* Frosch (links junges, rechts erwachsenes Tier). *D* Reptil (neugeborene Eidechse). *E* Vogel. *F* Säuger. I—VI erster bis sechster Aortenbogen. 1 innere, 2 äußere Halsschlagader (Carotis). 3 Lungenarterie. 4 Körperschlagader (unpaare Aorta). 5 Wurzel der Lungenarterien. 6 Aortenwurzel. 6' linke Aortenwurzel, aus dem rechten Ventrikel kommend. 7 Botallischer Gang. Aus HESSE-DOPLEIN.

Wirbeltiere streng symmetrisch. Aus der vorderen Körperhälfte sammeln zwei vordere Kardinalvenen, aus der hinteren zwei hintere Kardinalvenen das Blut; die vordere und die hintere Kardinalvene jeder Seite vereinen sich zu einem kurzen Querstamm, dem Cuvierschen Gang, der in den Venensinus einmündet. In diesen senkt sich außerdem gewöhnlich die Lebervene selbstständig ein. Von den mannigfachen Weiterbildungen und Umgestaltungen, die diese Anordnung erfährt, ist besonders zu nennen die Entstehung eines unpaaren Gefäßes (der hinteren Hohlvene), die schon bei den Amphibien aus der Lebervene nach hinten aussproßt und allmählich die Hauptmasse des Blutes der hinteren Körperhälfte übernimmt. Beim Menschen wird die ur-

sprünglich symmetrische Anordnung der Venen in eine asymmetrische umgewandelt, indem das Blut der linken Körperseite in die Gefäße der rechten übergeführt wird und die Gefäße der linken Seite streckenweise zugrunde gehen. —

Lymphgefäßsystem.

Dem Blutgefäßsystem, das wir hiermit in seinen Grundzügen betrachtet haben, ist als eine Art Nebenbahn das Lymphgefäßsystem angeschlossen, dessen Beziehungen zu jenem nicht nur dadurch zum Ausdruck kommen, daß es in das Venensystem einmündet, sondern auch dadurch, daß entwickelungsgeschichtlich die ersten Lymphgefäße von embryonalen Venen aus ihren Ursprung nehmen, von diesen auswachsen. Wie schon gesagt, sind die Quellen, aus denen die Lymphgefäße ihre Lymphe sammeln, vornehmlich in zwei große Gebiete zu sondern, deren eines durch die Lymphspalten des ganzen Körpers mit Ausnahme der Darmwand, und deren zweites eben durch die Lymphgefäße der letzteren gebildet wird (parenchymatöse und Chylus-Quelle des Lymphgefäßsystems Fig. 63). Die geschlossenen Lymphräume selbst haben bei den niederen Wirbeltieren gewöhnlich die Form großer weiter Räume, die sowohl oberflächlich unter der Haut, wie auch im Innern des Körpers sich ausdehnen. Die Leichtigkeit, mit der man beim Frosch die Haut vom Körper abziehen kann, beruht auf dem Vorhandensein dieser großen Lymphräume unter der Haut. Demgegenüber stellen bei den Säugern die Lymphgefäße wirklich enge Gefäße dar. Um die Lymphe in jenen großen Räumen vorwärts zu bewegen, besitzen die niederen Wirbeltiere besondere Lymphherzen, die einer selbständigen Zusammenziehung fähig sind, in wechselnder Anzahl (beim Frosch z. B. vier). Bei Vogel-Embryonen treten sie zum letzten Male auf.

Anhangsorgane des Blut- und Lymphgefäßsystems.

Als Anhangsorgane des Blut- und Lymphgefäßsystems sind endlich noch zu nennen das Knochenmark, das in den kleinen und großen Hohlräumen der Knochen eingeschlossen ist; Lymphknoten, die von den Reptilien an, Lymphdrüsen, die bei Vögeln und Säugetieren vorkommen, Blutlymphdrüsen und endlich die Milz, die als blutrotes, mehr kugliges oder mehr länglich bandförmiges Organ in der Bauchhöhle, wechselnden Stellen des Darmrohres angelagert, schon von den Fischen an sich findet. Die Neubildung der geformten Bestandteile des Blutes, aber auch die Zerstörung verbrauchter roter Blutkörperchen ist die Aufgabe dieser Organe, an deren Bildung lediglich das mittlere Keimblatt beteiligt ist.

8. Harn- und Geschlechtssystem; Nebenniere. Leibeshöhle.

Die letzten Organsysteme, deren Besprechung uns noch übrig bleibt, sind das harnbereitende (Exkretions-) und das Geschlechts- (Genital-) System, denen die Nebenniere ihrer räumlichen Beziehungen wegen anzuschließen ist. Die Organe des harnbereitenden und des Geschlechts-Systems stehen auffallenderweise bei den meisten Wirbeltieren morphologisch in engsten Beziehungen zueinander. „Auffallenderweise“, denn vom Standpunkte funktioneller Betrachtung aus lassen sich kaum größere Gegensätze denken, als gerade diese Organsysteme sie verkörpern: das eine das „Abfuhrsystem“, bestimmt, die Umsatzstoffe der Organtätigkeit als Harn aus dem Körper herauszuschaffen, das andere

8. Harn- und Geschlechtssystem; Nebenniere. Leibeshöhle. Aufgaben. Beziehungen der Harn- und Geschlechtssysteme zueinander.

mit der allerhöchsten und wichtigsten, über die Grenze des individuellen Lebens hinausreichenden Aufgabe betraut, die Geschlechtsstoffe, Eier und Samen, zu produzieren, häufig genug auch, für ihre Vereinigung und für die Entwicklung der Nachkommen die Bedingungen zu schaffen, somit der Erhaltung der Art zu dienen. Das Auffallende, das in der vielfachen Verknüpfung zweier so verschiedenwertiger Organsysteme liegt, einer Verknüpfung, die es sogar gestattet und fordert, von einem Urogenitalsystem zu reden, wird verständlicher durch die Überlegung, daß die Umsatz- wie die Geschlechtsprodukte, so ungleicher Natur sie sind, doch beide aus dem Organismus herausgeschafft werden müssen: daraus ergibt sich die Möglichkeit und Zweckmäßigkeit einer engeren Verknüpfung beider Organsysteme untereinander, die im Sinne einer Betriebsvereinfachung darauf hinausläuft, daß für diese Herausschaffung der beiderlei Produkte aus dem Organismus die gleichen Wege verwendet werden.

Morphologisch werden die engen Beziehungen beider Organsysteme zueinander hergestellt durch die Beziehungen, die ein jedes von ihnen zu der Leibeshöhle, dem Coelom, besitzt. In Zusammenhang mit der Leibeshöhle nehmen die harnausscheidende Drüse oder Niere, ferner die Keimdrüsen (Hoden und Eierstock), endlich die ausführenden Kanäle, die für die Harn- und Geschlechtsstoffe bestimmt sind, ihre Entstehung.

Beziehungen
beider Organ-
systeme zur
Leibeshöhle.

Fassen wir zunächst die Harndrüse oder Niere ins Auge, so tritt uns die bemerkenswerte Tatsache entgegen, daß das so bezeichnete Organ nicht überall dieselbe Bildung ist, daß sich vielmehr in der Wirbeltierreihe drei morphologisch verschiedene Formen der Niere unterscheiden lassen: die Vorniere, Urnieren und Nachnieren.

Harndrüse
(Niere).

Die Vorniere, die man als das ursprünglichste Harnorgan der Wirbeltiere aufzufassen gewöhnt ist, kommt jetzt unter den Kranioten nur noch bei einigen wenigen Formen (Myxine, einigen Knochenfisch-Familien) zu der Bedeutung eines während des erwachsenen Zustandes funktionierenden Organs; bei anderen, wie bei den Amphibien, erlangt sie diese Bedeutung während des Larvenlebens, um dann rückgebildet zu werden; bei noch anderen, wie bei Knorpelflossern und allen Amnioten, wird sie schon von vornherein in sehr rudimentärer Form angelegt. Sie besteht aus einer verschieden großen Anzahl von Kanälchen, die mit ihrem inneren Ende in die Leibeshöhle, mit ihrem äußeren in einen Gang, den Vornierengang, einmünden (Fig. 65, rechte Seite). Dieser wieder erstreckt sich nach hinten bis in die Gegend der Kloake und mündet in diese aus. Die Kanälchen entstehen, segmental angeordnet, im Gebiet mehrerer vorderer Rumpsegmente als Bildungen des äußeren Blattes des mittleren Keimblattes, da, wo die Seitenplatten desselben in die Ursegmente übergehen (Fig. 8); durch Vereinigung ihrer äußeren Enden kommt der Vornierengang zustande, der dann selbständig weiter nach hinten wächst und in die Kloake durchbricht. Die Funktion dieses Organs hat man sich so vorzustellen, daß die Umsatzstoffe der Organtätigkeit aus den Blutgefäßen zunächst in die Leibeshöhle abgeschieden und dann aus dieser durch die inneren Öffnungen der Vornierenkanälchen aufgenommen und weiter zum Vornierengang und in die

Vorniere.

Kloake geschafft werden. Zu diesem Behufe besitzen die Vornierenkanälchen an ihren inneren Öffnungen (den „Wimpertrichtern“) Flimmerzellen, die einen Flüssigkeitsstrom in der Richtung von der Leibeshöhle gegen das Innere der Vornierenkanälchen erzeugen, und außerdem bilden sich durch kleine Seitenäste der Aorta gerade gegenüber jenen Öffnungen besondere Gefäßknäuel (*Glomeruli*), die in die Leibeshöhle hineinragen und wohl ganz besonders die Stätten bilden, an denen eine Absonderung von Harnsubstanzen in die Leibeshöhle erfolgt. Die Zahl der Vornierenkanälchen ist meist nicht groß (3—5 auf

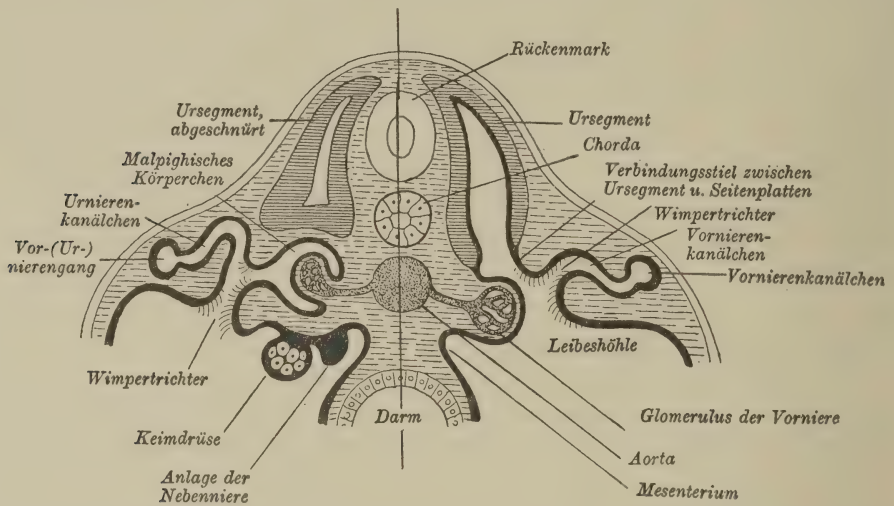


Fig. 65. Schematische Darstellung des Vornieren- und Urnierensystems der Wirbeltiere. Querschnitt. Rechts ist die Vorniere, links die Urniere dargestellt. Links ist auch die Anlage der Keimdrüse und der Nebenniere zu sehen. Nach WIEDERSHEIM.

jeder Seite bei vielen Haien, 8—12 bei Blindwühlen, 1 bei manchen Knochenfischen).

Mit dem hier in den Grundzügen seines Baues geschilderten Organ hat man auch das Exkretionssystem des Amphioxus verglichen, ja, man hat in dem letzteren geradezu eine Vorniere gesehen, die sich von dem hypothetischen Ausgangszustand nur wenig entfernt hat. Es bestehen beim Amphioxus nämlich jederseits ca. 90 Kanälchen, die, hintereinander angeordnet, aus der Leibeshöhle in den Peribranchialraum führen (Fig. 56). Da nun dieser, wie wir bei Besprechung der Kiemenspalten sahen, eine sekundäre Bildung, und seine innere Wand, auf der die Nierenkanälchen münden, tatsächlich die ursprüngliche äußere Körperoberfläche darstellt, so haben wir beim Amphioxus ein System von Kanälchen, die aus der Leibeshöhle auf die äußere Körperoberfläche führen und in dieser Richtung die Umsatzstoffe aus dem Körper hinaus schaffen, — womit sich eine Einrichtung wiederholt, die ähnlich auch bei manchen Wirbellosen besteht. Auf der anderen Seite wäre an sie die Vorniere der Kranioten anzuschließen, die nur die Weiterbildung zeigt, daß bei ihr die Kanälchen nicht mehr auf der äußeren Haut münden, sondern durch ihre Vereinigung den Vornierengang bilden, der in die Kloake durchbricht. Es darf nicht ver-

schwiegen werden, daß diese Auffassung der Dinge auch bestritten wird, und daß auch das tatsächliche Verhalten der Nierenkanälchen des Amphioxus noch nicht ganz sicher ist.

Dem Gesagten zufolge stellt die Vorniere bei den Kranioten in weitaus ^{Urnieri.} den meisten Fällen ein rudimentäres Organ dar, das nur vorübergehend oder nie mehr zur Funktion kommt. An seine Stelle tritt überall die Urnieri, die bei den Amnionlosen zum bleibenden, zeitlebens funktionierenden Harnorgan wird. Zeitlich tritt sie später, örtlich hinter der Vorniere auf, im übrigen besteht sie, dieser ähnlich, in ihrer ursprünglichen Form aus Kanälchen, die mit einem Ende in die Bauchhöhle, mit dem anderen in den Vornierengang münden. Auch diese Urnierenkanälchen sind segmental angeordnet, sprossen aber nicht als neue Bildungen aus der Leibeshöhle aus, sondern stellen die stark verlängerten Stiele dar, durch die ursprünglich die Ursegmente mit der Leibeshöhle zusammenhängen (Fig. 8). Nach Ablösung der Ursegmente wachsen diese Stiele, die mit der Leibeshöhle in Verbindung bleiben, stark aus, krümmen sich nach außen und brechen in den bereits vorhandenen Vornierengang durch, der so zum Urnierengang wird (Fig. 65, linke Seite). Weiteres Längenwachstum läßt die Kanälchen sich stark schlängeln, und zugleich entsteht im Anschluß an ein jedes ein eigentümliches Körperchen, das Nierenkörperchen (Malpighische Körperchen), in der Weise, daß eine kleine bläschenförmige, nach innen vorspringende Ausbuchtung des Kanälchens durch ein von der Aorta aus ihr entgegenwachsendes Gefäß, das einen kleinen Gefäßknäuel (Glomerulus) bildet, eingestülpt wird (Fig. 65). Das Bläschen bildet dann eine Art Kapsel um den Knäuel (Glomeruluskapsel) und stellt ganz besonders eine Stätte für die Absonderung des Harnes dar, der den Gefäßen des Knäuels durch die ihm eng aufliegende eingestülpte Bläschenwand entnommen wird. Aber auch gewisse Strecken des Urnierenkanälchens selbst übernehmen diese Funktion, und endlich können auch durch die Leibeshöhlenöffnungen der Urnierenkanälchen, an denen sich wieder, wie bei den Vornierenkanälchen, Wimpertrichter ausbilden, Umsatzstoffe, die in die Leibeshöhle entleert wurden, aus dieser in die Urnierenkanälchen geschafft werden. Häufig freilich schließen sich diese ursprünglichen Öffnungen nachträglich, so daß dann nur die Nierenkörperchen und gewisse Strecken der Kanälchen selbst als Stätten für die Harnabsonderung bleiben.

Das geschilderte Organ, die Urnieri, funktioniert, wie schon gesagt wurde, bei den Anamniern zeitlebens als harnabsonderndes Organ, während es bei den Amnioten diese Aufgabe meist nur embryonal, nur sehr selten noch (und dann auch nur eine kurze Zeit) nach der Geburt, vielfach überhaupt nicht mehr erfüllt. Auf sein Schicksal kommen wir noch zurück. An seine Stelle tritt bei den Reptilien, Vögeln und Säugern die bleibende oder Nachnieri. Sie ent- ^{Nachnieri.} steht aus zwei Anlagen: einem Gang (Harnleiter oder Ureter), der von dem Urnierengang auswächst, und einem Bildungsgewebe, das sich an das Bildungsgewebe der Urnierenkanälchen anschließt, gewissermaßen nur den hintersten Abschnitt desselben darstellt, und somit in letzter Instanz auf eine Anzahl Verbindungsteile von Ursegmenten mit der Leibeshöhle zurückzuführen ist.

Einzelheiten dieser Entwicklung müssen hier unerörtert bleiben, doch sei bemerkt, daß auch die bleibende Niere in ihrem fertigen Zustande aus Harnkanälchen besteht, von denen ein jedes mit einem Nierenkörperchen (aus Gefäßknäuel und Kapsel bestehend) beginnt, dann in einen sezernierenden und endlich in einen lediglich ausführenden Abschnitt sich fortsetzt. Dagegen kommen den Kanälchen der bleibenden Niere niemals mehr freie Öffnungen nach der Leibeshöhle zu.

Dem Gesagten zufolge entsteht der Ureter von dem Urnierengang aus, und bei Echsen und Schlangen mündet er dementsprechend auch zeitlebens in

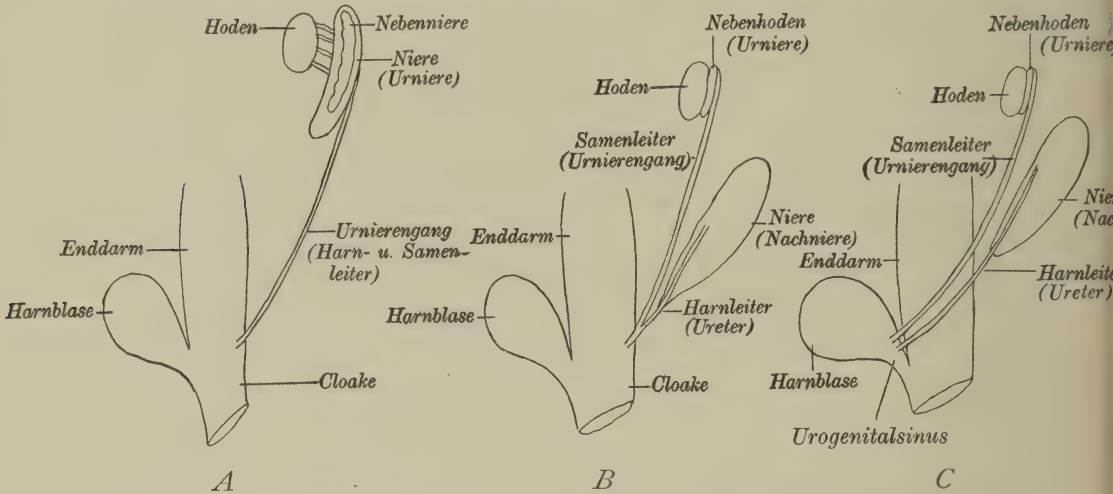


Fig. 66 A-D. Schematische Darstellung der Harn- und männlichen Geschlechtsorgane bei Fröschen (A), Sauriern (B), Schildkröten (C) und beim Menschen (D).

den genannten Gang und erst durch dessen Endstück in die Kloake ein; dagegen werden bei Krokodilen, Schildkröten, Vögeln und Säugern beide Gänge selbständig voneinander, und der Ureter mündet für sich entweder in die Kloake oder in den von dieser aus entstehenden Sinus urogenitalis, von dem aus schließlich bei den Säugern seine Mündung auf die Blase verlegt wird (Fig. 66). Eine solche, als Harnreservoir dienende und von der ventralen Kloakenwand entstehende und somit ventral vom Darm gelegene Harnblase kommt den Amphibien, vielen Reptilien und den Säugern zu; wir werden noch einmal auf sie zurückkommen müssen. Mit dem gleichnamigen Gebilde, das dorsal vom Darm bei den Knochenfischen liegt, hat sie nichts zu tun: dasselbe verdankt einer Verschmelzung beider Urnierengänge seine Entstehung.

Geschlechtsorgane.
Gonochorismus
und Hermaphroditismus.

Geschlechtsorgane. Die Wirbeltiere sind getrennt-geschlechtlich; die Individuen einer Spezies besitzen somit entweder nur die männlichen oder nur die weiblichen Keimdrüsen, Hoden oder Eierstöcke. Von dieser Regel der Eingeschlechtlichkeit oder des *Gonochorismus* machen normalerweise die Myxinen eine Ausnahme, während abnormerweise Zweigeschlechtlichkeit (*Hermaphroditismus*) bei allen Klassen gelegentlich beobachtet wird. Doch handelt es sich wohl in allen diesen letzteren Fällen nur um einen

morphologischen, nicht aber auch um einen physiologischen Hermaphroditismus, d. h. um Individuen, die nur eine Art reifer Geschlechtsprodukte (Samen oder Eier) erzeugen, wenn auch bei ihnen die Keimdrüse der einen Seite den Charakter eines Hodens, die andere den eines Eierstockes besitzt, oder aber die Keimdrüse ein- oder beiderseitig Mischcharakter zeigt: den Bau eines Hodens mit eingesprengten Eierstockspartien oder umgekehrt. Zeitliche Verschiedenheit in der Reifung der beiderlei Geschlechtsprodukte verhindert auch bei den Myxinen Selbstbefruchtung.

Die Entstehung der Keimdrüsen (Gonaden), sowohl der männlichen wie der weiblichen, erfolgt von dem Epithel der Leibeshöhle, d. h. dem parietalen Blatt des Mesoderms aus, durch eine Wucherung dieses Epithels rechts und links von der Wurzel des Darmgekröses. Indem das Epithel in das unterliegende Bindegewebe einwächst, kommt es in hier nicht näher zu schildernder Weise zur Bildung der Keimdrüsen, in denen durch Umwandlung der Urgeschlechtszellen die Keimzellen (Spermazellen und Eier) erzeugt werden. Die Urgeschlechtszellen erscheinen demnach als umgewandelte Zellen des Leibeshöhlen-Epithels, doch ist auch für die Wirbeltiere durch eine Anzahl Befunde die Auffassung gestützt worden, daß sie unmittelbarere Abkömmlinge der befruchteten Eizelle darstellen und im Laufe der Entwicklung nur in das mittlere Keimblatt, an die Stellen, wo sich die Keimdrüsen bilden sollen, verlagert werden.

Die ersten Entwicklungsvorgänge sind für Hoden wie Eierstock gleich, später macht sich jedoch eine wichtige Verschiedenheit bemerkbar. Beim männlichen Geschlecht gehen aus den Zellsträngen des Leibeshöhlenepithels, die in das Bindegewebe einwuchern, Kanälchen (Samenkanälchen) hervor, in denen später aus den Urgeschlechtszellen die reifen Spermazellen (Samenfäden) erzeugt werden. Mit diesen Kanälchen setzt sich ein Organ in Verbindung, das wir früher schon kennen lernten: die Urniere. Diese, die bei den Anamniern zeitlebens als Harndrüse funktioniert, übernimmt bei den Männchen fast aller derselben noch eine weitere Aufgabe: die Herausleitung des Samens aus dem Hoden. Ermöglicht wird dies dadurch, daß Verlängerungen der Urnierkanälchen in die Anlage des Hodens einwachsen und sich hier mit den Samenkanälchen verbinden (Fig. 67A). Bei manchen Formen geht nur der vordere Teil der Urniere diese Verbindung mit dem Hoden ein und wird dann als Geschlechtsniere dem hinteren Teil, der nur Harnniere bleibt, gegenübergestellt; bei anderen betrifft der Vorgang die gesamte Urniere, die somit im ganzen sowohl den

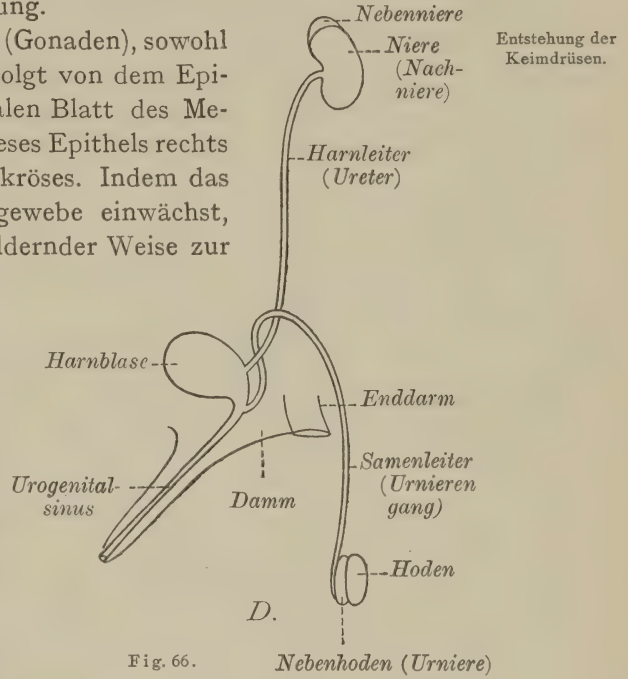


Fig. 66.

Harn produziert, als auch den Samen herausleitet und so die Aufgabe eines Nebenhodens erfüllt. Der Urnierengang leitet demzufolge bei den meisten Anamniern sowohl Harn wie Samen in die Kloake. Diese Doppelaufgabe der Urniere und ihres Ganges bei den Männchen der Anamnia schützt das Organ auch bei den Amnioten vor dem völligen Untergang. Denn hier, wo die Nachniere als bleibendes Harnorgan auftritt, wird die Urniere als solches überflüssig und demzufolge bei den Weibchen auch tatsächlich, nebst ihrem Gang, rudimentär. Dagegen behält sie bei den Männchen die zweite Funktion, den Samen herauszuleiten, bei; sie verbindet sich wie bei den Anamniern durch besondere Kanälchen mit den Samenkanälchen und stellt nun das als Nebenhoden bekannte, dem Hoden angelagerte Organ dar, das sich in den Urnierengang fortsetzt, der hier lediglich Samenleiter ist (s. auch Fig. 66).

Bei den meisten Wirbeltieren bleiben die Hoden zeitlebens da liegen, wo sie entstanden, nämlich in der Bauchhöhle; nur bei der Mehrzahl der Säuger wandern sie aus dieser durch die Bauchwand heraus in einen besonderen Hodensack. Bei manchen Säugern erfolgt dieser Descensus der Hoden nur vorübergehend.

Weibliche
Geschlechts-
organe.

Die Ausbildung der weiblichen Keimdrüse, des Eierstockes, gestaltet sich wesentlich anders. Aus den ersten in das Bindegewebe eingewucherten Epithelsträngen entstehen keine hohlen Kanälchen, sondern durch Zerfallung solide rundliche Zellhaufen (Follikel), deren jeder eine Urgeschlechtszelle (ein Urei) einschließt. Eine Verbindung dieser Follikel mit der Urniere erfolgt aber nicht; ganz anders als beim Hoden erhält der Eierstock keinen ausleitenden Gang; Urniere und Urnierengang werden daher bei den Weibchen der Amnioten, wo sie ja mit der Harnbereitung nichts mehr zu tun haben, rudimentär. Die Eier aber, die im späteren Leben, zur Zeit der Geschlechtsreife, in den Follikeln des Eierstockes zur Reife kommen, gelangen aus demselben heraus, indem der Follikel, der die Natur eines Bläschens angenommen hat, aufplatzt und seinen Inhalt, also vornehmlich das Ei, in die Bauchhöhle entleert. Wenigstens ist dies bei weitaus den meisten Wirbeltieren der Fall. Wie aber kommt das Ei weiter nach außen? Hierfür besitzen manche niederen Wirbeltiere, z. B. die Neunaugen und manche Haie, besondere, in der Gegend des Afters gelegene Öffnungen der Leibeshöhle, bei der überwiegenden Mehrzahl aber bilden sich selbständige Gänge, die Müllerschen Gänge (Eileiter), zur Übernahme jener Funktion (Fig. 67B). Diese, bei den verschiedenen Wirbeltieren nicht in ganz gleicher Weise entstehenden, stets aber auch auf das Epithel der Leibeshöhle zurückzuführenden Gänge lagern sich, ein rechter und ein linker, neben die Urnierengänge und öffnen sich vorn frei in die Leibeshöhle, während sie mit ihrem hinteren Ende in die Kloake einmünden. So können nun die aus dem Eierstock herausfallenden Eier von der vorderen Öffnung eines der Müllerschen Gänge aufgenommen und durch diesen hindurch nach der Kloake hin geschafft werden. Flimmerzellen, die den Eileiter, namentlich an seiner vorderen Mündung auskleiden, sowie Zusammenziehungen der muskulösen Wandung des Ganges spielen hierbei eine Rolle.

In dem Auftreten der Müllerschen Gänge, die bei den Männchen rudimentär bleiben, bei den Weibchen aber zu den Eileitern werden, stimmen weit-aus die meisten Anamnier und alle Amnioten überein. Doch zeigen die genannten Gänge bei den verschiedenen Formen noch manche Besonderheiten.

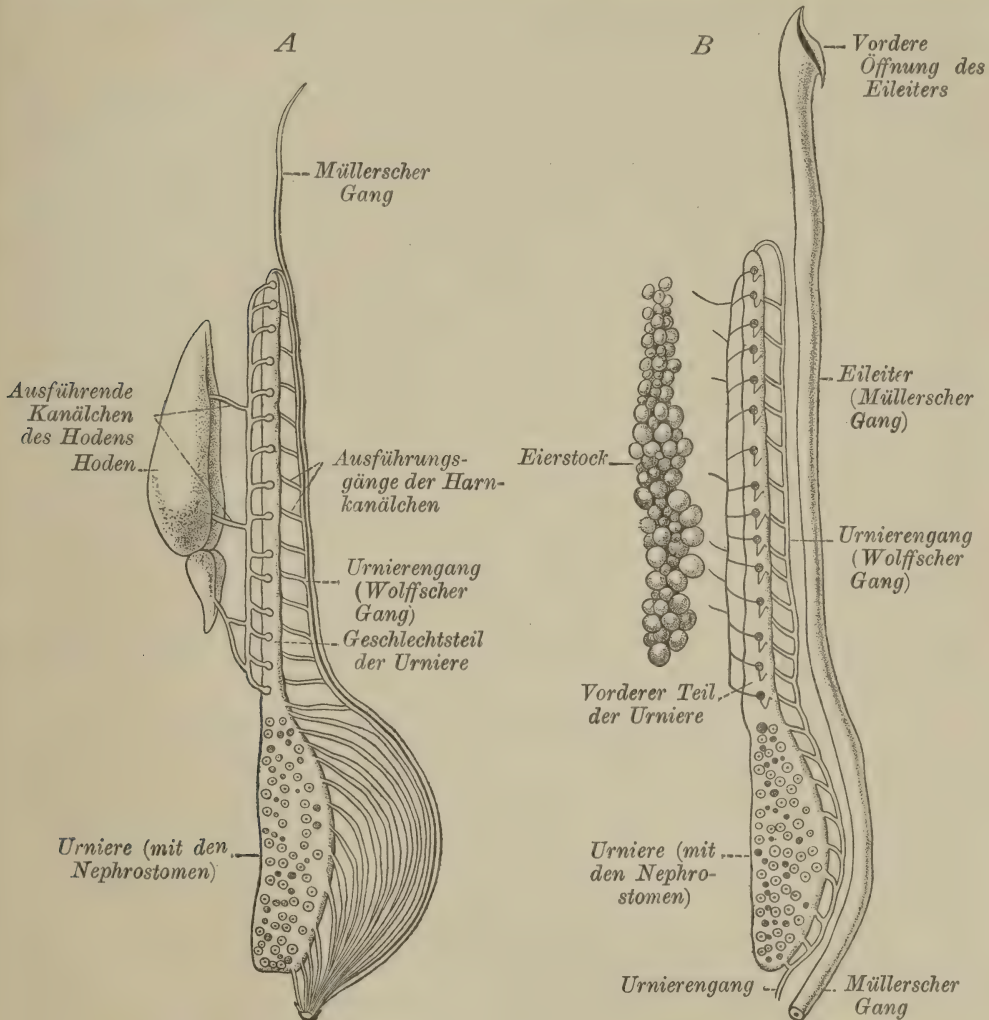


Fig. 67. Schema des Urogenitalapparates von Urodelen. *A* beim Männchen, *B* beim Weibchen. Nach J. W. Spengel.

So bilden sich in ihnen bei eierlegenden Formen bestimmte Abschnitte durch Entwicklung von Drüsen zu der Fähigkeit aus, schützende Hüllen um das durchtretende Ei zu erzeugen: Gallerthüllen bei den meisten Fischen und Amphibien, Hornschalen bei Haien, Pergamenthüllen bei Reptilien, Eiweißhüllen und Kalkschalen bei Vögeln, und ein besonderer, durch starke Muskulatur ausgezeichneter Abschnitt übernimmt gewöhnlich die Rolle eines Gebärgorgans (*Uterus*), d. h. die Aufgabe, den Inhalt auszustoßen, mag es sich um ein Ei in jungem Entwicklungsstadium, oder bei lebendiggebärenden

Formen um einen mehr oder minder weit entwickelten Embryo handeln. Bei den zuletzt genannten Formen erfolgt in dem Uterus auch die Aufbewahrung und Entwicklung des Embryo bis zum Augenblick der Geburt. Daß bei lebendiggebärenden Tieren auch die Befruchtung des Eies in dem Müllerschen Gang erfolgen muß, liegt auf der Hand; dasselbe ist aber auch der Fall, wo harte, für den Samen undurchdringliche Schalen um das Ei gebildet werden: auch hier muß ja vorher schon die Befruchtung erfolgt sein. —

Amphibien, Reptilien und Vögel zeigen die Eileiter beider Seiten stets von Anfang bis Ende getrennt; unter den Säugern ist das gleiche nur noch bei den Monotremen (dem Ameisenigel und dem Schnabeltier) der Fall, während bei den anderen eine mehr oder minder weitgehende Verschmelzung der Gänge erfolgt. Stets ist dies bei den Plazentaltieren der Fall mit den beiden letzten Abschnitten, die durch ihre Verschmelzung eine dem Begattungsakt dienende einheitliche Scheide (*Vagina*) bilden; stets bleiben andererseits die beiderseitigen Anfangsabschnitte als Muttertrompeten (*Tubae uterinae*) voneinander getrennt; dagegen verschmelzen die dazwischen gelegenen mittleren Abschnitte, die Uteri, in verschiedener Ausdehnung untereinander (Fig. 68). Bei den Affen und dem Menschen ist diese Verschmelzung am vollständigsten und führt zur Bildung eines einheitlichen, einfachen Uterus. Doch werden auch beim Menschen Fälle unvollkommener Verschmelzung als Abnormitäten beobachtet.

Ganz abweichende Verhältnisse bilden sich bei den Beuteltieren aus: hier unterbleibt die Verschmelzung der Scheiden, ja, es kommt bei manchen von ihnen sogar zur Bildung dreier Scheiden, indem zu den beiden seitlichen noch eine mittlere unpaare sich hinzugesellt. Die Uteri kommen dagegen wieder teilweise zur Verwachsung.

Von der bisherigen Schilderung abweichende Verhältnisse der Geschlechtsorgane zeigen der Amphioxus, die Rundmäuler, Knochenfische und einige anderen Fische. Die Besonderheit des Amphioxus liegt darin, daß die Keimdrüsen zwar auch vom Epithel der Leibeshöhle aus ihre Entstehung nehmen, dann aber in eigentümlicher Weise verlagert werden, so daß sie sich beim ausgebildeten Tier an der Außenwand des Peribranchialraumes, den wir bei den Atmungsorganen kennen lernten, finden (Fig. 56). Ausführungsgänge kommen weder beim männlichen noch beim weiblichen Geschlecht zur Entwicklung, und so werden sowohl Eier wie Samen durch Platzen der Keimdrüsen in den Peribranchialraum entleert, aus dem sie durch den Branchialporus nach außen gelangen. Hier besteht also keine Vereinigung der Geschlechts- und Harnorgane. Fast ganz unabhängig voneinander bleiben dieselben auch bei den Rundmäulern, wo der Harn aus der Urniere durch den Urnierengang, Samen und Eier aber, die durch Platzen der Keimdrüsen in die Bauchhöhle entleert werden, durch besondere Genitalöffnungen derselben (*Pori genitales*) herausgelangen. Endlich bilden die Knochenfische die dritte große Gruppe, bei der beide Organsysteme ganz oder fast ganz selbständig voneinander bleiben. Die Urniere bleibt bei beiden Geschlechtern nur Harndrüse, Müllersche Gänge kommen nicht zur Entwicklung, dagegen werden Hoden wie Eierstöcke von besonderen Taschen der Bauchhöhle umwachsen, die sich nach hinten hin in dünne Kanäle,

Besonderheiten
der Geschlechts-
organe bei
bestimmten
Formen.

Geschlechtsgänge, fortsetzen. Diese kommen hinter dem Darm, gewöhnlich nachdem vorher die beiderseitigen untereinander zu einem unpaaren Gang verschmolzen, zur Ausmündung. Bei den Männchen erfolgt auch oft eine Verbindung des unpaaren Geschlechtsganges mit dem letzten Ende des Urnierenganges, also wenigstens eine kurze Strecke weit eine Vereinigung des Harn- und Geschlechtssystems. —

Auch von den anderen Fischen ließen sich noch mancherlei Besonderheiten des Geschlechtssystems anführen, deren morphologische Deutung noch keineswegs immer klar ist.

Endlich verdient noch kurze Erwähnung die Art, wie die Harn- und Geschlechtsgänge nach außen münden, wobei dann besonders auch noch einmal

Kloake, Harnblase, Sinus urogenitalis.

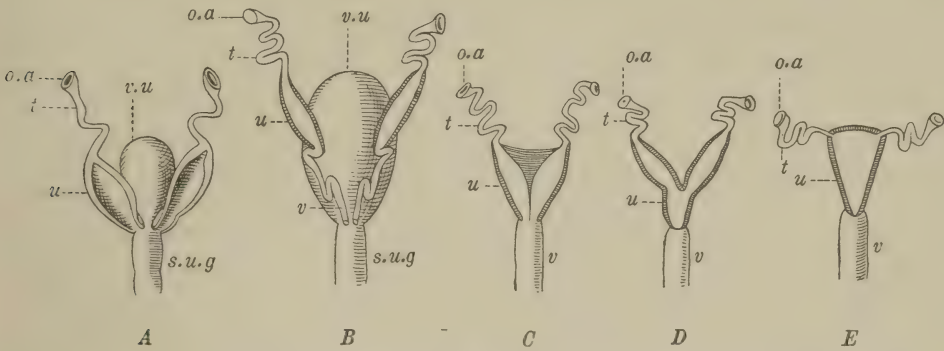


Fig. 68. Die verschiedenen Formen des Uterus bei den Säugetieren. Fünf Schemata, nach M. WEBER. *A* Monotremata, *B* Marsupialia, *C* Uterus duplex, *D* Uterus bicornis, *E* Uterus simplex. *o.a.* vordere Öffnung des Eileiters (ostium abdominale), *s.u.g.* Sinus urogenitalis, *t.* Eileiter (Tube), *u.* Uterus, *v.* Vagina, *v.u.* Harnblase (vesica urinaria).

der Kloake und ihrer Bildungen zu gedenken ist. Nur bei einigen niederen Formen bleiben die Harn- und Geschlechtsgänge unabhängig von dem Darm und münden für sich nach außen. So bei den Rundmäulern, den Knochenfischen. Bei der Mehrzahl der niederen Wirbeltiere dagegen münden sie in das letzte Ende des Enddarmes ein, das alsdann den Namen einer Kloake erhält. So ist es der Fall bei den Amphibien, den meisten Reptilien und den eierlegenden Säugern, dem Schnabeltier und Ameisenigel, die ja daraufhin auch Kloakentiere genannt werden. Von dieser Kloake aus bildet sich, und zwar an der ventralen Wand derselben, bei den Amphibien eine sackförmige Ausstülpung, die Harnblase, die als Reservoir für den Harn dient, wenn auch die Harngänge nicht unmittelbar in sie, sondern eben in die Kloake selbst einmünden (Fig. 66). Durch besondere Tätigkeit der Kloakenmuskeln wird wohl dafür gesorgt, daß der Harn, ohne sich mit dem Darminhalt zu mischen, in die Blase hineingelangt. Die gleiche sackförmige Ausstülpung wächst bei den Embryonen der Amnioten sehr viel stärker aus, gelangt so mit einem großen Abschnitt aus dem Körper des Embryo heraus und bildet das in dem Abschnitt über Entwicklungsgeschichte besprochene wichtige Atmungsorgan des Embryo, die Allantois. Nur ihr der Kloake unmittelbar angeschlossener Anfangsteil kann auch bei den Amnioten durch Erweiterung zu einer Harnblase werden, die dann

dauernd erhalten bleibt, während der übrige Teil als Allantois bei der Geburt abgestoßen wird. Eine so entstandene Harnblase besitzen die meisten Saurier, sowie die Schildkröten, während sie den erwachsenen Krokodilen, Schlangen, Vögeln und manchen Sauriern fehlt. Auch bei den Säugern bildet sie sich, doch mehr als ein sekundär sich abtrennender Teil der Kloake selbst.

Die Säuger zeigen endlich einen Vorgang, der sich schon bei Schildkröten anbahnt, zur höchsten Vollendung gelangen: die Abtrennung eines besonderen, für die Aufnahme der Harn- und Geschlechtsgänge bestimmten Raumes (*Sinus urogenitalis*) von der Kloake. Schon die eierlegenden Monotremen zeigen den Beginn dieser Abtrennung; bei den Plazentaltieren ist sie vollendet. Nur embryonal ist auch hier noch eine Kloake vorhanden, im Laufe der weiteren Entwicklung wird sie in die beiden Räume zerlegt: den hinteren (dorsalen), der mit dem After den Enddarm nach außen leitet, und den vorderen (ventralen), der die Harn- und Geschlechtsgänge aufnimmt, also: 1. die Ureteren, die sich von den Urnierengängen getrennt haben, als Ausführungsgänge der Nieren; 2. die Urnierengänge als Ausführungsgänge der Hoden beim männlichen Geschlecht; 3. die Müllerschen Gänge oder Eileiter beim weiblichen Geschlecht. Nachträglich verlagern dann die Ureteren gewöhnlich ihre Mündungen auf die Wandung der Blase, die sich ja an den *Sinus urogenitalis* anschließt. Die trennende Substanzbrücke zwischen dem After und der Ausmündung des Urogenitalsinus wird als Damm bezeichnet (Fig. 66).

Begattungs-
organe.

An die Bildung des *Sinus urogenitalis* knüpft auch die des äußeren Begattungsorganes an, das bei den Männchen der Säuger entsteht, und dessen Kanal nur einen lang ausgewachsenen *Sinus urogenitalis* darstellt. Seine Entstehung schließt an Bildungen an, die schon bei Krokodilen und Schildkröten in ähnlicher Form bestehen, während sich zu dem gleichen Zwecke der Begattung bei Echsen und Schlangen eine ganz andere Einrichtung ausbildet: handschuhfingerähnliche Säcke zur Seite der Kloakenöffnung, die ausgestülpt und aneinander gelagert in die Kloake des Weibchens eingeführt werden und den Samen zwischen sich ablaufen lassen. Überhaupt sind die Begattungsorgane der Wirbeltiermännchen recht mannigfaltiger Natur; bei den Haien werden sogar Teile der hinteren Extremitäten dafür in Verwendung gezogen. Die Notwendigkeit zur Ausbildung solcher Organe ergibt sich überall da, wo hartschalige Eier abgelegt werden — die eben schon vor der Ablage befruchtet sein müssen — sowie bei lebendiggebärenden Formen.

Nebennieren.

Nebennieren. In enger Nachbarschaft der Niere liegt beim Menschen eine aus soliden Zellmassen bestehende „Drüse mit innerer Sekretion“, die eben wegen dieser Lagebeziehung die Bezeichnung Nebenniere erhalten hat. Sie stellt eine Vereinigung von zweierlei ganz verschiedenen Organen dar, die bei Fischen als Interrenalkörper und Suprarenalkörper getrennt sind, und von denen der in der Nachbarschaft der Urniere gelegene Interrenalkörper aus Zellsträngen besteht, die vom Epithel der Leibeshöhle entstammen, während die in der Mehrzahl vorhandenen Suprarenalkörper den Ganglien des Sympathicus anliegen, von denen auch ihre ebenfalls soliden Zellstränge abstammen.

Die Vereinigung der beiderlei verschiedenartigen Zellmassen zu einem äußerlich einheitlichen Organ, der Nebenniere, beginnt von den Amphibien an.

Leibeshöhle. In der Leibeshöhle, die durch Auseinanderweichen der ^{Leibeshöhle.} Seitenplatten des Mesoderms entsteht, haben wir einen Raum kennen gelernt, an dessen epitheliale Wandung die Bildung der Harn- und Keimdrüse sowie der Harn- und Geschlechtsgänge geknüpft ist. Damit sind genetische Beziehungen zu den Harn- und Geschlechtsorganen gegeben. Aber auch im ausgebildeten Zustand ziehen die beiden Organsysteme die Leibeshöhle vielfach noch zur Hilfsleistung heran, am regelmäßigsten beim weiblichen Geschlecht, wo ja fast stets die Eier zunächst in den Bauchraum entleert werden. Die vorderen Öffnungen der Eileiter, die der Herausleitung der Eier aus demselben dienen, bilden aber nur eine Gruppe von Öffnungen der Leibeshöhle nach außen; andere, wie die Wimpertrichter der Urniere oder besondere „Pori abdominales“, dienen der Herausschaffung von Umsatzstoffen. Eine dritte Beziehung, die bei den höheren Formen allein übrig bleibt, ist die der Leibeshöhle zum Gefäßsystem: durch Verbindungen mit den Blut- und Lymphgefäßen wird sie zu einem großen in das Gefäßsystem eingeschalteten Raum, dessen normalerweise spärlicher Inhalt an Körperflüssigkeit, gleich dem eines Lymphraumes, immer wieder in das Gefäßsystem, dem er entstammt, zurücktritt und so dem Organismus erhalten bleibt. Von dem ursprünglich einheitlichen Leibesraum sondert sich schon bei den Fischen ein besonderer, das Herz umgebender Abschnitt als Herzbeutel ab, aber erst bei den Säugern vollzieht sich mit der Bildung des Zwerchfelles die weitere Abtrennung zweier für die beiden Lungen bestimmter Brustfellräume von dem Bauchraum, der sich zwischen Magen und Darm, Harn- und Geschlechtsorganen ausbreitet. Auch diese Abkömmlinge des ursprünglichen Leibesraumes (Herzbeutel-, Brustfell-, Bauchraum) besitzen die eben erwähnten Beziehungen zum Gefäßsystem.

Literatur.

Die Literatur über die Morphologie der Wirbeltiere ist ungeheuer groß, die selbständigen Arbeiten sind fast alle in Zeitschriften verstreut. Von den im nachfolgenden genannten Werken geben besonders das Handbuch der Entwicklungslehre von O. Hertwig sowie die vergleichende Anatomie der Wirbeltiere von Wiedersheim ausgedehnte und reichhaltige Literatur-Verzeichnisse, mit deren Hilfe ein tieferes Eindringen in die Einzelfragen des Gebietes ermöglicht ist. Hier sollen daher nur einige wenige und leicht zugängliche Hand- und Lehrbücher angeführt werden.

BERGMANN, C. und LEUCKART, R. Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie. Neue Ausgabe, Stuttgart 1855. (Im einzelnen vielfach veraltet und überholt, aber immer noch eine Fundgrube wertvoller Beobachtungen und Gedanken.)

BOAS, J. E. V. Lehrbuch der Zoologie. 6. Aufl. Jena 1911.

BÜTSCHLI, O. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 1. Lief. (Einleitung, vergl. Anatomie der Protozoen; Integument und Skelett der Metazoen) Leipzig 1910. 2. Lief. (Allgemeine Körper- und Bewegungsmuskulatur; Elektrische Organe und Nervensystem) Leipzig 1912. (Mehr ist noch nicht erschienen.)

CLAUS-GROBEN. Lehrbuch der Zoologie, begründet von C. Claus, neu bearbeitet von K. Groben. 2. Aufl. Marburg 1910.

GEGENBAUR, C. Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. 1870.

GEGENBAUR, C. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. 2 Bde. Leipzig 1898—1901.

GEGENBAUR, C. Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. 2 Bde. 1899.

HERTWIG, O. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 9. Aufl. Jena 1910.

HERTWIG, O. Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. 4. Aufl. Jena 1910.

HERTWIG, O. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. (Im Verein mit zahlreichen Fachgenossen herausgegeben.) 3 Bde. Jena 1906.

HERTWIG, R. Lehrbuch der Zoologie. 9. Aufl. Jena 1910.

HESSE-DOFLEIN. Tierbau und Tierleben. I. Bd. Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Von R. Hesse. Leipzig und Berlin 1910.

HUXLEY, T. H. Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Deutsch von F. Ratzel. Breslau 1873.

LECHE, W. Der Mensch, sein Ursprung und seine Entwicklung. Jena 1911.

LUBOSCH, W. Vergleichende Anatomie der Sinnesorgane der Wirbeltiere. Leipzig 1910.

OWEN, R. On the Anatomy of Vertebrates. 3 Vols. London 1866—1868.

SCHIMKEWITSCH, W. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Deutsch von H. N. MAIER und B. W. SUKATSCHOFF. Stuttgart 1910.

VIALLETON, L. Eléments de Morphologie des Vertébrés. Paris 1911.

WIEDERSHEIM, R. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl. des „Grundrisses der vergl. Anatomie der Wirbeltiere“. Jena 1909.

WIEDERSHEIM, R. Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. 4. Aufl. Tübingen 1908.