ZB MED Informationszentrum Lebenswissenschaften

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre

Plate, Ludwig

Jena, 1922

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Shelf Mark: Ui VI 1988 -1-

VI. Kapitel. Organologie, Organlehre.

urn:nbn:de:hbz:38m:1-132397

Visual Library

VI. Kapitel.

Organologie, Organlehre.

Ein Organ (ὄργανον = Werkzeug) ist eim Komplex von Geweben, welche einer einheitlichen Funktion dienen. Das Wesentliche ist hierbei die Arbeitsleistung, also haben wir es mit einem physiologischen Begriff zu tun. Die Teile, welche einem bestimmten Zwecke dienen, sind in der Regel auch morphologisch abgegrenzt, haben eine bestimmte Größe und Lage im Körper. Es kommt jedoch zuweilen vor, daß ein Organ reich verästelt ist und sich in sehr wechselnder Abgrenzung und Lage durch den Körper erstreckt. Man spricht dann von einem diffusen Organ. Solche diffusen Organe pflegen sich auf einer höheren phyletischen Ausbildungsstufe mehr und mehr zu konzentrieren. Alle Organe eines Tieres sind voneinander wechselseitig abhängig, was als Korrelation bezeichnet wird. Kann z. B. der Darm seine Aufgabe nur unvollkommen erfüllen, so leiden darunter alle Organe. Häufig arbeiten mehrere Organe in ähnlicher Weise zusammen und werden dann zu einem Organsystem vereinigt. So gehören alle Organe, welche die Nahrung bearbeiten (Mundhöhle, Zähne, Schlund, Magen, Leber u. dgl.) zu dem System der Ernährungsorgane. Ein Organ besteht fast immer aus mehreren Geweben, unter denen aber eins, das sog. Hauptgewebe, den Charakter der Arbeitsleistung bestimmt. In einer Drüse ist z. B. das sekretorische Epithel das Hauptgewebe, während Ausführgang, Bindegewebe, Blutgefäße und Nerven die Nebengewebe bilden. Ein Organ vollzieht sehr häufig mehrere Funktionen: z. B. dient ein Insektenfühler zum Tasten und zum Riechen. Der Schnabel der Vögel ergreift nicht nur die Nahrung, sondern wird auch beim Einölen des Gefieders, beim Nestbau und zur Verteidigung gebraucht. Es läßt sich in solchen Fällen in der Regel eine Hauptfunktion den Nebenfunktionen gegenüberstellen. Viele Beispiele zeigen, daß eine Nebenfunktion im Laufe der Stammesgeschichte zur Hauptfunktion werden kann, was als Funktionswechsel bezeichnet wird. Umgekehrt können Körperteile ihre Funktionen mehr oder weniger rückbilden und zu rudimentären Organen werden. Obwohl sich viel dagegen sagen läßt, werden die Organe meist eingeteilt in: animale, welche bei den Pflanzen mehr oder weniger fehlen: Haut, Bewegungsorgane, Skelettorgane, Nervensystem, Sinnesorgane, und in vegetative, welche auch den Pflanzen in den Hauptzügen zukommen: Ernährungsorgane, Atmungsorgane, Nierenorgane, Blut- oder Zirkulationsorgane, Geschlechtsorgane.

A. Haut und Hautskelette.

I. Wirbellose Tiere.

Die Haut (Integument, Cutis) dient zur äußeren Begrenzung des Körpers, zum Schutz der inneren Organe, zur Aufnahme der Reize aus der Umgebung und meist auch zur Atmung und Ausscheidung; bei niederen Tieren ist sie auch sehr oft Trägerin der Lokomotion.

Je nach der Körperstelle und der Lebensweise ist die Haut mehr in den Dienst der einen oder der anderen Funktion gestellt und erhält dadurch ihr besonderes Gepräge. Da die Haut mehr als die anderen Organe mit der Außenwelt in Berührung kommt, so prägt sich die

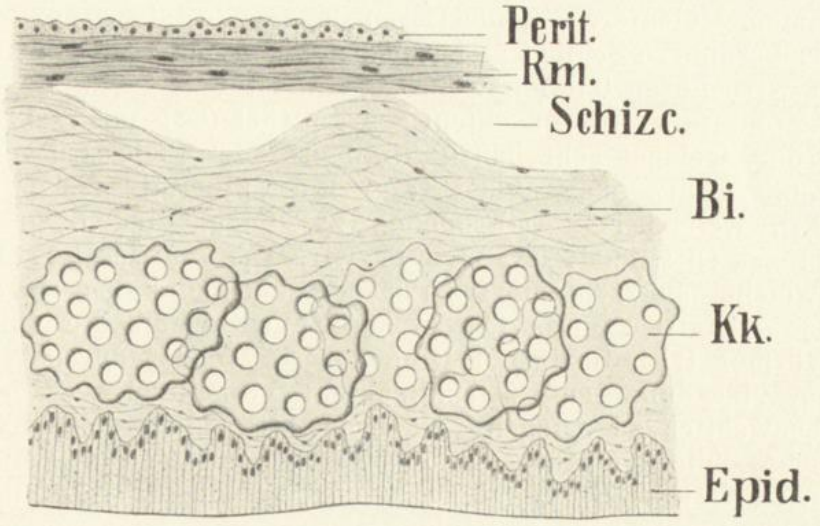


Fig. **133**. Schema der Haut einer Holothurie (*Cucumaria*). *Bi* Bindegewebe, *Epid* Epidermis, *Kk* Kalkkörper, *Perit* Peritoneum, *Rm* Ringmuskulatur, *Schizc* Schizocöl. Orig. Zwischen *Perit* und *Rm* kann noch eine kalkkörperführende Bindegewebsschicht liegen.

ganze Verschiedenartigkeit der Lebensbeziehungen an ihr aus. Sie ist bei den verschiedenen Abteilungen des Tierreichs so verschieden, daß ein Blick auf ein Stück der Haut oder auf einen Schnitt durch sie genügt, um zu erkennen, ob sie von einem wirbellosen Tier oder einem

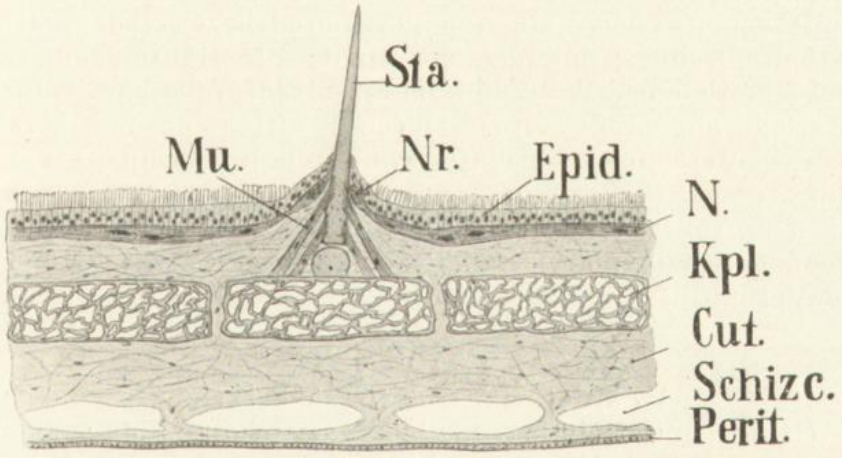


Fig. **134**. Schema der Haut eines Seeigels. *Cut* Cutis, Unterhaut, *Kpl* Kalkplatte, *N* Nerv, *Nr* Nervenring, *Mu* Muskeln des Kalkstachels (*Sta*), *Perit* Peritoneum, *Schizc* Schizocöl. Orig.

Wirbeltier, einem Cölenter oder einem Mollusk, einem Amphibium oder einem Reptil stammt. Die Haut fast aller Metazoen besteht aus einer ektodermalen Oberhaut (Epidermis) und aus einer mesodermalen Unterhaut (bei höheren Tieren auch Lederhaut, *Corium* genannt),

welches sich aus Bindegewebe mit oder ohne Muskulatur, Nerven und Blutgefäßen zusammensetzt. Da aus dem Ektoderm das zentrale Nervensystem hervorgeht, so bleibt dies bei vielen niederen Tieren mehr oder weniger der Haut eingelagert (**389**). Die Unterhaut fehlt noch bei manchen einfacher organisierten Wirbellosen, z. B. bei Schwämmen, Cölenteren, Rädertieren u. a. und sie grenzt sich auch nicht als besondere Schicht ab bei den parenchymatösen Würmern (**137**). Bei den wirbellosen Tieren, welche ja meist von geringer Größe sind, ist die Epidermis ein einschichtiges Epithel (**64**) von sehr verschiedener Höhe, welches sehr häufig flimmert oder viele Drüsenzellen enthält. Zum Schutz nach außen trägt die Epidermis meist eine Cuticula (**64** *i*), welche bei Arthropoden zu einem dicken, geschichteten Chitinpanzer entwickelt ist. Dieser wird von zarten Kanälen durchzogen, welche senkrecht zur Oberfläche stehen und den Durchtritt der Atemgase gestatten. Das Chitin und auch schon die Cuticula der Ringelwürmer tritt in festen Ringen auf, welche durch Gelenkhäute mit einer viel dünneren Cuticularschicht verbunden werden, um den Körper beweglich zu machen. Da das Chitin sich nicht in demselben Maße dehnt, wie der Körper wächst, so muß der ganze Chintinpanzer periodisch abgeworfen werden. Nach einer solchen Häutung scheidet die Epidermis eine neue Chitinlage aus. Bei den Echinodermen wird die Haut durch kalkige Skelettelemente in der Unterhaut verfestigt. Diese bestehen bei den Seegurken aus zahllosen mikroskopisch kleinen Körperchen (**133**), bei den übrigen Stachelhäutern aus größeren Platten (**134**), auf denen vielfach Stacheln sitzen, welche die Epidermis durchsetzen. Bei der Mehrzahl der Mollusken scheidet der Mantel mit Hilfe seiner einzelligen Drüsen (**64** *i*) eine dicke Kalkschale aus, welche als ein totes Gebilde den ganzen Körper umhüllt. Aus der Haut gehen je nach ihrer Beschaffenheit eine Fülle besonderer Organe hervor, z. B. Borsten bei den Ringelwürmern, Haken bei Trematoden und Cestoden, Stacheln bei Krebsen, Haare bei Insekten. Auch die Saugnäpfe, mit denen viele Parasiten (Trematoden, Cestoden, Hirudineen) sich festhalten, sind Bildungen der Haut; die Hautmuskulatur ist bei ihnen sehr stark entwickelt und um eine Hautgrube angeordnet, welche der Unterlage angepreßt wird. Durch Kontraktion der Muskeln entsteht in der Vertiefung ein luftverdünnter Raum und saugt sich dadurch an.

Bei der großen Mannigfaltigkeit der Hautgewebe der wirbellosen Tiere begnügen wir uns mit der Schilderung einiger besonders interessanter Verhältnisse.

Cölenteren.

Die Haut der Hohltiere ist dadurch bemerkenswert, daß an ihr besondere Hautorgane meist noch nicht entwickelt sind, sondern überall nebeneinander Zellen für die verschiedensten Aufgaben liegen. Fig. **360** *d* zeigt schematisch das Ektoderm von *Hydra* mit noch ziemlich einfachen Verhältnissen. Die meisten Zellen sind Epithelmuskelzellen ohne drüsigen Charakter. Einen solchen nehmen sie nur an der Fußscheibe durch eingelagerte Sekrettropfen an. Zwischen den Zellen kommen vereinzelte Sinneszellen vor, welche mit einer Nervenzelle in Verbindung stehen und distal in ein kleines Stiftchen auslaufen. Viel häufiger sind Nesselzellen, welche ein kleines Härchen (Cnidocil) tragen und eine Nesselkapsel umschließen. Da von diesen vier ver-

schiedene Sorten vorhanden sind, große ovale, große und kleine stabförmige und kleine birnförmige, so wird man ebensoviele Sorten von Nesselzellen annehmen müssen. In der Jugend liegen sie mehr an der Basis des Epithels. Zwischen den unteren Enden der Deckzellen finden sich zerstreute Ganglienzellen, deren Ausläufer untereinander zusammenhängen. Von den Genitalzellen, welche auch aus dem Ektoderm hervorgehen, sehen wir hier ab. Eine dünne strukturlose Stützlamelle trennt beide Körperschichten voneinander. Ein Schnitt durch einen Tentakel einer Seerose (**135**) zeigt schon kompliziertere Verhältnisse. Die Deckzellen erscheinen als sehr schmale Stützfasern (*stf*), die nur um den Kern und am distalen Ende etwas breiter werden und mit einem Wimperschopf versehen sind. Von ihnen haben sich die Muskelzellen (*mz*) abgesondert und liegen dicht neben der Stützlamelle. Nach außen von ihnen breitet sich basiepithelial eine Schicht von Nervenfasern (*nf*) aus mit eingestreuten Nervenzellen, welche mit den in der Figur nicht abgebildeten schmalen Sinneszellen in Verbindung stehen. Sehr auffallend sind die großen Schleimzellen (*ke*) mit vakuoligem Inhalt und die von Körnern erfüllten, mit Säurefuchsin sich stark rotfärbenden Eiweißzellen. Beide Sorten sind in dem Schlundrohr und in den vom Ektoderm sich ableitenden Mesenterialwülsten sehr häufig. Es sind zwei verschiedene Formen von stabförmigen Nesselkapseln vorhanden, solche mit dicker Kapselwand, welche sich mit Methylenblau stark färben (cn_1) und solche mit dünner Wand, die sich in dem genannten Farbstoff kaum färben, dagegen Säurefuchsin reichlich aufspeichern (*cn*). Die ersteren dienen zum Vergiften, die

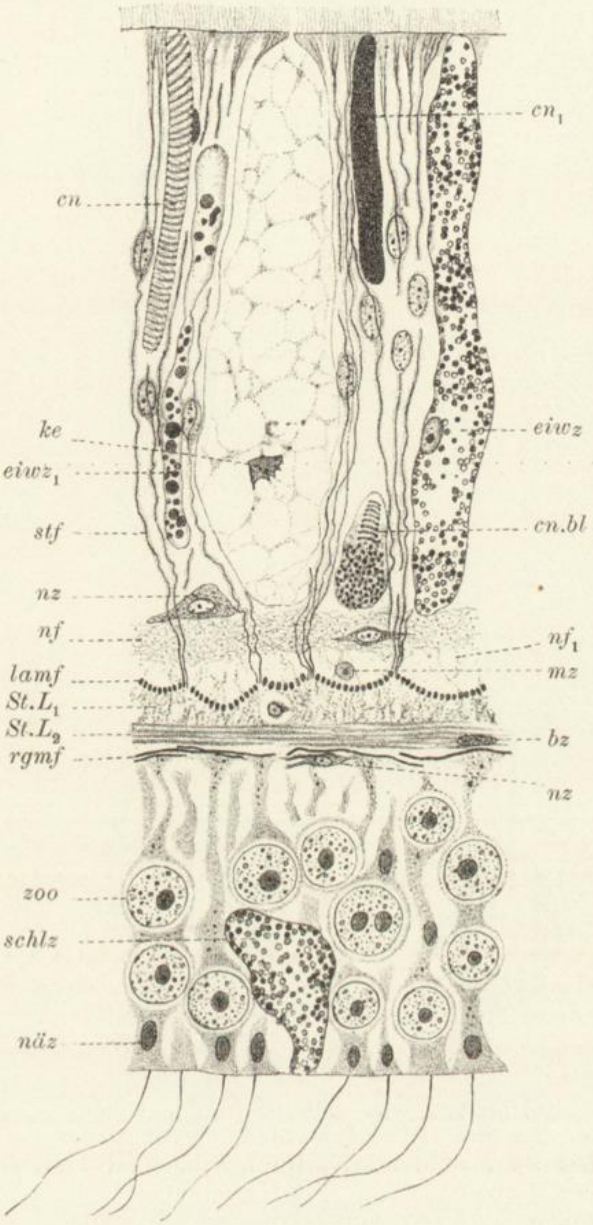


Fig. **135**. Tentakelquerschnitt einer *Anemonia sulcata* nach SCHNEIDER. *bz* Bindegewebszelle, *cn* dünnwandige, cn_1 dickwandige Nesselkapsel, *cn.bl* junge Nesselzelle, *eiwz* Eiweißzelle, $eiwz_1$ eine solche mit Sekretresten, *ke* Kern einer Schleimzelle, *lmf* Längsmuskel, *mz* Muskelzelle, *näz* Nährzelle des Darms, *nf* Nervenfasern, nf_1 Nervenfasern der Muskeln, *nz* Nervenzelle, *rmf* Ringmuskelfasern, *schlz* Schleimzelle des Darms, $St.L_1$ und $St.L_2$ Schichten der Stützlamelle, *stf* Stützfibrille der Deckzelle, *zoo* Zooxanthelle.

letzteren zum Ankleben der Beute. Die schmalen Entodermzellen des Tentakels umschließen eine oder mehrere Zooxanthellen (Algen) und tragen einen langen Geißelfaden.

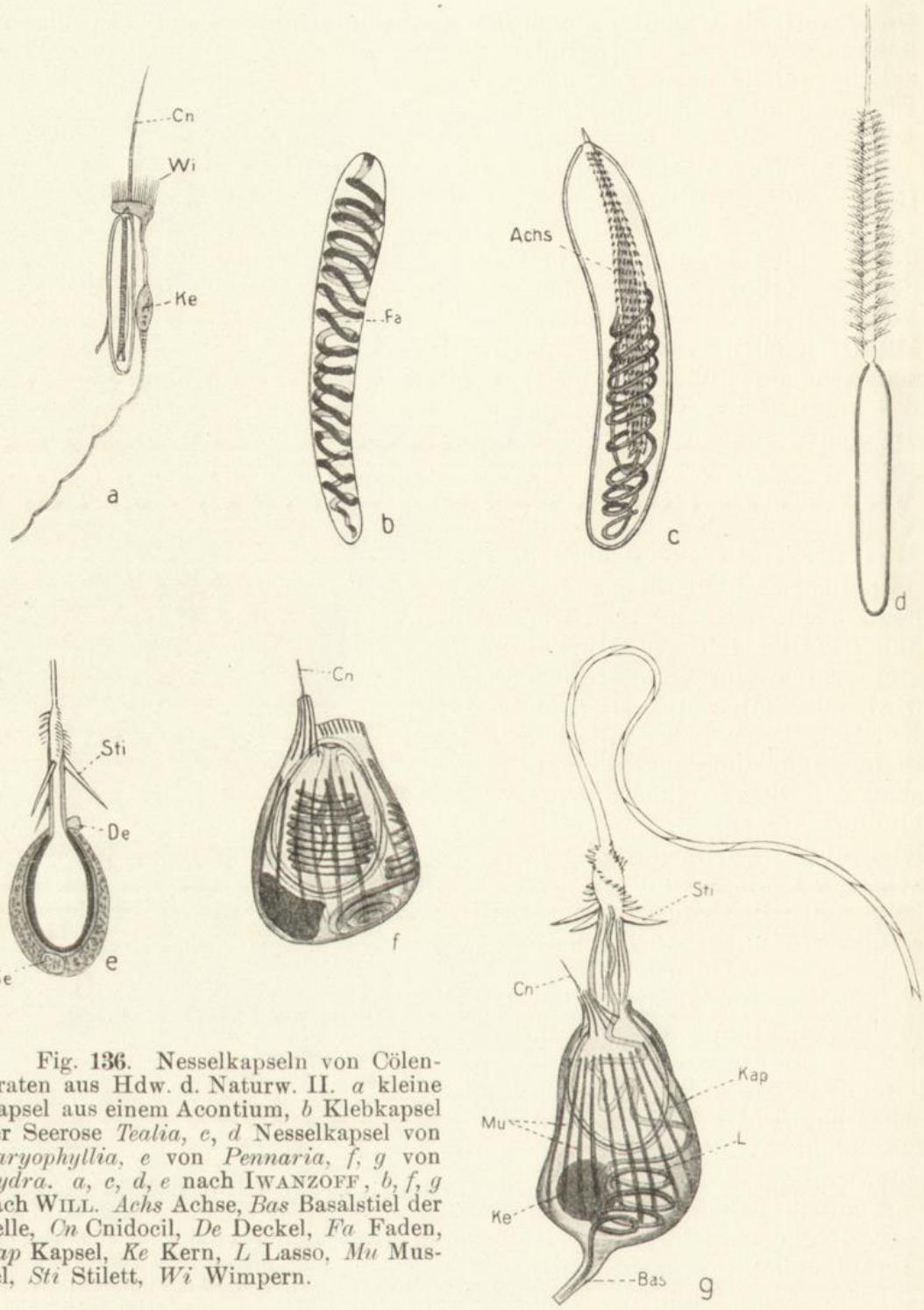


Fig. **136**. Nesselkapseln von Cölenteraten aus Hdw. d. Naturw. II. *a* kleine Kapsel aus einem Acontium, *b* Klebkapsel der Seerose *Tealia*, *c*, *d* Nesselkapsel von *Caryophyllia*, *e* von *Pennaria*, *f*, *g* von *Hydra*. *a*, *c*, *d*, *e* nach IWANZOFF, *b*, *f*, *g* nach WILL. *Achs* Achse, *Bas* Basalstiel der Zelle, *Cn* Cnidocil, *De* Deckel, *Fa* Faden, *Kap* Kapsel, *Ke* Kern, *L* Lasso, *Mu* Muskel, *Sti* Stilett, *Wi* Wimpern.

Wenn wir die Haut der Hohltiere hier beschreiben, so geschieht es in erster Linie wegen der Nesselzellen (Nematocyten) mit ihren **Nesselkapseln** (Nematocysten, Cniden, κνίδη = Brennnessel), welche vielleicht die merkwürdigsten überhaupt bekannten Meta-

zoenzellen sind. Diese Kapseln sind die einzigen Schußwaffen, deren sich Tiere im Kampf ums Dasein bedienen, und sie sind um so beachtenswerter, als sie nur den Cölenteren, mit Ausnahme der Ctenophoren, zukommen und an jedem Individuum in sehr großer Zahl, bei großen Seerosen sogar zu Millionen, vorhanden sind. Sie wurden zuerst von Ehrenberg 1836 bei *Hydra* entdeckt. Man kann die Nesselzellen nicht als Drüsenzellen ansehen, denn die Kapseln sind so kompliziert, daß sie nicht als ein Sekret, sondern nur als ein Bildungsprodukt des Protoplasmas beurteilt werden können. Mit den Sinneszellen stimmen sie darin überein, daß sie durch das Cnidocil Reize aufnehmen können, aber sie scheinen andererseits nicht mit den Ganglienzellen zusammenzuhängen. In manchen von ihnen treten muskelartige Fäden (**136** *g*) auf. An die Geschlechtszellen der Hohltiere erinnern sie durch ihre weiten Wanderungen, indem sie in ganz andern Körperregionen entstehen, als wo die Kapseln verbraucht werden. Es erscheint mir fraglich, daß das Cnidocil aus verklebten Wimpern hervorgegangen ist, selbst wenn die Nesselzelle in seltenen Fällen (**136** *a*) solche trägt. Wahrscheinlich handelt es sich hier um einen protoplasmatischen Fortsatz ähnlicher Art, wie bei vielen Sinneszellen. Ich halte die Nesselzellen für Bildungen eigner Art, die sich aus indifferenten Zellen in noch unbekannter Weise entwickelt haben, aber nicht auf Drüsen oder Sinneszellen zurückgeführt werden können. An der Basis des Cnidocils erhebt sich die Zelloberfläche in der Regel etwas und kann hier auch fasrige Stützelemente enthalten (*f*, *g*). Der Kern der Zelle liegt meist unter der Kapsel, wenn diese birnförmig ist; aber auch seitlich neben stabförmigen Kapseln. Abgesehen von flachen Epithelien zieht sich die Nesselzelle basalwärts in einen Stiel aus (**136** *g*; **360** *d*, *Nez*), welcher sich an die Stützlamelle anheftet. Dieser Stiel ist elastisch und wird daher je nach der Höhe des Epithels bei den Körperkontraktionen ausgezogen oder verkürzt. Bei Trachymedusen ist der Stiel in mehrere Fortsätze gespalten. Die ovalen, birnförmigen oder länglichen Kapseln haben eine Länge von einigen Mikromillimetern bis höchstens 1 mm. Sie bestehen aus einer dicken Wand und einer dünnen Innenhaut, welche sich in den eingestülpten und spiralig aufgerollten Nesselfaden fortsetzt. An dem nach außen gekehrten Entladungspol wird die Kapsel von einem Deckel geschlossen, der vor der Explosion zuerst aufspringt, worauf sich der Faden blitzschnell nach außen umstülpt. Der Faden ist ein hohler Schlauch, welcher am freien Ende mit einer Oeffnung abschließt und dessen Wand von feinen Poren durchsetzt ist. Er ist entweder überall gleich breit (**136** *b*) oder er erweitert sich an seiner Basis zu einem mit Borsten oder Härchen besetzten „Achsen- oder Halsstück". Bei den höchstentwickelten Nesselzellen kommen um die Kapsel herum zarte Fäden vor, welche als Muskeln gedeutet werden (**136** *g*) und die entweder in der Längsrichtung oder quer verlaufen; außerdem nicht selten ein Fadenknäul (*L*), welcher die ausgeschleuderte Kapsel festhält und so das Beutetier an dem Tentakel verankert. Dieser Faden setzt sich basalwärts in den Stiel der Zelle fort und durchzieht diesen als Stütze. Es ist eine noch ungeklärte Frage, welche mechanischen Kräfte bei der Entladung tätig sind. Sie erfolgt normalerweise nur nach Reizung des Cnidocils, nicht auf Grund von innen kommender Reize, denn die Nesselzelle scheint nicht in Verbindung mit den Ganglienzellen zu entstehen. Die Reizung hat wahrscheinlich zur Folge, daß Flüssigkeit aus der Nesselzelle, vielleicht auch

von außen durch Sprengung des Deckels in die Kapsel eindringt und hier eine Quellung eines Kolloids hervorruft, welches in Spiralen die Innenseite des ruhenden Fadens bedeckt und diesen bei der Quellung ausstülpt, wobei die umgebenden Muskelfäden gleichzeitig einen Druck auf die Kapsel ausüben. Möglicherweise leiten sie auch den Quellungsdruck gegen das Vorderende der Kapsel und verhindern, daß die Kapsel an irgendeiner andern Stelle platzt, denn die zum Umstülpen und Herausschleudern des Fadens nötige Kraft muß sehr groß sein. Auch die Elastizität der Kapselwandung muß bei der Explosion eine Rolle spielen, denn diese wird hierbei kürzer. Jede Kapsel kann nur einmal gebraucht werden, und nach der Entladung degeneriert die zugehörige Zelle.

Fast immer sind mehrere Sorten von Nesselkapseln für verschiedene Zwecke vorhanden, wie schon für die Actinien angedeutet wurde. Bei *Hydra* und vielen anderen Hohltieren sind folgende drei Sorten zu unterscheiden:

1. Schuß- oder Stilettkapseln (**136** *e, g*), welche mit den großen Borsten die Haut des Gegners zuerst anbohren und dann den Schlauch in sie mehr oder weniger weit hineintreiben, so daß das Gift der Kapsel gut eindringen kann. Selbst dünne Chitinpanzer können von ihnen durchschlagen werden. Sie dienen hauptsächlich zum Angriff auf glatte Körperoberflächen. Die großen birnförmigen Kapseln von *Hydra* gehören hierher.

2. Wickelkapseln, deren Fäden sich um Borsten des Gegners herumwickeln. Hierher die kleinen birnförmigen Kapseln von *Hydra*.

3. Klebkapseln, welche durch ein klebriges Sekret oder durch Verschleimen des Fadens die Beute festhalten oder zum Ankleben der Tentakeln benutzt werden. Hierher die großen und kleinen zylindrischen Kapseln mit einem Faden ohne Halsstück.

Die Wirkung der Schußkapseln ist bei großen Siphonophoren (*Physalia, Halistemma*), bei Milleporiden („Feuerkorallen") und einzelnen großen Medusen so stark, daß ein Mensch fast ohnmächtig werden kann. In den meisten Fällen aber kann man selbst große Quallen und Hydroidenstöcke ganz ruhig anfassen. Das Gift wird als Hypnotoxin bezeichnet, weil es die Beutetiere lähmt, und, in Tauben eingespritzt, diese zunächst in tiefen Schlaf versetzt und dann tötet. Hydren vermögen sogar kleine Forellen von 3—4 cm Länge zu töten. Die chemische Zusammensetzung des Giftes ist nicht bekannt.

Die reifen Nesselkapseln finden sich fast nur im Ektoderm, und zwar besonders an den Tentakeln und in der Umgebung des Mundes, weniger zahlreich an den Seitenwänden der Polypen und an der Schirmoberfläche und dem Mundschlauch der Medusen. Sie fehlen an dem von Periderm bedeckten Stiele der Polypen. Sehr häufig sitzen sie in großer Zahl als sog. Nesselbatterien dicht beieinander und springen dann als Knöpfe oder Streifen vor. Bei manchen koloniebildenden Arten sind besondere Verteidigungstiere (**127** *t*, **128** *sp*) ohne Mundöffnung mit zahlreichen Nesselknöpfen vorhanden. Bei den Anthozoen treffen wir die Nesselkapseln auch im Schlundrohr an und ferner auf den Mesenterialfäden und den Akontien, zwei Bildungen, die wahrscheinlich ektodermalen Ursprungs sind. Es scheint also, daß die Kapseln nur vorübergehend auf der Wanderung dem Entoderm eingelagert sind. Die Nesselzellen gehen hervor aus subepithelialen Ektodermzellen gewisser Körperregionen, welche weit abliegen von den

Verbrauchsstätten. Die noch unreifen Nesselzellen müssen also von ihrer Bildungsstätte fortwandern, wobei sie sich mit kurzen stumpfen Pseudopodien des basalen Zellenendes längs der Stützlamelle durch die Zellen hindurchschieben. Bei *Hydra* entstehen die Zellen im Mauerblatt, bei den Hydropolypen an den von Periderm bedeckten Stielen und Wurzeln, bei Siphonophoren in den „Basalwülsten" der Freßpolypen, bei Leptomedusen am Schirmrand oder Magenstiel, bei Antho- und Trachymedusen sogar im Entoderm der Mundgegend. Die Bildung der Nesselzellen erfolgt also fast immer an solchen Körperstellen, die nicht so leicht abgefressen oder abgerissen werden können, wie die Tentakeln oder die Mundregion. Wir haben es hier mit einer sekundär entstandenen Anpassung zu tun, welche die Neubildung dieser Schutzwaffen auch an stark verletzten oder in Regeneration befindlichen Tieren gestattet. Bei den Tubularien schlagen die Zellen einen möglichst praktischen Weg ein, indem sie aus dem Ektoderm des Stiels zunächst in das Entoderm und den Gastralkanal wandern, dann in diesem zum Magen des Polypen gelangen und von hier durch das Entoderm hindurch zum Ektoderm der Tentakeln kriechen. An den Bildungsstätten legt sich die Kapsel in den Zellen zunächst als eine Vakuole an, deren Wand sich verdickt, während im Innern eine körnige Masse auftritt. Dann entsteht außerhalb der Kapsel an deren distalem Pole ein hin und her gewundener „Außenschlauch", welcher große Aehnlichkeit mit dem späteren Nesselfaden hat, aber doch nur ein Saftkanal sein kann, welcher der Kapsel das nötige Bildungsmaterial zuführt, denn eine Einstülpung des Außenschlauchs ist nicht beobachtet worden. Es bildet sich vielmehr darauf der Faden in der Kapsel, der seine letzte Ausbildung während der Wanderung der Nesselzelle erfährt.

Die Nesselkapseln werden merkwürdigerweise von einigen ganz anderen Tieren als Waffen benutzt (Cleptocniden). Wenn der Strudelwurm *Microstomum lineare* Hydren oder *Cordilophora lacustris* frißt, so werden die Nesselkapseln nicht verdaut, sondern gelangen unter das Ektoderm des Wurms und können hier nach Reizung explodieren. Dasselbe gilt für manche marine Turbellarien. Die Aeolidier unter den Nacktschnecken haben an den Enden ihrer Rückenanhänge sogar sog. „Nesselsäcke", d. h. Erweiterungen der Darmäste, welche mit Nesselkapseln gefüllt sind, die dem Angreifer entgegengeschleudert werden.

Echinodermen.

Bei den Echinodermen ist das Corium (**134**) der Hauptbestandteil der Haut, welcher zugleich die Skelettsubstanzen umschließt, und das niedrige Flimmerepithel tritt dagegen ganz zurück; so erklärt es sich, daß bei Ophiuren, mit Ausnahme der Euryaliden, und bei Crinoiden auf der Apicalseite der Scheibe und Arme das Epithel sehr niedrig wird und keine Zellgrenzen mehr erkennen läßt und die Skelettmasse fast bis zur Oberfläche vordringt. Es kann sogar bei alten Tieren vorkommen, daß stellenweise das Epithel verdrängt wird. Solche Veränderungen kommen dadurch zustande, daß das Bindegewebe bei Fehlen der Basalmembran sich zwischen die Epidermiszellen schiebt, ein Prozeß, dessen erste Anfänge bei Hirudineen, manchen Mollusken u. a. zu beobachten ist.

Im übrigen zeigt die Haut der Echinodermen eine charakteristische Schichtung aus Epidermis, dreiteiligem Corium und Peritoneum, welche

besonders deutlich an den Holothurien zutage tritt (**133**). Zu äußerst die nicht selten flimmernde Epidermis, dann eine dicke, stark verkalkte Coriumschicht, welche aus dem äußeren Mesoderm hervorgeht, darauf eine zarte, aus dem Blastocöl hervorgehende Bindegewebslage mit vielen leukozytenreichen Schizocöllakunen, sodann eine muskulöse Bindegewebsschicht, welche aus dem inneren Mesodermblatt hervorgeht und ebenfalls Kalkkörper enthalten kann, und endlich das Cölomepithel (Peritoneum). Die Muskulatur besteht aus Ringfasern und längs der Radien (**373**) aus Längsfasern. Bei den Klassen mit festem oder wenig beweglichem Skelett [Seeigel (**134**), Ophiuren, Seelilien] tritt sie stark zurück und beschränkt sich auf die Bewegung von Stacheln, Wirbeln und anderen Skelettelementen (**372**, *13*, *16*). Die Muskulatur und die Wassergefäßkanäle gehören immer zur inneren Coriumschicht, das Nervensystem zur mittleren, lakunösen, die Skeletteile überwiegend zur äußeren; aus der inneren gehen hervor die Ambulacralia der Seesterne, der Kauapparat der Echiniden, die Wirbel der Ophiuren (**372**, *15*) und Crinoiden (**371**). In den letzteren beiden Klassen besteht fast der ganze Arm aus Corium.

Turbellarien.

Die Oberhaut der Strudelwürmer mit ihren flimmernden Deckzellen, Drüsen- und Sinneszellen interessiert uns hier nur wegen der meist in sehr großer Menge, namentlich auf der Rückenseite, vorkommenden stabförmigen Körperchen (Rhabdoiden). Sie werden als Rhabditen (gleichmäßig lichtbrechend), Pseudorhabditen (granuliert) und Rhammiten (feinkörnige Innensubstanz mit heller Rinde) unterschieden. Sie liegen bei den Polycladen büschelweise in den Epidermiszellen, bei den Tricladen (**137**) und Rhabdocölen außerdem in gewissen Parenchymzellen unter der Haut. Sie haben die Form von geraden oder gebogenen Stäbchen, die häufig an dem einen Ende spitz auslaufen und werden als feste Sekrete (Morphite) aufgefaßt. Sie werden aus den Zellen nach außen gestoßen und verwandeln sich dann in dem umgebenden Wasser in Schleim, welcher eine schützende Hülle bildet, vielleicht auch giftige Eigenschaften hat oder beim Festhalten der Nahrung mitwirkt. Bei einigen Arten kommen größere mehr spindelförmige Sagittocysten vor mit einer Nadel im Innern, die ausgestoßen werden kann. Rhabditen besitzen auch einige Nemertinen und die auf Süßwasserdecapoden lebenden Temnocephalen, welche als eine Uebergangsgruppe von den Strudelwürmern zu den Trematoden aufgefaßt werden. Ihre Epidermis (**138**) hat die Cilien verloren, was auch bei einzelnen parasitischen Strudelwürmern beobachtet wird, und die Zellen sind zu einem von vielen Vakuolen und Spalten durchzogenen Symplasma verschmolzen, das außen eine Cuticula trägt. Im Parenchym liegen große Drüsenzellen (*hdr*), deren mehrfache Ausläufer sich durch die Epidermis hindurch bis zur Oberfläche verfolgen lassen, die sie vermutlich mit Schleim überziehen. Da das Epithel des Pharynx ebenso wie die Epidermis ektodermalen Ursprungs ist, so sei auf die merkwürdigen Verhältnisse des Tricladenschlundkopfes (**139**) verwiesen als Beispiel eines eingesenkten Epithels, wie es auch sonst bei Strudelwürmern beobachtet wird; die Zellgrenzen, eine zarte Cuticula und die Cilien sind noch vorhanden, aber Kerne scheinen zu fehlen, da sie auf langen Ausläufern der Zelle tief ins Parenchym gewandert sind, ähnlich wie bei flaschenförmigen Drüsenzellen.

Die noch eigenartigeren Verhältnisse bei **Trematoden** und **Cestoden** (**140**) haben zu vielen Diskussionen Anlaß gegeben. Zu äußerst wird der Körper begrenzt von einer dicken Cuticula, der sog. Hautschicht,

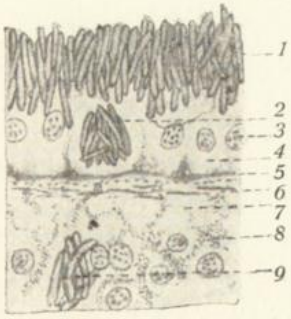


Fig. **137**.

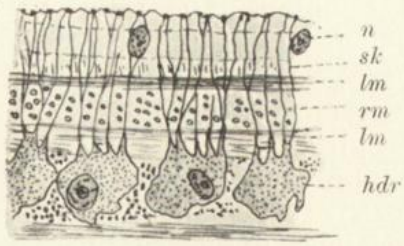


Fig. **138**.

Fig. **137**. Querschnitt durch die Haut einer Triclade (*Procerodes*) nach WILHELMI *1* Rhabditen im distalen Teil der Zellen, *2* Reserverhabditen, *3* Kerne des dorsalen Epithels (*4*), *5* Basalmembran, *6* Hautmuskeln, *7* Parenchym, *8* Pigmentkörner *9* Parenchymatische Rhabditenbündel.

Fig. **138**. Schnitt durch die Haut von *Temnocephala* nach WACKE. *hdr* in die Tiefe gesunkene Drüsenzellen, *lm* Längsmuskeln, *n* Kerne des epithelialen Syncytiums, *rm* Ringmuskeln, *sk* Sekretkanäle der Drüsenzellen.

unter der aber kein Epithel liegt, sondern eine zweite (manchmal auch fehlende) Membran, die sog. Basalmembran, an die sich Muskeln und Parenchym anschließen. Noch weiter nach innen folgen Zellen (**140**, bei 4), welche bei Trematoden in verschiedenen Höhen locker nebeneinanderliegen, während sie bei Cestoden meist viel dichter, epithelartig, aneinanderschließen. Diese Subcuticularzellen setzen sich mit mehreren Ausläufern bis zur Innenseite der Cuticula fort, die sie in demselben Maße aufbauen, als die Oberfläche sich abnutzt. Ich halte sie mit Looss und PRATT für drüsige Parenchymzellen ähnlich wie bei *Temnocephala*, welche die Cuticula ausscheiden, nachdem das bei Larven vorhandene echte Epithel abgeworfen worden ist. Die Cuticula und die Basalmembran sind also Produkte des Parenchyms; wenn bei den monogenetischen Trematoden und manchen digenetischen diese Drüsenzellen fehlen und trotzdem eine Cuticula vorhanden ist, so wird sie von den gewöhnlichen Parenchymzellen erzeugt. Man hat diese Drüsenzellen als in die Tiefe gewanderte Epidermiszellen gedeutet, wogegen aber spricht, daß eine solche Einsenkung nie beobachtet worden ist, und daß die Cuticula nicht den geschichteten Bau einer echten Cuticula hat, sondern häufig eine Struktur von Fasern aufweist, die sich bis in die Parenchymzellen verfolgen lassen. In der Jugend

Fig. **139**. Eingesenkte Epithelzellen aus dem Pharynx der Triclade *Gunda ulvae* nach JANDER.

ist stets eine echte Epidermis vorhanden, die bei Miracidien und *Bothriocephalus*-Larven auch noch das Flimmerkleid der Strudelwürmer aufweist. Dann wird später dieses Epithel abgeworfen und gleichzeitig vom Parenchym eine Cuticula gebildet. Dieser Prozeß ist eine Anpassung an den Parasitismus und ersetzt das zarte Epithel durch eine derbe Membran. Die Häutung erfolgt bei Trematoden bald auf dem Stadium des Miracidiums, bald bei der Redie oder der Cercarie. Bei dem in *Cyclops* schmarotzenden *Apoblema* (*Distomum*) *appendiculatum* trägt der ein- und ausstülpbare Anhang des Hinterendes noch ein deutliches Epithel und darunter eine Cuticula, während der ganze übrige Körper nur mit letzterer bekleidet ist. Statt einer echten Häutung finden wir bei manchen Trematoden, daß die Epidermis degeneriert; dann bleiben die Kerne häufig noch lange erhalten und werden von der Sekretmasse der Cuticula umschlossen. So erklären sich die gar nicht seltenen Bilder, daß in der Cuticula ausgewachsener Trematoden vereinzelte Kerne liegen, was zu der irrigen Vorstellung geführt hat, daß die Cuticula ein metamorphosiertes Epithel sei. Bei den Tänien verwandelt sich das Ektoderm der *Oncosphaera* in eine feste aus Stäbchen gebildete Schale, während bei *Bothriocephalus* das Wimperkleid (**141**) abgeworfen wird. Bei manchen Cestoden soll das Epithel überhaupt nicht mehr auftreten. Nach Mingazzini soll bei den reifen Bandwürmern die äußerste Schicht der Cuticula so entstehen, daß Bestandteile der umgebenden Nahrung in sie verarbeitet werden.

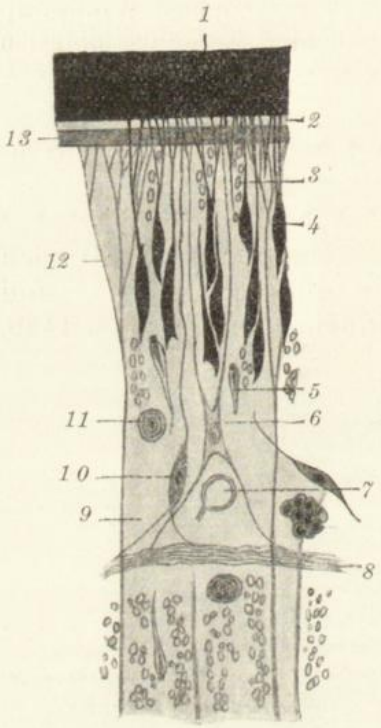


Fig. **140**. Querschnitt durch die Haut eines Bandwurms (*Ligula*) nach Blochmann, 1 Cuticula. 2 Subcuticulare Basalmembran. 3 Längsmuskeln. 4 Eingesenkte Epithelzellen nach Blochmannscher Auffassung. 5 Wimpertrichter der Nierenkanäle (7). 6 Muskelbildungszelle. 8 Nervenfasern. 9 Parenchym. 10 Sinneszelle. 11 Kalkkörperchen. 12 Dorsoventrale Muskeln. 13 Ringmuskeln.

Zusammenfassung. Saug- und Bandwürmer besitzen nur auf frühen Jugendstadien eine Epidermis. Später wird diese abgeworfen, und der Körper bedeckt sich mit einer vom Parenchym ausgeschiedenen sog. Cuticula, welche aber weder nach ihrem Bau noch nach ihrer Entstehung diese Bezeichnung verdient. An ihrer Bildung sind sehr häufig bei Trematoden und immer bei Cestoden drüsige Parenchymzellen, die sog. Subcuticularzellen beteiligt. Unter der Cuticula kann in derselben Weise eine sog. Basalmembran auftreten. Die erwachsenen Individuen haben also im morphologischen Sinne überhaupt keine Haut. Die Subcuticularzellen sind nach Bau und Entstehung Parenchymzellen und keine eingewanderten Derivate der Epidermis.

Nematoden.

Die Haut der Rundwürmer zeigt manche Besonderheiten durch Ausbildung einer enorm dicken Cuticula, wobei die Epidermiszellen

allmählich aufgebraucht und zu einem dünnen Symplasma (Syncytium), der sog. Subcuticula oder Hypodermis, rückgebildet werden. Gleichzeitig können besondere Median- und Seitenlinien zur Ausbildung kommen, in denen sich das Syncytium sehr verdickt. Bei *Gordius* haben die parasitisch in Insekten lebenden Jugendformen noch hohe, deutlich gesonderte Zellen, welche von Drüsenzellen durchsetzt und von einer zweischichtigen Cuticula bedeckt werden. Die äußere dünne Schicht ist lamellös, die innere dicke besteht aus senkrecht zur Oberfläche stehenden Fasern. Bei erwachsenen Tieren sind keine Zellgrenzen mehr zu erkennen, sondern man findet nur einzelne Kerne in einer dünnen Protoplasmaschicht. Seiten- und Medianlinien fehlen bei *Gordius*. Die innere Cuticularschicht baut sich aus Fasern auf, welche in Lamellen parallel zur Oberfläche angeordnet sind und sich dabei kreuzen, so daß in der Flächenansicht eine Wabenstruktur vorgetäuscht werden kann. Aehnlich bei *Paragordius* und *Nectonema*. Ich nehme an, daß bei diesen drei Gattungen die Fasern der inneren Cuticula durch Abscheidung oder durch kolloidale Ausfällung, nicht durch Umwandlung des Protoplasmas hervorgehen, obwohl die Zellen hierbei

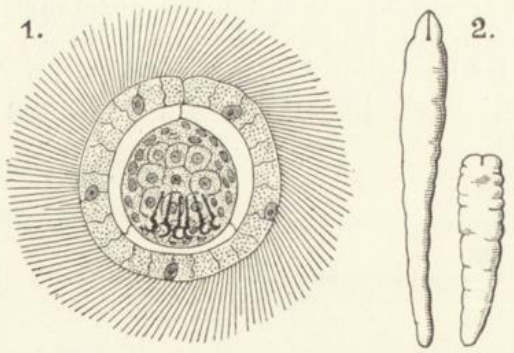


Fig. **141**. 1. Oncosphaera von *Bothriocephalus latus* mit äußerer ektodermaler Flimmerhülle. 2. Plerocercoide Finne aus dem Hecht in ausgestrecktem und zurückgezogenem Zustande. Aus Hertwig.

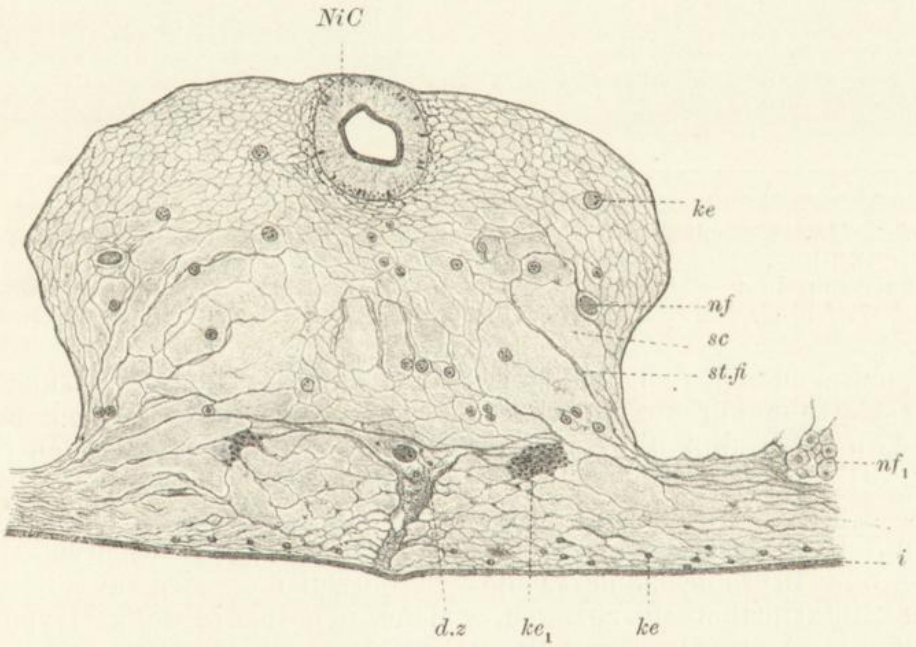


Fig. **142**. Querschnitt durch den Seitenwulst von *Ascaris megalocephala* nach Schneider. *d.z* mediale Zellenreihe, *i* innere Lage der Cuticula. *nf*, nf_1 Nervenfasern, *NiC* Nierenkanal, *sc* Syncytium mit den Kernen *ke*, *stfi* Stützfibrillen.

allmählich niedriger werden. Bei *Paragordius* ist an den beiden Körperpolen die Epidermis etwas erhöht. Bei den kleinen freilebenden Nematoden finden wir unter der dicken Cuticula acht Längsreihen von Zellen, eine dorsale, eine ventrale und drei laterale (**94** A). Sie springen nach

innen stark vor und bilden dadurch die Median- bzw. die Seitenwülste; die Außenzellen der letzteren breiten sich in dünner Schicht bis zu den Medianzellen aus und bedecken demnach fast die ganze Seitenwand. Man findet hier nirgends Kerne, da diese in den Seitenwülsten liegen, deren Zellenzahl häufig vermehrt ist. Bei *Anthraconema* soll die Subcuticula fehlen, was wohl so zu verstehen ist, daß die Ausbreitungen der lateralen Außenzellen sich im Alter rückbilden. Bei *Mermis* wandeln sie sich in zirkuläre Fasern um, so daß auch hier eine Hypodermis,

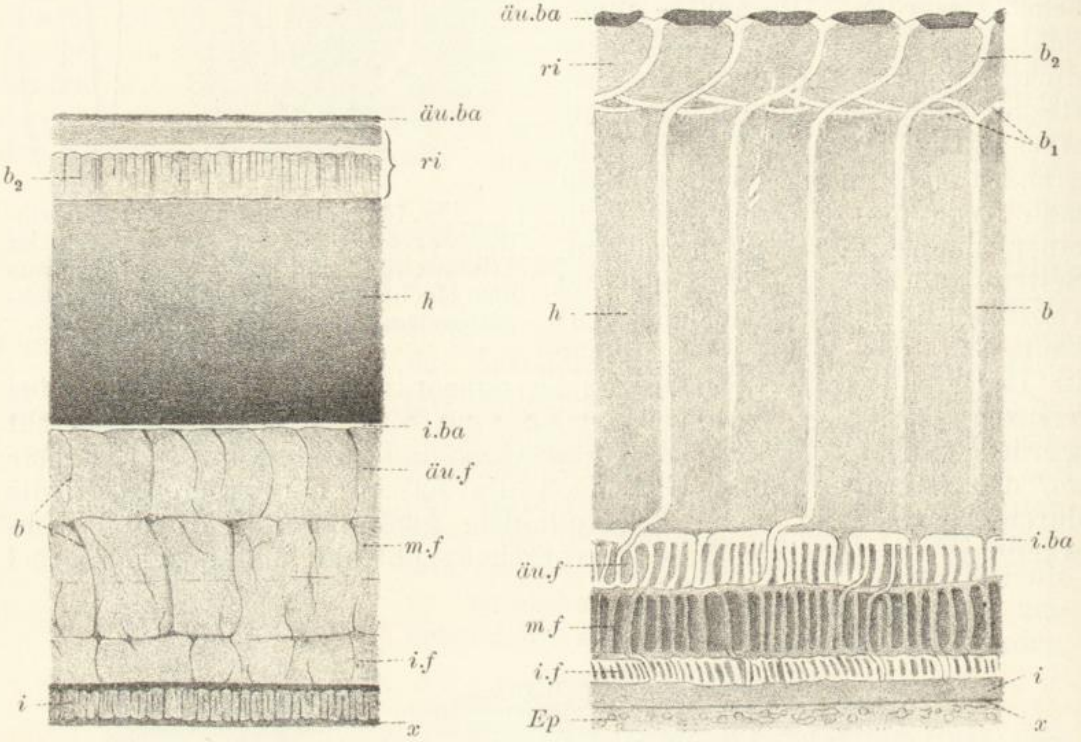


Fig. **143**. Cuticula von *Ascaris megalocephala*, A quer, B längsgeschnitten, nach SCHNEIDER. *äu.ba* äußere Bandschicht, *b*, b_1, b_2 Saftkanälchen (Fasern?), *Ep* Epidermissyncytium, *h* homogene Schicht, *i* innere Lage, *i.ba* innere Bandschicht, *i.f*, *m.f*, *äu.f* innere, mittlere, äußere Faserlage, *ri* Rindenschicht, *x* Grenzmembran.

abgesehen von den Längswülsten, fehlt. Der dorsale Längswulst ist in dieser Gattung nur am vorderen Körperende entwickelt. Bei den Ascariden (**142**) sind die Seitenwülste groß und umschließen den Nierenkanal. Die beiden Außenzellen verwandeln sich in ein Syncytium mit vielen Kernen, welches die mediale Zellenreihe (*d.x*) umgreift. Zu beiden Seiten dieser Reihe liegen kleine Kerne (ke_1) in dichten Gruppen. Die große Protoplasmamasse des Seitenwulstes wird außerdem von vielen Stützfibrillen durchzogen, welche sich in die dünne Hypodermis fortsetzen. Auch diese enthält viele Stützfasern und zerstreute kleine Kerne. Die Medianwülste sind kleiner als die seitlichen, aber ähnlich gebaut und umschließen Nervenfasern. Diese syncytiale Protoplasmaschicht sondert eine mächtige Cuticula aus, welche um so dicker ist und um so mehr Schichten aufweist, je größer die Arten sind. Bei *Ascaris megalocephala* aus dem Pferde wird sie über 40 μ dick und besteht aus mindestens acht Schichten (**143**). Helle Linien, welche die Cuticula senkrecht bis zur Oberfläche durchziehen, werden meist als Saftbahnen,

von Goldschmidt als Stützfasern gedeutet. Man wird annehmen dürfen, daß auch bei den Spulwürmern die Epidermis auf früheren Stadien aus getrennten Zellen besteht, welche sich später während der Ausscheidung der Cuticula in ein Syncytium verwandeln.

Eigentümlich verhält sich die Haut der Trichotracheliden an den sog. „Stäbchenfeldern". Viele stäbchenförmige Zellen erheben sich hier von der Hypodermis und durchsetzen die dicke Cuticula bis zur obersten Schicht, an der sie mit einem Knöpfchen enden. Vielleicht sind sie sensibel. Die Felder sind Verbreiterungen der Seitenwülste.

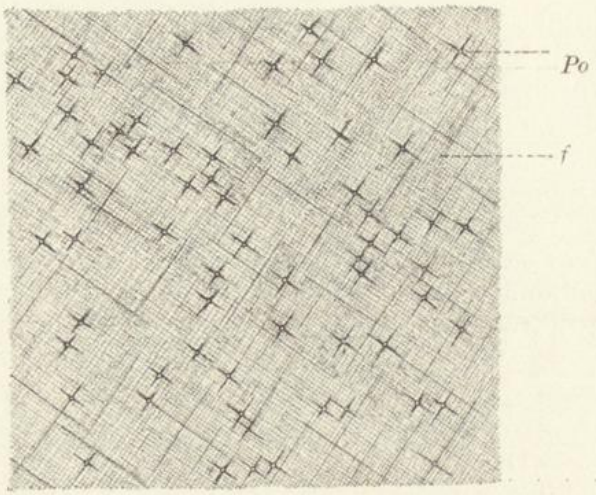


Fig. 144. Stück der abgezogenen Cuticula eines Regenwurms (*Eisenia*), nach Schneider. *f* Fibrillen, *Po* Drüsenporus.

Die dicke starre Cuticula der Nematoden hat zur Folge, daß der Körper sehr steif ist und nur pendelartige Bewegungen ausführen kann. Ganz dünne Arten (*Gordius*, *Mermis*) vermögen sich spiralig aufzurollen. Eine weitere Folge sind die während des Wachstums regelmäßig, meist viermal auftretenden Häutungen, wobei auch die Cuticula des Schlundes und der Kloake abgeworfen wird. Bei Rhabditiden kann die Cuticula des zweiten Stadiums eine Zeitlang als Cyste das Tier während einer Ruheperiode umhüllen.

Fig. 145 a.

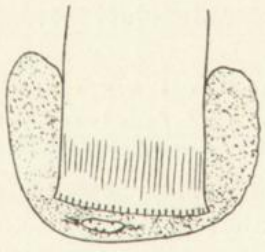


Fig. 145 b.

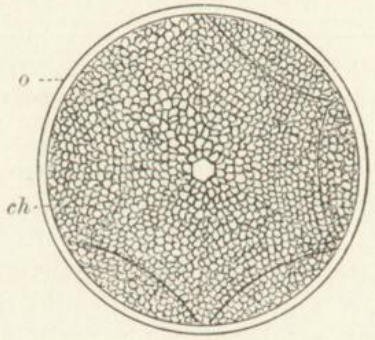


Fig. 146.

Fig. 145. *Lumbricus terrestris*, *a* eine junge Ersatzborste in ihrer noch geschlossenen Follikelröhre *b* die große Bildungszelle an der Basis einer jungen Borste. Nach Schepotieff.

Fig. 146. Querschnitt einer Borste des Ringelwurms *Flabelligera diplochaitus*, nach Günther. *ch* Chitinröhren, *o* Oberhäutchen.

Anneliden.

Die Epidermis besteht aus Deckzellen und Drüsenzellen; die ersteren sind distal faserig differenziert, und ihre Fasern setzen sich in die Cuticula fort. Die Drüsenzellen produzieren Schleim und sind im Clitellum der Regenwürmer mächtig entwickelt. Die Cuticula ist geschichtet, und jede Schicht besteht aus zarten homogenen Fibrillen, die

durch eine Kittsubstanz zusammengehalten werden. In Fig. **144** sind die Fasern hell, die Kittsubstanz dunkel gehalten. An den Poren der Drüsenzellen erweitern sich die Kittlinien und bilden dadurch ein Kreuz. Die Fasern verlaufen beim Regenwurm und manchen anderen Arten in zwei sich rechtwinklig schneidenden Systemen, die mit der Körperachse einen Winkel von 45 Grad bilden, was vermutlich so zu erklären ist, daß sie von zwei verschiedenen Serien von Zellen gebildet werden. Die Borsten entstehen in zunächst geschlossenen Follikelröhren (**145**), welche später nach außen durchbrechen und an ihrer Basis eine große Bildungszelle aufweisen; es scheint, daß auch die übrigen Zellen der Röhre die Borste durch Auflagerung eines Oberhäutchens (**146**) verstärken. Die Borste selbst besteht aus auf dem Querschnitt sechseckigen Chitinröhren, die von innen nach außen dünner werden und in Festigkeitskurven angeordnet sind. Bei *Nereis* und Verwandten finden sich Borsten mit festem Mantel und zentralen geldrollenartig übereinanderliegenden Hohlräumen, deren dünne Wände die Borste quergestreift erscheinen lassen.

Arthropoden.

Das Integument der Gliederfüßer ist von besonderem Interesse, weil es durch Ausbildung eines **Chitinpanzers** die mannigfachsten Funktionen übernimmt; es dient als Außenskelett zum Schutz des Körpers, ist Träger der Farben, ermöglicht die Bildung von Beinen und Flügeln, die uns hier zum erstenmal in der Tierskala entgegentreten, gewährt den Muskeln eine feste Anheftungsstelle und liefert in Form von Haaren, Dornen, Schuppen, Krallen und Skulpturen eine Fülle von Anpassungen oder indifferenten Artmerkmalen. Indem sich die Chitinmasse nach innen in die Leibeshöhle fortsetzt, entstehen sog. Apodemen zur Anheftung von Muskeln, oder zur Umhüllung des Bauchmarks (*Astacus*). Um den Körper beweglich zu machen, findet sich das Chitin in jedem Segment in Gestalt eines derben Ringes, welcher aus 2 oder mehreren Stücken zusammengesetzt ist. Diese Ringe sind durch biegsame Gelenkhäute mit einer meist viel dünneren Chitindecke verbunden.

Das Chitin hat die Zusammensetzung $C^{32}H^{54}N^4O^{21}$. Es ist ausgezeichnet durch eine sehr große Widerstandsfähigkeit gegen Druck und Stoß und gegen Lösungen von KOH und dünnen Säuren. Es löst sich hingegen leicht in kalter konz. H^2SO^4 und HCl; mit J färbt es sich braun oder braunrot, wird aber bei Zusatz von Schwefelsäure nicht blau wie Cellulose. Wie die letztere Substanz in hohem Maße für das Pflanzenreich charakteristisch ist, so gilt das für das Chitin bezüglich des Tierreichs. Nur in der Zellmembran gewisser Pilze ist Chitin nachgewiesen worden. Bei den Wirbellosen ist das Chitin weit verbreitet: in geringer Menge im Skelett der Hornschwämme, reichlich im Periderm der Polypen, ferner in den Borsten der Ringelwürmer und in der Cuticula der Blutegel; bei Schnecken kommt es vor in der Radula, im Kiefer und zuweilen auch im Deckel; bei Muscheln in sehr geringer Menge in der Schale, bei Tintenfischen in der Schale und Radula, im Kiefer und zuweilen auch im Darm. Endlich bei den Arthropoden bildet es überall die Cuticula der Haut, der Geschlechtswege und des Darms, fehlt aber in den Eischalen.

Die Struktur des Chitins ist bei allen Arthropoden im wesent-

lichen die gleiche. Sie erscheint bei Anwendung starker Vergrößerungen zuweilen homogen, meist zusammengesetzt aus fibrillären Schichten und nicht selten bei Anwendung stärkster Systeme von wabigem Bau. Einen homogenen Eindruck machen in der Regel nur sehr dünne Chitindecken, wie sie in den Flügeln der Bienen, Fliegen und anderer Insekten und in der Haut kleiner Maden vorkommen. Sobald das Chitin dicker wird, kann man in der Regel eine besondere „Außenlage“ oder „Emailschicht“ (**64** *h* bei *α*) und darunter eine Anzahl von horizontalen Schichten erkennen. Die Außenlage ist bei Insekten Träger des dunklen Pigments und läßt bei Flächenansicht häufig eine polygonale Felderung erkennen, welche den Matrixzellen entspricht. Sie kann auch wabig gebaut sein oder bei metallisch glänzenden Hautdecken eine senkrechte Stäbchenstruktur aufweisen. Sie ist durch Ausbildung von Leisten oder Vertiefungen der Sitz der verschiedensten Skulpturen und oft besonders fest, so daß sie durch kochende HCl nicht gelöst wird.

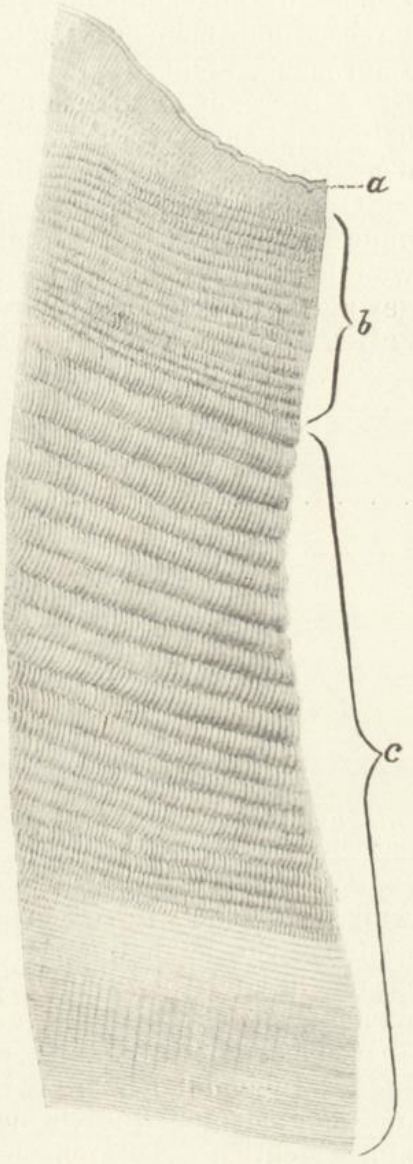


Fig. **147**. Vertikalschnitt durch den entkalkten Brustpanzers des Hummers nach TULLBERG mit homogener Außenlage *a*, der Pigmentschicht *b* und der Hauptschicht *c*, welche nach innen zu zarter und weniger kalkreich wird.

Die nun folgenden dünnen Lagen zerfallen meist in zwei oder mehrere Schichten, welche sich oft verschieden färben. So finden wir bei den dekapoden Krebsen zunächst eine Pigmentschicht (**147** *b*) mit einem bläulichen, beim Kochen und in Säuren rotwerdenden Farbstoff (Carotin). Die Lagen der Pigmentschicht und der darauffolgenden Hauptschicht (**147** *c*) sind ebenso wie die Schichten der Insekten zusammengesetzt aus parallelen Fibrillen, welche sich kreuzen, und zwar in benachbarten Lagen fast rechtwinkelig. Der ganze Panzer mit Ausnahme der Außenlage ist ferner durchsetzt von dichtstehenden vertikalen Linien, welche, wie es scheint, sehr verschiedener Natur sind; die ganz zarten werden wohl gebildet durch die Kittsubstanz der Fibrillen. Andere entstehen dadurch, daß die Matrixzellen zarte Ausläufer bilden, zwischen denen die Ausscheidung des Chitins erfolgt (**148**). Diese Ausläufer können später zu Fasern werden. Endlich finden sich Porenkanäle, welche die horizontalen Schichten durchsetzen, indem die Fibrillen in Spalten auseinanderweichen. Solche Spalten geben dann, wie beim Regenwurm (**144**), in der Flächenansicht das Bild eines Kreuzes, da die Fibrillen sich schneiden. Solche Kanäle führen in vielen Fällen in Haare hinein und sind mit Protoplasma erfüllt (**64** *h*) oder sie dienen als die Ausführgänge von Drüsenzellen oder sie sind leer,

indem vermutlich der Fortsatz der Zelle sich rückgebildet hat. Sie dürften dann im Dienste der Hautatmung stehen. Die Ursache der Fibrillenkreuzung bedarf noch der Aufklärung. Nach KAPZOV sollen die hexagonalen Zellen die Fibrillen abwechselnd parallel zu ihren verschiedenen Seiten ausscheiden, weshalb sie sich ungefähr im Winkel von 60° kreuzen. Vielleicht handelt es sich aber um verschiedene Zellen, die nacheinander in Tätigkeit treten. Die Haut der höheren Krebse und mancher Diplopoden ist sehr hart durch Einlagerung von amorphem, nicht doppelt brechenden $CaCO^3$, welcher so fein verteilt ist, daß er auf Schliffen nicht erkannt werden kann. Bei *Astacus* enthält der Panzer 40 Proz. organische Substanz, 47 Proz. $CaCO^3$, außerdem geringe Mengen von Calciumphosphat, $MgCO^3$, $CaSO^4$, Al^2O^3, Fe^2O^3 und Wasser. Gleich nach der Häutung ist der Panzer weich, ohne Kalk. Er wird erst allmählich vom Blute aus mit Kalk infiltriert, wahrscheinlich mit Hilfe der Porenkanäle. Im Blute lassen sich sehr geringe Mengen von Kalk (0,099 Proz.) nachweisen. Die **Epidermiszellen** der Arthropoden werden häufig als Hypodermis bezeichnet,

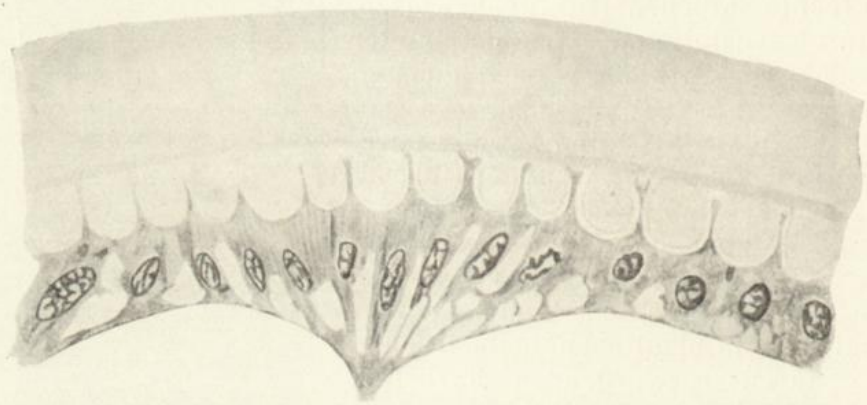


Fig. 148. Bildung des Chitins unter der Außenlage bei einem Goldkäfer (*Cetonia*) nach KAPZOV.

weil ihre Höhe oft so gering ist, daß die Haut fast nur aus dem Chitin besteht. Sie kann unter Umständen $^1/_{20}$ oder noch weniger der letzteren betragen und bis auf 1 μ Dicke heraksinken. In anderen Fällen, namentlich bei dickhäutigen Larven und im Darm, sind die Zellen aber umgekehrt höher als die Cuticula. Im allgemeinen sind die Zellen in der Jugend hochzylindrisch, und je mehr Chitinlagen sie absondern, um so niedriger werden sie, bis sie schließlich zu einem platten Epithel ohne sichtbare Zellgrenzen werden (**64***h*). Die Zellen brauchen sich also allmählich mehr oder weniger auf. Dies kann so weit gehen, daß sie in den Flügeln und Schuppen der Schmetterlinge und bei manchen anderen Insekten vollständig eintrocknen oder degenerieren. Sind die Zellen hoch, so scheiden sie nach innen eine Basalmembran aus. Wo sich Muskeln an das Chitinskelett ansetzen, sind die Zellen fast immer streifig differenziert, und die Basalmembran ist verdickt. Die Muskelfibrillen enden an der letzteren, obwohl es manchmal so scheint, als ob sie direkt in die Stützfibrillen der Zelle übergingen und sich bis zur Cuticula fortsetzten (**64***n*).

Bezüglich des Modus der **Ausscheidung** stehen sich zwei Auffassungen gegenüber. Nach der einen soll das Chitin ein zunächst flüssiges Sekret, nach der anderen ein Umwandlungsprodukt des Proto-

plasmas sein. Die Beobachtung, daß das Chitin in vielen Fällen zuerst als ein Tropfen zwischen den distalen Verlängerungen des Protoplasmas auftritt (**148**), läßt sich kaum anders als Sekretion deuten. Desgleichen ist die Bildung von Fibrillen als eine kolloidale Ausfällung zu verstehen, und die Wabenstruktur ist eine bekannte Erscheinung in eben solchen Lösungen. Holmgren hat die Stäbchenstruktur der Außenlage mit Rücksicht auf die Basalkörner (**64** *l*) als verklebte Cilien aufgefaßt, aber es handelt sich hier wohl nicht um echte Zentralkörper, sondern um eine sich stark färbende Kittsubstanz zwischen den Chitinsäulen. So kann die Umwandlungstheorie zurzeit als widerlegt gelten, was nicht ausschließt, daß Protoplasmafäden sich unter Umständen mit Chitin imprägnieren können.

Häutung. Da der starre Chitinpanzer sich mit zunehmender Körpergröße nicht auszudehnen vermag, so muß er von Zeit zu Zeit durch eine Häutung abgeworfen werden, so lange das Wachstum anhält. Da dieses besonders in der Jugend erfolgt, so finden in dieser Periode die meisten Häutungen statt. Der Flußkrebs wirft in den ersten 2 Jahren 2—3mal jährlich den Panzer ab, später nur einmal. Der Hummer macht in den ersten 2 Jahren sogar 7—8 Häutungen jährlich durch, später viel weniger. Der amerikanische Hummer setzt alle 2 Jahre Eier ab, die er 10—11 Monate mit sich herumträgt. Da er sich während dieser Zeit nicht häutet, so erfolgt auch das Abwerfen der alten Schale ungefähr alle 2 Jahre. Durch die Häutungen wird nicht nur das Außenskelett mitsamt den ihm anhaftenden Apodemen und harten Sehnen abgeworfen, sondern auch die Auskleidung des Darms und der Geschlechtswege. Daher bedeuten die Häutungen kritische Perioden im Leben des Individuums, bei denen schwächliche Exemplare häufig eine Extremität einbüßen oder deformieren und kränkliche Tiere nicht selten zugrunde gehen, weil ihnen die Kraft fehlt, sich von der alten Hülle zu befreien. Der Vorgang verläuft bei den Arthropoden im wesentlichen stets in der gleichen Weise. Indem die inneren Organe und die Hypodermis größer werden, löst sich die letztere vom Chitin und sondert zunächst eine durchsichtige Membran ab (**149** *c*), die sog. „plasmatische Schicht“, welche Zellabdrücke erkennen läßt und daher von der Hypodermis irgendwie gebildet sein muß. Darauf schwitzt die Haut die sog. Exuvialflüssigkeit aus und hebt dadurch den alten Panzer ab. Die Zellen bilden nun in den meisten Fällen zarte Fortsätze, die sog. Häutungshaare, und unter diesen die neue Cuticula (**149** *b'*). Durch Druck von innen wird der alte Panzer gesprengt und abgeworfen. Die Bedeutung der Härchen ist noch unklar. Eine mechanische Rolle bei der Abhebung des Chitins kann ihnen nicht gut zukommen. Zuweilen gehen aus ihnen später Oberflächenskulpturen hervor, aber auch dieser Umstand macht ihre weite Verbreitung nicht verständlich. Sie müssen wohl die Abscheidung der Exuvialflüssigkeit unterstützen, ähnlich wie in **148** die Zellfortsätze diejenige des Chitins. Die plasmatische Schicht hat schon Réaumur 1719 beim Flußkrebs beobachtet und als ein Hilfsmittel gedeutet, welches das Abwerfen des alten Panzers erleichtert. Jene Flüssigkeit hat nicht nur die Aufgabe, diesen abzuheben, sondern in manchen Fällen erweicht sie ihn auch und macht ihn dehnbarer. Bei den höheren Krebsen wird der alte Panzer ärmer an Kalksalzen, und beim Hummer wird im 3. und 4. Glied des Beins der großen Schere die Kalkmasse an einer Stelle aufgelöst und so ein großes dehnbares

Feld geschaffen, damit die riesige Muskelmasse durch die engen Basalglieder hindurchgezogen werden kann. Zu demselben Zwecke wird alles Blut aus diesen Muskeln vorher entfernt, so daß sie zu weichen dünnen Fäden werden. Auch bei den Diplopoden wird der Panzer vor dem Abwerfen durch jene Flüssigkeit kalkärmer, und bei der Larve von *Tenebrio molitor* wird sogar der innere Teil der Cuticula völlig aufgelöst. Viele Insektenlarven besitzen besondere Exuvialdrüsen (Versonsche Drüsen) zur Absonderung jener Flüssigkeit. Bei den Raupen liegen in jedem Brustsegment zwei Paare derselben, das

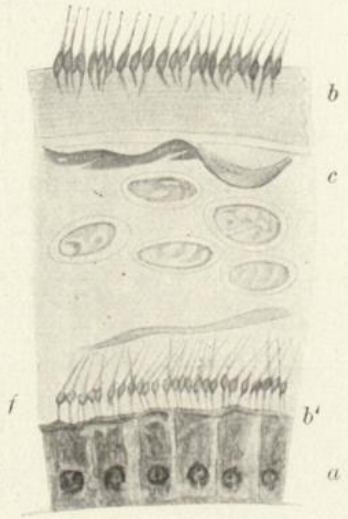


Fig. 149.

Fig. 150.

Fig. **149**. Querschnitt durch die Rückenhaut der Raupe von *Ocneria dispar* bei der vierten Häutung nach Plotnikow. *a* Epidermis, *b*, *b'* die alte und die neue Cuticula, *c* die „plasmatische" Schicht, von der ein Rest weiter nach innen liegt, *f* die Häutungshärchen. Unter *c* befindet sich die Exuvialflüssigkeit mit 5 Körpern, welche Plotnikow nicht näher bezeichnet. Ich halte sie für ausgewanderte Leukocyten.

Fig. **150**. Schnitt durch eine der Falten der Flügelanlage der Puppe von *Vanessa antiopa* nach Mayer.

obere Paar vor den Stigmen, das untere an der Basis der Füßchen. Die Abdominalsegmente haben nur ein Paar vor den Stigmen. Die Drüsen ragen weit in die Leibeshöhle hinein und bestehen aus einer hinteren großen Drüsenzelle mit langem gelappten Kern und zwei davor liegenden Zellen, welche den Ausführgang umschließen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß das Tier nicht durch die Häutung wächst, sondern daß diese erfolgt, weil der Körper sich vorher vergrößert hat. Gleich nach der Häutung dehnt sich die neue Haut aus und die Größenzunahme tritt dann deutlich hervor. Der Cephalothorax eines Hummers von 119 mm Länge maß gleich nach der Häutung 130 mm und blieb so bis zur nächsten Häutung. Die Häutung verläuft im einzelnen bei jeder Art oder Gruppe in besonderer Weise. Bei den Macruren tritt ein dorsaler Riß in der Gelenkhaut zwischen Schwanz und Brust ein. Das Tier legt sich auf die Seite, schüttelt die Beine von Zeit zu Zeit und zuckt krampfhaft mit den Muskeln. Indem der Schwanz gegen den Körper eingeschlagen wird,

schiebt sich erst der Vorderkörper, dann der Schwanz aus jener Oeffnung heraus. Dabei wird das Chitin des Magens aus dem Munde, dasjenige des Darms aus dem After herausgeworfen. Bei den Krabben wird zuerst der Hinterleib aus seiner Hülle herausgezogen und dann die dorsale Decke des Cephalothorax durch einen ringförmigen Riß abgehoben, wobei das Tier seine natürliche Stellung beibehält. *Asellus aquaticus* sprengt den Panzer ringförmig in der Mitte des Körpers und zieht zuerst die hintere, dann die vordere Körperhälfte heraus. Bei den Macruren geht der eigentlichen Häutung ein Vorstadium voraus

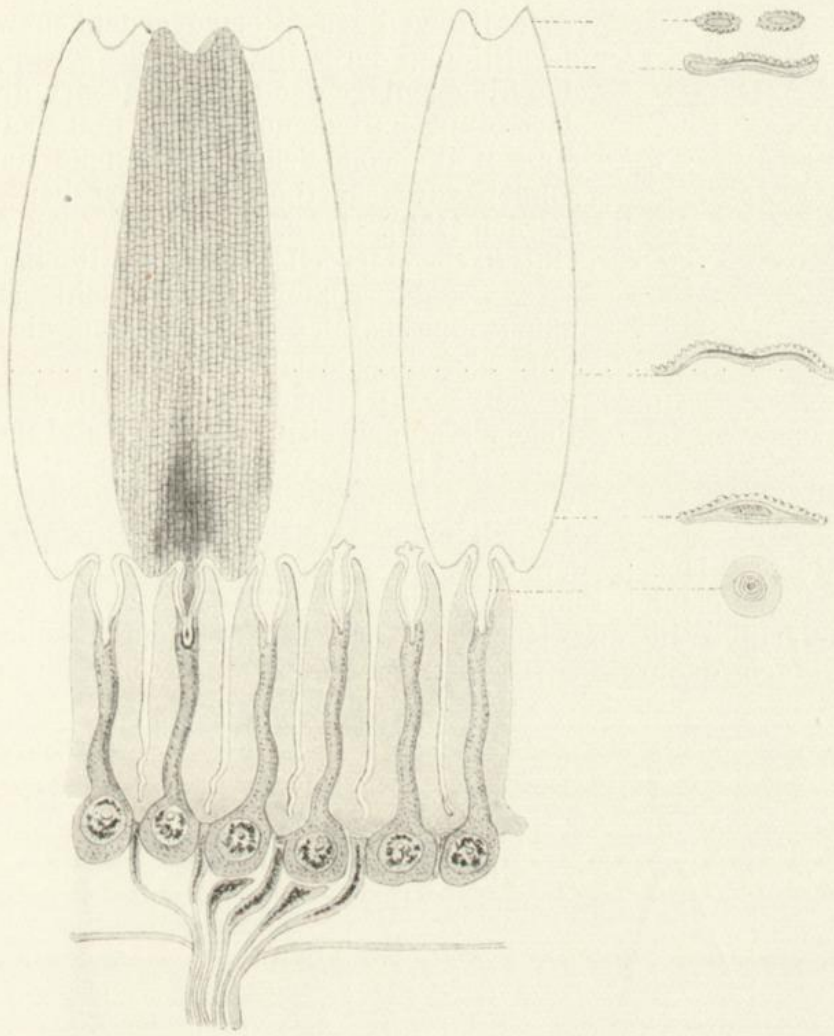


Fig. 151. Schnitt durch eine Schuppenreihe der Flügelanlage der Puppe von *Danais plexippus* 6 Tage vor dem Ausschlüpfen des Falters nach MAYER. Zwischen den Schuppenzellen liegen faserartige Epithelzellen und durchbrechen die Basalmembran, um zur Gegenseite zu ziehen.

durch Bildung der Krebssteine des Magens. Bei *Astacus* entstehen sie im Mai als zwei runde Scheiben aus $CaCO^3$ mit einer flachen und einer gewölbten Fläche, während sie beim Hummer stabförmig gestaltet sind. Sie bilden sich in einer Nische des Magenepithels unter der Cuticula und stellen ein Kalkreservoir dar, welches im August wieder vom Blute gelöst und zur Erhärtung des neuen Panzers verwandt wird. Auf dieses Vorstadium folgt die Periode der Ausscheidung der Flüssigkeit und der Bildung der Härchen und endlich Ende Juli

bis Anfang August die Absonderung der beiden äußeren Schichten (Email- und Pigmentlage) des Panzers. Die Hauptschichten werden erst später ausgeschieden. Die Erhärtung des Panzers nimmt mehrere Wochen in Anspruch. Die Decapoden halten sich während der ganzen Häutungsperiode an versteckten Stellen, unter Steinen, in Sandlöchern, zwischen Seetang u. dgl. auf, um ihren Artgenossen und anderen Feinden aus dem Wege zu gehen. Bei den Brachiuren fehlen die Magensteine.

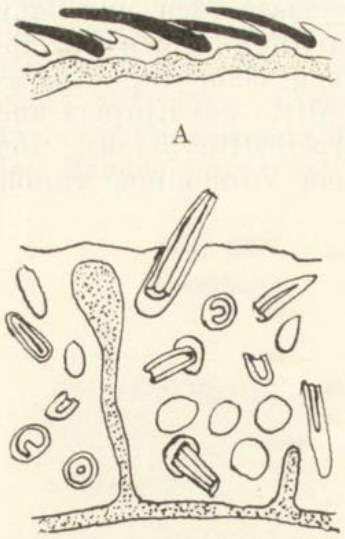


Fig. 152. Schnitt durch die Haut von Solenogastres nach PRUVOT. A *Myxomenia*, Stacheln schwarz. B *Perimenia impexa*.

Mit wenigen Worten gedenken wir hier der Bildung der **Schmetterlingsschuppen.** In der Flügelanlage der Puppe legt sich die Hypodermis in Falten, und jeder Falte entspricht eine Reihe von Schuppen, welche durch besondere drüsenartige Bildungszellen erzeugt werden (**150**). Diese verlängern sich über die Oberfläche der Zellen hinaus mit einem Fortsatz, welcher später sich aufbläht, mit Ausnahme eines basalen Stieles, welcher die Schuppe mit der Flügelmembran verbindet. Der aufgeblähte Teil scheidet das Chitin der eigentlichen Schuppe ab und bildet im Innern Pigment (**151**). Später zieht sich das Protoplasma vollständig aus der Schuppe zurück bis auf das Pigment, welches der Innenfläche anhaftet. Beide Flächen der Schuppe können durch chitinige Strebepfeiler miteinander verbunden sein. Nach dem Ausschlüpfen wird die Hämolymphe in den Hohlraum des Flügels gepreßt und dessen Falten werden dadurch ausgeglättet, worauf die Größenzunahme des

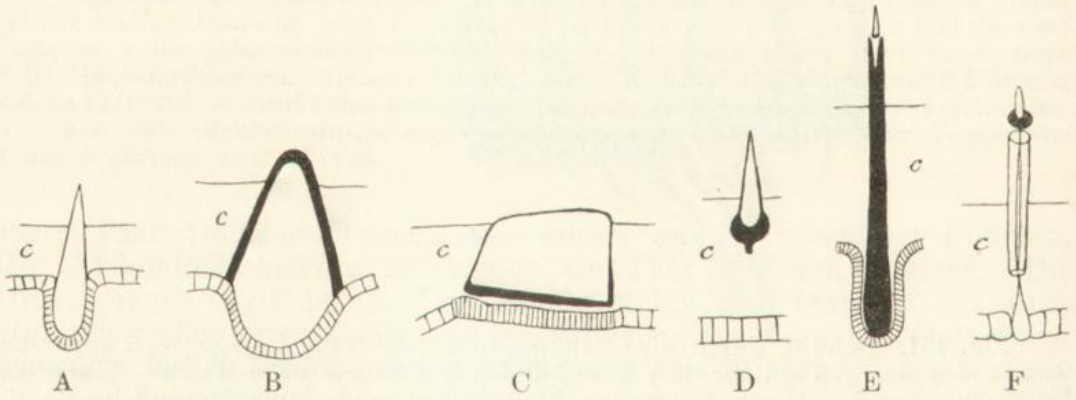


Fig. 153. Schemata der verschiedenen Hartgebilde im Mantel der Chitonen nach PLATE. Der Kalk ist hell, der Hornbecher dunkel gehalten. A *Hanleya hanleyi*, vielleicht nur Jugendstadium. B *Acanthopleura echinata*. C *Chiton*. D *Chiton magnificus*. E *Tonicia fastigiata*. F *Chaetopleura peruviana*.

Flügels beruht. Da sich faserartige Epithelzellen (**151**) zwischen beiden Lamellen ausspannen, wird ein Aufblähen des Flügels vermieden. Später tritt eine fast vollständige Degeneration der Epithelien ein, so daß der fertige Schmetterlingsflügel, mit Ausnahme einiger ihn durchziehenden Nerven, ein totes Gebilde ist. Bei vielen andern Insekten erhält sich das Epithel dauernd, wenn auch nur in Form eines Symplasmas mit

mehr oder weniger weitgehender Rückbildung der Kerne; so z. B. in den rudimentären Hinterflügeln von *Phyllium* ♀. Die Haare und Borsten der Arthropoden entstehen in derselben Weise durch eine sich verlängernde Zelle, welche sich mit Chitin umhüllt. Ist ein Basalring des Haars vorhanden, so entsteht er durch eine eigene Bildungszelle.

Mollusken.

Wir beschränken uns hier auf die Schilderung der Hartgebilde, welche in der Haut der Weichtiere vorkommen, und auf die Bildung der Schale, da die häufig flimmernde Epidermis mit ihren Drüsen (**64** *i*) und die Unterhaut mit ihren Pigmentzellen, Bindegewebsfasern, Muskeln und Nerven dem Verständnis keine Schwierigkeiten bereitet. Für die **Amphineuren** ist die Einlagerung von kalkigen oder chitinösen Hartgebilden in die Cuticula der Haut so charakteristisch, daß man sie als Aculifera (Hatschek) allen übrigen Mollusken als Conchifera gegenübergestellt hat. Bei den Solenogastres (**152**) sind die Verhältnisse noch ziemlich einfach, indem die Cuticula entweder dünn ist und schuppenförmige Stacheln (A) enthält (*Dondersia*, *Myzomenia*, *Chaetoderma*) oder sehr dick geworden ist (*Proneomenia*, *Perimenia*) und viele solide oder hohle Kalkstacheln aufweist (B). In der letzteren Gruppe ist die Epidermis meist in lange Papillen ausgezogen, welche bis zur Oberfläche reichen können und dann platzen. Spricht dieser Umstand für ihre Drüsennatur, so wird man andere kürzere für eine gesteigerte Hautempfindlichkeit in Anspruch nehmen können. Viel kompliziertere Verhältnisse treffen wir bei den Chitonen an, deren beide Mantelflächen in außerordentlich verschiedener Weise mit Körnern, Schuppen, Stacheln oder Borsten besetzt sein können. Die ersteren drei sind ganz oder überwiegend aus $CaCO^3$ zusammengesetzt und dienen zum Schutz, während die chitinigen Borsten wohl zur Wahrnehmung der Wasserbewegung, vielleicht auch, wenn sie sehr dicht stehen, zum Festhalten von Wasser beim Aufenthalt außerhalb desselben dienen. Da der Mantel der Unterlage angepreßt wird, so finden wir auf seiner Ventralseite in der Regel fast horizontal liegende Schuppen, während auf dem Rücken eine oder mehrere Sorten (bis zu sechs) vorkommen. Fig. **153** gibt einen Ueberblick über die wichtigsten Formen; bei A ein einfacher Kalkstachel; bei B ein sehr großer Kalkstachel, welcher auf seiner Oberfläche von einer derben Membran überzogen wird, die von den Randzellen der Epithelgruppe abgesondert wird;

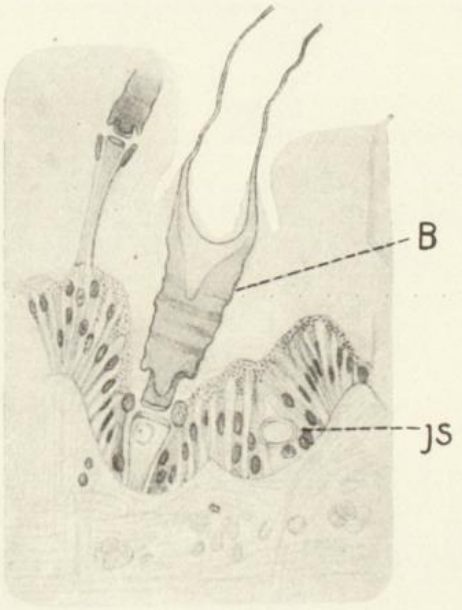


Fig. **154**. Stachelbildung von *Chiton polii* nach Blumrich. *B* Chitinbecher eines Stachels und darunter seine Bildungszelle. Neben derselben erkennt man den Chitinring und die zu ihm gehörenden schmalen Bildungszellen. *js* junger Stachel mit seiner Bildungszelle. Links ist ein Stachel abgerückt und die Epithelzellen setzen sich als feine Fäden bis zu dem Becher und dem Ringe fort.

bei C eine große Kalkschuppe, die an der Basis von einem Chitinbecher umgriffen wird; bei D ein Chitinbecher mit einem kleinen Zapfen; bei E ist der Zapfen zu einer langen Chitinborste ausgewachsen, während der Becher und der Kalkstachel rudimentär geworden sind; endlich bei F ist die Bildungszelle in einen langen Faden ausgezogen, welcher den Becherstachel trägt und von einer Chitinröhre umhüllt wird. Diese Hartgebilde werden entweder durch die Dickenzunahme der Cuticula nach außen gedrängt und schließlich abgeworfen, um durch neue ersetzt zu werden, oder sie persistieren durch das ganze Leben, was als eine höhere Stufe anzusehen ist. In seltenen Fällen wird das ganze Gebilde, Stachel und Becher, von einer Bildungszelle geliefert. Meist aber finden wir eine große primäre Bildungszelle (**154**), zu der dann später noch benachbarte Zellen als sekundäre hinzukommen. Die ganz großen Stacheln (**153** B) werden meist von Anfang an von vielen gleich großen Zellen ausgeschieden. Die Epidermiszellen der Chitonen (**154**) sind durch Interzellularspalten voneinander getrennt und bilden vielfach Pakete, die von einer dünnen Membran umschlossen werden.

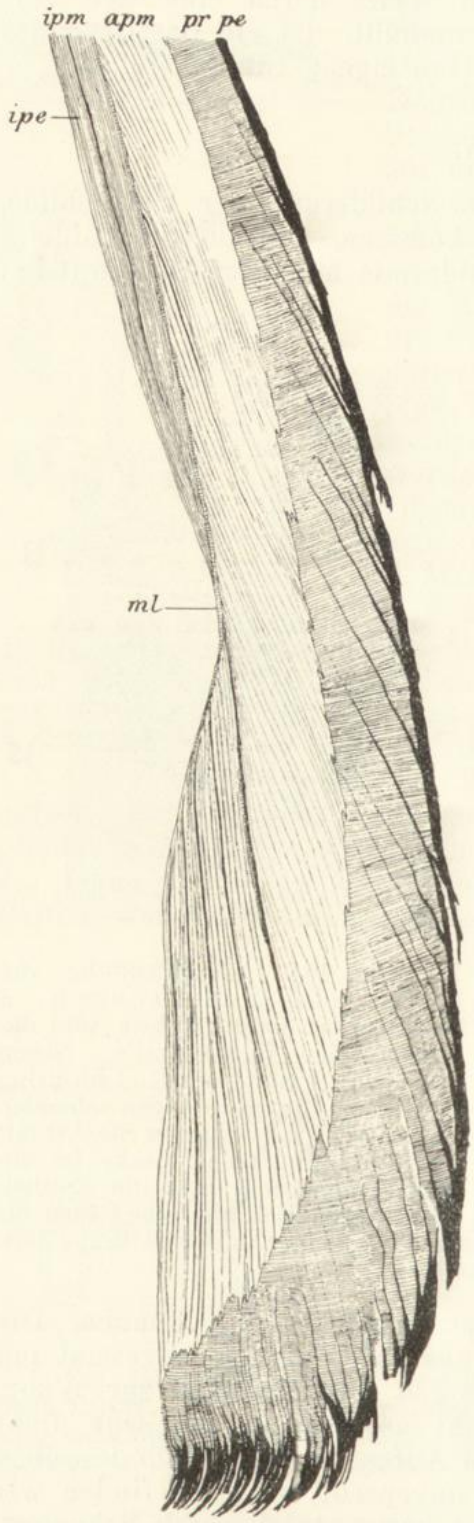


Fig. **155**. Schliff durch den Schalenrand von *Margaritana margaritifera* nach RUBBEL. Der freie Rand der Schale ist nach unten gekehrt. Das Periostracum (*pe*) und die von ihm durch die Prismenschicht (*pr*) ziehenden Lamellen sind schwarz gehalten. Ebenso dieselben in der Perlmutterschicht (*ipe*). *apm*, *ipm* äußere, innere Perlmutterschicht, welche beide getrennt werden durch die bei der Mantellinie (*ml*) frei hervortretende helle Schicht.

Bei den **Lamellibranchiern** wird die Schale vom Mantel abgesondert, und zwar im allgemeinen jede Schicht von einer besonderen Epithelstrecke. Die Schale besteht aus drei Schichten, welche von außen nach innen genannt werden: Periostracum oder Epicuticula (**155** *pe*), Prismenschicht (*pr*), Perlmutterschicht. An den Stellen, wo sich die Schließmuskeln oder die Mantellinie (*ml*) ansetzen, kommt hierzu noch als vierte Zone die sog. helle Schicht, welche in der Abbildung als eine schmale Linie zu erkennen ist, die die Perl-

mutterschicht in eine äußere (*apm*) und eine innere (*ipm*) Lage trennt. Das Periostracum ist eine chitinähnliche, gelbe bis dunkelbraune, rein organische Hornmasse (Conchiolin), welche die Schale durch ihre große Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Verletzungen schützt. Ist sie einmal zerstört durch den beständigen Anprall von Sandkörnern, so wird die Kalksubstanz sehr bald stark angefressen, wie man an den Wirbeln der Flußmuscheln oft sehen kann. Diese Außenlage erscheint in dünner Schicht homogen, in dicker zuweilen lamellös. Bei *Cyprina, Cardium, Dreissensia* u. a. zerfällt sie in eine dunkle Außen- und eine helle Innenzone. Das Periostracum setzt sich bei vielen Muscheln nach innen in Lamellen (**155** *ipe*) fort, welche die Prismen und vielfach auch die Perlmutterschicht durchziehen, so daß diese auf Schliffen von dunklen Linien durchsetzt erscheinen.

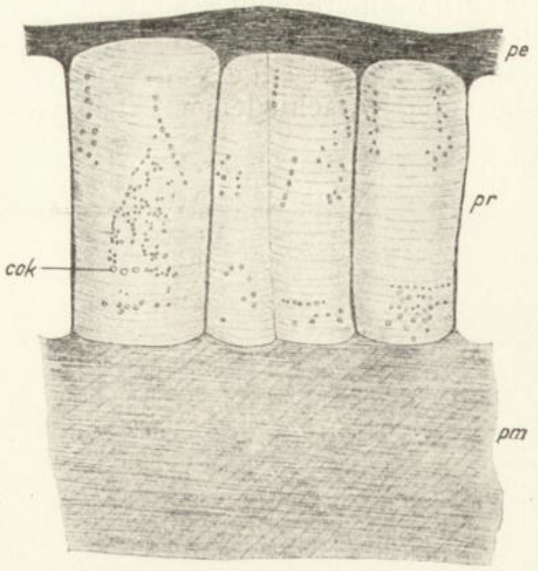


Fig. 156. Querschliff durch die Schale von *Anodonta cellensis* nach Rossbach. *cok* Conchiolinkügelchen, *pe* Periostracum, *pr* Prismen-, *pm* Perlmutterschicht.

Die Prismenschicht ist in der Jugend sehr dünn, später ist sie die dickste Schicht, besonders in der Nähe des Schlosses, da das ganze Außenepithel des Mantels ihr beständig neue Schichten anlagert, so lange die Bildung der Perlmutterschicht noch nicht begonnen hat. Sie tritt am Rande der Schale frei zutage (**155**), so daß hier alle drei Schichten zu übersehen sind. Die Prismenschicht besteht aus hohen sechseckigen Kalkprismen, welche durch die ganze Dicke der Schicht hindurchgehen. Dazwischen schieben sich kleinere kegelförmige, namentlich am Außenrande (**156**). Die Prismen zeigen eine zarte Querstreifung aus leicht gebogenen Linien, welche auch nach dem Entkalken bleiben, also

Fig. 157. Schliff durch einen Oelfleck von *Margaritana* (*oe*), der sich in das Innere fortsetzt, *pm* Perlmutterschicht, *pr* Prismen. Nach Rubbel.

organischer Natur sind. Die Prismen werden nämlich von einer Conchiolinhülle umgeben, welche eine Fortsetzung des Periostracums ist und durch Verdickungen ihrer Innenfläche die Querstreifung erzeugt. Auch hier liegen der Kalkmasse oft gelbe Kügelchen aus derselben organischen Substanz an (*cok*).

Die Perlmutterschicht besteht aus äußerst dünnen Lamellen, welche gefältelt sind und daher auf Flächenschliffen zackige Linien beschreiben. Auf der innersten jüngsten Lamelle kann man eine polygonale Felderung erkennen, die so aussieht, als ob sie den Epithelzellen entspräche. Durch

ihren geschichteten Bau ruft diese Lage den bekannten Perlmutterglanz auf der Innenfläche vieler Muscheln hervor. Dieser kann aber auch fehlen, denn die Perlmutterschicht kommt nicht immer vor. Bei *Pinna* fehlt sie z. B. an den jüngeren Teilen der Schale. Bei Austern sieht sie kreideweiß aus und enthält viele mit einer weißen erdigen Masse gefüllte Hohlräume. Durch die sog. helle Schicht wird die Perlmutter in eine äußere hellere und eine innere dunklere Zone gespalten. Die letztere enthält Periostracumlamellen (**155** *ipe*), welche nicht selten von einer schmalen Lage von Prismen eingefaßt werden (**157**), was beweist, daß alle verschiedenen Schalensubstanzen von denselben Epithelzellen

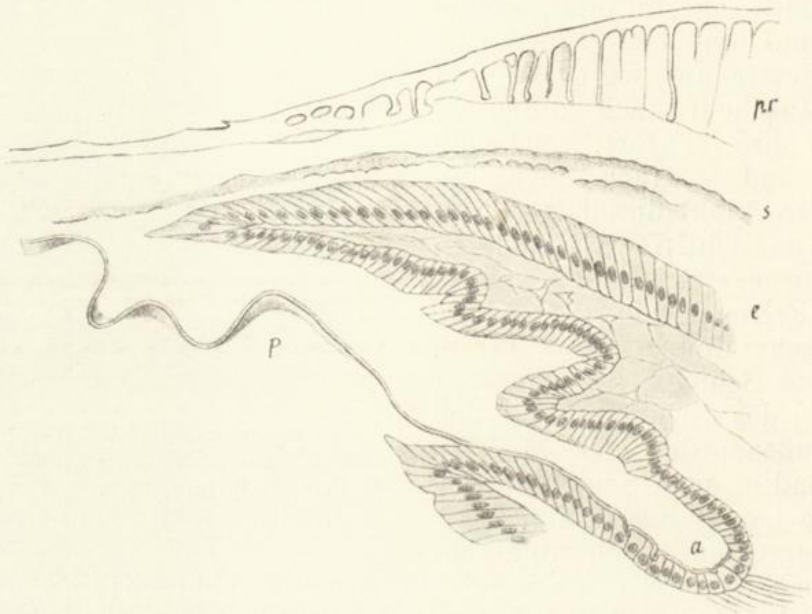


Fig. **158**. Querschnitt durch den Mantelrand einer jungen *Anodonta*. Das Periostracum (*p*) entspringt bei *a* zwischen der mittleren und äußeren Mantelfalte (*e*). Diese hat die Prismenschicht *pr* gebildet. *s* ist eine Schicht mit erhärtetem amorphen Sekret, welche deutliche Zellabdrücke erkennen läßt und ein Vorstadium der Prismen ist. Aus WINTERSTEIN.

zu wechselnden Perioden gebildet werden können. Wenn eine Periostracumlamelle frei zutage tritt, entstehen grünlich-graue Stellen, die sog. Oelflecke (*oe*).

Die helle Schicht bezeichnet die Zone des Vorrückens der Mantellinie (**155** *ml*) und wird später von der inneren Perlmutterschicht bedeckt. Sie zeigt sehr feine Lamellen, welche von stärkeren vertikalen Linien durchzogen werden. Sie ist scharf abgesetzt von der Perlmuttermasse und wird ausgeschieden von einem von Muskelfibrillen durchsetzten Haftepithel, denn an dieser Stelle heften sich Muskeln an die Schale an. Dieselbe Substanz kann aber auch vereinzelt an Stellen ohne Haftepithel vorkommen.

Die Bildung der Schale erfolgt durch das Epithel des Randes und der Außenfläche des Mantels. Am Rande läuft der Mantel meist in drei Falten aus, eine innere, eine mittlere und eine äußere (**158**).

Das Periostracum wird ausgeschieden vom Außenepithel der Mittelfalte (bei *a*) und haftet diesen Zellen außerordentlich fest an, so daß es den Eindruck macht, als ob das streifige Protoplasma der Zellen sich direkt in die Lamellen des Periostracums umwandelt. Wo das

niedrige Epithel der Mittelfalte umbiegt in die Innenwand der Außenfalte, wird es bei vielen Arten plötzlich sehr hoch und bildet so einen scharf abgesetzten Wulst, der als Mutterboden neuer Zellen für die wachsende Mittelfalte anzusehen ist. Bei *Cyprina, Cardium* und anderen Arten besteht die Hornschicht aus einer äußeren dunklen Lage, welche in der geschilderten Weise zwischen Mittel- und Außenfalte entspringt, und einer zweiten Lage, welche von der mit vielen Furchen bedeckten Innenfläche der Außenfalte abgeschieden wird. Sobald sich das Periostracum um die Außenfalte herumgeschlagen hat, werden ihr die Prismen aufgelagert. Diese treten zuerst auf als kleine konzentrisch geschichtete Körner von Calciumphosphat, welche allmählich größer werden, bis sie sich berühren und polygonal abgrenzen. Sie wandeln sich später in $CaCO^3$ um und wachsen später in die Länge auf Grund einer amorphen erhärteten Sekretmasse (**158** *s*). Dieselben Zellen oder die weiter proximal folgenden scheiden dann die Perlmutterschicht und die zwischengeschobenen Periostracumlamellen aus. Daß die Zellen des äußeren Mantelepithels alle Kalkschichten nacheinander produzieren können, zeigt sich bei der Reparatur von Löchern. Die Lücke wird zuerst von einer Conchiolinhaut geschlossen, welcher dann die Prismen und die Perlmutter aufgelagert werden. Dasselbe beweist auch die Entstehung von Perlen der Flußperlmuschel in einer Tasche des äußeren Mantelepithels (**159**) um den Kern von Periostracumsubstanz herum, welche dann weiter von Perlmutter oder auch von Prismen oder von beiden umhüllt wird. Bei *Anodonta* und *Margaritana* bestehen beide Kalkschichten der Schale aus Aragonit, während bei *Pinna, Mytilus, Ostraea* u. a. der letztere nur die Perlmutterschicht aufbaut, während die Prismen aus Kalkspat bestehen.

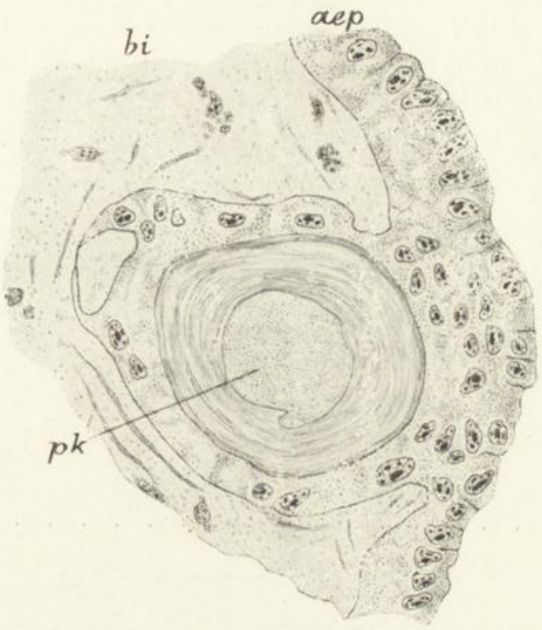


Fig. **159**. Perle der Flußperlmuschel in einem Sack des äußeren Mantelepithels (*aep*) nach RUBBEL. *pk* Kern der Perle aus Periostracumsubstanz; darum geschichtete Perlmuttermasse, *bi* Bindegewebe.

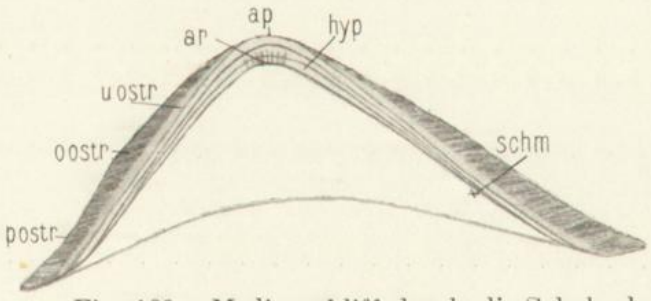


Fig. **160**. Medianschliff durch die Schale der Patellide *Scurria viridula* nach THIEM. *ap* Schalenspitze, *ar* Area von besonderer Färbung über dem Rücken des Tieres, *hyp* Hypostracum, *oostr, uostr* obere, untere Schicht des Ostracums, *postr* Periostracum. 2 : 1.

Die Schalen der Gastropoden haben einen viel komplizierteren Bau als diejenigen der Muscheln und sind gleichzeitig viel ärmer an

organischer Substanz. Sie lassen stets drei Schichten erkennen, ein horniges Periostracum, ein mittleres Ostracum und ein inneres Hypostracum. Dieses gilt selbst für die ganz durchsichtigen, nur 80 μ dicken Schälchen der heimischen Vitrinen. Ostracum und Hypostracum bestehen stets aus zahlreichen Blättern (**162**), die senkrecht zur Oberfläche verlaufen, aber gleichzeitig in beiden Schichten rechtwinklig zueinander angeordnet sind. Jedes Blatt setzt sich weiter zusammen aus zahllosen Kalkfäden, hat also eine fibrilläre Struktur. Die Fibrillen derselben Schicht kreuzen sich in den benachbarten Blättern, wie ebenfalls aus **162** ersichtlich ist. So entsteht ein außerordentlich

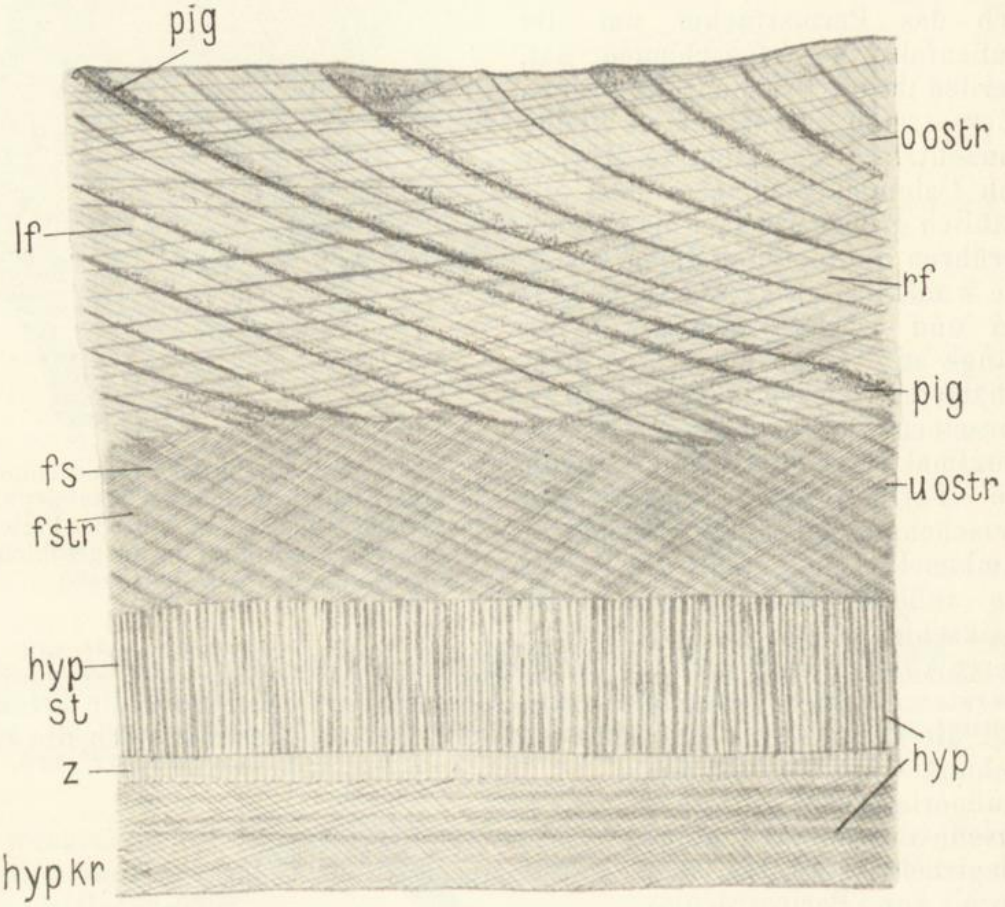


Fig. **161**. Radiärer Längsschliff durch die Schale von *Scurria zebrina* nach Thiem. 70 : 1, ohne Periostracum. *fs* zarte fibrilläre Struktur, *fstr* Farbstreifen, *hypkr* gekreuzte Fibrillen des Hypostracums, *lf* von links nach rechts, *rf* von rechts nach links verlaufende Fibrillen, *oostr*, *uostr* obere, untere Schicht des Ostracums, *pig* Pigment, *st* senkrechte Streifen, *z* Zwischenscheibe.

festes Gefüge. Bei dünnen Schalen sind Ostracum und Hypostracum einheitlich; bei dicken hingegen zerfallen sie wieder in eine Anzahl von Unterschichten, deren Blätter senkrecht zueinander stehen. Als ein Beispiel betrachten wir die napfförmige Schale einer Patellide (**160**), deren Ostracum gegen die Mündung zu dicker wird, während umgekehrt das Hypostracum am Apex am stärksten ist. Figur **161** läßt die feinere Struktur erkennen. In der oberen und unteren Schicht des Ostracums erscheinen die Blätter von der Fläche gesehen, daher der gekreuzte Verlauf der Fibrillen, welche in der oberen Lage viel derber sind und

von Pigmentkörnern begleitet werden. In der Außenschicht des Hypostracums sind die Blätter von der Kante gesehen und erscheinen abwechselnd hell und dunkel. Da sie häufig verzweigt sind und ineinander greifen, erinnern sie an Stalaktiten („Stalaktitenschicht"). In der Unterschicht des Hypostracums täuschen die sich kreuzenden Fibrillen zweier Blätter ein Gitter vor. Zwischen beiden liegt eine schmale Bindeschicht. Während bei dieser Art die Schale aus sechs Schichten besteht, weist sie bei der verwandten *Acmaea* nur die drei Hauptschichten auf. Bei der Landschnecke *Stenogyra decollata*, welche im Alter die Spitze des turmförmigen Gehäuses abwirft, finden wir sogar sieben Schichten, vier im Ostracum, zwei im Hypostracum und das Periostracum. Nach dem Abwerfen der Spitze wird das Gehäuse durch eine sehr dicke Lage des Hypostracums verschlossen. Die Kalkmasse der Schneckenschalen ist meist Aragonit, bei den Patellen können aber auch einzelne Schichten aus Calcit oder aus einer Mischung von beiden bestehen.

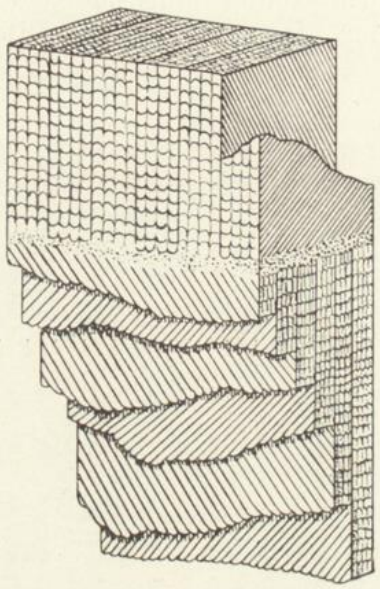


Fig. **162.** Schematische Darstellung zweier Schichten aus einer Gastropodenschale nach NATHUSIUS. Die Blätter der oberen Schicht stehen senkrecht zu denjenigen der unteren. Jedes Blatt besteht aus Fasern, die in benachbarten Blättern gekreuzt zueinander verlaufen.

Bezüglich der Entstehung der Schale lassen sich fast immer am Mantelrande ziemlich genau die Regionen des Epithels angeben, welche die drei Hauptschichen erzeugen. Besondere Kalkdrüsen sind hierbei nicht beteiligt; wo solche vorkommen, wie am Mantelrande der Landschnecken, bilden sie kleine Kalkkörner, welche dem Schleim beigegeben werden. Das Periostracum entsteht meist in einer tiefen Tasche des Mantelrandes. Eine solche kann aber auch fehlen (*Gadinia*, Calypträen). Das Epithel der Außenfläche des Mantels erzeugt dann an der Kante zuerst das Ostracum und etwas weiter nach innen die innerste Schicht. Wie bei den Muscheln treten zuerst Körner von Calciumphosphat auf, welche sich später in Aragonit umsetzen. Es handelt sich bei dem Aufbau der komplizierten Schale um Kristallisationsprozesse außerhalb des Tierkörpers, deren besonderer Verlauf von den Eigenschaften des Zellsekretes abhängt und periodischen Veränderungen unterliegt. Die Skulpturen der Schalenoberfläche bedingen besondere Einrichtungen des Mantelepithels. So entstehen die Haare von *Helix hispida* in Epitheleinsenkungen, und die Dornen einer *Murex*-Schale werden von fingerförmigen Mantelfortsätzen erzeugt. Indirekt sind auch die Kalkzellen der Leber am Schalenaufbau beteiligt, denn sie speichern den phosphorsauren Kalk auf. Wenn unsere *Helix*-Arten den sehr phosphorreichen Winterdeckel absondern, nimmt der Phosphorgehalt der Leber ab. Regenerationsversuche beweisen, daß das Periostracum und das Ostracum nur am Mantelrande gebildet werden können, denn Schalenlöcher in einiger Entfernung von demselben werden nur von einer nicht normalen, hypostracumähnlichen Kalkmasse verschlossen.

Tunicaten.

Die Epidermis der Manteltiere ist sehr eigenartig, weil sie einen häufig sehr dicken „Mantel“ ausscheidet, welcher den Charakter einer Cuticularbildung hat, aber trotzdem häufig Zellen enthält, und weil er ferner sehr reich an einem Stoffe ist, welcher der pflanzlichen Cellulose sehr nahe steht. Die Grundsubstanz desselben färbt sich nämlich mit J und H^2SO^4 blau wie Cellulose und hat auch dieselbe Formel $C^6H^{10}O^5$. Wegen geringer Unterschiede in den chemischen Reaktionen bezeichnet man ihn als Tunicin oder tierische Cellulose. Die Epidermiszellen sind meist (Salpen, Pyrosomen, viele Ascidien) niedrig oder plattenförmig, zuweilen auch höher (**163**, **164**). Bei den Appendi-

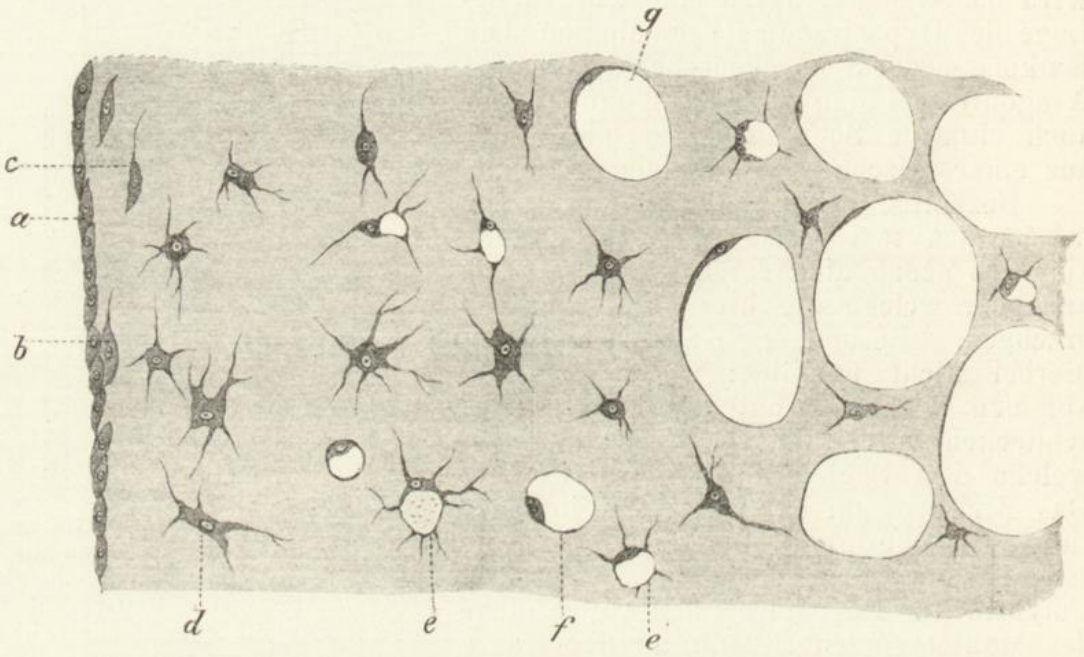


Fig. **163**. Schnitt durch den Cellulosemantel der Ascidie *Phallusia mammillata* nach O. Hertwig. *a* Epidermis, *b* ausgewanderte Mesenchymzelle, welche zu den Mantelzellen (*c*—*g*) wird, *c* gestreckte Form derselben, *d* sternförmige Zelle, *e*, *f* mit Vacuole, *g* mit sehr großer Vacuole.

cularien sind sie niedrig, mit Ausnahme der am Rumpfe befindlichen Oikoplasten, welche den Mantel abscheiden und vielfach zu hohen drüsenartigen Zellen mit verästelten Kernen geworden sind. Nicht selten bilden die Epidermiszellen der Manteltiere zarte Ausläufer in den Mantel hinein, sog. Sekretfäden, welche bei der Abscheidung der Grundsubstanz von Bedeutung sind. Wenn diese dünn ist, ist sie homogen und ohne Zellen. Bei *Doliolum* soll diese dünne Schicht zeitweise abgestoßen werden. Bei den Appendicularien verflüssigt sich das ausgeschiedene Tunicin durch Aufnahme sehr großer Wassermengen und muß daher beständig erneuert werden. Es dient nicht allein zum Schutze des Körpers und als Schwebeeinrichtung, sondern durch Ausbildung eines zierlichen Gitterapparates filtriert es die durch die Schwanzbewegung ihm zugetriebenen Wassermassen und leitet dem Tiere die feinsten Planktongeschöpfe als Nahrung zu. Bei den Salpen treten Kieseleinlagerungen im Mantel auf. Derjenige der Ascidien

zeigt alle Uebergänge von einer dünnen, weichen, homogenen Hülle bis zu einer dicken, knorplig harten Masse von fibrillärer Struktur und mit Einlagerungen von Kalk- oder Kieselsubstanz. Die Fibrillen liegen bei *Cynthia* in Schichten und kreuzen sich dabei in den benachbarten Lagen (**164**). Sie erweisen sich im polarisierten Lichte mehr oder weniger doppelbrechend, ähnlich wie Chitinfasern. Ist der Mantel ziemlich dick, so enthält er viele Zellen, welche eingewanderte amöboide Mesenchymzellen sind und entweder eine sternförmige oder auch zuweilen eine gestreckte Gestalt annehmen. Bei den Pyrosomen vereinigen sich viele der letzteren zu Strängen, welche sich zwischen den Kloakenmuskeln benachbarter Individuen ausspannen. Bei den dickwandigen Ascidien erstrecken sich Fortsätze des Körperepithels mit Bindegewebe und Blutbahnen weit in den Mantel hinein und unterstützen die Atmung, welche sonst sehr erschwert sein würde.

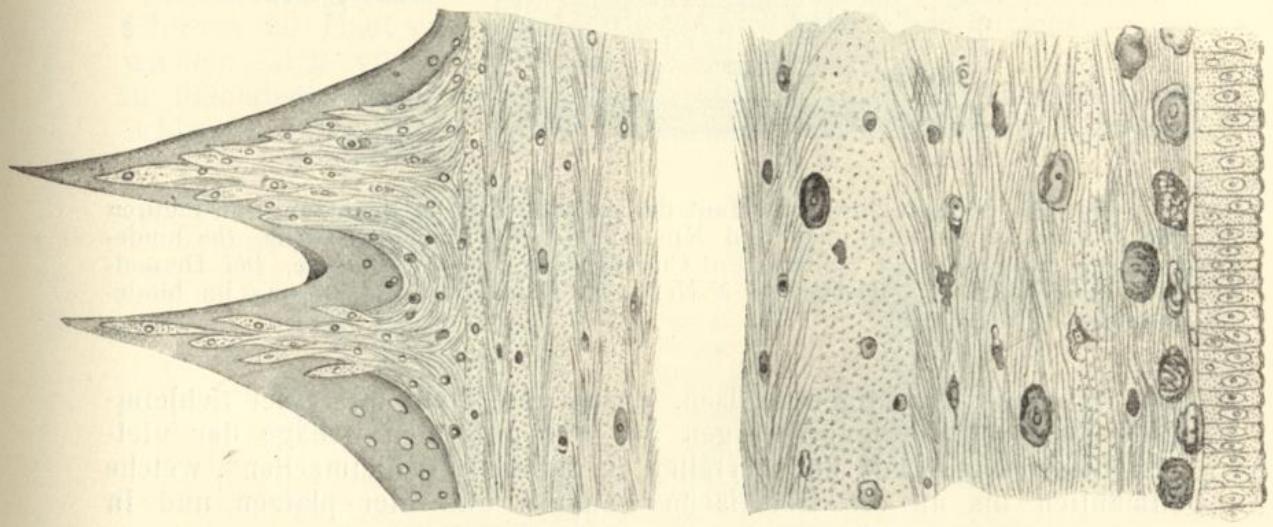


Fig. **164**. Schnitt durch den Mantel von *Cynthia papillata* nach SCHULZE. In der Mitte ist ein Stück fortgelassen, um Raum zu sparen.

II. Haut und Hautskelett der Wirbeltiere.

Die Haut der Wirbeltiere besteht, mit Ausnahme des *Amphioxus*, immer aus einer vielschichtigen Epidermis und einem gut entwickelten Corium. Bei jenem ältesten Wirbeltier wird die Haut aus einem kubischen oder zylindrischen Epithel mit ziemlich dicker Cuticula, die sich aus einer lamellösen „Deckplatte“ und der eigentlichen Cuticula zusammensetzt, und einer überwiegend gallertigen Unterhaut (**165**) aufgebaut, hat also noch denselben Epidermischarakter wie bei einem wirbellosen Tier. Der Einfluß der Außenwelt spricht sich darin sehr deutlich aus, daß bei den Wasser bewohnenden Wirbeltieren (Fischen und Amphibienlarven) die äußeren Zellen der Epidermis nur selten verhornen, während sie bei den Landtieren immer ein *Stratum corneum* bilden. Dieses ist bei ausgewachsenen Amphibien (**166**) — und zwar auch schon bei den dauernd im Wasser bleibenden Perennibranchiaten — sehr zart, während es bei den Reptilien und Säugern eine bedeutende Dicke erreicht (**64** *b*) und dadurch die Zellen der Haut vor Eintrocknung

bewahrt. Die Wirbeltiere unterscheiden sich ferner in dem Vorhandensein bzw. Fehlen von Hautdrüsen, ohne daß der Einfluß des Mediums hierin klar zum Ausdruck käme. Die Epidermis der Fische (**167**) ist

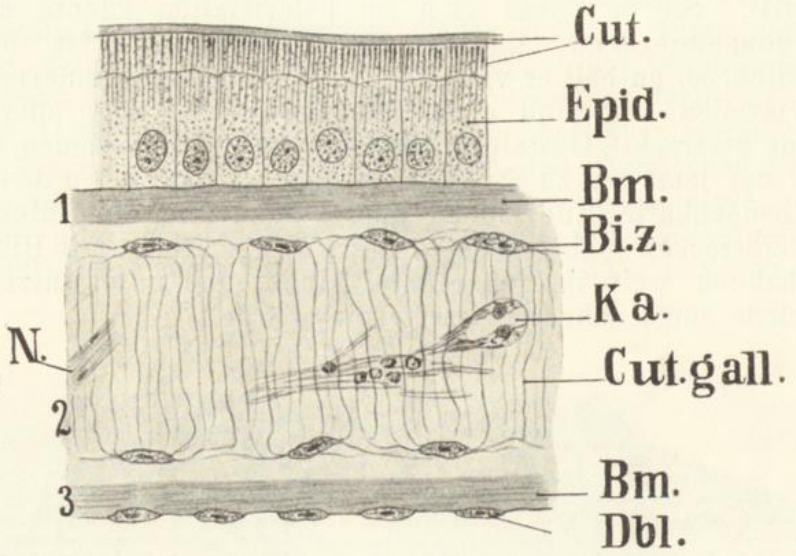


Fig. **165**. Schnitt durch die Haut des *Amphioxus* unter Benutzung von Figuren von GOLDSCMIDT, STUDNICKA und NUSBAUM. *Bi.z* Bindegewebszelle, *Bm* bindegewebige membranartige Schicht, *Cut* Cuticula, *Cut.gall* Cutisgallerte, *Dbl* Dermalblatt (Endothel), *Epid* Epidermis, *N* Nerv, *Ka* Kanalartige Erweiterung im bindegewebigen Stützgewebe.

sehr reich an einzelligen Drüsen, welche die Haut mit einer Schleimhülle bedecken. Sie entspringen aus der untersten Zellage der vielschichtigen Epidermis und zerfallen in „kleinere Schleimzellen", welche allmählich bis an die Oberfläche wandern und hier platzen und in

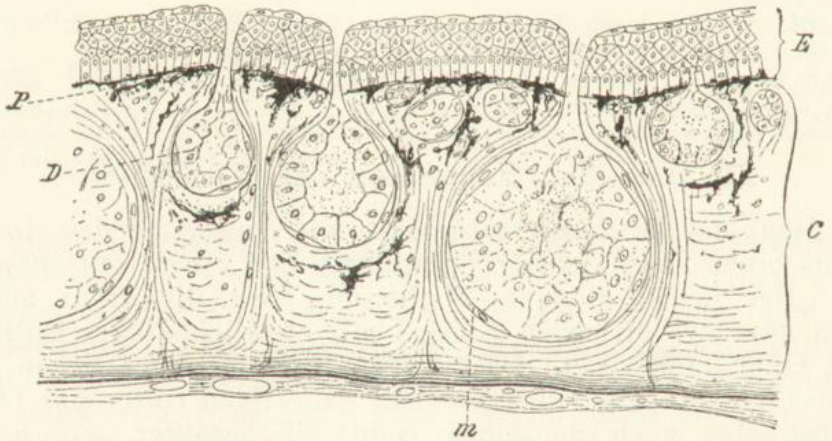


Fig. **166**. Schnitt durch die Froschhaut nach GEGENBAUR. *C* Corium, *D* Hautdrüsen, *E* Epidermis, *m* Muskeln der Drüsen, *P* Pigmentzelle.

größere eiweißreiche „Kolbenzellen", in denen das Sekret mantelartig das Cytoplasma umgibt. Mit serösem Schleim gefüllte Zellen kommen auch noch bei den Larven der Urodelen vor (**197**). Dagegen besitzen die ausgewachsenen Amphibien zahlreiche kugelige, vielzellige Drüsen (**166**), welche die Haut feucht und dadurch für die Atmung an der Luft

geeignet erhalten. Sie gehen aus der basalen Zellenlage hervor, indem Zellen in die Tiefe wandern und einen Hohlraum zwischen sich bilden. Bei Kröten und *Salamandra* sind sie am Hinterkopf besonders stark entwickelt und erzeugen ein giftiges Sekret. Bei Reptilien und Vögeln fehlen Drüsen in der Haut, während sie bei Säugern stets und in der verschiedenartigsten Ausbildung (tubulöse Schweiß- und Milchdrüsen, alveoläre Talgdrüsen u. a.) vorhanden sind (**168**). Die verschiedenen Abschnitte der Haut entwickeln sich vielfach in besonderer Weise weiter. Das Stratum corneum der Eidechsen und Schlangen bildet durch lokale Verdickungen die ursprünglich segmental

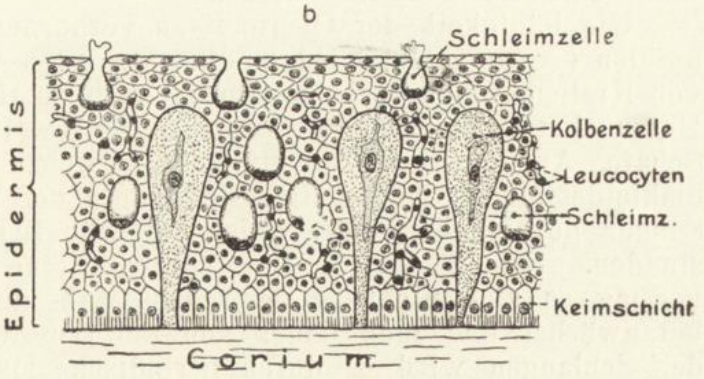


Fig. **167**. Schnitt durch die Haut eines Knochenfisches (*Barbus*) nach MAURER aus BÜTSCHLI.

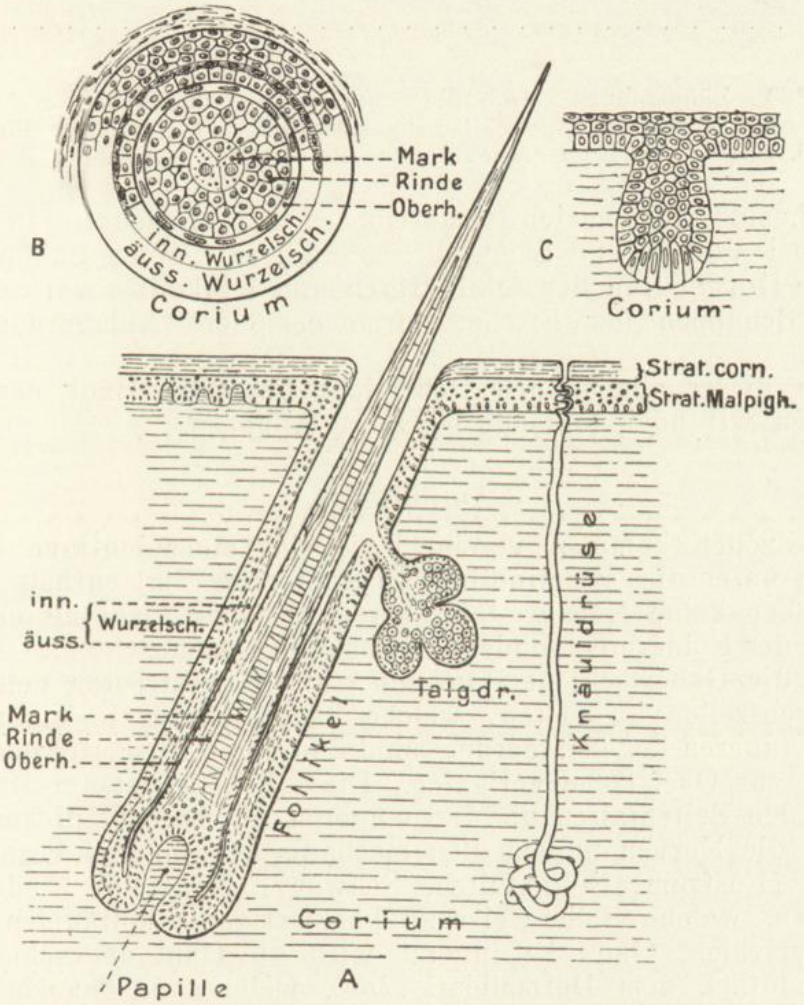


Fig. **168**. Schemata des Baues und der Entwicklung des Haares nach BÜTSCHLI. A Längsschnitt der Haarwurzel (die beiden Wurzelscheiden gehen irrtümlich oben ineinander über), B Querschnitt des Follikels, C erste Haaranlage.

angeordneten Schuppen (**169**), welche die Haut widerstandsfähiger machen, ohne dabei ihrer Beweglichkeit Abbruch zu tun. Bei Blindschleichen, Schildkröten und Krokodilen kommen zu dem Hornpanzer noch Knochen (**218—220**) im Corium.

Die Fähigkeit der Oberhaut zu verhornen, führt bei einigen Amphibien (*Xenopus*) und bei landbewohnenden Wirbeltieren zur Bildung von Krallen, welche bei Säugern vielfach zu Hufen und Nägeln werden. Unter den Wiederkäuern besitzen die Cavicornier (Rinder, Ziegen, Schafe, Antilopen) Stirnbeinfortsätze, welche von einer Hornscheide umkleidet sind. Ebenso sind die Federn der Vögel und die Haare der Säuger hornige Elemente, welche ursprünglich zum Wärmeschutz entstanden. Sobald das Stratum corneum eine gewisse Dicke erreicht, vermag es sich nicht in demselben Maße zu dehnen wie der Körper heranwächst und muß daher von Zeit zu Zeit entfernt werden. Bei den Schlangen wird es durch periodische Häutungen als einheitliches

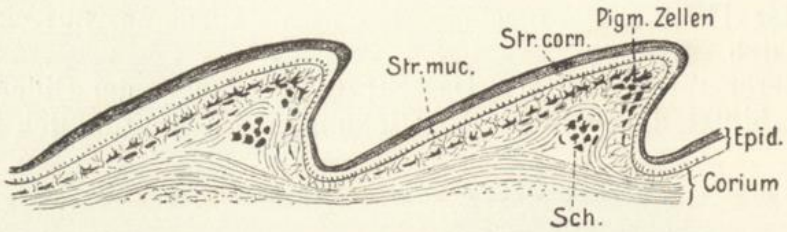


Fig. **169**. Längsschnitt durch die Schuppen und die Haut von *Lacerta* nach MAURER. *Epid* Epidermis, *Pigm.Zellen* Pigmentzellen, *Sch* Rudiment einer Knochenschuppe (?), *Str.corn* Stratum corneum, *Str.muc* Stratum mucosum.

„Natternhemd" abgeworfen, während es bei Eidechsen in größeren Fetzen, bei Vögeln und Säugern beständig in kleinen Schüppchen abfällt. Die Hornplatten der Schildkröten und Krokodile wachsen, ebenso wie die Schuppen der Fische, durch periphere Anlagerungen neuer Substanz.

Nach dieser allgemeinen Uebersicht über die Haut der Wirbeltiere geben wir noch folgende genauere Angaben.

Amphioxus.

Sinneszellen kommen vereinzelt in der einschichtigen Epidermis vor. Die unter dieser befindliche Schicht (**165** Bm) enthält gekreuzte Fasern, aber keine Kerne. Ich deute sie daher nicht als eine Basalmembran der Epidermis, sondern als oberste Coriumschicht. Als zweite hat dann die Gallertschicht (*Cut. gall.*) mit eingestreuten netzförmigen Bindegewebszellen zu gelten, welche hauptsächlich in einer äußeren und einer inneren Lage angeordnet sind und deren Ausläufer überwiegend senkrecht zur Oberfläche verlaufen. Diese Schicht ist am Rumpf sehr dünn, in den Seitenfalten und an anderen Stellen viel dicker. In ihr verlaufen die Nerven und an den mechanisch besonders beanspruchten Regionen (Rostrum, Seitenfalten, Schwanz) verästelte bindegewebige Stützfasern, welche stellenweise zu kanalartigen Hohlräumen (*ka*) auseinanderweichen. Ganz zu innerst wird die Haut abgeschlossen von einem Endothel, dem Dermalblatt (*Dbl*), welches an manchen Stellen eine fibrilläre, kernlose dritte Cutisschicht abgeschieden hat. Die hellen Linien zu beiden Seiten der Gallerte sind wohl durch Schrumpfung entstanden.

Bei den

Cyclostomen

treten uns zuerst die typischen Merkmale der Fischhaut entgegen, eine vielschichtige Epidermis, die reichlich durchsetzt ist von verschiedenartigen Schleimzellen, und ein lamellöses Corium, dessen Bindegewebsfibrillen nach den drei Richtungen des Raumes angeordnet sind. Die oberflächlichsten Zellen schließen mit einer Stäbchencuticula ab, während diejenigen der Basalschicht zylindrisch sind. Bei *Bdellostoma* liegen sehr viele Schichten von Zellen übereinander (**170**), die in der äußeren Hälfte der Epidermis fast alle sich in helle kleine Schleimzellen umwandeln. Dazu kommen große

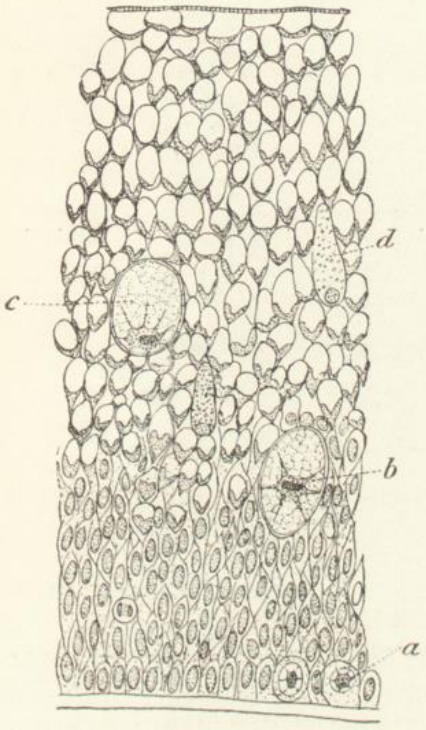


Fig. 170.

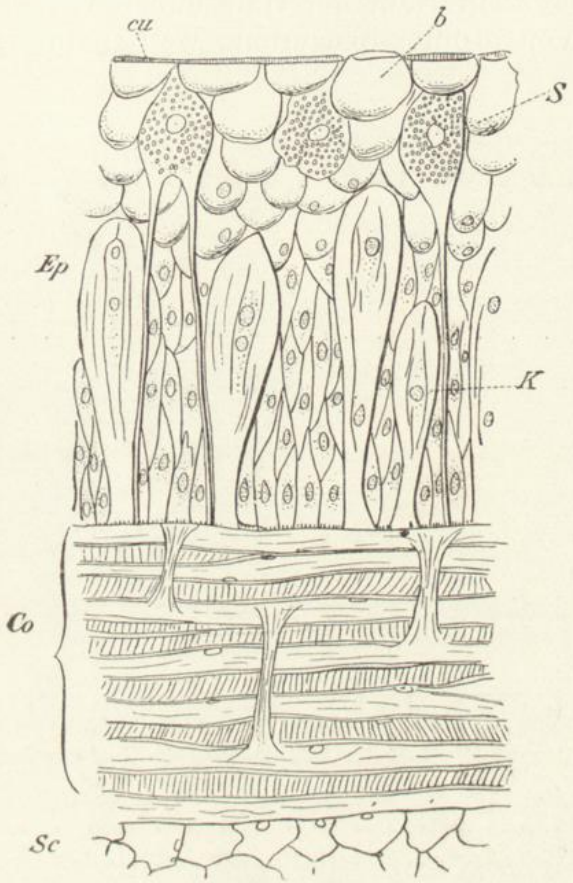


Fig. 171.

Fig. **170**. Schnitt durch die Haut von *Bdellostoma* nach MAURER. *a*, *b*, *c* große Schleimzellen, *d* Körnerzellen.

Fig **171**. Schnitt durch die Haut von *Petromyzon* nach MAURER. *b* Becherzelle, *Co* Corium, *Ep* Epidermis, *K* Kolbenzelle, *S* Körnerzelle, *Sc* Subcutanes Bindegewebe.

Schleimzellen und solche mit körnigem Sekret. Alle diese Zellen wandern von der Basalschicht, welche als Mutterboden dient, allmählich nach außen und werden schließlich unter Entleerung ihres Sekrets ausgestoßen. Bei den Myxinoiden bildet die Oberhaut tiefe Einsenkungen mit bindegewebiger Hülle, die sog. Schleimsäcke, welche segmental neben der Seitenlinie angeordnet sind. Sie werden von einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleidet, welches bei *Myxine* große Zellen abstößt mit langen Schleimfäden, die sich in ein sehr zähes Sekret umwandeln. In der Epidermis von *Petromyzon* finden wir neben kleinen Schleimzellen große Körnerzellen, die gegen die Basis lang aus-

gezogen sind, und die charakteristischen sehr großen Kolbenzellen, die mit breiter Basis an der Matrix haften bleiben und im Innern eine zentrale Protoplasmamasse mit zwei Kernen und eine äußere Schleimhülle aufweisen (**171**). Die Kolbenzellen sind vermutlich die Ursache der Giftigkeit der Neunaugen, welche erst genossen werden dürfen, nachdem die Tiere in Salz gestorben sind und dabei ihre Hautsekrete abgegeben haben. Schuppen fehlen noch in der Unterhaut der Cyclostomen, die aber durch die Bildung von Hornzähnen in der Mundhöhle beachtenswert sind.

Selachier.

Die Haut der Haie und Rochen ist für die vergleichende Anatomie von größter Bedeutung, weil in ihr zuerst zahnförmige Hartsubstanzen,

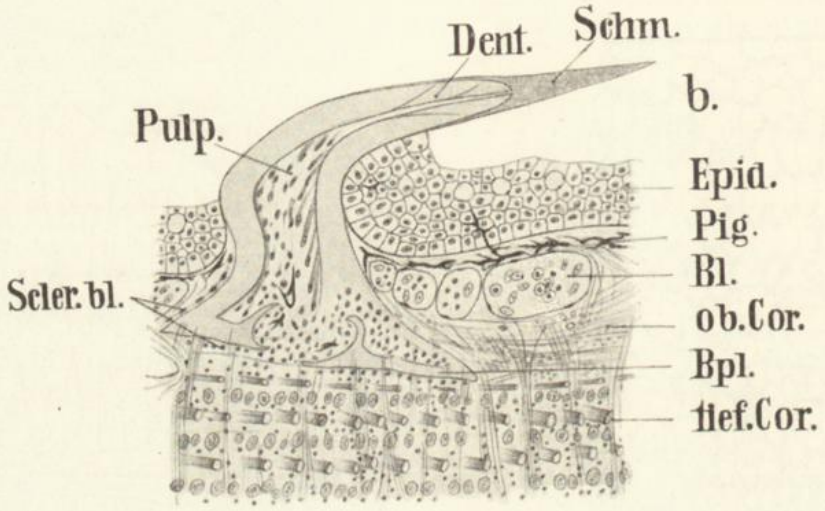


Fig. 172.

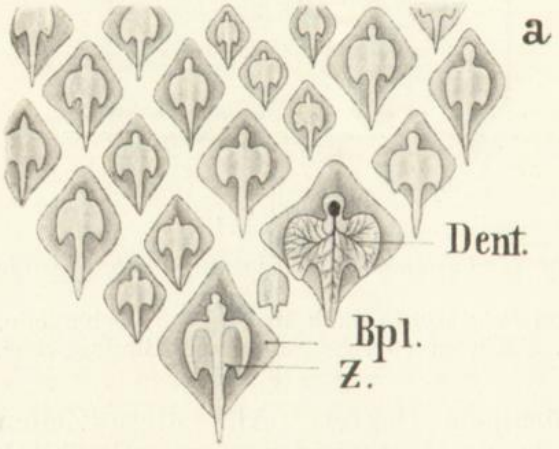


Fig. 173.

Fig. **172**. Placoidschuppe im Medianschnitt. Fig. **173**. Placoidschuppen von *Scyllium canicula* von der Fläche gesehen, nach KLAATSCH. *Bl* Blutgefäß, *Bpl* Basalplatte, *Dent* Dentinkanälchen und oberste Teile der Pulpahöhle, *Epid* Epidermis, *ob.Cor* obere Coriumschicht, *Pulp* Pulpa, *Pig* Pigment, *Scler.bl* Scleroblasten, *Schm* Schmelz, *Z* Zähne.

die sog. Placoidschuppen, auftreten, von denen sich die Zähne der Mundhöhle ableiten. Die Epidermis ist auf frühen Embryonalstadien zuerst einschichtig und wird später mehrschichtig. Auf der Ventralseite, wo sie meist dicker ist als am Rücken, können bis ca. 20 Zellschichten (*Spinax niger*) aufeinanderfolgen. Die unterste wird von Zylinderzellen gebildet, die eine Basalmembran nach innen ab-

scheiden und alle übrigen aus sich hervorgehen lassen. Die oberste Schicht schließt mit einer dünnen Cuticula ab, die zuweilen aus Stäbchen zusammengesetzt ist. In der Epidermis treten rundliche Drüsenzellen auf, die allmählich nach außen wandern und an der Oberfläche ihr Sekret entleeren. Es sind entweder Schleimzellen, deren Sekret sich mit Hämatoxylin blau färbt, oder seröse Drüsen mit eiweißhaltigem Sekret, das mit Eosin oder Orange sich tingiert. Schleimzellen kommen massenweise bei *Torpedo* vor, wohl im Zusammenhang mit dem Mangel von Schuppen, fehlen aber meist den erwachsenen Selachiern, die dafür die andere Sorte aufweisen, namentlich in der Nähe der Stacheln (**172**). Bei *Mustelus*-Embryonen kommen in der dreischichtigen Epidermis „Riesenzellen" mit 5 oder mehr Kernen vor, welche sich durch die

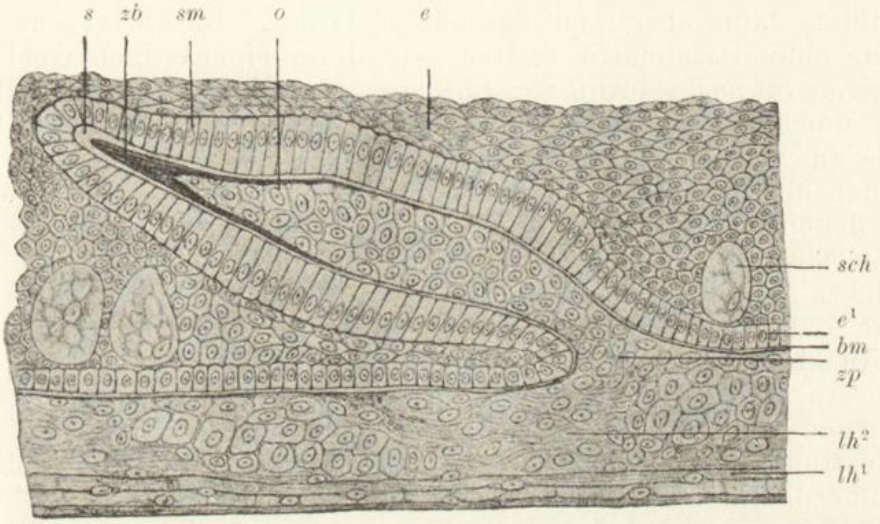


Fig. **174**. Längsschnitt durch die Anlage einer Placoidschuppe des Hais *Heptanchus cinereus* nach O. Hertwig. *e* Epidermis, e^1 Matrixschicht derselben, *bm* Basalmembran, lh^1 straffe, lh^2 lockere Schicht der Cutis, *o* Odontoblasten, *s* Schmelz, *sch* Schleimzellen, *sm* Schmelzmembran, *zb* Zahnbein, *zp* Zahnpapille.

ganze Dicke erstrecken und an der Oberfläche öffnen. Seröse Drüsenzellen bilden auch als Leuchtzellen und als davor gelagerte Linsenzellen die Leuchtorgane von *Spinax niger*. Sie liegen in ungeheurer Anzahl als kleine Pigmentflecke am Bauche und neben der Seitenlinie dieses Bewohners tiefer Gewässer, springen gegen das Corium vor und werden von Pigmentzellen becherartig umfaßt. Die Pigmentzellen finden sich hauptsächlich in der Rückenhaut der Selachier; sie liegen überwiegend unter der Basalmembran, also in der obersten gefäßreichen Cutisschicht (**172**), dringen aber von hier aus mit ihren Fortsätzen sehr oft weit in die Epidermis hinein oder treten ganz in diese über. Diese oberste Schicht ist meist sehr dünn und besteht aus lockerem Bindegewebe. Bei *Spinax niger* wird sie in der Bauchhaut sehr dick. Unter ihr liegen Schichten von straffem Bindegewebe, welche nach den drei Richtungen des Raumes orientiert und mit elastischen Fasern durchsetzt sind. In den horizontalen Lagen verlaufen die Fibrillen schräg zur Körperachse, wie auch häufig die Schuppenreihen (**173**).

Die **Placoidschuppen** der Selachier sind nach Gestalt, Größe und Bau sehr verschiedenartig, und bei demselben Individuum können an verschiedenen Körperstellen erhebliche Unterschiede vorkommen. Besonders groß pflegen sie in der dorsalen Mediane zu werden und er-

reichen bei großen Trygoniden einen Durchmesser von 4 cm. Wir können ausgehen von den Haien, bei den sie meist als kleine, mit bloßem Auge eben sichtbare Gebilde reihenweise, aber ohne Beziehung zur Metamerie in der Haut stecken (**173**). Man kann an ihnen eine Basalplatte von rundlicher oder rhombischer Form und einen darauf sitzenden Zahn unterscheiden, dessen nach hinten gerichtete Spitze die Epidermis durchbricht (**172**). Bei *Scyllium* hat jeder Zahn noch 2 Nebenzacken, während er bei *Heptanchus* in 4—7 Spitzen ausläuft. *Echinorhinus* ist durch große runde stachlige Höcker ausgezeichnet. Bei vielen Haien ist der Zahn nur als eine scharfe Leiste angedeutet und bei manchen Trygoniden fehlt selbst diese, so daß das ganze Gebilde als eine von Schmelz bedeckte Schuppe erscheint. Bei vielen Rochen sind sie nur an einzelnen Körperstellen, z. B. längs der Rückenmediane, ausgebildet, dann aber von besonderer Größe. In Form sehr großer Stacheln ohne Basalplatte treffen wir diese eigenartigen Gebilde bei *Cestracion*, *Spinax*, *Acanthias*, *Chimaera* am Vorderrand der Rückenflossen und in ähnlicher Ausbildung als gefürchtete Waffe unter den Rochen an den dünnen Schwanzfäden von *Trygon* und *Myliobatis* an; sie stehen aber bei diesen Gattungen hinter der kleinen oder rudimentären Rückenflosse, die bei Trygoniden auch nicht selten fehlt. Solche Stacheln sind von vielen fossilen Formen als Ichthyodorylithen beschrieben worden. Endlich treten sie uns als breite in Alveolen sitzende Zähne an der Säge von *Pristis* und *Pristiophorus* entgegen. Eine Rückbildung der Placoidschuppen tritt namentlich bei Bodenformen ein. So hat *Rhinobatus horkelii* eine anscheinend ganz glatte Haut. In der Haut von *Torpedo*, des Trygoniden *Dasyatis say* Lesueur von Westindien und allen Myliobatiden fehlen sie vollständig; die Haut der Holocephalen ist, abgesehen von dem großen Flossenstachel, fast nackt. *Chimaera* besitzt, namentlich bei jungen Tieren, sehr kleine Schuppen neben der Rückenlinie und außerdem eine Anzahl kräftig entwickelte, schmelzlose Stacheln auf dem Stirnanhang und dem Kopulationsorgan des Männchens. *Callorhynchus* hat rudimentäre schmelzlose Zähnchen neben der Mediame des Kopfes und der zweiten Dorsalflosse. In allen diesen Fällen ist die glatte schuppenlose Haut als ein sekundärer Zustand anzusehen. Wir kennen keine primitiven Selachier ohne Placoidschuppen und auch keine einfacheren Zustände, aus denen sie hervorgegangen sind. Wie aus **172** ersichtlich ist, besteht der Zahn aus Dentin und wird überzogen von einer dünnen Schmelzschicht, welche von Röse als Vitrodentin, d. h. als eine nicht von Epidermis gebildete Grenzschicht des Dentins aufgefaßt wird. Das Dentin geht ohne scharfe Grenze in die Basalplatte über. Die Pulpahöhle des Zahns wird erfüllt von Bindegewebe, Blutgefäßen und Nerven. Die Höhle ist dort, wo der Zahn in die Basalplatte übergeht, am breitesten und steht durch eine große untere Oeffnung und häufig noch durch eine zweite höher liegende am Hinterrande des Zahnes mit dem umgebenden Corium in Verbindung. Von dieser Höhle gehen ziemlich scharf abgesetzt eine oder mehrere Dentinröhren ab, welche sich in die Dentinkanälchen auflösen (**173** bei *Dent*). In der Pulpa finden sich zentral und basal viele kleine bindegewebige Kerne und weiter nach außen, namentlich am Eingange der Röhren, größere Kerne, deren umgebendes Protoplasma sich in Form langer Fäden in die Dentinröhren und Kanälchen fortsetzt. Diese Zellen sind demnach als die Bildner der Hartsubstanz anzusehen, als die Scleroblasten, welche den Odontoblasten der

Kieferzähne entsprechen. Sie umgeben die Basalplatte allseitig, während sie sich dem Dentin nur von innen anschmiegen, und entsenden keine Ausläufer in die Basalplatte. Dazu kommt als dritter Unterschied, daß Bindegewebsfibrillen aus dem Corium in die Unterfläche der Basalplatte übertreten und hier von Hartsubstanz umschlossen werden, wodurch die Platte fest in der Haut verankert wird und ihre distale homogene Hälfte etwas anders erscheint als die von Fibrillen durchsetzte basale. Trotz dieser Gegensätze geht das Dentin ganz allmählich in die Basalplatte über, deren Substanz man wegen ihrer Besonderheiten als Zement bezeichnet hat. Bei großen Rochenzähnen geht die Basalplatte außen in spongiöse Substanz über.

Ontogenetisch tritt die Placoidschuppe zuerst auf als ein Haufen von Zellen dicht unter der Basalmembran der Epidermis, welcher sich dann in diese vorwölbt und so die Scleroblasten der Pulpa erzeugt. Daß diese Zellen durch Einwanderung aus der Epidermis hervorgehen, wie behauptet wurde, ist nie mit Sicherheit nachgewiesen worden und nach ihrer Lage und ihren Leistungen auch sehr unwahrscheinlich. Wir halten sie daher für mesodermale Coriumzellen. Sie scheiden das Dentin aus, indem sie Fortsätze bilden. Hingegen vergrößern sich die basalen Zellen der Epidermis und werden zu dem „Schmelzorgan", dessen Zellen den strukturlosen sehr harten Schmelz dem Zahnbein auflagern (**174**), der sich von dem echten Schmelz der Zähne durch das Fehlen prismatischer Säulen unterscheidet. Bei *Raja undulata* stülpt sich die Epidermis in das Corium ein, und die Scleroblastenpapille wölbt sich in diese Einstülpung vor. Diese Modifikation hängt offenbar damit zusammen, daß große Placoidschuppen möglichst tief in der Haut wurzeln müssen. Die Zähne auf den Kiefern der Selachier entstehen in derselben Weise aus dem Zusammenwirken von Epidermis und Corium und zeigen die gleiche Zusammensetzung aus Schmelz und Dentin. Da die Zähne aller übrigen Wirbeltiere den Zähnen der Selachier homolog sind, können die Placoidschuppen als phyletischer Ausgangspunkt aller Zahnbildungen angesehen werden. Dabei hat der epidermoidale Anteil, das Schmelzorgan, nicht nur die Aufgabe den Schmelz zu bilden, sondern auch dem Hartgebilde die Form zu geben. Nach Williamson und O. Hertwig werden die Placoidschuppen im Laufe der Phylogenie nicht nur zu Zähnen, sondern auch zu Hautknochen und zu den Schuppen der übrigen Fischklassen. Diese letztere Auffassung wird weiter unten zurückgewiesen werden. Neue Placoidschuppen können bei den Selachiern sowohl zwischen den alten auftreten (**173**), da sie sich nicht überdecken, sondern stets durch Hautstreifen getrennt bleiben, als auch nach Verlust einer alten.

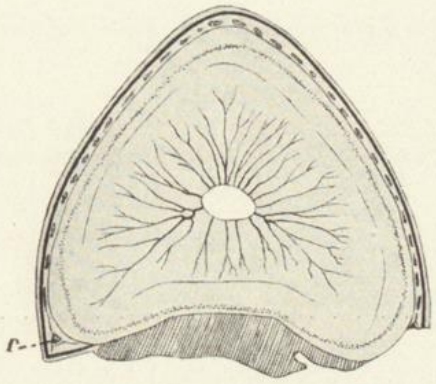


Fig. 175. Querschliff durch die Spitze eines ausgewachsenen Stachels von *Acanthias* nach Markert. *r* Randkanal. Der Hinderseite liegt Epidermis (schraffiert) an.

Als umgewandelte Placoidschuppen können die langen Stacheln am Vorderrande der Rückenflossen von *Cestracion, Spinax, Acanthias* und den Holocephalen, an der Schwanzwurzel gewisser Rochen (*Trygon, Myliobatis*) und an der Säge von *Pristis* und *Fristiopherus* angesehen werden. Sie stimmen alle darin überein, daß die Basalplatte der Schuppe zu der

langen weißlichen Wurzel des Stachels geworden ist, die aus Zement besteht und tief in die Haut gesenkt ist (**176**). Sie geht in die frei hervorragende, dunkel gefärbte Krone über, deren Dentin mit Ausnahme von *Pristis* einen Ueberzug von Schmelz besitzt und also dem Zahn der Placoidschuppe entspricht. Im feineren Aufbau weist der Stachel jeder Gattung besondere Eigentümlichkeiten auf. Am einfachsten scheinen die Verhältnisse bei *Cestracion* zu liegen. Bei *Acanthias* (**175**) ist der Stachel dreiseitig. Seine der Rückenflosse angeschmiegte Hinterfläche ist leicht konkav und entbehrt des Schmelzes, welcher die beiden vorderen überzieht. Das Dentin zerfällt in einen dünnen pigmentierten Mantel und in den inneren dickeren Stamm,

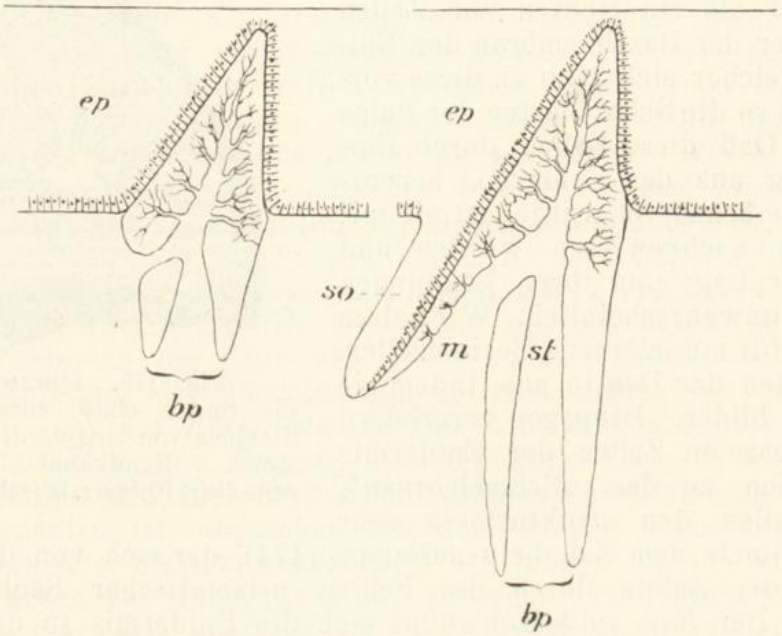


Fig. **176**. Schemata der Entstehung eines *Acanthias*-Stachels (rechts) aus einer Placoidschuppe (links) nach MARKERT. *bp* Basalplatte, *ep* Epidermis, von der nur das Schmelzepithel gezeichnet ist, *m* Höhle zwischen Mantel und Stammteil (*st*), *so* Schmelzorgan.

welche durch Längskanäle (*r*) voneinander getrennt sind und in denen sich Odontoblasten befinden. Ebenso kommen solche in der Höhle des Stammes vor, welche außerdem einen Knorpelstab als Fortsatz des Flossenskeletts umschließt. Da der Stamm von innen und von außen von Scleroblasten umgeben ist, entspringen seine Dentinkanäle von beiden Flächen. Der ebenfalls dreiseitige Stachel von *Spinax* besitzt eine einheitliche, nicht pigmenthaltige Dentinmasse, welche aber die Pulpahöhle durchquert, so daß diese in einen kleineren vorderen und einen größeren hinteren Abschnitt zerfällt. Der letztere umschließt den Knorpelstab. Der Schmelz umhüllt die Spitze, die Vorderkante und die beiden Hinterkanten der Krone, fehlt aber in der Mitte der ausgehöhlten Seitenflächen und an der Hinterseite. Die Schwanzstacheln der Rochen und die Zähne der Sägefische haben im fertigen Zustand keine Pulpahöhle, da diese sekundär von einer spongiösen gefäßreichen Dentinmasse (Trabeculardentin) erfüllt wird; von ihren längsverlaufenden und untereinander anastomosierenden Kanälen strahlen die Dentinröhren aus. Ein Schmelzüberzug findet sich bei den Rochen an

der Spitze und an den Vorderflächen. Die in Alveolen steckenden Sägezähne von *Pristis* besitzen ihn nur an der embryonalen Spitze; später geht er verloren, und der Zahn besteht nur aus Trabeculardentin, welches auf dem Querschnitt eine zierliche polygonale Felderung erkennen läßt, indem die zu jeden Längskanal gehörigen Dentinkanälchen in eckigen Grenzlinien aneinanderstoßen. Da alle diese Bildungen wegen ihrer Größe tief in der Haut stecken müssen, so wächst die Epidermis, wie bei den Zähnen der Amnioten tief in das Corium hinein. Das Schmelzorgan behält aber seinen Zusammenhang mit der Oberhaut, mit Ausnahme von *Trygon*, wo es sich von ihr abtrennt. Die Stacheln werden nicht gewechselt, sondern wachsen an der Basis weiter, während die Spitze sich abnutzt. Bei den Rochen sitzen zuweilen zwei oder mehrere Schwanzstacheln hintereinander.

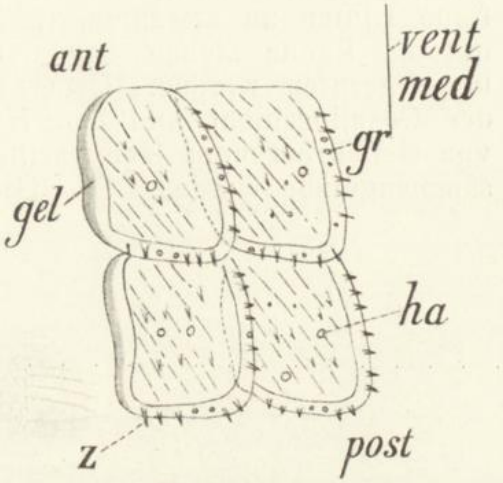


Fig. **177.** Schuppen von *Lepidosteus osseus* neben der Bauchmediane (*vent. med*). *gel* Gelenkfortsatz, *ha* HAVERSsche Kanalöffnungen, *z* Placoidzähnchen, *ant* vorn, *post* hinten. Orig.

Ganoiden.

Da von dieser im Devon zuerst auftretenden und namentlich im Palaeozoicum außerordentlich formenreichen Klasse sich nur wenige letzte Reste im Süßwasser der Gegenwart erhalten haben, so ist es nicht verwunderlich, daß diese sehr verschiedene Schuppen aufweisen. Die Verhältnisse der Epidermis sind bis jetzt wenig untersucht, scheinen aber keine Besonderheiten darzubieten. Bei *Lepidosteus* besteht sie aus vielen Zellagen und ist sehr reichlich mit Schleimzellen und serösen Zellen durchsetzt. Die ursprünglichen Schuppenverhältnisse finden wir bei den Euganoiden, da die Störe mit ihren großen Hautknochen sicherlich einen höheren Zustand darstellen. *Lepidosteus*, *Calamoichthys* und *Polypterus* zeigen große glänzende rhombische Tafeln, die in metameren Schrägreihen angeordnet sind, und wiederholen damit das von vielen fossilen Formen bekannte Bild (**177**). Das dorsole und nach vorn gekehrte Ende der Schuppe verlängert sich und greift mit diesem Fortsatz unter die nächstvordere Schuppe; bei fossilen Ganoiden kann es sogar zu einer gelenkigen Verbindung kommen. Beide Schuppen sind hier durch ein Ligament von straffem Bindegewebe (**178** *lig*) verbunden. Die Oberfläche läßt einige unregelmäßig gestellte Poren und bei *Lepidosteus* an den meisten Schuppen eine Anzahl winziger Zähnchen erkennen, die besonders auf dem hinteren Rande sitzen. Die jungen Schuppen sind von Epidermis bedeckt, welche im Alter häufig mehr oder weniger abgerieben wird.

Fig. **178** zeigt im Schema den Bau einer Ganoidschuppe. Sie besteht aus einer oberen dünnen Ganoinschicht und aus einer unteren viel dickeren Osteinschicht. Die erstere ist geschichtet, sehr hart und glänzend und wurde daher früher, obwohl keine Prismen in ihr vorkommen, als Schmelz gedeutet. Die untere Schicht ist ebenfalls lamellös, besitzt aber viele Knochenkörperchen und wird außerdem von

zahlreichen Kanälen durchzogen, welche an der Unterfläche beginnen. Sie haben teils den Charakter von dünnen verästelten Dentinkanälen (*ca*), welche namentlich bei fossilen Formen unter der Ganoinschicht in zahlreiche sehr feine Endbäumchen auslaufen (sog. Cosminschicht), teils sind sie weiter, führen Blutgefäße, geben viele Seitenäste ab, die wieder den Charakter von Dentinkanälchen annehmen, und münden an der freien Fläche der Schuppe mit größeren Poren aus, von denen Blutgefäße in die Subepidermis oder auch in die Zähnchen eintreten. Man hat sie als Haverssche Kanäle bezeichnet, zumal die Hartsubstanz um sie herum leicht konzentrisch geschichtet ist. Endlich sind noch feine Linien zu erwähnen („*tubes lepidines*"), welche namentlich am unteren Rande stehen und durch sklerotisierte Bindegewebsfibrillen hervorgerufen werden. Ueberhaupt besteht das Ostein, abgesehen von der Cosminschicht und den Haversschen Kanälen, aus vielen Lagen von sich kreuzenden Kalkfibrillen, welche als Isopedin (Pander) zusammengefaßt werden. Die Grenze zwischen Ganoin und Ostein ist

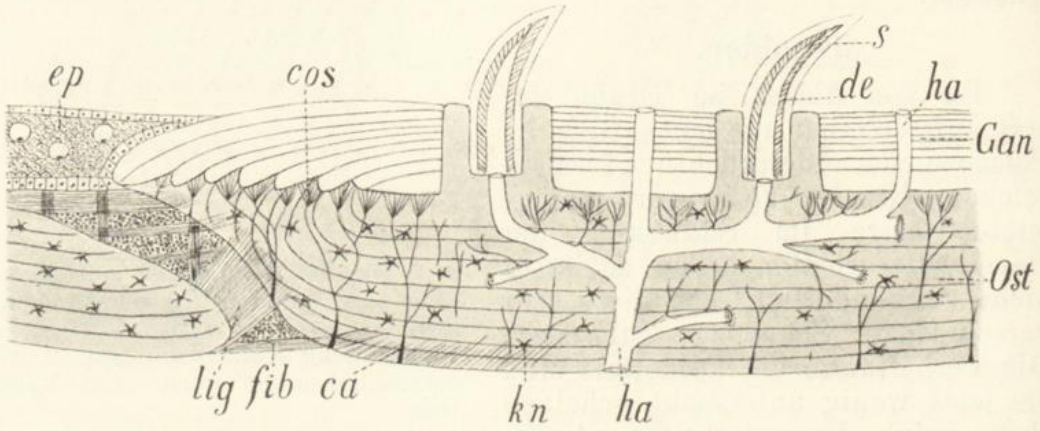


Fig. 178. Schema der Ganoidschuppe. *ca* Dentinkanälchen, *cos* Cosminschicht, *de* Dentin, *ep* Epidermis, *fib* bindegewebige Fibrillen, *Gan* Ganoinschicht, *ha* Haversscher Kanal, *kn* Knochenzelle, *lig* Ligament zwischen 2 Schuppen, *s* Schmelz. Orig.

scharf hinsichtlich der Härte, aber nicht morphologisch, denn die Schichten gehen am Rande ineinander über und bedingen eine konzentrische Struktur, und namentlich am Außenrande springt das Ostein oft zackig in das Ganoin hinein. Beide Schichten entstehen unabhängig voneinander; das Ganoin wird von subepidermalen Skleroblasten ausgeschieden, das Ostein von tiefer liegenden Zellen, welche dabei in die Hartsubstanz übertreten. Die rudimentären Zähnchen sitzen in becherförmigen Vertiefungen des Ganoins und zeigen die typische Zusammensetzung aus Schmelz, Dentin und Pulpa. Häufig sind nur noch die Becher vorhanden, da die Zähnchen leicht ausfallen.

Dieses allgemeine Bild kann nun in drei verschiedenen Formen uns entgegentreten. Bei der Cosmoidschuppe der Crossopterygier (**195** B) ist die Cosminschicht reich entwickelt, ebenso die darunter liegenden Haversschen Kanäle, auf welche nach innen die Lamellen folgen (Isopedinschicht). Das Ganoin bildet nur eine ganz dünne Lage, wenn man die Grenzschicht (*gr*) überhaupt so nennen darf. Bei *Lepidosteus* (**177**, **195** D) sind die Haversschen Kanäle nur im mittleren Teil der Schuppe ausgebildet und das Cosmin fehlt. Die Zähnchen sind noch überall nachweisbar. Bei *Polypterus* (**195** C) sind jene Kanäle außerordentlich stark entwickelt in allen Teilen der Schuppe und erzeugen

eine zarte Cosminschicht, aber die Zähnchen fehlen mit Ausnahme der Basis der Vorderflossen und der Belegknochen des Schultergürtels. Die Schuppe von *Amia* (**195** E) leitet zu den Cycloidschuppen (F) der Knochenfische über. Die Ganoinschicht fehlt, was auch für viele fossile Gattungen (*Platysomus, Gyrodus* u. a.) zutrifft. Die Schuppen von *Amia* (**179**) haben eine rechteckige Form, wobei sich das Vorderende zu einem breiten Fortsatz verschmälert, welcher in eine flache Vertiefung der Unterseite der nächst vorderen Schuppe hineingreift. Diese Vertiefung liegt gleich hinter dem Nabel (*n*), von dem die vielen Längsleisten der Oberfläche nach vorn in den Fortsatz und nach hinten in die eigentliche Schuppe ausstrahlen. An dieser Stelle liegen die Knochenkörperchen besonders dicht. Die Kalkmasse hat hier und an den beiden Seitenrändern der Schuppe eine körnige Struktur, wodurch sie als ein dunkles Hufeisen sich abhebt. In dieses hinein schiebt sich die nächst hintere Schuppe, so daß also bei *Amia* sich die Schuppen, wie bei den Knochenfischen, breit überlagern, während sie dies bei den beiden anderen Gattungen nur in geringem Maße tun (**177**). Die Osteinsubstanz von *Amia* läßt 3 Schichten erkennen (**180**): zu äußerst

Fig. **179**.

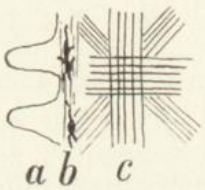


Fig. **180**.

Fig. **179.** Schuppe von *Amia calva*, untere Fläche. *gr* Grube, *n* Nabel, *v* vorn, *h* hinten. Orig.

Fig. **180.** Schräger optischer Schnitt durch die Schuppe von *Amia calva*, um die 3 Schichten von außen nach innen zu zeigen. Orig. *a* Leisten, *b* Schicht der Knochenkörperchen, *c* Isopedin.

die Längsleisten (*a*), dann die Schicht mit den Knochenkörperchen, welche an den Rändern der Schuppe viel dichter stehen als im Zentrum (*b*), und zu unterst die Isopedinschicht des sklerotisierten Bindegewebes ohne Knochenkörperchen, dessen Fibrillen in mehreren sich kreuzenden Lagen übereinander liegen (*c*). Solche Fibrillen befinden sich auch in *b*, sind aber hier viel zarter. An der Innenfläche des Fortsatzes kommen eine Anzahl Gruben (*gr*) vor, von denen Ligamentfasern zur nächsten Schuppe ausgehen. Durch das Fehlen des Schmelzes und der Haversschen Kanäle, durch die Fibrillenstruktur und die breite Ueberlagerung leiten diese Schuppen sehr auffällig zu denen der Knochenfische über. Ich halte es nicht für zweifelhaft, daß die Ganoiden von Selachiern abstammen, aber man kann trotzdem nicht sagen, daß die Ganoidschuppe aus der Placoidschuppe hervorgegangen ist. Die Ganoiden haben vielmehr das Integument der Selachier in eigenartiger Weise weitergebildet, indem hier zuerst in den tieferen Lagen des Coriums Knochensubstanz mit eingelagerten Knochenkörperchen auftrat. Durch ihre an der Innenfläche beginnenden Dentinkanälchen weicht sie von

dem echten Knochengewebe ab und verdient daher die besondere Bezeichnung „Ostein“ (Scupin), für deren unteren fibrillären Abschnitt der ältere Name „Isopedin“ reserviert bleiben möge. Indem an der Außenfläche zellenfreies Ganoin von Scleroblasten ausgeschieden wurde, entstehen mächtige Platten, welche sich metamer anordnen und sekundär mit den ererbten Placoidzähnchen vereinigen. Bei *Lepidosteus* finde ich an der Basis der Schuppenzähnchen keine Basalplatte, sondern sie sitzen in den Osteinbechern. Man kann also nicht, wie Klaatsch will, die mächtige Ganoinschicht wegen ihrer Zellenlosigkeit den Basalplatten der winzigen Zähnchen homolog setzen, die ja auch meistens fehlen. Noch viel weniger kann man sie mit dem Schmelz (O. Hertwig, Scupin) oder dem Dentin (Gegenbaur) vergleichen. Es bleibt also nichts anderes übrig, als Ganoin und Ostein, d. h. die eigentliche Ganoidschuppe, für eine Neuerwerbung dieser Tierklasse anzusehen. Die Ganoiden haben von den Selachiern die Placoidschuppen übernommen, und von diesen auch wohl die diagonale Anordnung geerbt, welche in dem entsprechenden Verlauf der Cutisfasern und Muskelsegmente begründet ist. Auch die Ontogenie spricht nicht dafür, daß die Ganoidschuppe aus der Placoidschuppe hervorgegangen ist, denn beide entstehen unabhängig voneinander: zuerst die Knochenplatte aus den tieferen Schichten des Coriums, später die Zähnchen aus der oberflächlichen Schicht (Dentin) und aus der Epidermis (Schmelz). Beide Bildungen vereinigen sich sekundär. Somit erübrigt sich auch die Auffassung, daß die Ganoidschuppe aus einer Verschmelzung der Basalplatten vieler Zähnchen hervorgegangen ist.

Bei den Acipenseriden sind die Zähnchen und damit jede Erinnerung an die Selachier vollständig verschwunden. Dagegen hat sich die Knochensubstanz zu mächtigen Platten entwickelt, die bei *Acipenser* in 5 Längsreihen angeordnet sind und häufig in eine oder mehrere Knochenspitzen auslaufen, die auf ihrer Oberfläche aus einer homogenen Substanz bestehen, die vielleicht dem Ganoin homolog ist. Die breiten Hautstreifen zwischen diesen Reihen tragen kleine Knochenplatten ähnlicher Art. Nach Maurer sollen die großen Knochenplatten ebenfalls von Ganoin bedeckt sein, was von Hertwig bestritten wird. Die Haut der Löffelstöre (*Polyodon spathula*) ist fast vollkommen nackt.

Teleosteer.

Bezüglich der Epidermis verweise ich auf die Fig. **167** und **181**. Letztere zeigt, daß die Oberhaut bei *Barbus* über der Schuppe dicker ist als unter derselben und daß Kolbenzellen nur in der freien Fläche vorkommen, während der verdeckte Teil sehr reich an Becherzellen ist. Die Epidermis hat bei Jungfischen und Lophobranchiern 2—3 Zellagen, ist aber im allgemeinen vielschichtig und häufig, sogar aus sehr vielen (30 und mehr) Zellagen zusammengesetzt (**183** A); sie schließt nach innen mit einer strukturlosen Membran ab, welche eine Verdichtung des Coriums ist. Die oberflächlichen Zellen sind niedrig und bilden zuweilen eine Cuticula; bei der Forelle sind die obersten 1—2 Lagen sogar verhornt. Eine unterste Matrixschicht mit höheren Zellen ist fast immer deutlich. Die gewöhnlichen Zellen sind durch Zellbrücken verbunden, und in den Intercellularspalten werden häufig Leukocyten angetroffen und verästelte Pigmentzellen. Wenn die Zahl der Drüsenzellen sehr groß ist, können die indifferenten Zellen stark abgeplattet

sein (**182**) oder auch zu einem Symplasma verschmelzen. Sehr merkwürdige Verhältnisse sind von Mormyriden beschrieben worden, daß nämlich bei *Marcusenius longianalis* die Zellen in der Mitte der Oberhaut sich horizontal in die Länge strecken und „Plättchensäulen" bilden, die von der Fläche gesehen in polygonalen Feldern aneinanderstoßen (**183** A). Diese faserförmigen Epithelzellen können wohl nur den Zweck haben, die Oberhaut zugfest zu machen.

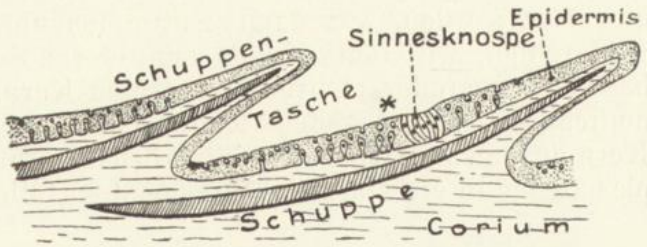


Fig. **181**. Längsschnitt durch die Haut und die Schuppen eines Knochenfisches (*Barbus*) nach MAURER.

Für die Oberhaut der Knochenfische ist die große Zahl der Drüsenzellen sehr charakteristisch. Sie zerfallen, wie bei den Selachiern (s. S. 197), in Schleimzellen und in seröse Zellen, welche beide aus den Matrix-

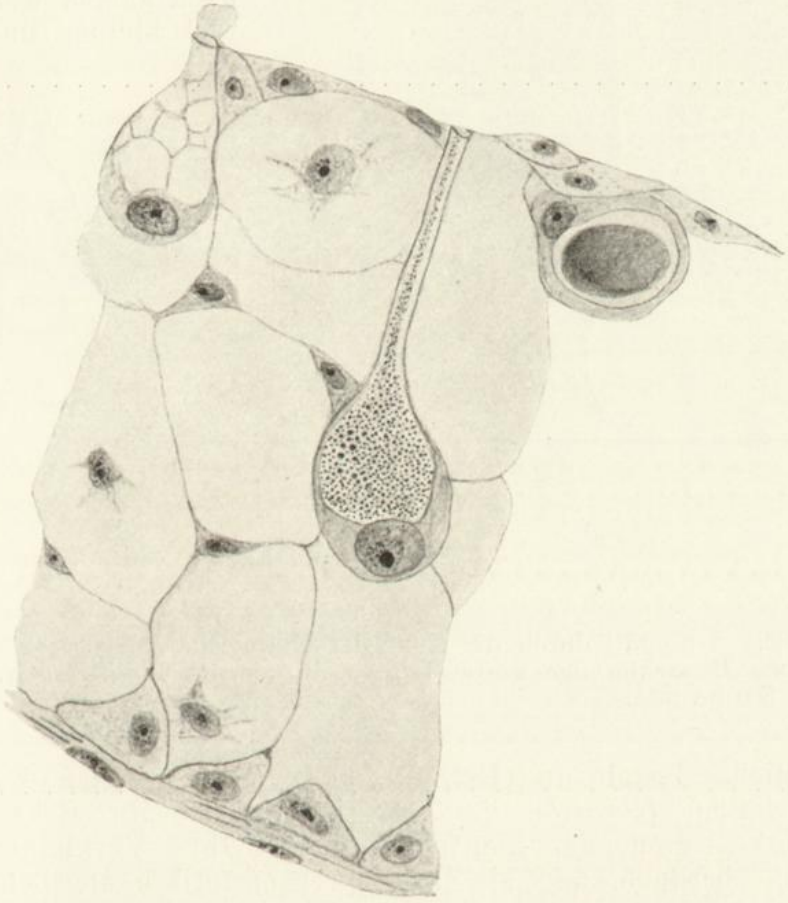


Fig. **182**. Epidermis von *Fierasfer dentatus* nach NUSBAUM, mit verschiedenen Drüsenzellen. Links oben eine Schleimzelle, rechts eine lang ausgezogene seröse „Retortenzelle" mit körnigem Sekret und eine runde mit homogenem Sekret. Außerdem mehrere große „Kolbenzellen", die hier rundlich-polygonal sind.

zellen hervorgehen. Die Schleimzellen haben einen basalen Kern, wabiges Protoplasma und sehr helles Sekret. Wenn sie bis an die Oberfläche gewandert sind, nehmen sie die Form von Becherzellen

an (**182**, oben links) und entleeren hier ihr Sekret. Unter den serösen Drüsen sind die Kolben- oder Leydigschen Zellen, welche wir schon bei den Cyclostomen kennen lernten (**171**), besonders auffallend. Sie kommen aber nur bei Physostomen vor mit Ausnahme der Salmoniden. Bei Physoclisten sind sie noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden, was damit zusammenzuhängen scheint, daß sie überall dort fehlen, wo Hautknochen oder derbe Schuppen vorhanden sind. Sie haben einen (oder mehrere) zentralen Kern, welcher von etwas pseudopodienartig ausgezogenem Endoplasma umgeben ist, das viele aus dem Kern ausgewanderte Chromidialkörner enthält. Das ganze äußere Protoplasma ist in ein stark lichtbrechendes Gallertsekret umgewandelt. Eine Zellmembran fehlt. Eine kolbenförmige Gestalt haben die Zellen nur zuerst, solange sie noch als lange Zellen zwischen den Matrixzellen wurzeln (**167**). Später rücken sie nach außen, werden dabei viel kleiner und nehmen eine rundliche Gestalt an (**182**, die ganz großen hellen Zellen). In einzelnen Fällen (*Silurus*, *Anguilla*) können sie ihr Sekret an der Oberfläche entleeren oder hier auswandern. Ihre Verkleinerung muß wohl darauf beruhen, daß sie ihr Sekret osmotisch abgeben, welches vielleicht zur Ernährung der Oberhaut dient. Dabei tritt oft ein Zerfall des Nucleus in mehrere Kerne und Rückbildung derselben ein. Beim Aal bildet sich neben dem Kern noch eine Sekretvakuole mit körnigem Inhalt. Bei *Lota*, *Firasfer* (**182**), *Cyclopterus*, *Callichthys* u. a. kommen seröse Drüsen mit körnigem Inhalt vor, die mit einem langen Ausführgang an der Oberfläche ausmünden. Diese „Retortenzellen", wie wir sie nennen wollen, sind nach Form und Inhalt von den Kolbenzellen so verschieden, daß sie höchstens von derselben indifferenten

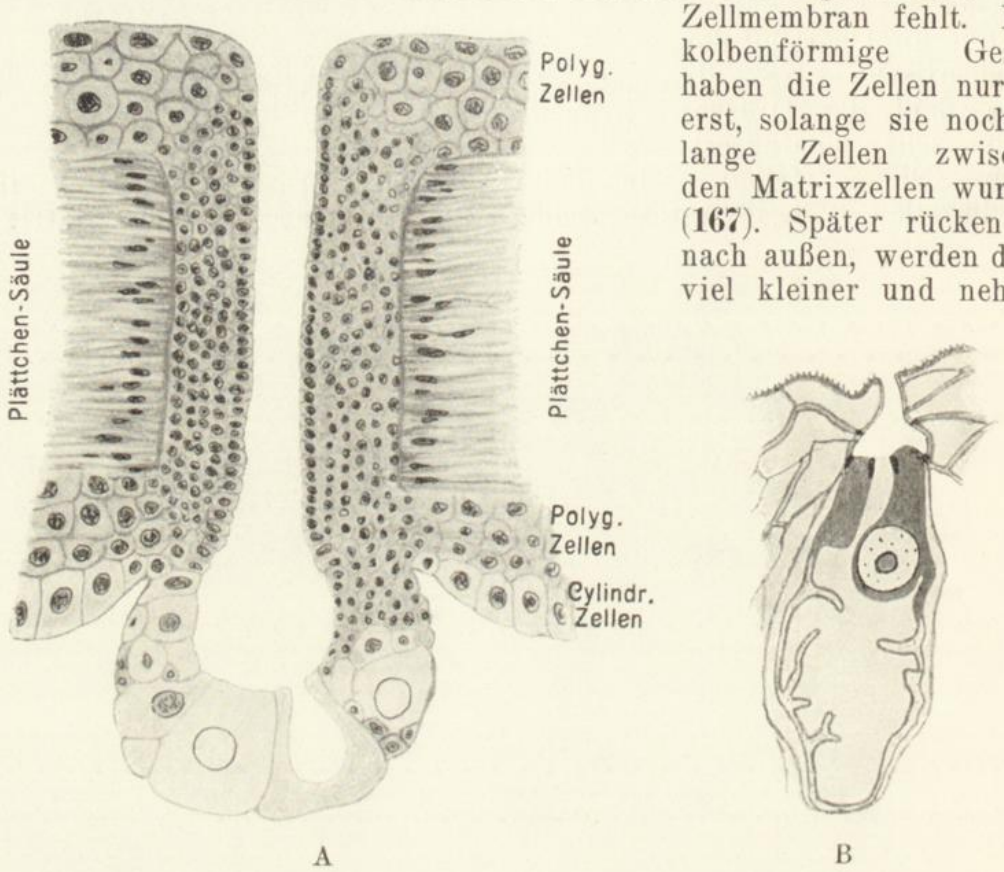


Fig. **183**. A Schnitt durch die Haut der Mormyride *Marcusenius longianalis* nach Franz. B sackförmige seröse Drüsenzelle aus der Epidermis von *Lepadogaster* nach Studnicka.

Zellart sich ableiten könnten. Aehnliche sackförmige Drüsenzellen mit großem Sekretraum, welche sich durch einen Intercellularspalt öffnen (**183** B), sind bei *Lepadogaster* gefunden worden. Ueber die Bedeutung dieser verschiedenen Drüsenzellen ist wenig bekannt. Die Schleimzellen dienen wohl dazu, die Haut schlüpfrig zu machen. Die langen, prall gefüllten Kolbenzellen können eine stützende Funktion haben; daher ihr Fehlen bei Arten mit Hautknochen und ihre starke Entfaltung bei kleinschuppigen (Aal) oder schuppenlosen Arten. Bei Hautverletzungen sollen sie sich über die Wunde legen und einen schützenden Pfropf bilden. Auf ihre ernährende Bedeutung wurde schon hingewiesen. Ihre exkretorische Funktion scheint nur gering zu sein. Manche Fische benutzen ihren Schleim in eigenartiger Weise: junge Aale können Sand zu einer Röhre zusammenkleben, und von *Lota vulgaris* wird behauptet, daß die Tiere bei der Begattung sich mit einem Schleimgürtel umgeben. Vielleicht sind auch die Giftzellen in den Giftdrüsen der Knochenfische umgewandelte Kolbenzellen. Jedenfalls gehören sie zu den serösen Zellen. Solche Giftdrüsen kommen je zu zweien längs den Flossenstacheln, besonders längs den Rückenstacheln bei *Scorpaena, Sebastes, Pterois, Pelor, Synanceia*, der Siluride *Plotosus* und bei *Trachinus* und *Thalassophryne* an denselben Stellen und an den Stacheln des Kiemendeckels vor. Der feinere histologische Bau bedarf noch der Aufklärung. Es handelt sich um Verdickungen der Epidermis, welche sich in das Corium einsenken und aus sehr großen Drüsenzellen und retikulär angeordneten Stützzellen bestehen. Ein Ausführgang soll nicht vorhanden sein, sondern die Drüsenzellen platzen und zerreißen dabei die sie umgebenden Stützzellen (**184**). Die Stacheln haben meist jederseits eine Rinne, in welcher die Drüse liegt. Das Sekret fließt in der Rinne bis zu der frei aus der Epidermis hervorragenden Spitze des Stachels. Vielleicht liegt hier eine nekrobiotische Drüse vor, indem das Sekret (*ag*) aus degenerierten Zellen besteht. Bei Mormyriden finden sich an vielen Körperstellen Gebilde, welche den Eindruck einer vielzelligen Drüse mit besonderem Ausführgang machen (**183**): von einer Hervorstülpung der basalen, drüsigen Epidermiszellen verläuft ein breiter Ausführgang durch das kleinzellige Epithel hindurch.

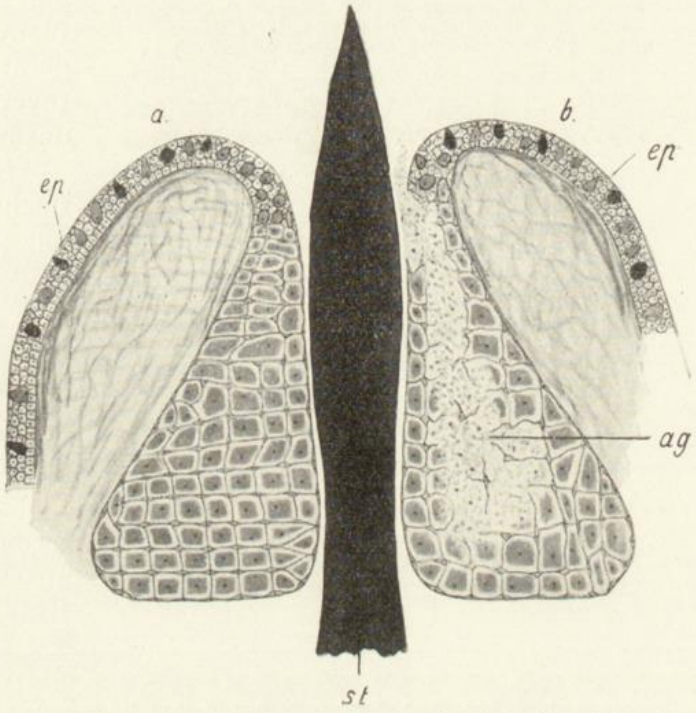


Fig. **184**. Schema einer Stachelgiftdrüse eines Knochenfisches nach PAWLOWSKY. Der Stachel (*st*) ist tief schwarz, die Epidermiszellen (*ep*) sind weiß, die Schleimzellen schwarz, die serösen Zellen grau gehalten. *ag* Sekret.

Der bei Süßwasserfischen zur Laichzeit auftretende „Perlaus-

schlag“ beruht auf einer Verhornung der oberflächlichen Epidermiszellen, welche bei den Männchen in stärkerem Grade auftritt als bei den Weibchen. Bei den Cyprinoiden entstehen auf diese Weise helle Körner, Warzen oder Dornen am ganzen Körper, besonders am Kopf. Bei Salmoniden sind es längliche Erhebungen, wodurch der Fisch ein längsstreifiges Aussehen bekommt. An den betreffenden Stellen wölbt sich die Epidermis etwas gegen das Corium vor und die oberflächlichsten Zellen verhornen zu kernlosen Schüppchen. Bei den Warzen der Oberlippe von *Rhodeus* springt die Epidermis stärker in das Corium vor und bei der indischen Cyprinoide *Discognathus lamta* am Kopf und an der Schnauze in noch höherem Grade, wobei das Corium wieder mit fadenförmigen Papillen in die Epidermis eingreift.

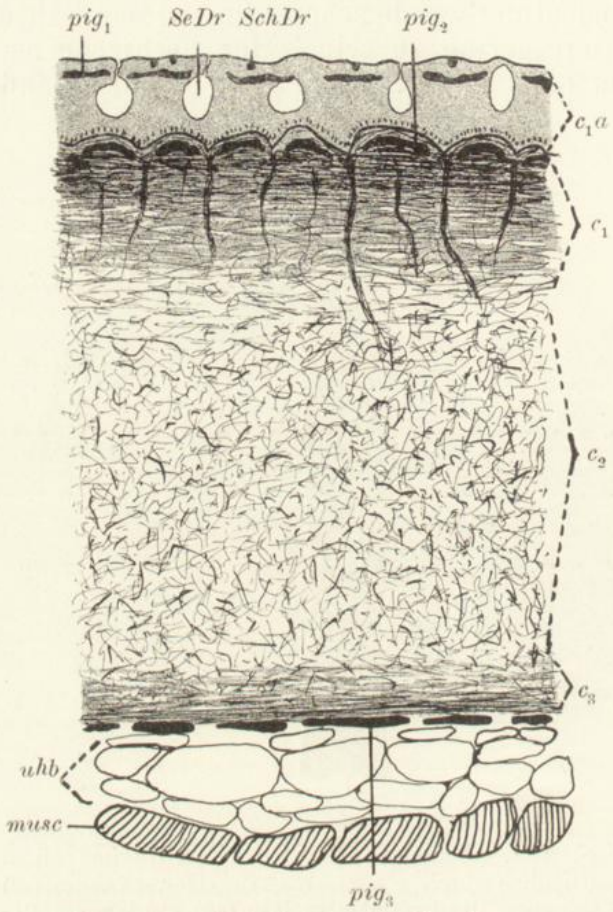


Fig. **185**. Schnitt durch die Haut von *Cyclopterus* nach Hase. c_1, c_2, c_3 Coriumschichten, c_1a Epidermis, pig_1, pig_2, pig_3 Pigmentlagen, *musc* Muskel, *SchDr* Schleimdrüse, *SeDr* seröse Drüse, *uhb* Unterhautbindegewebe.

Das **Corium** der Knochenfische besteht aus einer oberen dünnen, pigmentreichen Schicht von lockerem Bindegewebe, in der auch die Schuppen liegen, und einer tieferen Schicht von straffem Bindegewebe, dessen Fasern sich kreuzen oder auch vertikal verlaufen. Beide Schichten sind aber nicht scharf geschieden, so daß die Schuppen mit ihrem unteren Ende in das straffe Bindegewebe hineinragen. Dieses verbindet sich durch pigmentreiches Unterhautbindegewebe mit der Muskulatur. Modifikationen dieses Verhaltens können durch Hautknochen und Stacheln hervorgerufen werden. In der Haut von *Cyclopterus* (**185**) z. B. zerfällt das straffe Bindegewebe in eine äußere und eine innere Portion, zwischen die sich eine dicke Lage von filzigem Bindegewebe (c_2) einschiebt, in der die Hautstacheln wurzeln.

Die Pigmentzellen, welche die namentlich bei tropischen Fischen oft so prächtigen Farben bedingen, verteilen sich auf drei Zonen. Am wenigsten zahlreich sind die Wanderchromatophoren in der Epidermis. In größter Menge kommen sie im lockeren Bindegewebe über und unter den Schuppen vor. Endlich finden sie sich bei vielen Arten auch im subkutanen Bindegewebe (**185**). Ueber ihren Bau und ihre Innervierung vgl. S. 96 und Fig. **80**. Viele Fische, namentlich Pleuronectiden, können durch Vermittlung des Auges ihre Hautfarbe in Uebereinstimmung bringen mit ihrer Umgebung.

Die Hartgebilde der Teleosteerhaut sind außerordentlich mannig-

faltig, was beweist, daß wir es mit einer hochdifferenzierten Tierklasse zu tun haben. Wir können unterscheiden: 1. echte Schuppen (Cycloid und Ctenoid); 2. Ossifikationen; 3. Placoidzähnchen und verwandte Bildungen.

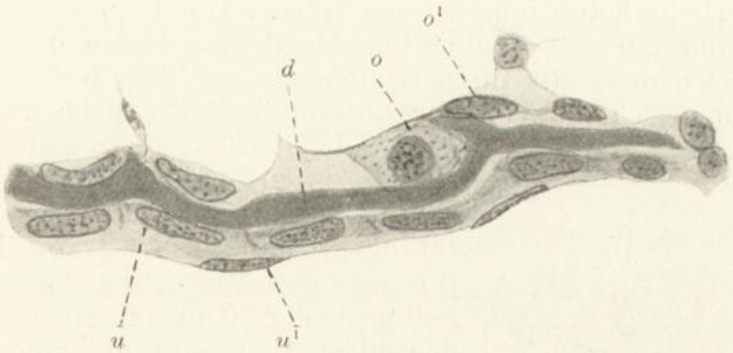


Fig. 186. Querschnitt durch einen Schuppenkeim einer 51 mm langen Forelle nach NUSBAUM. d obere Schuppenschicht (Hyalodentin), o, o^1 obere, u, u^1 untere Scleroblasten. Unter dem Hyalodentin ist schon etwas von der unteren Schuppenschicht zu sehen.

1. Schuppen. Wenn die Schuppen klein sind, so beeinflussen sie die Oberhaut nicht. Wenn sie aber größer werden (**181**), so stülpen sie die Epidermis nach außen vor, und es entsteht zwischen zwei benachbarten Schuppen eine Tasche der Oberhaut, welche sich bei

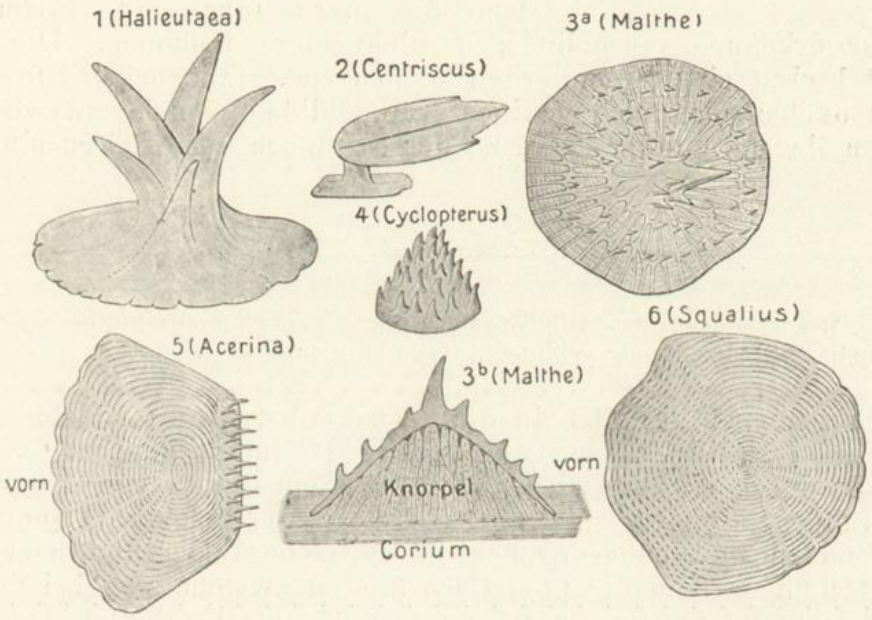


Fig. 187. Verschiedene Schuppen von Teleosteern nach O. HERTWIG.

großen Schuppen als eine Platte von Epidermiszellen tief in das Corium hinein verlängern kann. Die Schuppen liegen in einer Spalte des lockeren Bindegewebes und werden auf beiden Flächen von einer Lage von Scleroblasten bedeckt. Indem jede Zellschicht eine besondere Substanz ausscheidet, entsteht an der Schuppe (**195** F) eine obere homogene „Deckschicht“ (die Bezeichnung „Hyalodentin“ ist zu verwerfen, da keine Aehnlichkeit mit Dentin vorliegt) und eine untere fibrilläre mit vielen sich kreuzenden Lagen von horizontalen Kalkfibrillen (Iso-

pedinschicht). Bei ihrem ersten Auftreten bilden diese Scleroblasten eine Papille, welche sich leicht gegen die Epidermis vorwölbt. Da eine Basalmembran fehlt, schieben sich die Zellen zuweilen etwas in die Epidermis hinein, ohne daß aber ein Uebertritt von ektodermalen Zellen mit Sicherheit nachgewiesen wäre. Die Papille streckt sich in die Länge und wird so zu dem Schuppenkeim, dessen obere Zellen zuerst die Deckschicht mit ihren Leisten ausscheiden, welcher später die untere Schuppenschicht von den unteren Zellen angelagert wird (**186**). Ein Teil dieser Zellen geht hierbei zugrunde (*o, u*), ohne dabei in die Hartsubstanz überzutreten, während andere (*o'*, *u'*) der Schuppe aufgelagert bleiben und ihr weiteres Wachstum vermitteln. Die Schuppe der Knochenfische zeigt daher denselben Bau, wie diejenige von *Amia* (**180**, **195** E), nur daß die Knochenkörperchen im allgemeinen fehlen. Sie kommen aber vor bei manchen Clupeiden, Characiniden, Cypriniden, Mormyriden, *Sudis gigas*, *Thynnus vulgaris* u. a., und zwar dicht unter der Deckschicht oder auch an den Schuppen der Seitenlinie um den Kanal herum. Bei starken Vergrößerungen läßt die Oberschicht nach außen eine lamellöse, nach innen eine prismatisehe Struktur erkennen, erscheint also nicht mehr homogen. Die untere Schicht besitzt eine Besonderheit in den sog. Mandlschen Körperchen, kleinen ovalen oder auch eckigen Kalkgebilden, welche zwischen den Fibrillen liegen und im Zentrum der Schuppen am größten sind.

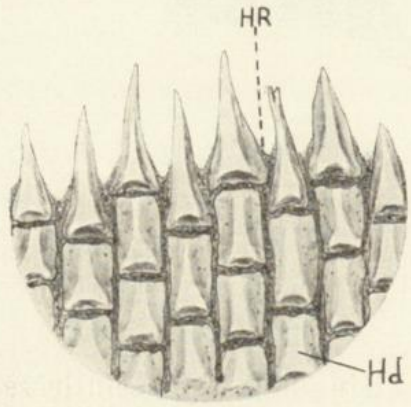


Fig. **188.** Hinterrand (*HR*) einer Ctenoidschuppe von *Sciaena umbra* nach Hase. *Hd* Hyalodentinplatte.

Fig. **189.** Schema des Dickenwachstums einer Ctenoidschuppe nach Hase. Die jüngsten nur am Rande gebildeten Teile sind punktiert.

Die Schuppen zerfallen in die Rundschuppen (Cycloidschuppen, **187**, 6) und in die Kammschuppen (Ctenoidschuppen, 5), welche zwar nur durch ein äußerliches Merkmal, den Besatz von Zähnchen am Hinterrande, gesondert sind, aber sich doch ziemlich scharf voneinander unterscheiden und daher große systematische Bedeutung haben. Die Cycloidschuppen sind die phyletisch älteren, welche sich bei den ganz überwiegend im Süßwasser lebenden Malacopteri erhalten haben und unter den Meeresfischen bei Clupeiden, Echeneis, Gadiden, Pleuronectiden u. a. Die ältesten Knochenfische, häringsartige Physostomen aus der Jurazeit, haben nur Rundschuppen. Kammschuppen treten erst in der Kreide auf. Die Kammschuppen werden immer als Rundschuppen angelegt, und schlagen häufig in diese zurück, aber nicht umgekehrt. Diese Tatsachen beweisen, daß die Rundschuppen als die Ausgangsformen anzusehen sind, welche sich, wie die Amiaden beweisen, aus Ganoidschuppen entwickelt haben, indem die oberflächliche Schicht die Knochenkörperchen mehr und mehr verlor und sich in die stärker verkalkte Deckschicht umwandelte. In einigen Familien läßt

sich die Weiterentwicklung der niederen Schuppenform in die höhere noch jetzt verfolgen. Bei manchen Labroiden hat eine Art Rundschuppen, während eine nahe verwandte Art Kammschuppen aufweist. Die geschlechtsreifen männlichen Schollen machen eine solche Umwandlung durch, aber nur auf der Augenseite, während die Blindseite und die Weibchen die Rundschuppen behalten. Die Flunder zeigt denselben Prozeß in beiden Geschlechtern, und zwar überwiegend auf der oberen Seite.

Bei der Betrachtung beider Schuppensorten fallen außer den konzentrischen Leisten radiale Linien auf, welche vom Zentrum nach dem Vorder- und Hinterrande verlaufen. Es sind dies Furchen, in denen die Deckschicht fehlt (**195** F) und die Verkalkung der unteren Schicht ausgeblieben ist. Sie haben wohl den Zweck, die Schuppen

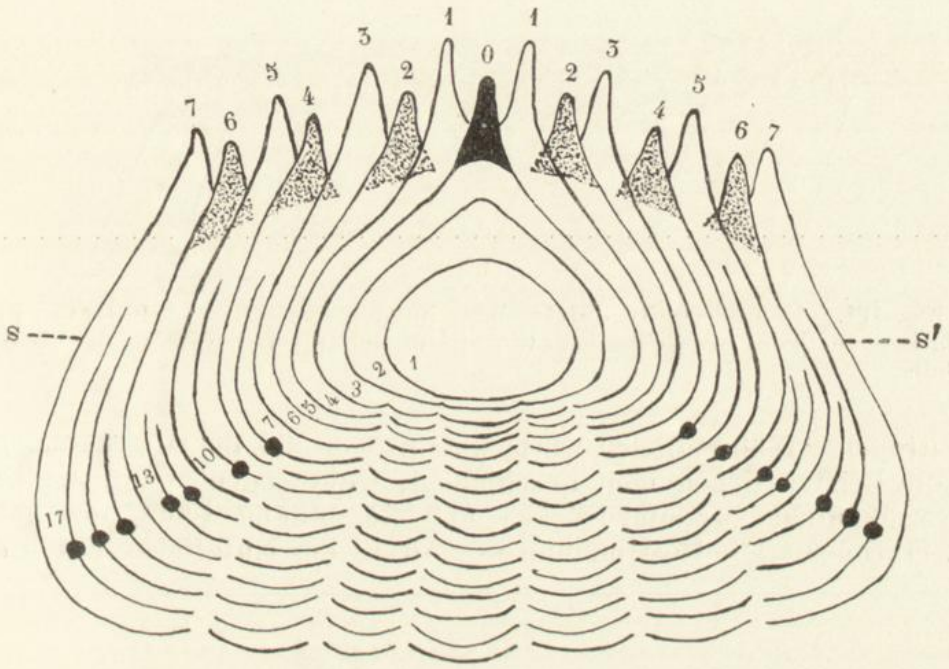


Fig. **190.** Schema des Wachstums einer Ctenoidschuppe von der Fläche gesehen. Die Reihenfolge der Zuwachsringe und Stacheln ist durch Zahlen angedeutet. Die Zwischenringe sind durch • angedeutet. s—s^1 der Durchschnitt der Fig. 189. Nach HASE.

biegsam zu machen, so daß sie den Körperbewegungen keinen Widerstand entgegensetzen. Auf der Unterseite des nicht bedeckten Teils der Schuppen liegen in der Regel Iridocyten mit Guaninplättchen (s. S. 97) und bedingen den Silberglanz des Körpers. Er ist namentlich auf der Ventralseite vorhanden und stellt eine Anpassung dar, indem er den Fisch für unter ihm befindliche Feinde unsichtbar macht, da diese nach oben gegen das Licht blicken. Die Zähnchen der Kammschuppen sind außerordentlich mannigfaltig bei den verschiedenen Arten, bald in einer Reihe, bald in mehreren am Hinterrande oder auf einem dreieckigen Hinterfelde (*Solea*) angeordnet. Sie haben nichts mit den Placoidzähnchen zu tun, sondern sind Umbildungen der Deckschicht. Diese zerfällt bei vielen Arten am Hinterrande in längliche oder rhombische Platten, welche zu Längsreihen angeordnet sind und allmählich zu den Stacheln auswachsen (**188**). Die

Dicke der Schuppen nimmt vom Zentrum nach außen ab (**189**), und ebenso sind die Zähnchen in der Mitte am dicksten und längsten (**190**), d. h. die Scleroblasten lagern von beiden Seiten und am Rande immer neue Substanz an. Die Kammschuppe ist ursprünglich cycloid (Ringleiste 1, 2), und zwischen den Volleisten schieben sich später 1—3 Halbleisten ein, wodurch das Zentrum immer mehr nach dem Hinterrand verschoben wird. In jedem Jahre entsteht eine ganze Anzahl

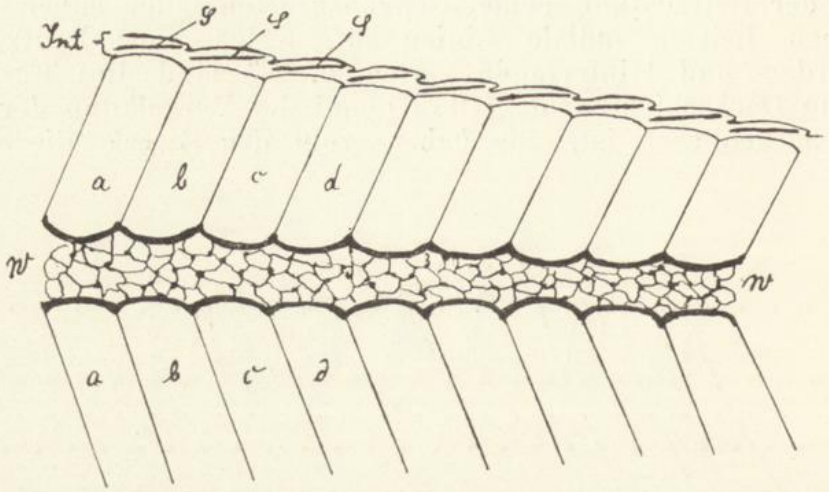


Fig. **191.** Frontalschnitt durch einen jungen *Leuciscus* nach HASE, um zu zeigen, daß auf jedes Muskelsegment (*a—d*) eine Schuppe (*S*) kommt. *Ep* Epidermis, *Cu* Cutis.

von Ringen. Während der warmen Jahreszeit ist das Wachstum stark und die Leisten liegen weit auseinander, wohingegen sie in der kalten Jahreszeit dicht zusammenrücken und ein dunkles Band, den Jahresring, erzeugen. Die Bestimmung des Alters der Nutzfische durch diese

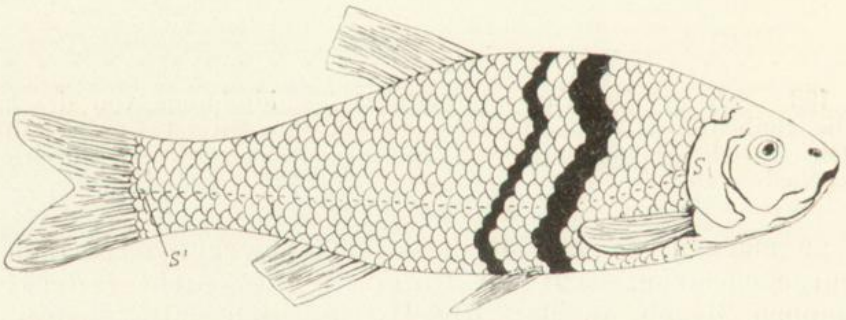


Fig. **192.** *Leuciscus rutilus* mit vollständigem Schuppenkleid. Einige Schuppendiagonale sind schwarz punktiert, um die Uebereinstimmung mit dem Verlauf der Muskelsegmente zu zeigen. Die Seitenlinie *SS'* fällt nicht mit der Mittellinie der Muskelsegmente zusammen. Nach HASE.

Jahresringe ist für die Fischerei von Bedeutung. Man erzielt jedoch nur sichere Ergebnisse, wenn alle Schuppen mit unklaren Verhältnissen, die sehr häufig sein können, unberücksichtigt bleiben.

Eine Rückbildung der Schuppen bis zum vollständigen Verlust ist bei vielen Knochenfischen eingetreten, namentlich bei solchen, welche „tänioform" (bandartig) gestaltet sind in Anpassung an eine schlängelnde Bewegungsweise oder welche eine dicke Haut oder Hautknochen be-

sitzen. Zu den tänioformen Teleosteern gehören Vertreter sehr verschiedener Familien, die alle durch reduzierte oder fehlende Schuppen ausgezeichnet sind, so unter den Apodes *Venefica* und *Nemichthys*, unter den Macruriden *Ateleopus*, unter den Cepoliden *Cepola*, unter den Trichiuriden *Trichiurus*, unter den Tachypteriden *Regalecus*. Beim Aal fehlen die Schuppen in gleicher Anpassung noch bei den Jungformen von 7 cm Länge. Sie entwickeln sich dann zu länglich ovalen sehr dünnen Platten von etwa 3 mm Länge, welche auf ihrer Oberfläche statt der konzentrischen Leisten Reihen von winzigen ovalen Scheiben aufweisen. Beim Karpfen gibt es eine Rasse, die sog. Spiegelkarpfen, bei der die meisten Schuppen fehlen, während die vorhandenen sich zu zerstreut liegenden, sehr großen Platten entwickelt haben. Endlich bei der Rasse der „Lederkarpfen" fehlen die Schuppen vollständig. Es gibt aber alle Uebergänge zwischen diesen drei Sorten, die vielleicht zum Teil auf Kreuzungen beruhen. Schuppenlos sind manche Grundfische: *Cottus gobio*, *Silurus glanis*, *Saccobranchus fossilis*, die Gattung *Gymnarchus* unter den Mormyriden, manche Zoarciden, die Symbranchiden, Gobiesociden und die elektrischen Fische (*Gymnotus*, *Malapterurus*); ferner die weiter unten besprochenen Familien mit Hautverknöcherungen, welche als Ersatz für die Beschuppung aufgetreten sind.

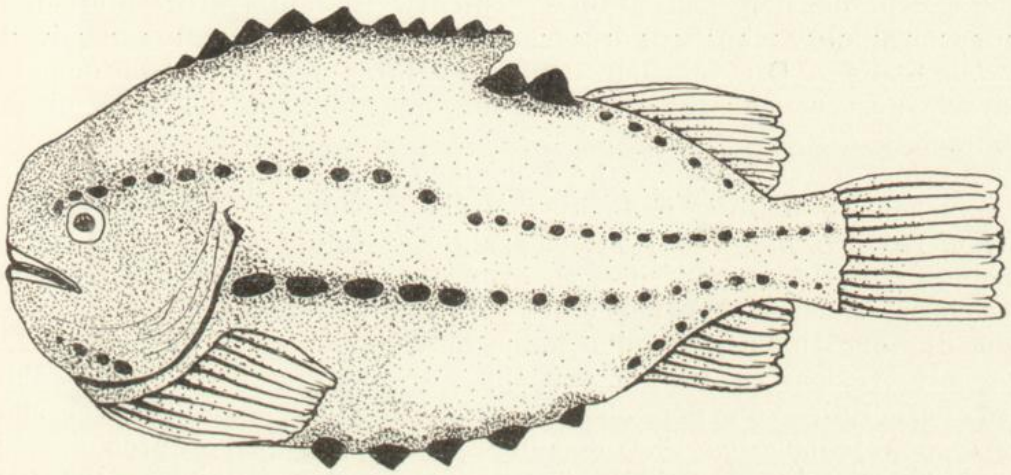


Fig. **193**. *Cyclopterus lumpus* von 50 cm Länge mit kleinen bis sehr großen Hautknochen, deren wechselnde Dichte aus der Art der Punktierung zu ersehen ist. Nach HASE.

Die Anordnung der Teleosteerschuppen ist ursprünglich metamer, worin sich ein Erbteil der Ganoiden ausspricht: auf jedes Muskelsegment kommt eine Reihe von Schuppen (**191**), und die eigentümliche **w**-förmige Knickung der Muskelsegmente mit nach vorn offenen Winkeln kommt auch in den Schrägreihen der Schuppen zum Ausdruck (**192**). Bei *Tinca* und den Salmoniden kommen auf jedes Metamer 2 Schuppenreihen. Diese segmentale Anordnung verdient weiter untersucht zu werden, da bei vielen Fischen die Metamerie verwischt oder aufgehoben ist. Sie hat einen physiologischen Grund, denn durch sie werden bei den Körperbewegungen die Verschiebungen der Muskeln und Schuppen in Uebereinstimmung gebracht.

2. Ossifikationen der verschiedensten Art und Größe kommen

statt der Schuppen bei einer Anzahl überwiegend mariner Knochenfische vor, namentlich bei Kataphracten, Pediculaten, Plectognathen, Gasteroiden, Lophobranchiern und Panzerwelsen. Es sind mesodermale Bildungen, jedoch sollen bei Seenadeln Ektodermzellen in die Tiefe wandern und sich der jungen Knochenplatte von unten anlegen, ohne sich aber an dem Aufbau zu beteiligen. Dieser rätselhafte Vorgang bedarf noch der Aufklärung. Bei *Dactylopterus* und Lophobranchiern finden wir große Knochenplatten, welche von weiten Hohlräumen und Haversschen Kanälen durchzogen werden. Bei *Centriscus scolopax* (**187**, 2) erinnert die Form an eine Placoidschuppe, hat aber nichts damit zu tun, denn die Schuppe besteht aus einer homogenen Knochenmasse. Die letztere bildet auch die Stachel von *Balistes, Monacanthus* und *Triacanthus*, welche aber einer fibrillär differenzierten Knochenplatte aufsitzen. Bei den Igelfischen *Diodon* und *Tetrodon* bestehen die zuweilen riesig großen und aufrichtbaren Stacheln aus einer zentralen längsfaserigen Knochenmasse und aus einem dicken Mantel von konzentrisch geschichteter und gleichzeitig radialfaseriger Knochensubstanz. Die erste Anlage ist ein homogenes Zähnchen im Corium, dessen Höhle von jener längsfaserigen Achse ausgefüllt wird, während äußere Scleroblasten den Mantel schichtweise auflagern; hierbei erhalten sich die Knochenkörperchen bei *Tetrodon*, während sie bei *Diodon* fehlen. Die Stacheln laufen an ihrer Basis in drei oder vier Wurzeln aus, welche einer Platte von gewöhnlicher Knochensubstanz aufsitzen.

3. Am interessantesten sind diejenigen Hautverknöcherungen, welche in manchen Verhältnissen an die Selachier erinnern. In der Haut von *Cyclopterus lumpus* (**193**) sitzen zahllose runde oder spitze Höcker, welche an bestimmten Stellen zu großen vielzackigen Hautzähnen verschmelzen. Sie bestehen aus einer Art Trabeculardentin ohne Schmelz, denn die der Innenfläche der Pulpa anliegenden Odontoblasten setzen sich mit Ausläufern in die lamellöse Hartsubstanz fort. Die Pulpa wird ausgefüllt von der oben erwähnten filzigen Bindegewebsmasse (**185** c_2). Wie bei den Placoidzähnen bricht die Spitze durch die Epidermis durch, die Hautzähne überdecken sich aber nicht, sind nicht segmental angeordnet und werden häufig regeneriert. Sicherlich sind diese Uebereinstimmungen mit den Selachiern, wie auch das stark entwickelte und dauernd sich erhaltende Knorpelcranium als Konvergenzen zu beurteilen, denn die Cottiden, welche als die nächsten Verwandten gelten, zeigen eine starke oder völlige Rückbildung der Schuppen, und zum Ersatz sind jene Hartgebilde aufgetreten. Bei gewissen Panzerwelsen sitzen noch echte atavistische Placoidzähnchen mit Schmelz, Dentin und Pulpa, aber ohne Basalplatte, auf den großen Knochenplatten der Haut. So bei *Plecostomus commersonii* (von O. Hertwig als *Hypostoma* bezeichnet) überall in großen Mengen, bei *Callichthys* am Hinterrande.

Dipnoer.

Ceratodus besitzt sehr große dünne Schuppen, welche in Taschen der Cutis liegend sich zum größten Teil überdecken und hierin, sowie in der dünnen biegsamen Beschaffenheit an die Knochenfische erinnern, so daß man in den Lehrbüchern sie vielfach als Cycloidschuppen be-

zeichnet findet. Sie haben aber einen sehr verschiedenen Bau, denn sie bestehen aus einer oberen spongiösen und einer unteren isopedinen Schicht. Von der Fläche gesehen (**194** A, B), erkennt man auf der Außenseite eine unregelmäßige Felderung, indem tiefe Furchen die Deckschicht der Schuppe durchsetzen. Diese besteht aus einer sehr spongiösen hellen Knochensubstanz (**195** G), welche auf der Außenfläche sehr viele kleine, meist gegen das Zentrum gerichtete Zacken trägt, zwischen denen überall die Hohlräume sich öffnen. Die Zacken fehlen auf dem Hinterfelde der Schuppe, also gerade umgekehrt wie bei den Ctenoidschuppen, und bestehen aus homogener Substanz mit sehr zarten Fibrillen, nicht aus Dentin. Sie tragen eine etwas dunklere Kappe und besitzen keine Pulpa. Sie sind also Verdickungen der Leisten der Spongiosa und haben mit den Placoidzähnchen keine Aehnlichkeit. Wie **194** A erkennen läßt, strahlen die Leisten der Spongiosa vom Zentrum so aus, daß sie rechtwinklig auf den Rand stoßen. Sie haben ebenso wie die schmäleren Zwischenbalken eine fibrilläre Struktur, so daß das Schwammwerk als verkalktes lockeres Bindegewebe anzusehen ist, während das Isopedin verkalktes straffes ist. Knochenkörperchen sind in der unteren Schicht vorhanden, scheinen aber im Alter zu verschwinden, denn bei einem ca. 70 cm großen Tiere fehlen sie. Kocht man die Schuppe mit KOH, so lösen sich die Felder der Deckschicht

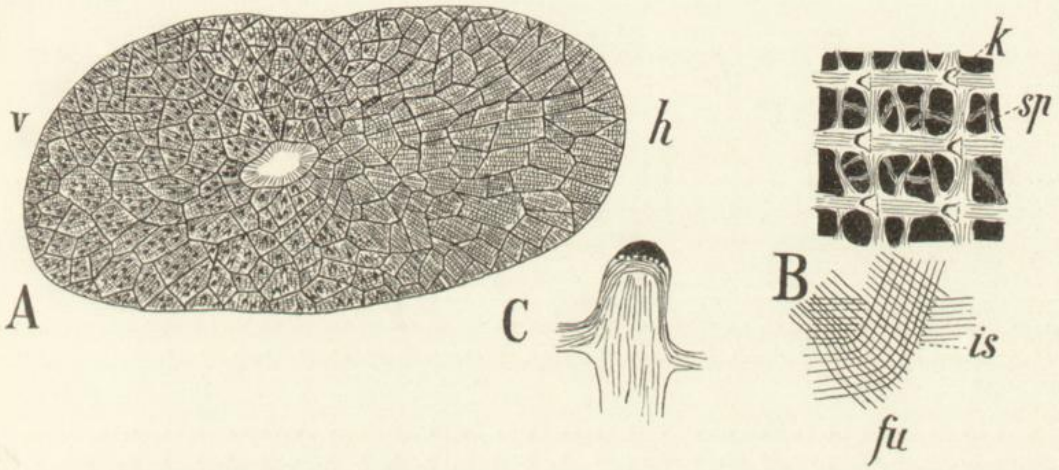


Fig. **194**. A Schuppe von *Ceratodus* von oben gesehen bei schwacher Vergrößerung. *v* vorn, *h* hinten. B Flächenbild bei stärkerer Vergrößerung. *sp* Spongiosa mit zahnförmigen Kegeln *k*, *is* Isopedin, *fu* Stelle unter einer Furche mit umgebogenen Fasern. C Kegel bei sehr starker Vergrößerung. Orig.

ab. Man erkennt dann auch eine deutliche Felderung der Fibrillenschicht, indem hier die Fibrillen umbiegen, und ihre Verkalkung reduziert ist. Dieselbe Schuppenstruktur ist schon bei devonischen Gattungen beobachtet worden und findet sich auch bei *Protopterus annectens*, nur ist bei letzterem das zackenfreie Hinterfeld sehr klein.

Phylogenie der Schuppen.

Die Erkenntnis der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Fischschuppen wird dadurch außerordentlich erschwert, daß wir schon bei

den ältesten paläozoischen Fischen die verschiedensten Hartgebilde gleichzeitig antreffen. Wir finden bei den Acanthodiern im Silur und Devon Schuppen (**195**, J), welche eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den Ganoidschuppen (D) haben, die auch schon im Devon vorhanden sind. Ferner große Knochenplatten, die mit Placoidschuppen besetzt sind (H), bei Heterostracen (*Psammosteus*, *Pteraspis*) und Coelacanthiden (*Macropoma*) und echte Dipnoidschuppen (G) zu derselben Zeit. Dazu noch Bedeckung mit großen Knochenplatten bei den devonischen Coccosteomorphen und Pterichthyomorphen. Weiter im Devon echte Placoidschuppen (A) und Cosmoidschuppen (B). Der ganze Formenreichtum ist also gleichsam mit einem Schlage da. Nur die Cycloid-

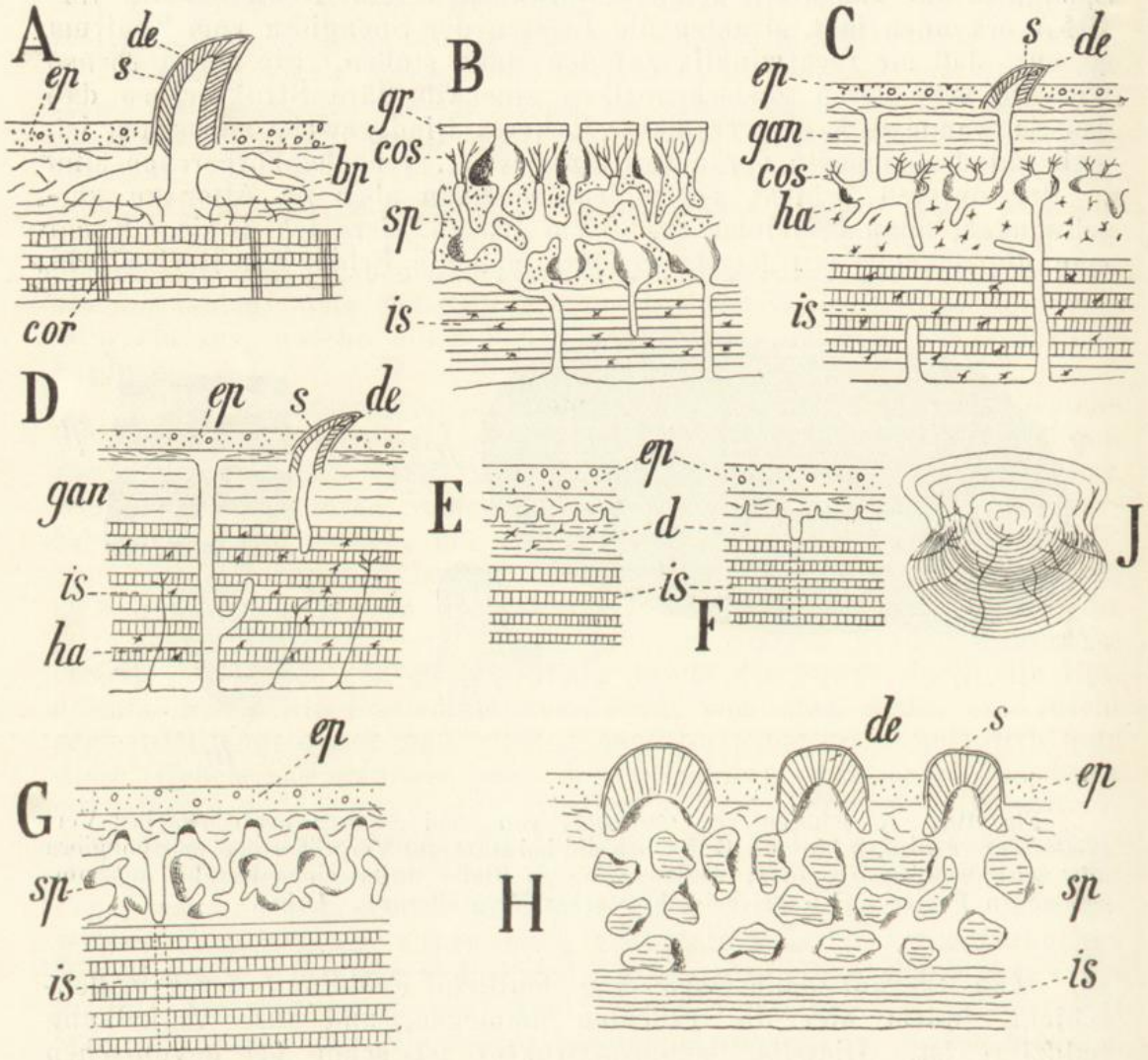


Fig. **195**. Die wichtigsten Schuppenformen im Durchschnitt unter Benutzung von Bildern von WILLIAMSON, O. HERTWIG, GOODRICH. Orig. A Placoidschuppe der Selachier, B Cosmoidschuppe von *Megalichthys* (Osteolepide), C Ganoidschuppe von *Polypterus*, D von *Lepidosteus*, E Cycloidschuppe von *Amia*, F von einem Knochenfisch, G Dipnoidschuppe von *Ceratodus*, H Knochenplatte mit aufgewachsenen Placoidschuppen von *Psammosteus*, J Schuppe von *Acanthodes*. *ep* Epidermis, *s* Schmelz, *de* Dentin, *d* Deckschicht, *gan* Ganoin, *is* Isopedin, *cos* Cosmin, *ha* HAVERSsche Kanäle, *gr* Grenzschicht unbekannter Natur, *sp* spongiöse Knochensubstanz, *bp* Basalplatte, *cor* Corium.

schuppen der Amiaden und Knochenfische geben sich durch ihr Auftreten in der Jurazeit und diejenigen von *Lepidosteus* (Eocän) und *Polypterus* (rezent) als jüngere Bildung zu erkennen. Wir sind unter diesen Umständen hauptsächlich auf die vergleichende Anatomie und in geringem Grade auf die Ontogenie angewiesen. Eine ausführliche Besprechung der verschiedenen Ansichten würde zu weit führen. Ich beschränke mich auf folgende Angaben, die sich bezüglich der Tatsachen auf die Arbeiten von Williamson, O. Hertwig, Klaatsch, Goodrich und eigene Untersuchungen stützen. Wir können annehmen, daß bei den ältesten Familien 3 verschiedene Hartgebilde vorkamen, die *Acanthodes*-Schuppe (J), die Placoidschuppe (A) und Knochenplatten. Die erstere hat keine Pulpa, kein Dentin und keinen Schmelz. Sie hat also mit den Placoidzähnchen nichts zu tun, sondern ist eine Bildung eigner Art von winziger Größe (**195** J, **196**), welche als Vorläuferin der Ganoidschuppe angesehen werden kann, denn sie besteht aus einer oberen ganoinartigen und einer unteren isopedinartigen Schicht, welche von Dentinröhren durchsetzt wird. Die Schuppen haben rhombische Gestalt, überdecken sich noch nicht und sind in Schrägreihen angeordnet. Bei den Knochenplatten finden wir ganz allgemein eine obere spongiöse und eine untere lamellöse Schicht; die erstere entspricht dem lockeren, die letztere dem straffen Bindegewebe des Coriums. Echte Placoidschuppen treten im Oberdevon bei Cladoselachiern zuerst auf; vielleicht können die kleinen Chagrinschuppen von *Thelodus* und *Lanarkia* aus dem Obersilur auch als solche gelten. Sie müssen aber wohl schon früher in weiter Verbreitung vorhanden gewesen sein, denn die silurischen Ichthyodorylithen sind als umgewandelte Placoidzähne anzusehen, und außerdem besitzen Heterostracen (H) und Cölacanthiden auf ihren Knochenplatten Dentinhöcker (bei *Macropoma* mit Schmelzüberzug), die wohl nur als aufgewachsene Placoidschuppen gedeutet werden können. Wo aber die Placoidzähne mit der Knochenplatte oder mit der Ganoidschuppe in Wettbewerb treten, da unterliegen sie und werden rudimentär (*Lepidosteus, Polypterus* und Panzerwelse), denn die feste in der Cutis liegende Platte bewirkt einen besseren Schutz als das frei hervorragende Zähnchen. Wenn dieses groß wird, so muß es bei einem rasch beweglichen Fisch wie ein Widerhaken wirken, der häufig aus der Haut herausgerissen wird. Daher erreichen sie nur bei den trägen Rochen auf der Haut eine besondere Größe und zeigen vielfach eine Rückbildung des Zahns zur flachen Schuppe; auch die Regenerationsfähigkeit der Placoidschuppen wird aus diesem Gesichtspunkt verständlich. Diese spielen nur bei den Selachiern eine Rolle, erhalten sich aber bei allen übrigen Wirbeltieren als Mundzähne im Dienste der Nahrungsaufnahme, was ebenfalls beweist, daß sie ursprünglich allgemein verbreitet gewesen sein müssen. Trotzdem kann ich mich nicht dazu entschließen, von der Basalplatte die Ganoidschuppe

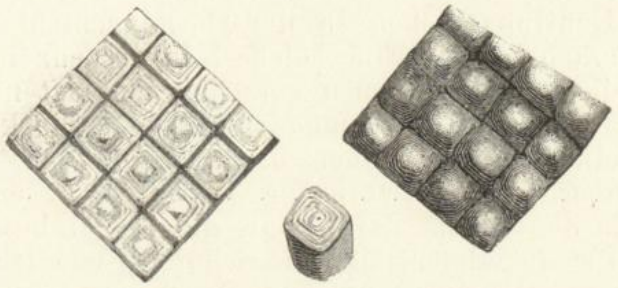


Fig. **196**. Schuppen von *Acanthodes gracilis* vergrößert. *a* von außen, *b* von innen, *c* isoliert. Aus dem Perm, Rotliegendes. Nach Zittel.

abzuleiten, denn sie ist nur die homogene Fortsetzung des Dentins und dient zu dessen Verankerung. Sobald der Zahn klein wird, wird auch seine Basalplatte klein, und sie wächst mit der Größenzunahme desselben. Die rudimentären Zähnchen von *Lepidosteus, Polypterus* und den Panzerwelsen haben überhaupt keine Basalplatten mehr, sondern verwachsen sekundär mit ihrer Unterlage, der beste Beweis, daß diese ganz anderer Art ist. Gemeinsam ist allen Fischen die Neigung zur Bildung von Hartsubstanzen, die sich bald so, bald so äußert. Placoidschuppen, Ganoidschuppen und Hautknochen sind also Homoiologien, d. h. Bildungen verschiedener Art auf Grund einer gemeinsamen ererbten Fähigkeit der Kalkabscheidung.

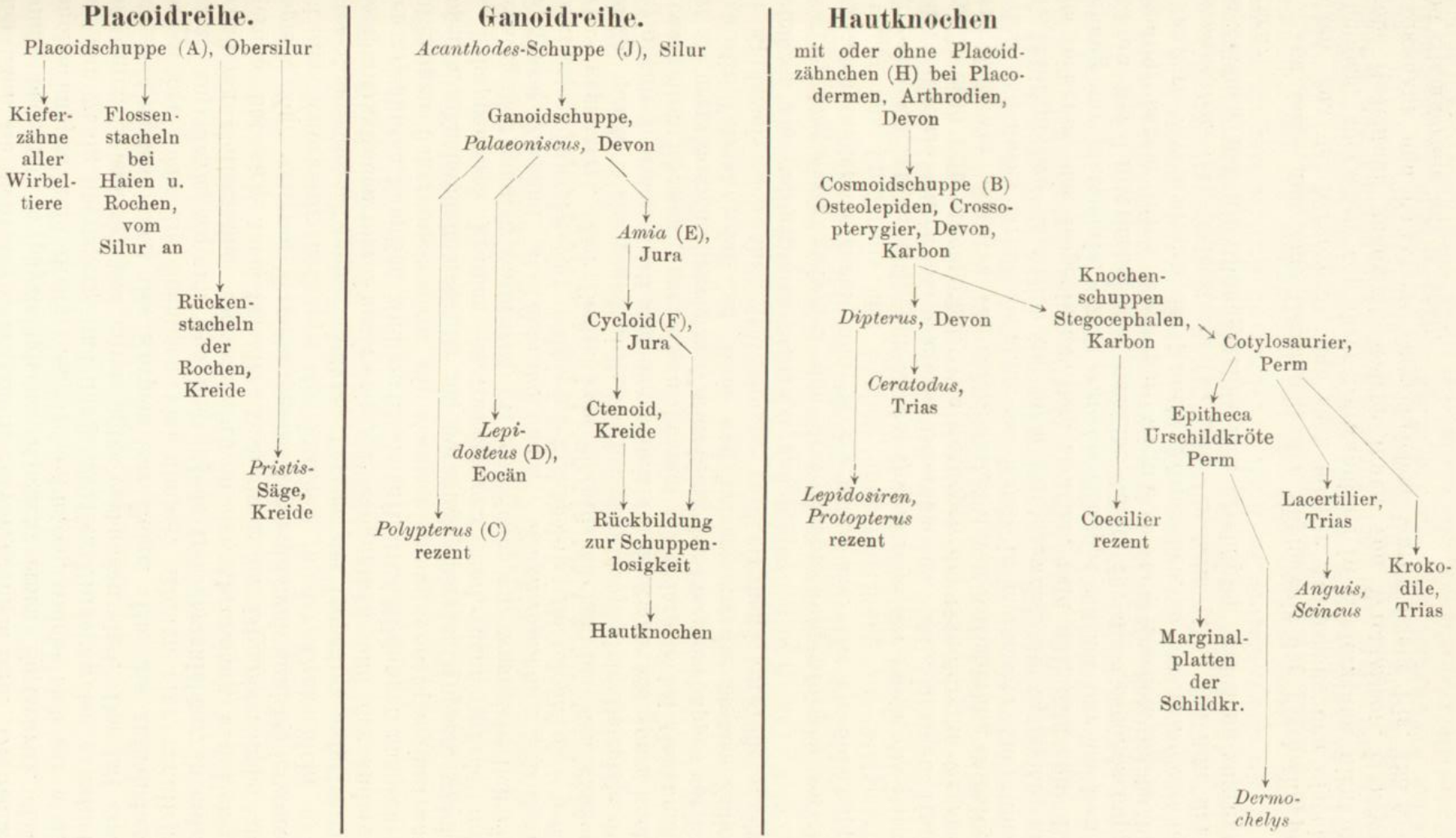
Verfolgen wir nun das Schicksal der Hautverknöcherungen mit ihrer spongiösen und isopedinen Schicht. An das Stadium H mit eingewachsenen Placoidschuppen läßt sich die Cosmoidschuppe der Osteolepiden (B) anschließen. Nach Williamson sollen die Gruppen von Dentinkanälchen in der Cosminschicht umgewandelten Placoidzähnen entsprechen. Eine solche Konkreszenz ist sehr unwahrscheinlich, denn die Placoidschuppen verschmelzen fast nie; nur für *Hybodus* wird eine solche Verschmelzung angegeben. Sie können sich vergrößern und an einer Pulpa können unter Umständen mehrere Zacken sitzen (**173**), aber eine Verwachsung findet bei rezenten Selachiern nie statt. Der beste Beweis dafür, daß die Cosminbüschel nichts zu tun haben mit Placoidzähnen, sind die Schuppen von *Polypterus*, welche solche Büschel von Dentinröhren und daneben noch Placoidzähnchen besitzen (C). Die *Ceratodus*-Schuppe (G) läßt sich als eine vereinfachte Cosmoidschuppe mit rückgebildetem Cosmin auffassen. Die Kappe an den kegelförmigen Fortsätzen entsteht nach Klaatsch durch einen aufgelagerten Scleroblasten. Eine weitere Rückbildung zeigt sich in dem Fehlen von Knochenkörperchen. Klaatsch will sie zwar gefunden haben, was er aber hier und bei *Amia* beschreibt, sind Spalten zwischen den verkalkten Fibrillen. Die ältesten devonischen Dipnoer (*Dipterus*) besitzen noch gut entwickeltes Cosmin.

Die echten Ganoidschuppen von *Palaeoniscus, Polypterus* (C) und *Lepidosteus* (D) leite ich von *Acanthodes* (J) ab. Charakteristisch sind das Fehlen der Spongiosa und die zwei Schichten aus Ganoin und Isopedin. Dazu kommen häufig lange Dentinröhren, welche von der Unterfläche aus in die Schuppe eindringen und Haverssche Kanäle, welche die Blutgefäße zur Subepidermis leiten und sich unter dem Ganoin ausbreiten, wodurch eine oberflächliche Aehnlichkeit mit einer Spongiosa erzeugt werden kann. Die davon nach außen strahlenden Dentinröhren bilden die Cosminbüschel, welche bei den Palaeonisciden gut entwickelt sind. Bei *Polypterus* sind sie nur noch schwach ausgebildet und bei *Lepidosteus* fehlen sie ganz, da hier auch die Haversschen Kanäle nur wenig entwickelt sind. Cosmin scheint sich also überall dort bilden zu können, wo Blutgefäße in die Schuppe eindringen und die Scleroblasten reichlich ernähren, so daß sie lang auswachsen können. Daher konnte auch die Cosmoidschuppe aus der Spongiosa einer Knochenplatte hervorgehen, denn diese enthält viele Blutgefäße. Durch Rückbildung des Ganoins entstand aus einer Ganoidschuppe diejenige von *Amia* (E) und durch völlige Rückbildung der Knochenkörperchen aus dieser diejenige der Knochenfische (F). In beiden Fällen verwandelt sich die Oberfläche des Isopedins in eine hyaline festere Deckschicht (*d*). Sie besitzt bei *Amia* noch Knochenkörperchen,

daher kann sie nicht aus dem Ganoin hervorgegangen sein. Die Rückbildung bedeutet in physiologischer Hinsicht einen Fortschritt. Die Ganoidschuppen sind dicke rhombische Platten, welche sich gar nicht oder nur wenig überlagern und durch straffes Bindegewebe, eventuell auch durch Gelenkfortsätze miteinander verbunden sind. Das hat eine gewisse Ungelenkigkeit des Körpers zur Folge. Um sie aufzuheben, werden bei *Amia* die Schuppen viel dünner, nehmen eine rundliche Gestalt an, überlagern sich und liegen, jede frei verschiebbar, in einer besonderen Cutistasche. Derselbe Prozeß der Abrundung und Ueberlagerung hat sich auch bei der Ausbildung der Dipnoidschuppe abgespielt. Zur weiteren Vermehrung der Beweglichkeit sind bei letzterer und der Knochenfischschuppe die Furchen in der Deckschicht und unter ihnen die schwach verkalkten Partien des Isopedins aufgetreten. Die Ossifikationen der Panzerwelse, Plectognathen und der anderen oben erwähnten Familien sind nicht als primitive Bildungen anzusehen und zeigen daher auch nicht die Zweischichtung von Spongiosa und Isopedin. Es handelt sich hier um hochspezialisierte Gruppen, welche aus schuppenlosen Formen hervorgegangen sind, denn gerade ihre nächsten Verwandten entbehren oft der Schuppen, was sicherlich ein sekundärer Zustand ist (*Polyodon* nackt, *Scaphirhynchus* gepanzert; Nacktwelse, Panzerwelse; *Cottus* nackt, *Agonus, Dactylopterus, Cyclopterus* gepanzert). Der Besitz von Placoidzähnchen bei den Panzerwelsen spricht nicht gegen diese Auffassung, denn viele Beispiele der Phylogenie beweisen, daß einzelne primitive Merkmale bei sonst hochentwickelten Formen vorkommen können (Chordareste bei Geckonen). Für die ursprünglich allgemeine Verbreitung der Placoidschuppen spricht auch die Tatsache, daß bei *Amia* und Teleosteern die basalen Zellen der Epidermis sich über der Schuppe vorübergehend vergrößern, also gleichsam ein rudimentäres Schmelzorgan bilden.

Der Gegensatz zwischen den drei Hauptschuppenformen spricht sich auch in der Ontogenie und im Wachstum aus. Die Placoidschuppe entsteht aus Epidermis und Corium ohne Beziehung zur Metamerie. Ihr Zahn wächst einseitig nur an der Innenfläche der Pulpa, die Basalplatte allseitig durch aufgelagerte Scleroblasten. Alle übrigen Hartgebilde sind rein mesodermal. Die Schuppen der Ganoidreihe wachsen zwischen zwei Schichten von Scleroblasten durch Auflagerung an beiden Seiten und durch Größenzunahme am Rande in metamerer Anordnung. Die Hautknochen entstehen aus dem Bindegewebe, die Spongiosa aus dem lockeren, das Isopedin aus dem straffen, bald mit, bald ohne Beziehung zur Metamerie. Die *Ceratodus*-Schuppe wächst nur am Rande und an der Unterfläche, und dasselbe dürfte für die Cosmoidschuppe gegolten haben. Eine wiederholt wiederkehrende Erscheinung ist das sekundäre Verschwinden der Knochenkörperchen, so bei *Acanthodes* (J), *Psammosteus* (H), Teleosteern (F) und *Ceratodus* (G). Ich sehe darin ein Zeichen, daß die Bildungszellen sich erschöpfen und dann zugrunde gehen.

Ich lasse hier eine Uebersicht der Phylogenie der Fischschuppen folgen, aus der hervorgeht, daß nach meiner Auffassung den Placoidschuppen, abgesehen von ihrer Umwandlung in Kieferzähne, nicht die große Bedeutung zukommt, welche ihnen von Williamson, Hertwig, Gegenbaur und Klaatsch zugeschrieben wurde (siehe Fig. **195** A—J und Stammbaum auf S. 220).


Placoidreihe.
Placoidschuppe (A), Obersilur
Kiefer-zähne aller Wirbel-tiere
Flossen-stacheln bei Haien u. Rochen, vom Silur an
Rücken-stacheln der Rochen, Kreide
Pristis-Säge, Kreide
Ganoidreihe.
Acanthodes-Schuppe (J), Silur
Ganoidschuppe, Palaeoniscus, Devon
Amia (E), Jura
Cycloid (F), Jura
Ctenoid, Kreide
Lepi-dosteus (D), Eocän
Polypterus (C) rezent
Rückbildung zur Schuppen-losigkeit
Hautknochen
Hautknochen
mit oder ohne Placoid-zähnchen (H) bei Placo-dermen, Arthrodien, Devon
Cosmoidschuppe (B) Osteolepiden, Crosso-pterygier, Devon, Karbon
Dipterus, Devon
Ceratodus, Trias
Lepidosiren, Protopterus rezent
Knochen-schuppen Stegocephalen, Karbon
Coecilier rezent
Cotylosaurier, Perm
Epitheca Urschildkröte Perm
Marginal-platten der Schildkr.
Dermo-chelys
Lacertilier, Trias
Anguis, Scincus
Krokodile, Trias

Amphibien.

Uns interessiert hier vom phyletischen Standpunkt hauptsächlich der Unterschied zwischen der Haut der Larven und Wasserformen und derjenigen der Landformen. Er zeigt sich erstens darin, daß die Urodelenlarven und die Perennibranchiaten eiweißreiche Drüsenzellen, sog. Leydigsche Zellen, in großer Zahl in ihrer Epidermis aufweisen (**197**), während alle ausgewachsenen Amphibien außer den Perennibranchiaten sie nicht mehr besitzen, und zweitens darin, daß alle ausgewachsenen Amphibien ein Stratum corneum besitzen (**166**). Die Leydigschen Zellen können offenbar wegen ihres wässrigen Inhaltes nur im Wasser sich halten, denn sie werden von keiner Membran, sondern von einem Fibrillennetzwerk außen begrenzt. Auffallend ist, daß sie bei den Anurenlarven und ausgewachsenen Caducibranchiaten (*Cryptobranchus*) fehlen, obwohl diese dauernd im Wasser leben. Bei ersteren werden sie ersetzt durch vorübergehend auftretende Kolbenzellen, welche sogar, wie bei *Ammocoetes*, einen Spiralfaden aufweisen, und durch einzelne Zellen mit glashellem schleimigen Inhalt. Das Fehlen beim Riesensalamander weist auf sekundäre Rückwanderung ins Wasser hin, wofür auch das dicke Stratum corneum mit 6 Zelllagen spricht. Die Leydigschen Zellen der Urodelenlarven öffnen sich nicht mehr nach außen, man wird also wohl wie bei den Fischen (siehe S. 206) annehmen dürfen, daß sie zur Ernährung der Haut dienen, indem sie ihr Sekret auf osmotischem Wege nach außen abgeben. Bei den Larven der Gymnophionen kommen große becherförmige Zellen vor, welche sich nach außen öffnen. Dieser Umstand und ihre Form beweisen, daß sie nicht den Leydigschen Zellen, sondern den Schleimzellen der Fische homolog sind.

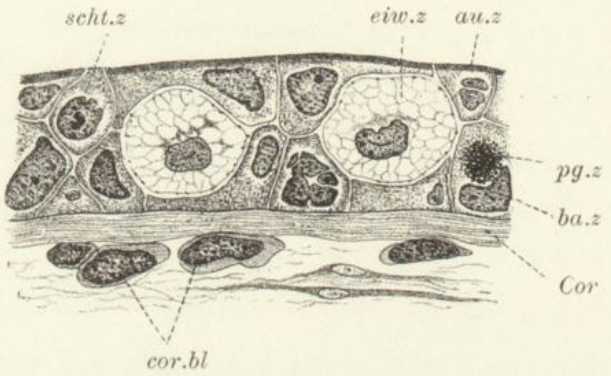


Fig. **197**. Schnitt durch die Haut der Larve von *Salamandra maculosa* nach Schneider. *au.z* Außenzelle, *ba.z* Basalzelle, *Cor* Corium, *cor.bl* Bildungszellen des Coriums, *eiw.z* Eiweißzelle, *pg.z* Pigmentzelle, *scht.z* Schaltzelle.

Die Zahl der Zellschichten in der Epidermis richtet sich im allgemeinen nach der Körpergröße: während die jungen Kaulquappen des Frosches nur 2 haben, von denen die äußere auf ganz frühen Stadien mit Flimmern bedeckt ist, finden wir während der Metamorphose 4—5 und im erwachsenen Tiere an manchen Körperstellen noch mehr. Bei *Cryptobranchus* steigt die Zahl auf ca. 10, wobei die äußere Hälfte verhornt ist. Die Zellen der Epidermis besitzen viele Plasmabrücken, sind also nach früherer Bezeichnung „Stachelzellen". Sie enthalten oft körniges Pigment und vielfach braune verästelte Chromatophoren in den Interzellularspalten. Von einigen Forschern wird die Ansicht vertreten, daß das Pigment der Epidermiszellen von den Chromatophoren herstammt. Von der untersten Schicht gehen häufig Protoplasmafortsätze in das Corium hinein. Das Stratum corneum beschränkt sich bei den erwachsenen heimischen Amphibien auf die äußerste Zellschicht (**166**), welche mit einer dünnen Cuticula abschließt und bei

der Häutung der Urodelen als Ganzes, bei den Anuren in großen weißlichen Fetzen abgeworfen wird. Da aber kurz vor der Abwerfung auch schon die nächste Schicht in Verhornung übergegangen ist und Teile derselben mitabgestoßen werden können, so erscheinen jene Fetzen zuweilen zweischichtig. Der Kern bleibt in den verhornten Zellen meist erhalten. Unter ihnen entwickeln sich vor der Häutung flaschenförmige Zellen, deren Sekret wahrscheinlich die Ablösung unterstützt.

Eine intensivere **Verhornung** tritt vorübergehend oder dauernd bei einigen Amphibien auf. So bei den Warzen, mit denen die Haut von *Cryptobranchus*, *Bufo*, *Pleurodeles* u. a. bedeckt ist und die häufig dunkel pigmentiert sind. Zur Brunstzeit bekommen unsere männlichen Frösche eine dicke Daumenschwiele, welche dicht besetzt ist mit dunklen stark verhornten Papillen. Sie dienen zum Festhalten des Weibchens bei der Kopulation, indem sie gegen dessen schlüpfrige Haut gepreßt werden. Beim Sporenfrosch, *Xenopus laevis*, erstrecken sich diese Rauhigkeiten sogar über den Arm bis zur Achselhöhle, und die Männchen von *Bombinator igneus* zeigen eine Art Daumenschwiele außerdem noch am Hinterfuß. Aehnlich dem Perlausschlag der Fische treten bei den Weibchen von *Rana fusca* auf der Oberseite des Körpers stecknadelknopfgroße, weißliche oder rötliche „Brunstwarzen" auf mit verhornter Oberfläche. Wenn bei der Metamorphose die Hautsinnesorgane in die Tiefe sinken, entsteht über ihnen ein Kegel von verhornten Zellen und kann sich bei unsern Fröschen an der Stirn und am Rücken vorübergehend erhalten. Endlich kommen bei manchen Amphibien Verhornungen an den Spitzen der Zehen als erste Andeutung von **Krallen** vor (**198**), unter den Anuren bei *Hymenochirus* und besonders deutlich beim Krallenfrosch *Xenopus laevis*, dessen drei erste Zehen mit spitzen schwarzen Krallen endigen. Beim Sporenfrosch, *Xenopus calcaratus*, kommt hierzu noch eine schwarze Kralle am Mittelfußhöcker. Unter den Urodelen besitzt *Onychodactylus japonicus*, wie der Name besagt, Krallen. Wenn auch die Verhornung sicherlich durch den Luftaufenthalt begünstigt wird, so ist sie doch auch bei Wassertieren möglich. Das beweisen nicht nur die Hornzähne der Cyclostomen und der Perlausschlag der Knochenfische, sondern auch die Hornschnäbel der Kaulquappen, welche nur selten (*Xenopus*-Larven) vermißt werden.

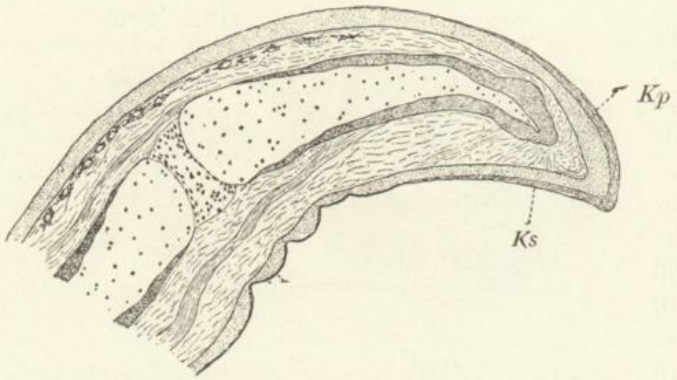


Fig. 198. Medianer Längsschnitt durch die Krallenanlage an der Zehenspitze von *Siren lacertina* nach GÖPPERT. *Kp* Krallenplatte, *Ks* Krallensohle.

Eine **Vaskularisation** der Epidermis durch Eindringen von Blutkapillaren kommt bei *Menopoma* und bei Fröschen zur Zeit der Metamorphose vor. Besonders ausgeprägt ist diese Erscheinung bei *Typhlonectes*, wo sie überall zusammen mit Bindegewebe und Pigmentzellen fast bis zur oberflächlichsten Zellschicht vordringen. Auf diese Weise wird die Hautatmung verstärkt, was bei *Menopoma* und *Typhlonectes* den Vorteil hat, daß die Tiere nicht oft an die Oberfläche des

Wassers zu steigen brauchen. Die Kaulquappen kommen auf diese Weise über die Zeit hinweg, in der die Kiemenatmung nicht mehr und die Lungenatmung noch nicht funktioniert.

Vielzellige Drüsen. Während der Metamorphose entwickeln sich alveoläre vielzellige Drüsen, welche mitsamt ihrer Muscularis aus dem Ektoderm stammen. Bei *Rana* teilt sich eine Kolbenzelle mehrfach und der so entstandene Zellhaufen schiebt sich in das Corium vor und zerfällt in eine innere Lage von Drüsenzellen und eine äußere, welche angeblich die Muskelhülle liefert (**166**). Nach anderen Beobachtern geht die Muscularis aus angelagerten Bindegewebszellen hervor, was wahrscheinlicher ist. Bei *Salamandra maculosa* verwandeln sich einzelne der äußeren Zellen in Drüsenzellen. Am Kopfe von *Chioglossa* und *Spelerpes*, an der Hand- und Fußfläche namentlich der Daumenschwiele der heimischen Arten, können solche Drüsen eine tubulöse Gestalt annehmen und sich bei *Polypedates* sogar verästeln. Die Drüsen zerfallen nach ihrem Sekret in Schleimdrüsen und in Körner- oder Giftdrüsen. Die Schleimdrüsen sind in sehr großer Zahl über die ganze Haut verbreitet, während die Giftdrüsen sich hauptsächlich auf gewisse Hautwülste und Warzen zusammendrängen, so hinter dem Ohr zu der sog. Parotisdrüse und am Seitenrand des Rückens. Die ersteren liefern ein schleimiges, die letzteren ein milchiges körnerreiches Sekret. Der Schleim schützt die Haut vor dem Eintrocknen und steht daher im Dienste der Hautatmung, während das Sekret der Giftdrüsen ein Schutzmittel ist. Für Laubfrösche, Kröten, Tritonen und Landsalamander liegen Untersuchungen vor, welche beweisen, daß ihr Hautsekret bei subkutaner Injektion für Fische, Schildkröten, Vögel und selbst Säuger als Herzgift wirkt oder heftige Krämpfe, eventuell sogar den Tod hervorruft. Hunde starben durch Tritonengift in 3—8 Stunden, ein Meerschweinchen nach 9 Stunden. Die eigene Art ist gegen das Gift immun, aber Krötengift wirkt energisch auf Frösche und umgekehrt. Krötensekret enthält zwei giftige Substanzen, Bufotalin und Bufonin; diejenige des Feuersalamanders wird Samandarin genannt. Bei dem letzteren Tier, *Plethodon* und bei *Ichthyophis* findet sich an der Basis des Ausführganges ein kleines Nebensäckchen von Schleimzellen, deren Sekret vielleicht zur Verdünnung des Giftes dient. Die Giftdrüsen entwickeln sich aus Schleimdrüsen und regenerieren sich aus den Schleimzellen in jenem Nebensäckchen. Bei Kröten und Salamandern werden zwei Sorten von Giftdrüsen unterschieden, größere an den Parotiden und Warzen, welche ihr bräunliches Sekret auf Druck, z. B. wenn sie gebissen werden, reflektorisch herausspritzen, und kleinere mit weißlichem Sekret, welche willkürlich entleert werden und über den ganzen Körper verbreitet sind. Um den Ausführgang der Parotisdrüsen herum sitzen noch sehr kleine alveoläre Drüsen, welche reich innerviert sind und im Innern stäbchenartige Bildungen aufweisen. Sie sollen wie Sinnesorgane den Reiz des Angreifers zuerst aufnehmen und an die Muscularis der großen Drüsen weiterleiten. Die Schleimdrüsen pflegen klein zu sein, nur 2—4mal so dick wie die Epidermis. Hingegen sind die Giftdrüsen gewaltige Organe, welche das ganze lockere Bindegewebe durchsetzen (**166**). Die in den Schleimdrüsen zu einer Schicht angeordneten Zellen sind in der Ruhe niedrig, während sie bei der Sekretion eine sehr hohe Gestalt annehmen, wobei als Vorstadium des Mucins Körner auftreten. Bei den Giftdrüsen sind viele Zellen zu einem Symplasma verschmolzen, zwischen denen andere frei hervorragen und gegen den

Grund zu außerordentlich groß und körnerreich werden. Ob diese zweikernigen Zellen oder das Symplasma das Gift liefern, ist noch strittig. Nach einer Auffassung dient das Symplasma zur Regeneration. Die Muscularis ist bei den Giftdrüsen dick. Ein Ausführgang fehlt zunächst, da ein Epithelpfropf die Mündung verschließt, entsteht aber bei der Entleerung. Der Ausführgang ist bei *Plethodon* vorhanden und besitzt eigene Dilatator- und Constrictormuskeln. Beide Drüsensorten werden noch von einer bindegewebigen Hülle mit Kapillaren umgeben. *Proteus* besitzt nur die Schleimdrüsen. Die Coecilier (**199**) haben sog. Riesendrüsen in einer Reihe (*Ichthyophis*) oder in mehreren Reihen vor den Schuppen und außerdem kleine sog. Spritzdrüsen. Die letztere Bezeichnung ist wohl irrtümlich, denn ein Ausspritzen ist nicht beobachtet worden, und es ist wahrscheinlicher, daß sie zum Feuchthalten der Haut dienen, während die großen Organe Giftdrüsen sind.

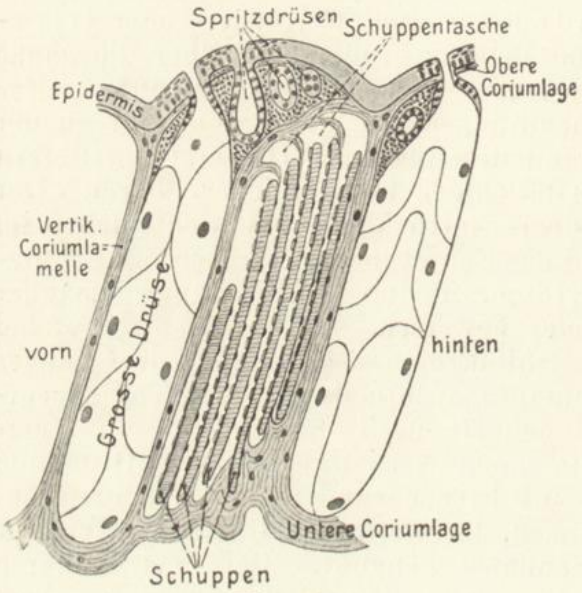


Fig. 199.

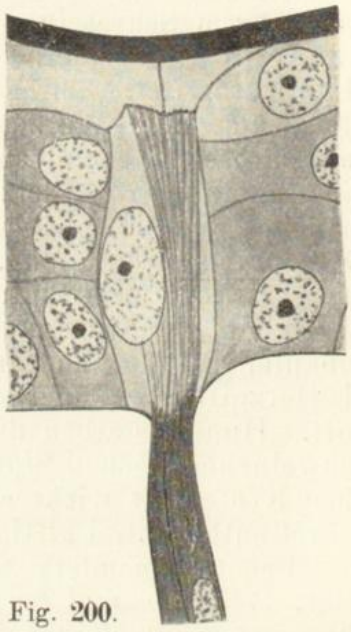


Fig. 200.

Fig. **199**. Schnitt durch die Haut des Cöciliers *Ichthyophis glutinosus* nach SARASIN.

Fig. **200**. Haut von *Hyla arborea* mit einem Bündel glatter Muskelfasern, welches sich in der Epidermiszelle mit einer Sehne von plasmatischen Fibrillen fortsetzt. Nach SCHMIDT.

Die Gliederung des Bindegewebes im **Corium** in eine dünne obere horizontalfaserige Schicht, in eine mittlere mit lockerem Bindegewebe, den Pigmentzellen und den Drüsen, und in eine untere lamellöse Schicht mit Fasern nach den drei Raumrichtungen ist allgemein verbreitet. Dazu kommen bei den Anuren senkrechte sog. perforierende Bündel, welche im subkutanen Bindegewebe entspringen und das ganze Corium durchsetzen. Sie bestehen aus glatten Muskelzellen, elastischen Fasern, Nerven und Blutgefäßen. Die glatten Muskelfasern enden an der Innenfläche der Epidermis, deren Basalzellen dann von einer Sehne plasmatischer Tonofibrillen durchzogen werden (**200**). Bei Urodelen und Cöciliern fehlen diese Bündel. Ein ektodermaler Ursprung dieser Muskeln ist nicht wahrscheinlich. Bei *Siren* und in der Rückenhaut des Frosches springt die unterste, sehr stark entwickelte Coriumschicht papillenförmig gegen die mittlere vor, worin man irrtümlich eine An-

deutung früherer Schuppen gesehen hat. Die Chromatophoren der Amphibien liegen wie bei den Fischen vereinzelt in der Epidermis, und in der inneren, hauptsächlich aber in der mittleren Coriumschicht. Hier bedingen sie die namentlich bei tropischen Fröschen oft sehr auffallende Färbung und den Farbwechsel, welcher bei Anuren viel ausgesprochener ist als bei Urodelen. Ueber den Bau der Pigmentzellen vgl. das S. 95 Gesagte. Am besten bekannt ist der Farbwechsel des Laubfrosches, *Hyla arborea*, dessen grüne Rückenfläche sich einerseits zu hellgelb aufhellen, andererseits bis zu schwarz verdunkeln kann. Es können aber auch andere Farben (himmelblau, grau mit weißen Flecken, schwarzbraun mit grünen Flecken, hellgelb mit braunen Punkten) auftreten. Alle diese Nuancen kommen zustande durch verschiedene Stellung der drei Chromatophoren, der äußeren gelben Lipophoren, der mittleren Guanophoren und der inneren Melanophoren. Bei dem Schwarzwerden der Haut bilden die letzteren lange Fortsätze und umhüllen damit die beiden andern Sorten von allen Seiten. Indem die Guaninplättchen blau als Strukturfarbe durch Interferenz hervorrufen, können gelb und blau zusammen grün geben, oder es kann durch Kontraktion der Lipophoren die Haut blau erscheinen. Ziehen sich die Melanophoren zurück, so entsteht der gelbliche Farbton. Das Grünwerden des Laubfrosches hängt nicht von optischen Eindrücken, sondern von Hautempfindungen ab. Es tritt immer ein, wenn die Tiere auf frisches Laub gesetzt werden, auch im Dunkeln. Das Zentrum der Pigmentnerven sitzt in den Sehhügeln. Bei unsern Fröschen hängt die Hautfärbung besonders von der Temperatur und Hautfeuchtigkeit ab.

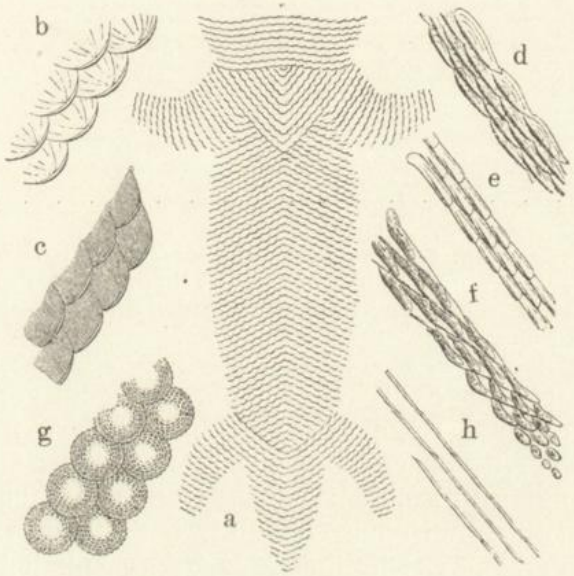


Fig. **201**. Bauchschuppen von Stegocephalen nach CREDNER. *a* Ventralansicht von *Branchiosaurus*, *b* Schuppen von *Branchiosaurus*, *c* von *Hylonomus*, *d* von *Pelosaurus*, *e* von *Archegosaurus*, *f* von *Sclerocephalus*, *g* von *Discosaurus*, *h* von *Petrobates*.

Hartgebilde in der Haut kommen bei Amphibien nur vereinzelt vor, nämlich bei den ausgestorbenen (Karbon bis Trias) Stegocephalen und bei den rezenten Gymnophionen und gewissen Anuren. Bei den Stegocephalen (**201**) ist namentlich die Bauchseite mit oft sehr dicken Schuppen bedeckt, die oval, rhombisch, rund oder stabförmig sein können. In der Rückenhaut fehlen sie meist oder sind dünner, dafür können hier große Knochenplatten auftreten. Es gibt aber auch Stegocephalen (*Microsauridae*, **202**), welche wie ein Fisch über den ganzen Körper geschuppt waren, und dies ist als der ursprüngliche Zustand anzusehen. Bei *Discosaurus* (**201** *g*) stimmen diese Schuppen in Gestalt, Größe und Skulptur genau überein mit denen von *Ichthyophis*. In Anpassung an das Landleben entwickelte sich eine intensive Hautatmung, welche zu einer Rückbildung der dorsalen Schuppen führte, während diese sich ventral erhielten, da die Bauchseite beständig mit dem Boden in Berührung kam. Ich halte die Ansicht für irrig, daß die letzten Reste

dieser Bauchschuppen der Stegocephalen sich noch in den Bauchrippen einiger primitiver Reptilien erhalten haben (Krokodile, *Sphenodon, Tiliqua, Trachysaurus*), denn diese Knochenspangen gehören zu den Verknöcherungen der tiefen Cutisschicht; wir finden sie bei *Dermochelys* und *Caiman sclerops* nach innen von den epithekalen Hautknochenschuppen. Unter den Cöciliern haben die meisten Gattungen Schuppen, welche wie bei den Knochenfischen und Dipnoi in Cutistaschen stecken, welche ringförmig den Körper umgreifen, wobei drei oder vier auf ein Segment kommen. Die Schuppen liegen bei *Ichthyophis* hinter einer Reihe von Riesendrüsen (**199**), und zwar in jeder Tasche in 4—6 Reihen, dabei oft in steiler Stellung. Jede Schuppe besteht aus einer stark verkalkten Deckschicht und einer unteren isopedin-

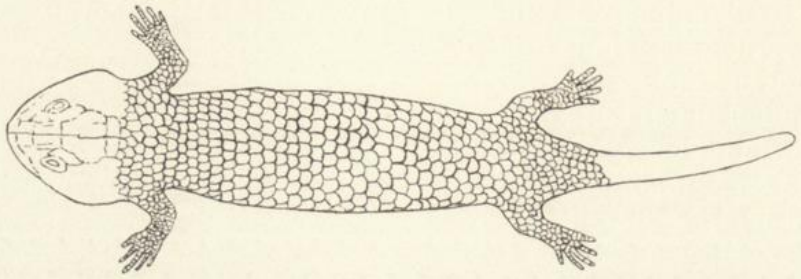


Fig. **202**. *Rienodon copei*, eine permische Stegocephale mit vollständiger Beschuppung, vom Rücken gesehen, nach FRITSCH. Die Knochenplatten des Kopfes sind ungenügend bekannt und daher unvollständig angegeben. $^{2}/_{13}$ nat. Gr.

artigen Schicht, welche weniger verkalkt ist und aus einer unteren dünnen Lage von Horizontalfasern und einer dicken oberen mit vertikalen Fasern sich zusammensetzt. Die Deckschicht zeigt viele, in annähernd konzentrischen Reihen stehende flache Erhebungen (Squamulae) von länglicher Gestalt Dieselben drei Schichten beschreibt CREDNER von den Schuppen des Stegocephalen *Discosaurus permianus*, nur daß er die Vertikalschicht als Netzschicht bezeichnet. Da die Schuppen von *Ichthyophis* nur 1—2 mm lang sind, haben wir es mit rudimentären Bildungen zu tun, die aber immerhin den großen Drüsen einen Schutz gegen Druck gewähren mögen. Weitere Untersuchungen an andern Gattungen müssen zeigen, ob man sie auf die Dipnoerschuppe zurückführen kann. Die Squamulae könnten den Feldern derselben entsprechen und die an ihnen entlang laufenden Rinnen könnten der letzte Rest der Spongiosavertiefungen sein. Die Schuppen treten erst am Ende der Larvenzeit auf, was auch für den stegocephalen *Branchiosaurus* gilt und daran erinnert, daß bei vielen Fischen die Bildung der Schuppen ziemlich spät beginnt. So zeigen *Scymnus* von 17 cm, *Lepidosteus* von 12 cm, *Tinca* von 6 cm, *Anguilla* von 17 cm noch Schuppen in der Entwicklung. Schuppenlos sind unter den Cöciliern die Gattungen *Siphonops, Typhlonectes* u. a. Die Schuppen verschwinden, umgekehrt wie bei Stegocephalen, zuerst am Bauche: *Hypogeophis rostratus, Coecilia tentaculata* und *Dermophis thomensis* besitzen sie nur am Rücken. Parallel mit dieser Rückbildung geht eine solche der Riesendrüsen, welche bei *Dermophis* und *Siphonops* nur dorsal angetroffen werden, weil die Bauchseite keinen Angriffen ausgesetzt ist. Bei *Typhlonectes* haben sich aber die Drüsen trotz fehlender Schuppen überall am Körper erhalten. Man gelangt so zu folgender phyletischer

Reihe: 1. Ueberall Schuppen. 2. Ueberall Ausbildung von Giftdrüsen. 3. Rudimentation der Schuppen infolge starker Entfaltung der Drüsen. 4. Verschwinden der Schuppen ventral, bei Typhl. und Siph. am ganzen Körper. 5. Verschwinden der ventralen Drüsen bei Siph. und Derm. Diese Wechselbeziehungen bei den Coeciliern machen das Verhalten der Stegocephalen verständlich, welche ventral gegen Druck durch Schuppen, und vermutlich dorsal gegen Angriffe durch Giftdrüsen geschützt waren.

Hautknochen als Neubildungen kommen unter den Anuren vor am Kopf bei *Ceratohyla, Calyptocephalus gayi,* einigen *Bufo*-Arten, bei *Ceratophrys* und *Pelobates cultripes*; ferner in der Rückenhaut des Schildfrosches, *Ceratophrys dorsata,* welcher meist vier aus mehreren kleinen Stücken zusammengesetzte Knochenplatten daselbst besitzt, die eine Abplattung der Spinalfortsätze an den ersten drei Wirbeln veranlaßt haben. Aehnliche Platten kommen bei *Ceratophrys ornata* vor, ferner besitzt der brasilianische Frosch *Brachycephalus ephippium* eine große dorsale Knochenplatte, welche mit den Dornfortsätzen des 2. bis 7. Wirbels verwächst. Kalkeinlagerungen kommen auch bei alten Kröten (*Bufo cinereus, vulgaris*) in der Cutis vor.

Rückblickend können wir feststellen, daß die Haut der Amphibien deutlich auf fischartige Vorfahren hinweist durch die einzelligen Drüsen der Epidermis, durch die Gliederung des Coriums in eine obere lockere und eine untere straffe Schicht, durch die Verteilung der Pigmentzellen auf Epidermis und lockeres Bindegewebe, durch die Schuppen bei Stegocephalen und Cöciliern und durch das Fehlen einer eigentlichen Hautmuskulatur. Als Neuerwerbungen treten bei den Amphibien in der Haut auf eine deutliche Hornschicht, alveoläre Schleim- und Giftdrüsen mit eigener Muscularis und wenige glatte Muskeln.

Die Reptilien

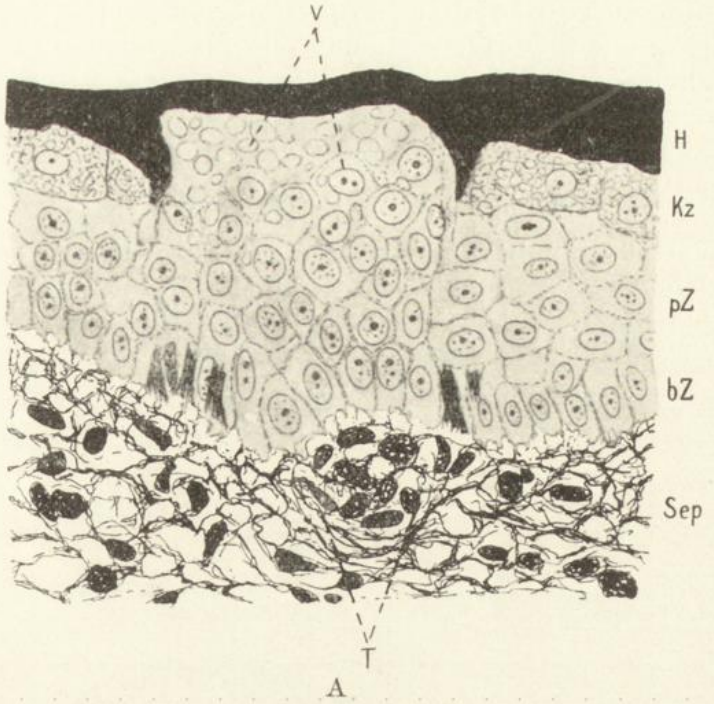
sind diejenigen Wirbeltiere, welche sich zuerst vollständig an das Leben auf dem Lande angepaßt haben. Dies prägt sich an ihrer Haut aus in dem dicken Stratum corneum, welches nicht selten die Hälfte der Höhe der ganzen Epidermis ausmacht (**169**) und komplizierte Häutungen veranlaßt. Seine erste Aufgabe ist, das tiefer liegende Gewebe vor Verdunstung und Eintrocknung zu bewahren. Daneben dient es zum Schutz, denn ein in der Luft befindlicher Körper ist schwerer als im Wasser, kann nicht so leicht ausweichen und ist daher mechanischen Verletzungen mehr ausgesetzt. Um trotz der dicken Hornschicht die Beweglichkeit der Haut zu erhalten, gliedert sich das Stratum corneum in kleinere Schuppen oder größere Schilder, welche durch dünn verhornte Teile zusammenhängen. Zur weiteren Erhöhung der Festigkeit können sich Knochenplatten im Corium als Erbteil der Schuppen der Stegocephalen erhalten, wie auch andererseits die Verhornung zu Krallen, Hautstacheln und anderen Differenzierungen führen kann. Ein zweites Merkmal der Reptilienhaut ist die, abgesehen von den Augendrüsen, fast vollständige Drüsenlosigkeit, welche ebenfalls als eine Wirkung des Landlebens anzusehen ist. Vereinzelte Ausnahmen sind als Neuerwerbungen anzusehen und haben den Charakter von nekrobiotischen Drüsen. Schleimdrüsen und Schleimzellen wurden durch die Hornschicht überflüssig; die Giftdrüsen der Amphibienhaut hätten im Kampf

ums Dasein auch den Reptilien von Nutzen sein können, vermochten sich aber offenbar an der Luft nicht zu erhalten. Corium und Pigmentzellen bieten im Vergleich mit den Amphibien wenig Neues, der Farbwechsel aber gewinnt eine erhöhte Bedeutung, weniger dadurch, daß er den Körper der Umgebung anpaßt, als indem er im raschen Wechsel der Farben nervöse und psychische Erregungen widerspiegelt.

Die Epidermis weist nicht viele Zellagen auf, im Durchschnitt je nach der Dicke der Haut etwa 5–10 (**203**). Die unterste Schicht, aus der die übrigen durch Teilung hervorgehen, zeichnet sich durch besondere Größe der Zellen aus. Eine Basalmembran fehlt. Die Matrixzellen greifen in der Regel mit zackigen Basalflächen in das Corium ein, oder die Zacken ziehen sich in Ausläufer aus. In anderen Fällen bilden die Fibrillen des lockeren Bindegewebes unter diesen Zellen eine dünne Grenzlamelle. Die nach außen folgenden Zellen platten sich ab und stehen durch Zellbrücken miteinander in Verbindung (A). Sie verhornen allmählich, wobei sie sich mit eiweißhaltigen Keratohyalinkörnern (A, *kx*) als Vorstadium der Hornmasse füllen. Die Verhornung schreitet in jeder Zelle von der Peripherie nach innen vor, wobei der Hornmantel querstreifig erscheint. In B sehen daher diese Zellen dickwandig aus. Das Stratum corneum zerfällt in der Regel in eine innere lockere (*l.H*) Schicht, in der die Kerne noch zu erkennen sind, und eine kompakte äußere (*k.H*) ohne Kerne. Die letztere schließt mit einem Oberhäutchen ab, welches allerlei Skulpturen aufweisen kann, z. B. Zacken oder besonders häufig kleine dicht stehende Haare (*h*). Auf den Haftlappen der Geckonen (C) sind diese zu langen Borsten geworden, welche büschelweise zusammensitzen und wohl in irgendeinem Zusammenhange mit der Haftfunktion stehen. Pigmentzellen und Leukocyten kommen in der Epidermis nur selten vor im Gegensatz zu den Amphibien. Wohl aber bilden sich bei der Verhornung Pigmentkörner, so daß die Schuppen häufig braun oder sonstwie gefärbt sind.

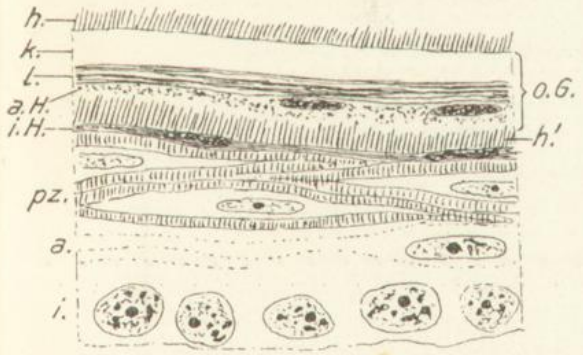
Dieses Bild der ruhenden Epidermis ändert sich erheblich bei der **Häutung**, und da diese sich langsam vorbereitet, sieht man oft 2 oder sogar 3 Epidermisgenerationen übereinander (B, C). Es entwickeln sich dabei aus den platten Zellen 2 Schichten von „Häutungszellen", welche meist durch ihre Größe auffallen. Zwischen ihnen bilden sich die Härchen, und zwar scheinen sie aus verhornten Protoplasmafasern der oberen Zellen hervorzugehen, bleiben aber dann mit ihren Spitzen im Protoplasma der unteren haften. Bei der Häutung zerfallen die oberen Zellen und die unteren verhornen zu dem Oberhäutchen und halten dabei die Härchen fest, welche bei den Haftlappen der Geckonen die erwähnte bedeutende Größe erreichen. Die Härchen unterstützen vermutlich das Abwerfen der alten Hornschicht, indem zwischen ihnen Flüssigkeit (vgl. Häutung der Arthropoden S. 179) oder auch Luft sich ansammelt. Sie können aber auch fehlen (*Anguis*). Die Häutung beginnt bei Eidechsen und Schlangen am Kopf, und zwar wird die Haut bei ersteren in großen Fetzen, bei letzteren als zusammenhängendes und dabei umgestülptes „Natternhemd" abgeworfen. Kurz vor der Häutung erscheinen die Augen der Schlangen trübe durch die sich abhebende „Brille"; die Tiere reiben die Kieferränder gegen harte Gegenstände, gehen vorübergehend ins Wasser und kriechen durch Gras, Gestrüpp, Astgabeln u. dgl. hindurch. Nur *Eryx jaculus* wirft unter den Schlangen

die Haut in Fetzen ab. Die Blindschleichen wühlen sich in die Erde ein und schieben dabei die alte Haut zusammen. Die Geckonen reißen sich mit dem Maul und den Vorderfüßen Stücke ab und fressen sie auf. Der Vorgang dauert bei den Eidechsen meist nicht mehr als eine halbe Stunde und wiederholt sich öfters im Jahre, aber in unserem Klima nicht im Winter. Eine Häutung fehlt bei Schildkröten und Krokodilen, deren Hornschuppen allmählich dicker und breiter werden.

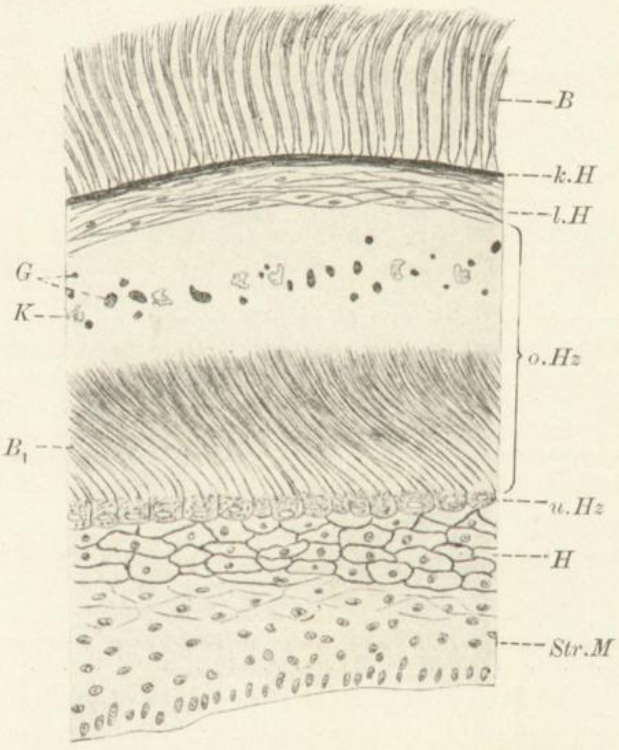


A

Echte **Hautdrüsen** fehlen den Reptilien infolge der starken Verhornung, wenn wir von den Augendrüsen absehen. Es kommen aber einige Organe vor, die vielleicht wenigstens vorübergehend eine drüsenähnliche Bedeutung besitzen. Von diesen sind am verbreitetsten



B



C

Fig. 203. Schnitte durch die Haut von Sauriern nach SCHMIDT. A vom Unterkiefer von *Anguis*. *bZ* basale Zellschicht, *Kz* Keratohyalinzellen, *pZ* abgeplattete Zellen des Strat. Malpighii, *Sep* Subepidermis, lockeres Bindegewebe, Kerne schwarz, *T* angebliche Tastzellen, *v* vacuolisierte Zellen. 640 : 1. B von *Tarentola mauritanica* in der Häutung. *i* innere, *a* äußere Lage des Strat. Malpighii, *pz* abgeplattete, in Verhornung befindliche Zellen; das verhornte Exoplasma ist gestrichelt gezeichnet, *i.H* innere, *a.H* äußere Häutungszellen, *l* lockere, *k* feste Hornschicht, *h*, *h'* Härchen, *o.G* obere, abgeworfene Zellgeneration. C vom Haftlappen am Fuße des Geckoniden *Uroplatus fimbriatus*, in Häutung. *B*, B_1 Borsten des Haftlappens, *o.Hz* obere, *u.Hz* untere Häutungszellen, *K* degenerierte Kerne, *G* Granula, *H* verhornte Zellen, *Str.M* Stratum Malpighii. Andere Bezeichnungen wie in B.

die Schenkelporen der Saurier (**204**). Sie finden sich bei vielen Geckonen, einigen Agamiden, fast allen Iguaniden und Tejiden und allen Zonuriden und Lacertiden als eine Reihe von Poren (12—25) auf der Ventralkante der Oberschenkel vom Knie bis zur Kloake. Sie können bei beiden Geschlechtern vorhanden sein, kommen aber öfters nur bei den Männchen vor, und da sie zur Brunstzeit besonders groß werden, so stehen sie offenbar im Dienste der Fortpflanzung. Ich vermute, daß es Duftorgane sind, denn Nerven fehlen, und ein als Klebemittel dienendes Sekret wird nicht gebildet. Sie als Haftapparate bei der Begattung zu deuten, ist daher kaum angängig, doch mögen die Schuppenränder der Schenkelkante in diesem Sinne wirken. Sie ent-

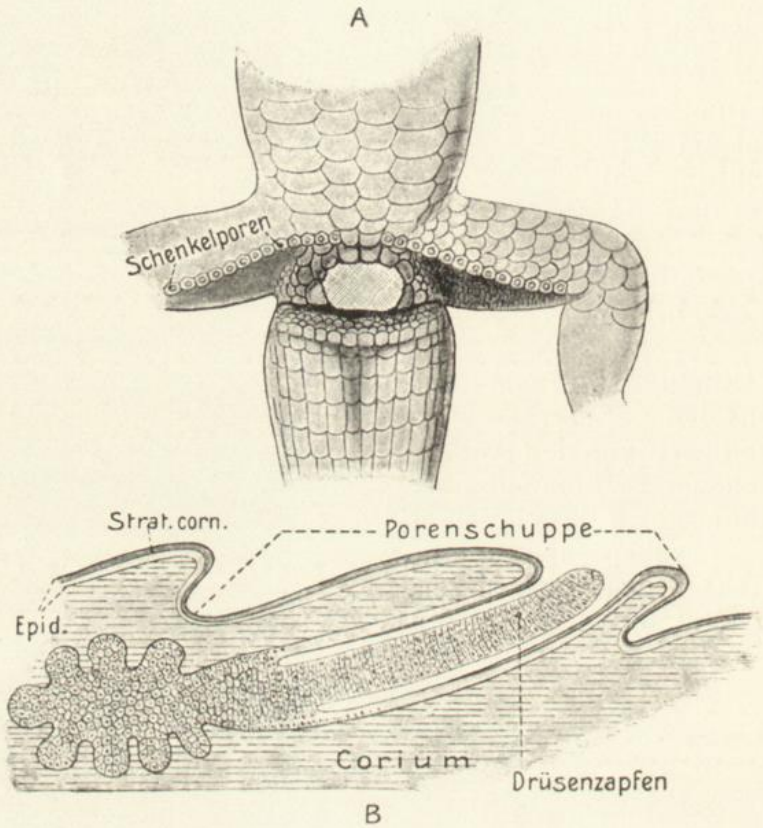


Fig. **204**. Schenkelporen von *Lacerta agilis* ♂ nach MAURER. A Ventralansicht, B im Durchschnitt.

stehen aus einer Wucherung der Epidermis in das Corium hinein, welche am Grunde durch bindegewebige Septen in mehrere Lappen zerfällt. Indem die Zellen sich stark vermehren, entsteht ein Zapfen verhornter Zellen, welcher etwas aus einer Oeffnung der Schuppe hervorragt und eine gewisse Aehnlichkeit mit einem Säugetierhaar hat. Bei *Lacerta agilis* sind die Zellen außerhalb der Brunstzeit völlig verhornt, während sie zu dieser Periode weicher bleiben. Bei der Iguanide *Sceloporus acanthinus* zerfallen sie zu einem talgartigen Sekret.

Bei den Krokodilen kommen sog. Rückenorgane vor, schlauchförmige Einstülpungen der Epidermis, welche durch das Corium hindurch bis in die Muskelschicht ragen. Sie liegen jederseits in einer Reihe längs des Rückens und münden zwischen zwei Schuppen aus.

Ueber ihre Bedeutung ist nichts bekannt. Als Moschusdrüsen werden bei Krokodilen zwei kleine Taschen bezeichnet, welche, jederseits eine, neben dem Unterkiefer an der Kehle liegen und wie ein Handschuhfinger vorgestülpt werden können. Sie sondern ein schmieriges, bräunliches, stark riechendes Sekret, namentlich zur Brunstzeit, ab. Bei den Schildkröten liegt ein ähnliches, aber unpaares Organ zwischen den Unterkiefern, und von ähnlichen Drüsen kommen jederseits an der Seitenkante des Körpers ein oder zwei Paar, bei Trionychiden außerdem ein drittes Paar am Vorderrande des Bauchpanzers vor. Endlich sitzen bei vielen Reptilien an der Kloakenöffnung drüsige Hauteinstülpungen. Bei allen diesen Organen scheint es sich um nekrobiotische Drüsen zu handeln, deren talgartiges Sekret aus zersetzten abgestoßenen Zellen besteht.

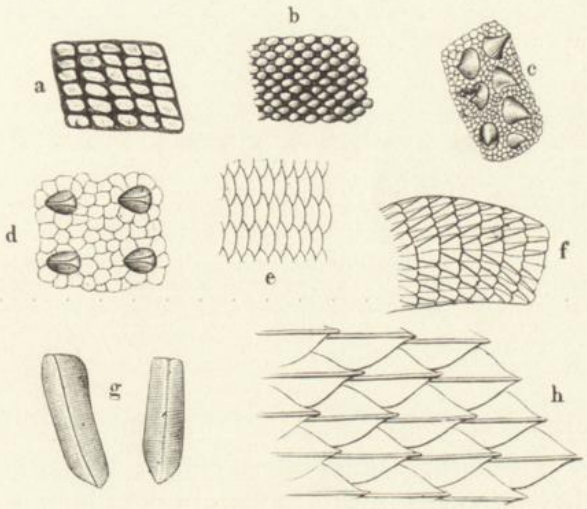


Fig. **205**. Verschiedene Schuppen von Eidechsen nach SCHREIBER. *a* flache Schuppen an der Rumpfseite von *Lacerta viridis*, *b* Körnerschuppen von *Lacerta muralis*, *c* Kegelschuppe von *Agama stellio*, *d* gekielte Höckerschuppe eines Gecko, *e* glatte Schindelschuppen von *Chalcides ocellatus*, *f* Wirtelschuppen aus dem Schwanze von *Acanthodactylus vulgaris*, *g* dachförmige Schuppe aus dem Schwanze von *Lacerta viridis*, *h* gekielte Schindelschuppe von *Psammodromus algirus*.

Die Hornschuppen der Eidechsen und Schlangen sind Integumentalgebilde (**169**), welche aus einer Papille des lockeren Coriums und stark verhornter Epidermis bestehen. Ontogenetisch tritt bei *Lacerta* die Erhebung der Lederhaut zuerst auf und buchtet die Oberhaut nach außen vor. Da die ältesten Reptilien, die Cotylosaurier des Perm und der Trias, in einigen Gattungen (*Sclerosaurus*, *Pareiasaurus* u. a.) dorsal in Längsreihen angeordnete Knochenschuppen besaßen, ähnlich manchen Stegocephalen, so wird man den primitiven Reptilien segmental angeordnete Knochenschuppen (Lepides) zuschreiben dürfen, über welche sich dann Hornschuppen (Pholides) entwickelten infolge der eintrocknenden Wirkung der Atmosphäre. Zwischen beiden Schuppen entspann sich ein „Kampf der Teile". Die Knochenschuppen wurden verdrängt von den Hornschuppen mit Ausnahme einiger Gruppen (Scinke, Zonuriden, *Anguis*, Krokodile, Schildkröten), in denen sich beide erhalten haben. Von diesem Gesichtspunkt aus wird man als Ausgangsformen der Hornschuppen solche ansehen, die in segmentalen Reihen liegen und ziemlich groß sind (**205** *e*–*h*), mögen sie nun Schindelschuppen sein (*e*, *h*, **204** A), welche sich überdecken, oder Wirtelschuppen, wie sie am Schwanze der Eidechsen so häufig sind, die sich nicht überdecken. Diese sind dann später zur Erhöhung der Beweglichkeit zerfallen in kleinere Tuberkel- und Körnerschuppen (*b*), welche auch zu Kegeln auswachsen können. Körnerschuppen finden sich besonders an beweglichen Hautteilen (unteres Augenlid, Kehllappen, Kinn, Füßen). Bei den hochentwickelten Varaniden und bei *Uromastix* bedecken sie den ganzen Rücken; ebenso

bei den Geckonen, welche zwar in dem Besitz von Hautknochen und amphicölen Wirbeln auf tiefer Stufe stehengeblieben sind, aber in vielen anderen Organen (Zehen, Augen, Stimme) sich als fortgeschrittene Eidechsen erweisen. Einige Gattungen (*Teratoscincus, Geckolepis* u. a.) haben übrigens noch die ursprünglichen großen Rundschuppen bewahrt. Die Körnerschuppen von *Hatteria* sind in derselben Weise zu beurteilen.

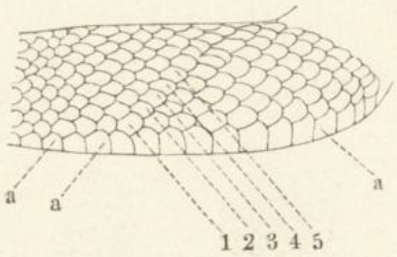


Fig. 206.

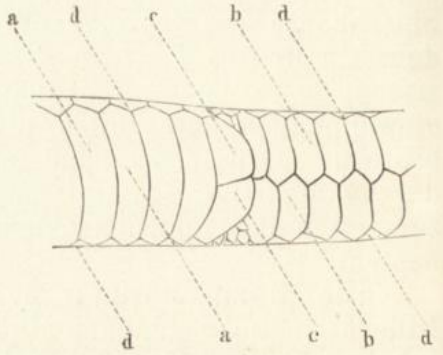
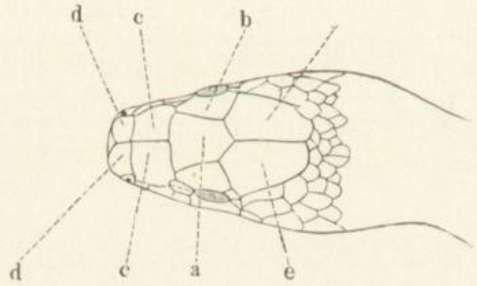


Fig. 207.

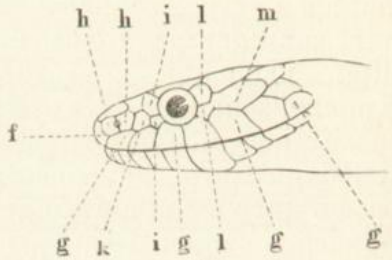
Fig. **206**. Seitenansicht eines Teils der Schlange *Coluber Dione*, um den Unterschied zwischen den kleinen Rückenschuppen (*1–5*) und den Bauchschienen (*a*) zu zeigen. Nach SCHREIBER.

Fig. **207**. Ventralansicht der Analgegend der Schlange *Zamenis gemonensis* nach SCHREIBER. *a* Bauchschienen, *b* Subcaudalia, *c* Analia, *d* Rückenschuppe.

Die Hornschuppen sind ursprünglich glatt. Häufig bekommen sie zur Versteifung einen Kiel (**205** *h*) oder dachförmigen Knick (*g*) und können durch Vergrößerung zu einem platten Stachel (Rückenkamm der Iguaniden) oder zu Dornen (*Uromastix*-Schwanz, *Moloch horridus*) auswachsen. Eine andere progressive Entwicklung führt zur Verschmelzung mehrerer Schuppen zu einem Schilde. So besitzen die



A



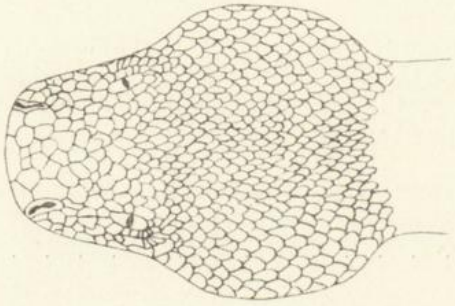
B

Fig. **208**. Schilder von Schlangenköpfen. A *Coluber longissimus* von oben, B *Tropidonotus viperinus* von der Seite. Nach SCHREIBER. *a* Frontale, *b* Supraocularia, *c* Praefrontalia, *d* Internasalia, *e* Parietalia, *f* Rostrale, *g* Supralabialia, *h* Nasale, *i* Praeocularia, *k* Frenale, *l* Postocularia, *m* Temporalia.

Schlangen dorsal noch die ursprünglichen Schuppen in segmentalen Reihen (**206**), während sie ventral (**207**) zu großen metameren Schienen verwachsen, die vor dem After in einer, dahinter in zwei Längsreihen stehen. Auf jedes Muskelsegment fällt bei den Schlangen eine Reihe von Schuppen, bei Brevilinguiern und bei *Lacerta* am Körper zwei dorsal, eine ventral. Bei den Geckonen wird durch den Zerfall in Körnerschuppen die Metamerie aufgehoben; ebenso bei *Uromastix*

spinipes am Rumpfe wegen der Körnerschuppen, während die großen Dornschuppen des Schwanzes in segmentalen Querreihen stehen. Hinsichtlich des feineren Baues der Schuppen verdient hervorgehoben zu werden, daß sie oft dunkles Pigment enthalten, und daß in der unteren Hornschicht zuweilen Spalten entstehen, die sich mit Luft füllen. Sie rufen bei den Bauchschuppen der Blindschleiche am Rande einen silberweißen Glanz hervor. Eine Stütze erhalten die obigen phyletischen Betrachtungen dadurch, daß manche Eidechsen an den regenerierten Schwänzen atavistische Schuppen aufweisen, indem alle sekundären Bildungen, wie z. B. große Tuberkelschuppen bei Geckonen, Dornen bei *Agama stellio*, nicht auftreten und gekielte Schuppen durch glatte ersetzt werden.

Schilder finden sich vornehmlich am Kopfe, und zwar bei Eidechsen und Schlangen (**208**) ungefähr in derselben Anordnung, so daß die letzteren sie von den ersteren geerbt haben müssen. Sie gruppieren sich um die Kieferränder, Nasenlöcher und Augen und



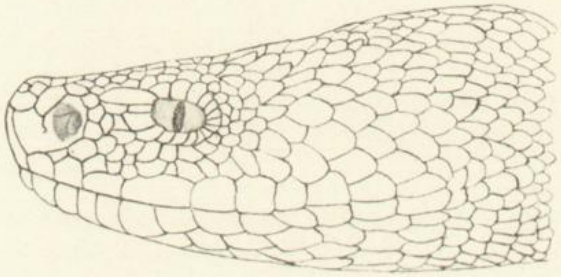


Fig. 209. Fig. 210.

Fig. **209**. Kopf der Kreuzotter, *Pelias berus*, von oben gesehen. Nach Blanchard.

Fig. **210**. *Viperia lebetina* L. Nach Schreiber.

füllen symmetrisch die Zwischenflächen aus. Die Weiterentwicklung dieser Schilder vollzieht sich in ganz ähnlicher Weise wie bei den Körperschuppen, indem wir Verschmelzungen mehrerer Schilder, Zerfall in viele kleine und endlich auch Rückbildungen beobachten. Verschmelzungen treten z. B. ein bei Schlangen mit unterirdischer oder unter Steinen wühlender Lebensweise. So unter den Boiden bei den Gattungen *Calabaria* und *Charina*, bei den Ilysiiden und Uropeltiden und manchen Colubriden.

Die Parietalia, Internasalia, Praefrontalia etc. können verwachsen oder auch zwei Schilder derselben Seite, z. B. Internasale und Präfrontale, sich vereinigen. Ein Zerfall der Kopfschilder in viele kleine Körnerschuppen oder Schildchen ist eingetreten bei Geckonen, so daß in der Regel nur das Rostrale, die Supraocularia und die Lippen-

schilder sich erhalten haben. Unter den Pythoniden haben *Liasis olivaceus* und andere primitive Formen große Schilder und führen durch alle Uebergänge hindurch zu den Boaarten, deren Kopf mit eine Unmenge kleinster Schuppen bedeckt ist, so daß nicht zwei Individuen sich völlig gleichen. Dieselbe Reihe läßt sich bei den Acrochordinen von der Gattung *Stoliczkaia* mit großen Schildern bis *Acrochordus* mit Körnerschuppen und ohne Rostrale konstruieren, und ebenso unter den Viperiden von der Kreuzotter (**209**) bis zu solchen Arten, wie eine in **210** abgebildet wurde. Daß dieser Zerfall ein sekundärer Zustand ist, läßt sich daran erkennen, daß bei *Python*, *Zamenis* und anderen Schlangen während des Wachstums ein Zerfall einzelner Schuppen bei Gelegenheit der Häutungen eintritt. Endlich wird auch nicht selten bei Schlangen und Eidechsen ein Fehlen bestimmter Kopfschilder durch Rückbildung beobachtet.

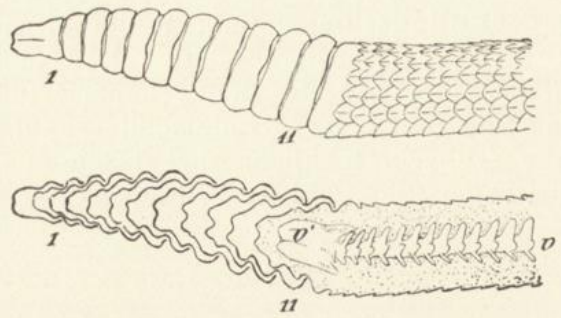


Fig. 211. Klapper der Klapperschlange (*Crotalus*) nach GARMAN mit 11 Horndüten. *v* Wirbelsäule, *v'* die letzten miteinander verwachsenen Wirbel.

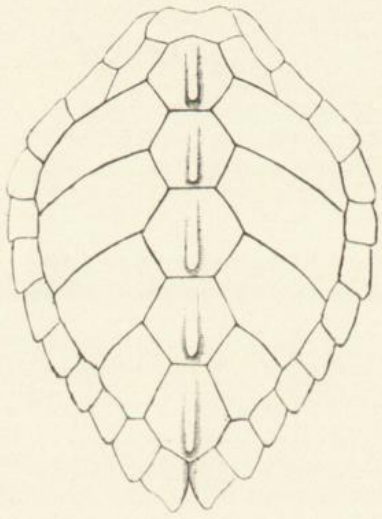


Fig. 212.

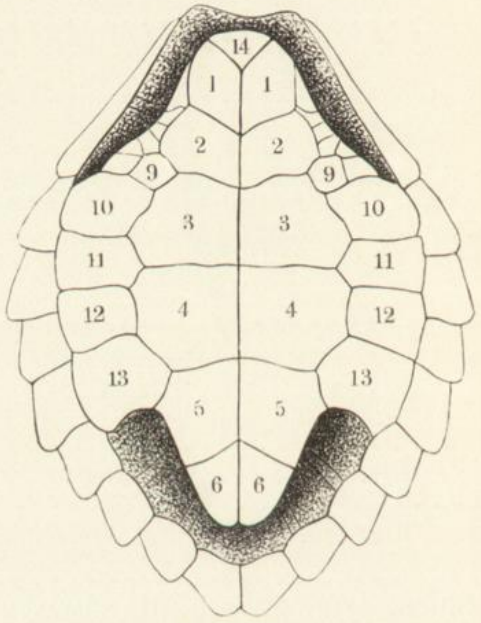


Fig. 213.

Fig. 212, 213. Rücken- und Bauchseite des Panzers von *Thalassochelys caretta* mit den Hornschildern nach SCHREIBER. An den Bauchschildern bezeichnen: *1* Kehl-, *2* Arm-, *3* Brust-, *4* Bauch-, *5* Unterbauch-, *6* Afterplatte, *14* Zwischenkehlplatte, *9—13* Unterrandplatten (Inframarginalia), welche nicht bei allen Gattungen vorkommen.

Als eine merkwürdige Hornbildung stellt sich die **Klapper** der Crotaliden (**211**) dar. Der Körper des jungen Tieres endet mit einer in der Mitte ringförmig eingeschnürten Horndüte, welche vermutlich aus der Verschmelzung der Schuppen von zwei Segmenten hervorgegangen ist. Die meisten Grubenottern bleiben auf dieser Stufe

stehen, da ihr Schwanz mit einer dornigen Hülse endet, die, wie ich annehme, bei jeder Häutung abgeworfen wird. Bei der Klapperschlange wird sie nicht abgeworfen, sondern bleibt als Kappe auf der neuen Horndüte sitzen, wobei der Hinterring des abgeworfenen Stückes den Vorderring des folgenden umgreift. Es sollen jährlich zwei Häutungen stattfinden, so daß man danach das Alter der Schlange abschätzen kann. Die Zahl der Ringe steigt bis auf 21, ist aber meist ungefähr nur halb so groß. Durch schnelles Vibrieren der Rassel wird ein zischendes Geräusch erzeugt, welches wohl in erster Linie zum Anlocken der Geschlechter dient, gleichzeitig aber größere Tiere warnt, die Schlange zu treten, wodurch ein unnötiges Ausspritzen des Giftes vermieden wird.

Bei **Schildkröten** bildet die Hornschicht (**212**, **213**) auf dem **Panzer** große Hornplatten, welche nicht mit den darunterliegenden Knochen übereinstimmen und auch nicht abgeworfen werden, sondern oberflächlich in dünnen Lagen abschilfern und von unten und am Rande weiterwachsen. Daher lassen manche Arten mit Winterruhe konzentrische Jahresringe erkennen; auch der Wechsel in der Färbung im Laufe des Lebens wird dadurch verständlich. Die Schilder schließen in der Regel in polygonalen Linien aneinander. Nur bei *Chelonia imbricata*, der Schildpattschildkröte, überdecken sie sich schindelförmig. Man unterscheidet am Carapax in der Mitte 6 Neuralschilder einschließlich des vorderen Nackenschildes (Nuchale) und jederseits 4 Costal- und 12 Marginalschilder einschließlich des hinteren Caudale. Da unter den Schildern 8 neurale und 8 costale Knochen liegen, so werden ursprünglich ebenso viele Hornplatten vorhanden gewesen sein, ein Zustand, der zuweilen bei *Thalassochelys* als individuelle Variation beobachtet wird. Es hat eine phyletische Reduktion in der Zahl der Schilder eingesetzt, welche sich jetzt noch bei manchen Arten verfolgen läßt, und aus der sich der Widerspruch in der Zahl und den Grenzen der Hornschilder mit den darunterliegenden Knochen erklärt. Das Plastron wird überdeckt von 6 Paar Hornschildern, welche als Kehl- (Gular-), Arm- (Humeral-), Brust- (Pectoral-), Bauch- (Abdominal-), Unterbauch- (Femoral-) und After- (Anal-)Platten bezeichnet werden (**213**). Bei der Lederschildkröte (*Dermochelys coriacea*) und den Weichschildkröten (Trionychiden) sind die Hornschilder nur in der Jugend vorhanden und bilden sich später zurück, so daß der Panzer von einer dicken Haut bedeckt wird. Die Schildkröten haben auf dem Kopf Hornschilder und sind auf den Extremitäten mit Schuppen oder kleinen Schildern bedeckt. Statt der Lippenschilder finden wir bei allen Schildkröten einen Ober- und Unterschnabel, welcher sekundär die

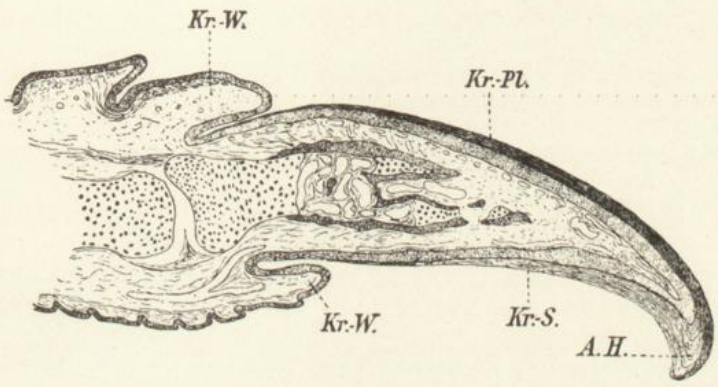


Fig. 214. Längsschnitt durch die Zehe eines Krokodilembryos nach GÖPPERT. *Kr.Pl* Krallenplatte, *Kr.S* Krallensohle, *A.H* Ausfüllungshorn, *Kr.W* Krallenwall.

Rückbildung der Zähne veranlaßt hat. Man darf wohl vermuten, daß er aus der Verschmelzung von Lippenschildern in Anpassung an eine vegetabilische Ernährungsweise entstanden ist.

Bei den Krokodilen ist der ganze Körper mit dicken Hornschildern bedeckt, die am Rücken groß und in Längs- und segmentalen Querreihen, auf dem Bauche kleiner und ebenfalls in segmentalen Reihen angeordnet sind. An den Seiten und auf den Gliedmaßen werden sie kleiner und unregelmäßiger. Auch hier finden keine Häutungen statt, sondern die Schilder vergrößern sich durch peripheres Wachstum.

Die **Krallen** der Reptilien sind in Anpassung an das Klettern bei allen Arten, welche Gliedmaßen besitzen, gut ausgebildet. Werden sie hauptsächlich zum Klettern gebraucht (**215***a*), so sind sie stark ge-

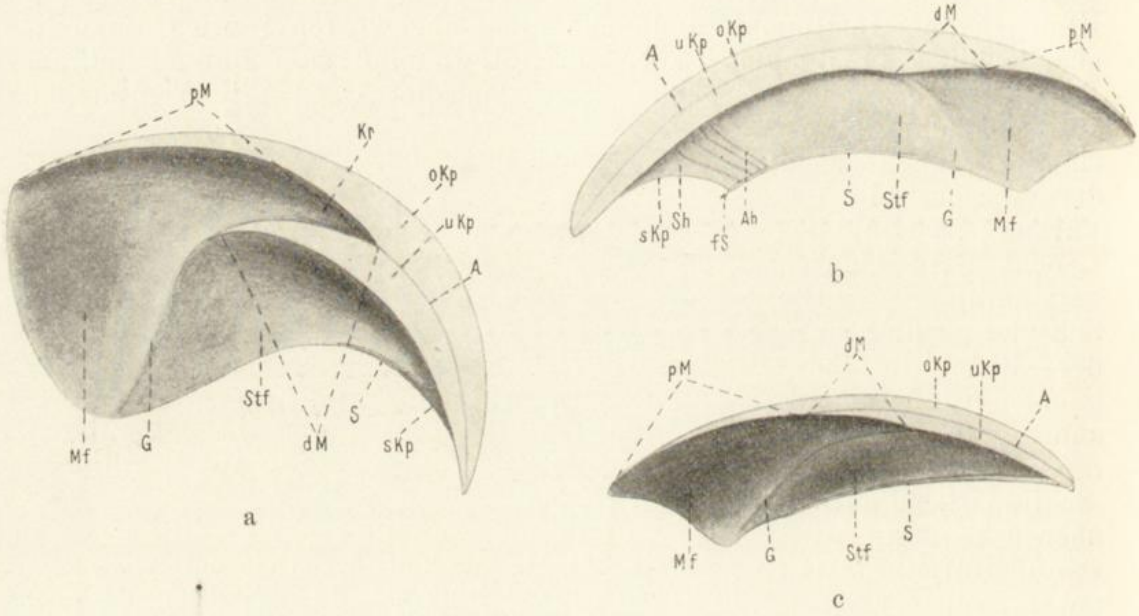


Fig. **215**. Innenansicht ausgeschuhter und halbierter Krallen von Eidechsen nach Schmidt. a *Uroplatus* 13 : 1, b *Calotes* 10 : 1, c *Tupinambis* 3,6 : 1. *A* Achse des Krallenrückens, *Ah* Ausfüllungshorn, *Mf* Matrixfläche, *Stf* Sterilfläche, *G* Grenze zwischen beiden, *oKp*, *uKp* obere, untere Krallenplatte, *pM* proximale Matrixfläche der oberen Krallenplatte, *dM* distale Matrixfläche der unteren Krallenplatte, *Kr* Krallenröhre, *S* Krallensohle, *fS* frei vorstehendes Stück der Sohle, *sKp* freier Seitenrand, *Sh* Sohlenhorn.

bogen, seitlich zusammengedrückt und enden spitz, während sie bei grabender Lebensweise (*c*) schwächer gekrümmt, weniger zusammengedrückt und stumpfer sind. Zwischen beiden Formen gibt es aber viele Uebergänge (*b*). Bei den Seeschildkröten werden sie entsprechend den Ruderflossen zu breiten Nägeln oder haben sich ganz rückgebildet (*Dermochelys*). Wie bei den Krallen der Vögel und Säuger werden sie von einer basalen Hautfalte, dem Krallenwall (**214**), umgeben, und der dorsale Krallenrücken ist stärker und fester als die Krallensohle. Der Krallenrücken wird bei Krokodilen und Schildkröten wie bei Vögeln unter seiner ganzen Innenfläche von der Epidermis ausgeschieden, bei Eidechsen wie bei Säugern nur an der Basis, von der sog. Basalmatrix. Diese zerfällt in zwei Portionen, was zur Folge hat, daß der Krallenrücken aus einer oberen und unteren Schicht besteht, die sich meist eng aneinanderlegen, bei Geckonen und Uroplatiden (**215***a*) aber

hinten trichter- oder röhrenförmig auseinanderweichen. Zwischen Sohle und Rücken schiebt sich vorn eine lockere Masse, das Ausfüllungshorn (*Ah*), welches von der Spitze der Zehenepidermis abgeschieden wird, deren ventrale Portion die Sohle liefert (**216**). Der Krallenrücken wird auch wohl Krallenplatte genannt.

Als letzter Rest der Hinterextremität erhält sich sowohl bei der dalmatinischen Blindschleiche, *Ophisaurus apus*, wie bei *Python*-Arten eine Kralle, was wohl so zu verstehen ist, daß der Stummelfuß noch zum Festhalten oder Kratzen eine geringe Bedeutung hatte, solange er mit einer Kralle versehen war. Damit soll nicht gesagt sein, daß diesen Gebilden jetzt noch eine Funktion zukommt. Bei *Python molurus* ist es sicher nicht der Fall, denn bei dem 3—4 m langen Tiere ragt die Kralle nur mit der äußersten Spitze 1—3 mm weit aus einer Hauttasche neben der Kloake hervor, und auch bei dem gereizten und aufgeregten Tier sah ich nie, daß sie vorgestreckt wurde. Sie ist ein aus mehreren Horndüten gebildeter Kegel mit übergebogener Spitze ohne Gegensatz von Rücken und Sohle (**217**).

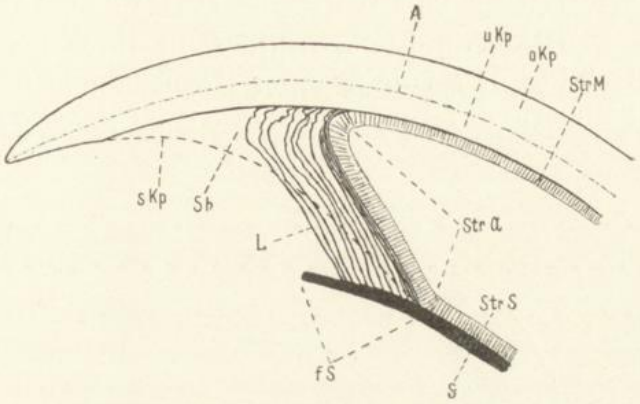


Fig. **216**. Vorderende der Kralle von *Draco* im gleichen Schnitt nach SCHMIDT 47 : 1. *L* Lamelle des Ausfüllungshorns, *StrM* steriles Rete Malpighii der Krallenplatte, *StrA* Matrix des Ausfüllungshorns, *StrS* Matrix der Sohle.

Das Corium der Reptilien zeigt ähnliche Verhältnisse wie bei den Amphibien. Eine obere lockere Schicht bildet die Papille der Hornschuppen und umhüllt die Knochenschuppen, wo sie vorhanden sind, mit einer Art Tasche. Sie wird durchsetzt von senkrecht aufsteigenden Bindegewebsfasern, welche sich an die basalen Epidermiszellen anheften, und umschließt die oft in mehreren Lagen vorhandenen Guano- und Allophorenzellen. Darunter liegt eine dicke, die Hauptmasse der Unterhaut bildende Schicht von straffem Bindegewebe, deren Fasern in

Fig. **217**. Afterklaue von *Python molurus*, aus der Hauttasche herausgezogen, von einem ca. 4 m langen Tiere. *v* vorn, *h* hinten. Nat. Gr. Original.

den benachbarten Lamellen sich rechtwinklig kreuzen und oft reichlich von Melanophoren durchsetzt sind. Darauf folgt nach innen das lockere subkutane Bindegewebe, welches zuweilen Pigmentzellen aufweist. Das straffe Bindegewebe wird durchsetzt von vielen senkrechten Fasern, indem die horizontalen plötzlich im rechten Winkel umbiegen und nach außen laufen. Diese senkrechten Züge sind für die Reptilienhaut sehr charakteristisch und stehen manchmal sehr dicht nebeneinander. Eine dünne elastische Membran begrenzt das straffe Bindegewebe an seiner Innenfläche und gibt viele Fasern ab, welche durch die straffe Schicht hindurch bis zur lockeren emporsteigen. Bei Geckonen und anderen

Familien mit regenerationsfähigem Schwanz entspricht jeder Bruchstelle des Wirbels eine solche der Cutis, indem das straffe Bindegewebe durchsetzt wird von einer Querplatte zarter Fibrillen, welche leicht durchreißen. Bei Schildkröten kann die oberste Schicht des lockeren Bindegewebes fehlen. Es liegen dann unter der Epidermis die Lagen des straffen. Bei der Weichschildkröte *Emyda granulosa* verlaufen sie etwas geneigt zur Epidermis und die senkrecht aufsteigenden Fasern enden netzartig zwischen den Basalenden der Matrixzellen. Unter der straffen Schicht liegt eine sehr dicke von filzigem Bindegewebe.

Die Knochenschuppen in ihrer primitiven Form, als segmentale Gebilde und von je einer Hornschuppe überdeckt, treten uns unter den Sauriern nur noch bei *Zonurus, Ophisaurus* und *Anguis* entgegen (**218**).

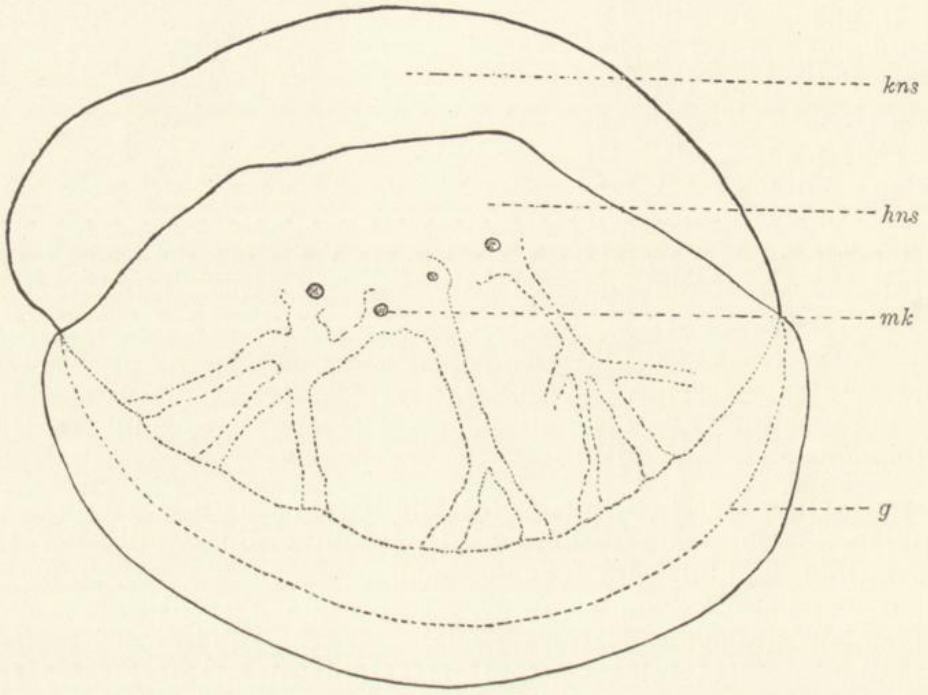


Fig. 218. Knochenschuppe (*kns*) und Hornschuppe (*hns*) von *Anguis fragilis* aus der Körpermitte, nach Otto. *mk* Markkanal, *g* hintere Grenze der Knochenschuppe.

Bei anderen Brevilinguiern (*Scincus, Gongylus, Seps, Voeltzkowia, Mabuia*) und Gerrhosauriden ist jede zu einer Hornschuppe gehörige Knochenschuppe in einige durch Bindegewebe verbundene Stücke zerfallen. Die Knochenschuppen werden von divergierenden Kanälen durchbohrt, welche als Rinnen sich oberflächlich fortsetzen (*mk*) und von Bindegewebe erfüllt sind. Bei *Gongylus* (**219**) werden sie am Vorderrande auch von Markräumen durchsetzt, wie sie auch bei Gerrhosauriden vorkommen. Die Knochenschuppen zeigen auf Schliffen eine fasrige Struktur und zahlreiche Knochenzellen. Einige wenige Geckonen, z. B. *Tarentola mauritanica* (**220**) besitzen als letzte Reste solcher Knochenschuppen sehr zahlreiche erbsenförmige Verknöcherungen ohne Beziehungen zu den Hornschuppen. Zur Erhöhung der Beweglichkeit der Haut ist also hier ein Zerfall der Hornschuppen und der Knochenschuppen eingetreten, und die letzteren sind bei den meisten Arten

völlig verschwunden, wie dies auch für die Schlangen gilt. Alle diese Knochenschuppen entstehen ganz ähnlich wie die Schuppen der Knochenfische, nämlich zwischen zwei Lagen von Skieroblasten, welche die Hartsubstanz zwischen sich ausscheiden und dabei in sie einwandern. Ueber ihre Lage in der Cutis lauten die Angaben verschieden, doch scheint es mir nach den Abbildungen nicht zweifelhaft zu sein, daß sie aus den obersten Schichten des straffen Bindegewebes hervorgehen und daher auch dessen horizontale Faserung zeigen. Aus diesem Grunde halte ich die kugeligen pigmentierten Bezirke im lockeren Bindegewebe unter den Hornschuppen von *Lacerta* (**169** *Sch*) nicht für Reste von Knochenschuppen. Wichtig ist, daß am Kopf die Knochenschuppen über den Deckknochen des Schädels liegen (**221**), woraus

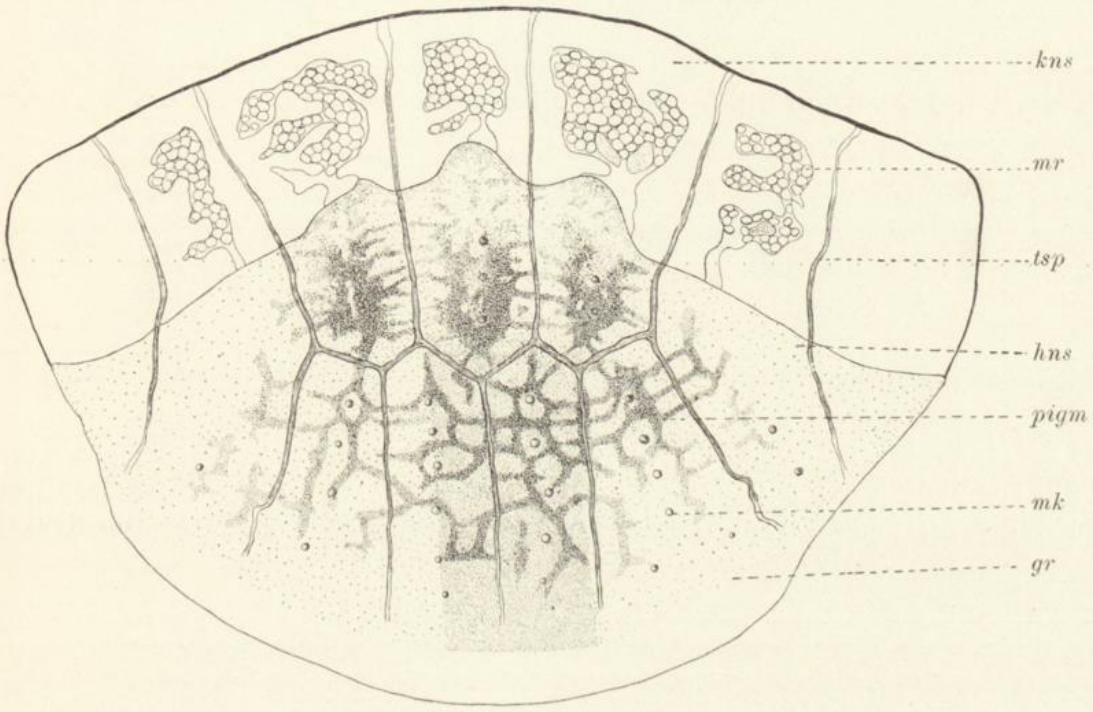


Fig. **219**. Knochenschuppe (*kns*) und Hornschuppe (*hns*) von *Gongylus ocellatus* nach Otto. *mr* Markräume mit Fettzellen, *mk* Poren der Markkanäle, *tsp* Trennungsspalten der Knochenstücke, *pigm* Pigment unter der Hornschuppe, *gr* deren hintere Grenze.

hervorgeht, daß wir oberflächliche und tiefe Hautknochen zu unterscheiden haben. Die ersteren, die sog. epithekalen, sind homolog den Schuppen der Fische. Zu den letzteren, den thekalen, gehören die Deckknochen des Skeletts, die Bauchrippen und vielleicht auch die zwei Knochen an der Schwanzwurzel des männlichen *Phyllodactylus*. Die Knochenschuppen der Krokodile, welche bei *Crocodilus*-Arten, *Alligator mississipiensis* und *Gavialis gangeticus* nur in der Rückenhaut, bei *Caiman*-Arten außerdem am Bauche vorkommen, schließen sich an diejenigen der Saurier an, denn sie sind segmental angeordnet, gehören zu je einer Hornschuppe und werden von zahlreichen Kanälen und Furchen durchbohrt. Manche von ihnen erheben sich in der Mitte zu einer Längsleiste, über welcher dann ein Kiel der Hornschuppe liegt. Sie sind eingebettet zwischen lockerem und straffem Bindegewebe und

senken sich in letzteres ein, zu dem sie gehören, wenngleich sie allseitig von etwas lockerem umgeben werden. In der Seitenhaut der Krokodile kommen nur vereinzelte Verknöcherungen vor. Bei den

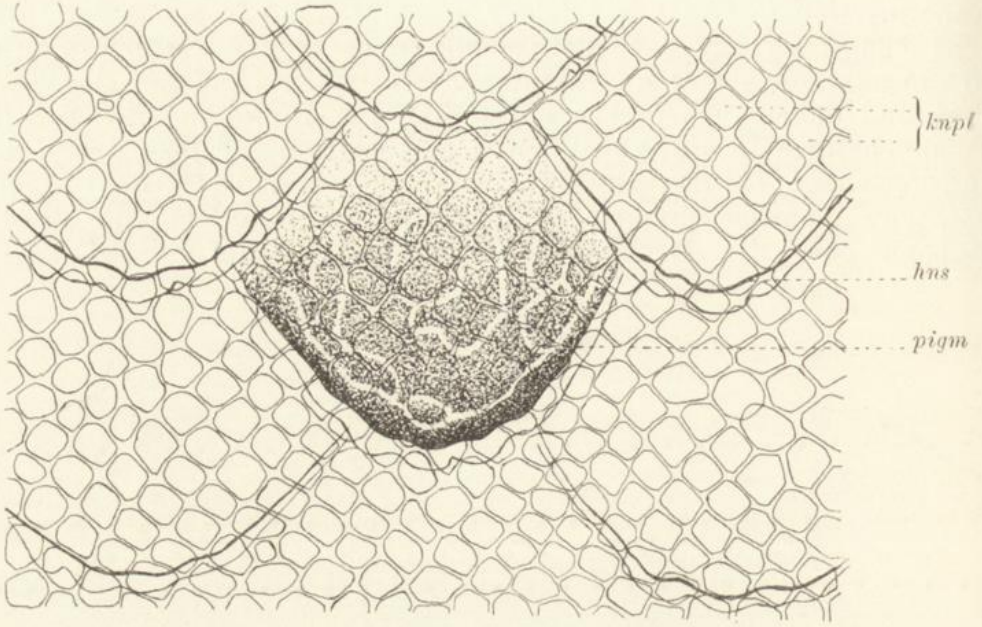


Fig. 220. *Tarentola mauritanica*. Hornschuppen (*hns*) mit untergelagertem Pigment (*pigm*) und zahlreichen Knochenplatten (*knpl*). Nach Otto.

Caimans verschmelzen die dorsalen und ventralen Stücke im Schwanze zu segmentalen Knochenringen, und bei *Caiman sclerops* liegen unter jeder ventralen Hornschuppe zwei Knochenschuppen. Damit deutet

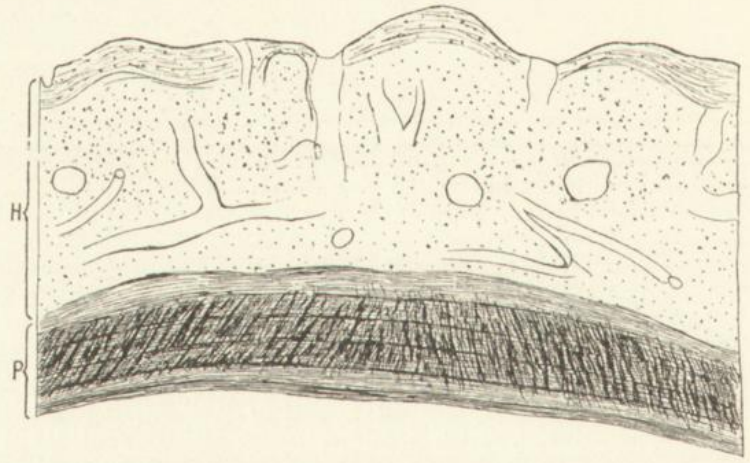


Fig. 221. Schliff durch das Parietale (*P*) mit den aufgelagerten Hautknochen (*H*) von *Ophisaurus apus*, quer zur Längsachse des Schädels. 30 : 1. Nach Schmidt.

sich ein Zerfall an, welcher bei *Crocodilus* zum vollständigen Schwunde geführt hat.

Ebenso wie *Hatteria* sich durch den Zerfall der Hornschuppen in kleine Körnerschuppen als hochdifferenziert erweist, verhält sich auch seine Lederhaut: Verknöcherungen fehlen bis auf winzige, 0,3 mm

lange Plättchen, von denen je eins unter jeder Zacke des Schwanzkammes liegt.

Die stärkste Entfaltung der Hautknochen finden wir bei den **Schildkröten,** deren Rumpf von einem festen dosenartigen Panzer umschlossen wird, so daß Kopf, Hals, Gliedmaßen und Schwanz mehr oder weniger in ihn zurückgezogen werden können. Er tritt uns in zwei Formen entgegen, in einer in vieler Hinsicht noch primitiven bei den *Athecae,* zu denen nur eine rezente Art, die anscheinend im Aus-

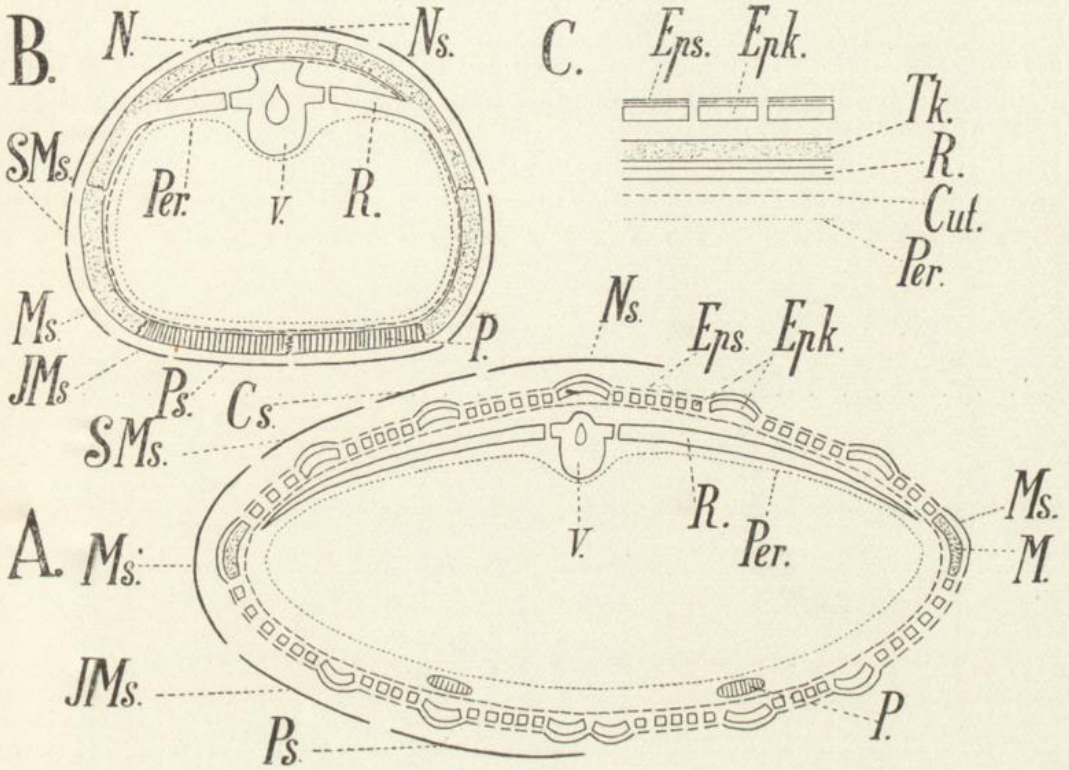


Fig. 222. Schematische Querschnitte durch den Panzer von Schildkröten: **A** von der jungen *Dermochelys*; **B** von einer Thecophore (rechts das gewöhnliche Verhalten, links mit den zuweilen vorkommenden Hornschildern *SMs* und *JMs*); **C** von der hypothetischen Stammform. *C* Costalknochen, *Cs* Costalschild, *Cu* Cutisgrenze, *Epk* Epithekalknochen, *Eps* Epithekalschild, *M* Marginalknochen, *JMs* Inframarginalschild, *Ms* Marginalschild, *SMs* Supramarginalschild, *N* Neuralknochen, *Ns* Neuralschild, *P* Plastron, *Ps* Plastronschild, *Per* Peritoneum, *R* Rippe, *Tk* Thekalknochen, *V* Wirbel. Auf der linken Seite von A sind außen die epithekalen Hornschilder der Längskiele verbreitert eingezeichnet, um zu zeigen, daß auf diesem Wege die Hornschilder von B entstanden sind. Orig.

sterben begriffene Lederschildkröte, *Dermochelys coriacea* (**224**), gehört, und in einer mehr differenzierten Hauptform (Theca), die bei allen übrigen Schildkröten, den Thecophoren, vorkommt (**223**). Um die Unterschiede phylogenetisch zu verstehen, muß man von einer hypothetischen Urform (**222** C) ausgehen, welche eine mehr oberflächliche Epitheca (Hornschilder [*Eps*] und darunter liegende Knochen [*Epk*]) und eine tiefer gelegene Theca (*Tk*), beide in schwacher Ausprägung, besaß. Ehe wir auf die Frage eingehen, wie dieser merkwürdige Schutzpanzer entstanden ist, schildern wir die Verhältnisse bei den **Thecophoren.** Die Hornschilder, welche den Panzer nach außen abschließen, aber in ihren Grenzen nicht mit dessen Knochenstücken übereinstimmen (**222** B),

haben wir schon oben (**212**, **213**) kennen gelernt. Die dorsalen Hautknochen bilden den sog. Carapax (**223** A), die ventralen das Plastron (**223** B). Der Rückenpanzer der Hautknochen besteht aus einer Medianreihe mit einem vorderen Nuchale, 8 Neuralia und 1—3 Pygalia, den seitlichen Costalia und den Randknochen (Marginalia). Die Neuralia entstehen bei *Thalassochelys* in den tiefen Schichten der Cutis und verwachsen mit den Dornfortsätzen der Rumpfwirbel (**222** B). Das Nuchale liegt frei über dem letzten achten Halswirbel und dem ersten Rumpfwirbel, mit denen es durch Bandmasse verbunden ist. Es ist als ein vorderstes Neurale anzusehen. Wenn es sich nach jeder Seite in einen langen Fortsatz auszieht (*Chelydra, Cinosternum, Trionyx* u. a.), so kann man darin nicht ein zum ersten Rumpfwirbel gehöriges Costale sehen, sondern nur eine Verstärkung des Panzerrandes. Die Pygalia liegen frei über den ersten Schwanzwirbeln, deren Neuralia sie darstellen. Beiderseits neben dieser Mittelreihe liegen gewöhnlich 8 Costalia, welche ontogenetisch bei *Thalassochelys* über der 2.—9. Rippe in der Cutis zu-

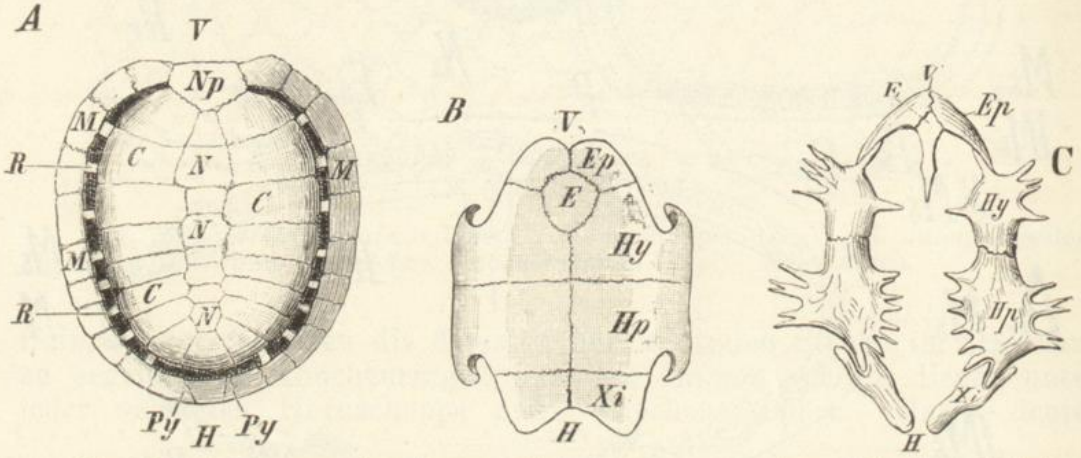


Fig. **223**. A Carapax einer jungen *Testudo graeca* von oben. Die Costalia haben die Marginalia noch nicht erreicht, so daß die Rippenenden frei hervorragen, B Plastron derselben Art, C von *Chelone midas*. *C* Costalplatten, *E* Entoplastron (Interclavicula), *Ep* Epiplastron (Clavicula), *Hp* Hypoplastron, *Hy* Hyoplastron, *M* Marginalplatten, *N* Neuralplatten, *Np* Nuchalplatten, *Py* Pygalplatten, *R* Rippen, *Xi* Xiphiplastron, *V* vorn, *H* hinten. Aus Wiedersheim.

erst auftreten, dann aber mit diesen vollständig verwachsen. Bei *Chelonia* entstehen die Neuralia direkt aus den verbreiterten Dornfortsätzen und die Costalia aus den Rippen. Man wird hierin eine cänogenetische Abkürzung zu sehen haben, denn schon der Umstand, daß jene Stücke bei *Thalassochelys* in der gleichen Schicht und Zeit auftreten, wie das Nuchale und die Pygalia beweist, daß alle diese Gebilde Hautknochen der tiefen Coriumschicht sind. Da die Verwachsung der Costalia mit den Rippen von innen nach außen fortschreitet, kann man bei jugendlichen Tieren (**223** A) die Rippenenden frei hervorragen sehen, und dieser Zustand bleibt bei den Cheloniden, Trionychiden, Cinosterniden dauernd erhalten. Aber auch bei vielen Sumpf- und Landschildkröten lassen sich die Rippen auf der Innenseite der Costalplatten deutlich erkennen, welch' letztere, abgesehen von jenen Familien, mit den Randknochen (Marginalia) fest verwachsen. Von diesen sind in der Regel 11 Paar vorhanden. Bei einer Anzahl von Schildkröten schließen sich die Costalia in der Mediane über den Wirbeln zusammen und verdrängen dadurch die Neuralia. Dieser Prozeß schreitet von hinten nach vorn vor. Bei *Cistudo* und vielen Pleurodiren ist das

achte Neurale auf diese Weise reduziert oder verdrängt. Bei *Cinosternum* und manchen Dermatemydiden sind nur die vorderen 5 Neuralia vorhanden, und es folgen 3 Paar vereinigte Costalia. Endlich bei *Hydraspis, Platemys* und *Chelodina* sind alle Costalknochen in der Mitte zusammengetroffen und die Neuralia fehlen ganz. Alle Carapaxknochen sind fest miteinander verwachsen. Nur bei der afrikanischen Landschildkröte *Cinyxis* ist die hintere Hälfte beweglich, indem ein häutiges Gelenk hinter den zweiten Costalia quer verläuft.

Das Plastron (**223** B) wird aus zwei Reihen von Knochenplatten gebildet, welche von vorn nach hinten als Epi-, Hyo-, Hypo- und Xiphiplastron bezeichnet werden. Zwischen die ersten beiden Paare schiebt sich mit Ausnahme der Cinosterniden das unpaare Entoplastron ein, welches dem Episternum (Interclavicula) der Stegocephalen und der übrigen Reptilien entspricht, während die beiden Epiplastra den Claviculae homolog sind. Die 3 Paar hinteren Stücke gehen aus den Bauchrippen hervor, wie sich dies bei *Triassochelys dux* (Keuper) noch erkennen läßt, und an sie legen sich die genannten Deckknochen des Schultergürtels an. Zwischen Hyo- und Hypoplastron kann bei Pleurodiren noch ein Mesoplastron eingeschoben sein, welches zuweilen doppelt vorhanden ist. Bei *Emys* (jung, **226**), *Cyclemys, Cistudo, Chelonia* u. a. ist dieser Bauchpanzer nur durch die Haut mit dem Carapax verbunden, was als ein ursprünglicher Zustand anzusehen ist. Auf höherer Stufe verwächst er fest mit den Marginalia durch die sog. Brücke, welche zuerst (*Chelydra, Macroclemmys, Sternothaerus* u. a.) schmal ist, aber allmählich an Breite zunimmt, bis schließlich bei *Testudo* und anderen Gattungen das Hyo- und das Hypoplastron in ganzer Breite mit dem Carapax verwachsen. Das Plastron stellt in der Regel eine geschlossene Platte dar, deren Stücke mit Nähten vereinigt sind. Bei den Jugendformen sind die Stücke noch durch Bandmasse verbunden und in der Mitte zwischen dem Hyo- und Hypoplastra befindet sich ein Loch für den Durchtritt des Nabels. Einige Gattungen aus verschiedenen Familien behalten die sehnige Verbindung, wodurch ein oder zwei Quergelenke zum vollständigen Verschluß des Panzers entstehen. So ist bei der Landschildkröte *Pyxis arachnoides*, bei der Pelomeduside *Sternothaerus* und bei der Dermatemyide *Staurotypus salvini* das vorderste Stück beweglich und kann nach oben gezogen werden. Bei der Dosenschildkröte *Cistudo* ist das Quergelenk so vollkommen, daß das vordere und hintere Stück des Plastrons einen vollständigen Verschluß des Panzers bewirken. Bei *Cinosternum* kann am Vorder- und am Hinterrande der Brücke ein solches Gelenk vorhanden sein, so daß die beiden Enden des Bauchpanzers eingeschlagen werden können. Bei *Chelonia* (**223** C) und den Trionychiden umschließen die 9 Stücke des Plastrons eine weite Lücke (Fontanelle) und sind nur mit ihren zackigen Ausläufern aneinander geheftet. Diese Zacken weisen auf eine Verschmelzung von Bauchrippen hin. Der ganze Panzer ist bei den im Wasser oder amphibiotisch lebenden Arten, also bei der Mehrzahl, flach gebaut, um das Wasser gut durchschneiden zu können. Bei den Landschildkröten ist das Plastron eben, der Carapax stark gewölbt (**222** B), damit sie bei zufälliger Rückenlage sich wieder in die Normalstellung zurückrollen können. Wie wichtig dies ist, sieht man daraus, daß die Cheloniden nicht imstande sind, sich umzudrehen, wenn sie auf dem Lande auf den Rücken gelegt werden; vielleicht gilt dies auch für alle größeren Sumpfschildkröten.

Bei *Dermochelys* (**224**, **225**) und dem ihr nahestehenden eocänen

Psephophorus, hat der Panzer dieselbe flache Gestalt wie bei den Cheloniden, und manche andere Uebereinstimmungen erklären sich nicht allein aus der marinen Lebensweise, sondern weisen auf nähere phyletische Zusammengehörigkeit hin. Bei jungen Lederschildkröten (**224**) finden wir in der dicken Haut ein Mosaik von eckigen oder rundlichen dunkelbraunen Hornschuppen (**222** A, *Eps*), welche noch Zellgrenzen erkennen lassen, also wenig verhornt sind und durch besondere Größe auffallen an den 7 dorsalen und an den 5 bzw. 6 (der mediane spaltet sich um den Nabel herum) ventralen Längskielen. Später entwickeln sich unter ihnen ebenso geformte Knochenschuppen (*Epk*), und die Hornschuppen bilden sich zurück. Auf der Bauchseite verschwinden die Hornschuppen im Alter ebenfalls und die Knochenschuppen fast vollständig, so daß sie bei alten Tieren nur in ganz spärlichen Resten (**225**), aber immerhin in noch fünf ventralen Längsreihen nachgewiesen werden können. Dieses Mosaik von Knochenschuppen wird mitsamt den Hornschuppen als Epitheca zusammengefaßt und dem Hautpanzer der übrigen Schildkröten, der Theca, gegenübergestellt. Nur die Marginalknochen sind beiden Gruppen gemeinsam. Bei *Dermochelys* sind thecale Elemente nur in Spuren vorhanden. Vom Carapax ist allein das Nuchale vorhanden, Neuralia und Costalia fehlen, wenngleich die Rippen verbreitert sind. Vom Plastron sind alle Stücke, mit Ausnahme des Entoplastrons, als schlanke Gebilde nachzuweisen, welche in ihrer Gestalt noch an die Bauchrippen erinnern, aber sich zu einem Ringe aneinanderlegen.

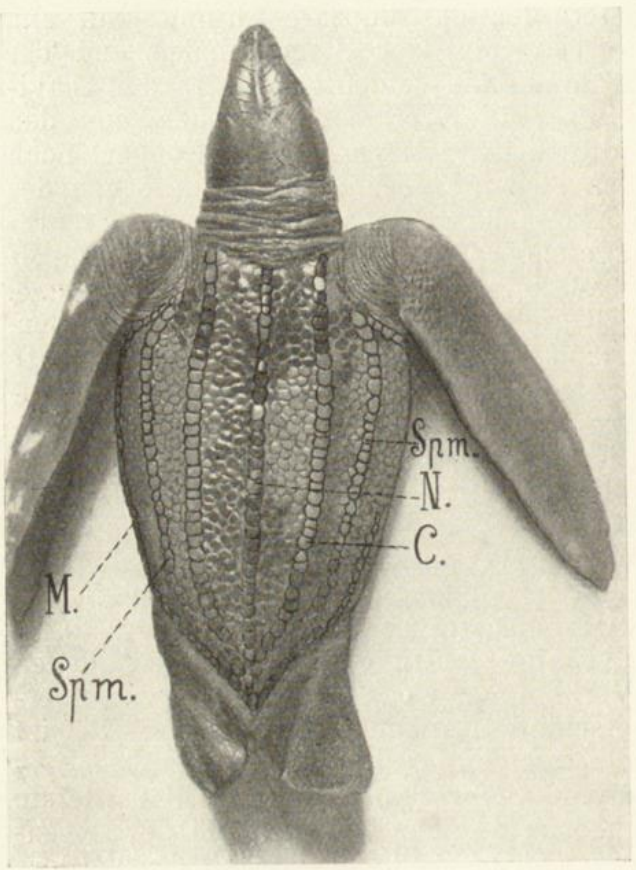


Fig. **224**. *Dermochelys coriacea*, Lederschildkröte, junges Exemplar, von oben. *N* Neuralschilder, *C* Costalschilder, *Spm* Supramarginalschilder, *M* Marginalschilder. Original.

Phylogenie des Schildkrötenpanzers. Die Ansichten gehen zwar noch in vielen Punkten auseinander, doch dürfte folgende Hypothese (im wesentlichen von Hay) als wahrscheinlich gelten. Die Urschildkröten haben sich in der Permzeit von stegocephalenähnlichen Cotylosauriern abgezweigt und lebten amphibiotisch. Sie besaßen, wie alle primitiven Reptilien, Hornschuppen in segmentalen Reihen und unter ihnen Knochenschuppen, welche als Homologa der Schuppen der Fische und Stegocephalen gelten können (**222** C). Unter diesen beiden Elementen der Epitheca besaßen sie als Neuerwerbungen Knochenplatten über der Wirbelsäule und den Rippen und ventral, wie bei Stegocephalen, Bauch-

rippen und Deckknochen des Schultergürtels. Diese tieferen Hautknochen bilden die Theca. Die phyletische Entwicklung ist nach zwei Richtungen vor sich gegangen: bei *Psephophorus* und *Dermochelys* haben sich die epithecalen Knochen zu dem Mosaikpanzer entwickelt, während die Hornschilder, Neuralia und Costalia sich rückbildeten und die Plastronelemente auf primitiver Stufe stehen blieben. Bei den Vorfahren der Thecophoren bildete sich umgekehrt die Epitheca zurück mit Ausnahme der Marginalia und der Hornschilder, die Neuralia verwuchsen mit den Dornfortsätzen, die Costalia mit den Rippen und die Bauchrippen verbreiterten sich außerordentlich. Bei einigen Meeresschildkröten aus der oberen Kreide finden sich noch weitere

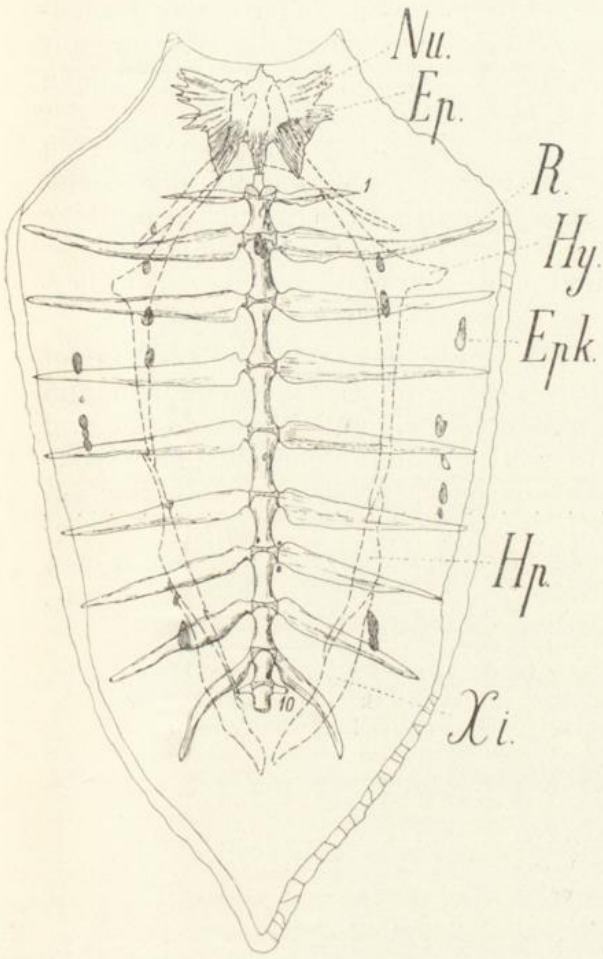


Fig. 225.

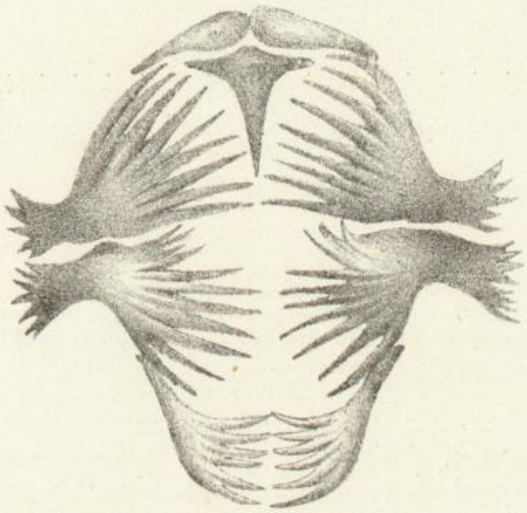


Fig. 226.

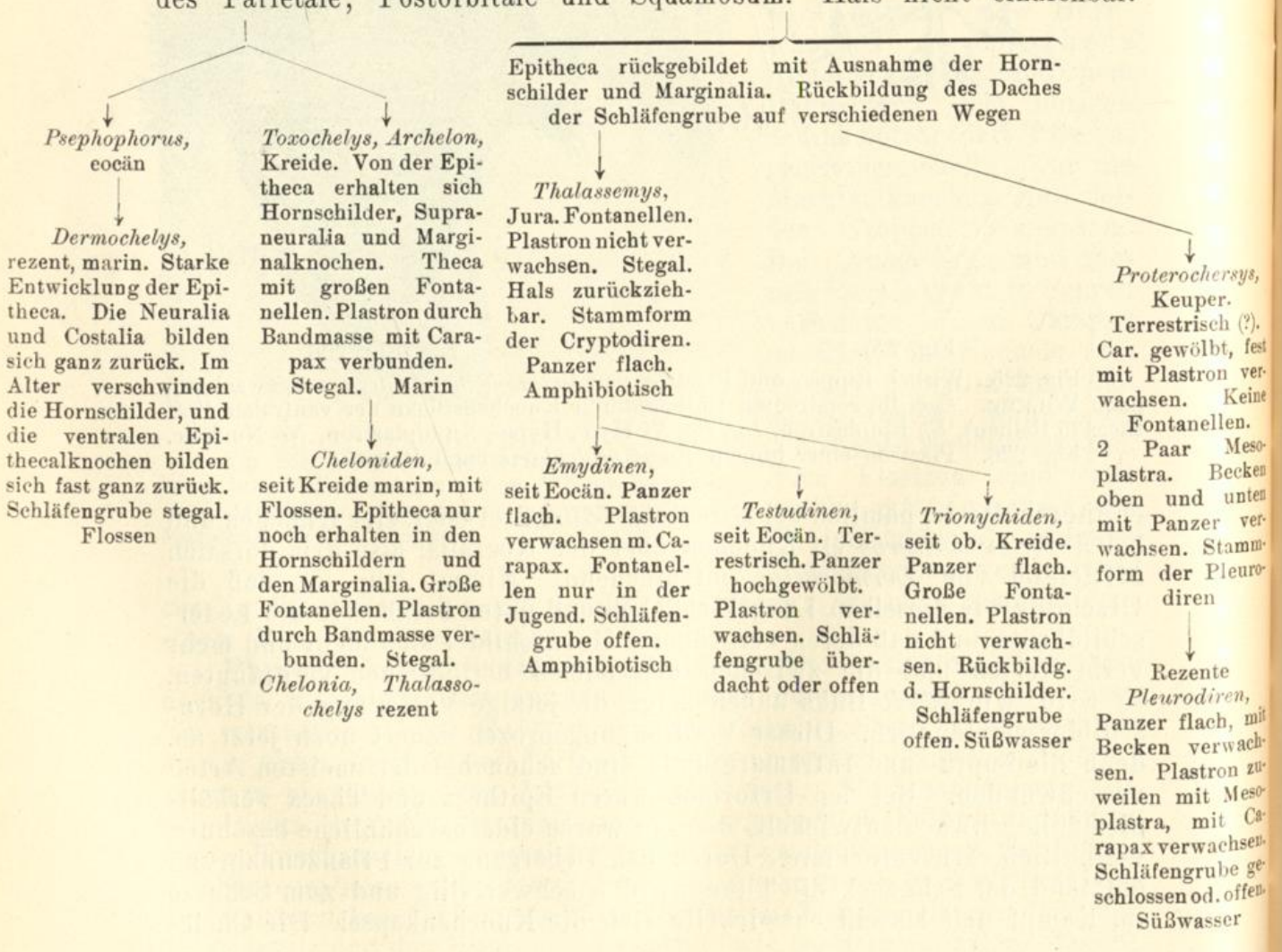
Fig. 225. Wirbel, Rippen und Plastron von *Dermochelys coriacea*, ausgewachsen, nach VÖLKER. *Epk* die zerstreuten rudimentären Knochenstücke der ventralen Epitheca (5 Reihen), *Ep* Epiplastron, *Hy, Hp, Xi* Hyo-, Hypo-, Xiphiplastron, *Nu* Nuchale.
Fig. 226. Plastron einer jungen *Emys orbicularis* nach RATHKE.

epithecale Reste, nämlich bei *Toxochelys bauri* drei oder vier Knochen und bei *Archelon ischyros* elf Knochen über den Neuralia, also dem dorsalen Mittelkiel von *Dermochelys* entsprechend. Nimmt man an, daß die Urschildkröte dieselben Längskiele oben und unten besaß wie die Lederschildkröte, und daß deren vergrößerte Hornschilder sich mehr und mehr verbreiterten und die zwischen den Kielen befindlichen verdrängten, so wird, wie **222** A links außen zeigt, die jetzige Verteilung der Hornschilder verständlich. Dieser Verdrängungsprozeß dauert noch jetzt an, denn die Supra- und Inframarginalia sind schon bei den meisten Arten verschwunden. Bei den Urformen waren Epitheca und Theca verhältnismäßig schwach entwickelt, denn es waren eidechsenähnliche bezahnte, vermutlich carnivore Tiere. Durch den Uebergang zur Pflanzennahrung entstand der Schnabel, die Tiere wurden schwerfällig und zum Schutze im Kampf ums Dasein entwickelte sich die Knochenkapsel. Die Chelo-

niden (**223** C), Trionychiden und *Dermochelys*, mit großen Fontanellen im Plastron und zwischen den Rippenenden, bekunden hierin ein primitives Merkmal, wie solche Lücken auch ontogenetisch immer auftreten (**223** A, **226**). Zur Beurteilung der letzteren Figur fügen wir hinzu, daß bei der erwachsenen Emys das Bauchschild ungefähr so aussieht, wie **223** B, also vollständig geschlossen ist. Die Zacken der Platten des Plastrons weisen sehr deutlich auf ihre Entstehung aus Bauchrippen hin. Es liegt also keine Veranlassung vor, die Panzer mit Fontanellen als sekundär vereinfacht in Anpassung an das Schwimmen anzusehen. Zwar sind die ältesten bekannten Schildkröten aus der oberen Trias, *Thalassochelys* und *Proganochelys*, wegen ihres gewölbten Rückenpanzers wohl als Landformen anzusehen, aber daraus folgt nicht, daß ihr geschlossener Carapax und das breite Plastron ursprüngliche Merkmale sind, sondern man wird weitere Funde abwarten müssen.

Ich lasse hier einen **Stammbaum der Schildkröten** zur Uebersicht folgen.

Urform (Perm): amphibiotisch. Epitheca und Theca schwach ausgebildet zu einem flachen Panzer. Die Epitheca besteht aus Hornschuppen und dünnen Knochenschuppen in segmentalen Reihen und bildet dorsal und ventral mehrere Längskiele. Darunter liegen dünne neurale und costale Knochenplatten, welche noch nicht mit dem Innenskelett verwachsen sind. Bauchhaut mit Bauchrippen, die noch nicht zu einem Plastron verwachsen sind. Schläfengruben überdacht (stegal) durch Verbreiterungen des Parietale, Postorbitale und Squamosum. Hals nicht einziehbar.



Pigmentzellen und Farbwechsel. Ueber den Bau der Chromatophoren und ihre Einteilung s. S. 97. Sie kommen nur ganz vereinzelt in der Epidermis vor, aber in großer Zahl und in verschiedenen Schichten im Corium und erzeugen hier die Körperfärbung. Die Melanophoren liegen gewöhnlich am tiefsten, und zwar im straffen Bindegewebe, besonders dort, wo es in das lockere übergeht. In dem letzteren liegen die sehr verschieden gefärbten Allophoren, unter denen die gelben und roten überwiegen und meist nach außen von den weißlichen, in der Mitte befindlichen Guanophoren gelagert sind. Beim Chamäleon folgen von außen nach innen gelbe Zellen, weiße Guanophoren und schwarze Zellen. Aber eine strenge Gesetzmäßigkeit ist nicht vorhanden, von Art zu Art und von einer Körperstelle zur andern können sich die Verhältnisse sehr verändern. Die Melanophoren umspinnen mit ihren Ausläufern alle übrigen Zellen bis zur Epidermis, und können sie daher mit einem dunklen Mantel umgeben; wird das dunkle Pigment zurückgezogen, so bleiben die Ausläufer ausgestreckt. Die Guaninkörnchen wirken auf dem dunklen Hintergrunde als trübe Medien, welche die Eigentümlichkeit haben, kurzwellige Lichtstrahlen (blau) besonders zu reflektieren und langwellige (rot) durchzulassen. Hat sich das gelbe Pigment zusammengezogen, so erscheint die Haut blau, ist es ausgebreitet, grün. Dazu kommen aber noch, wie es scheint, Interferenzfarben.

Der **Farbwechsel** ist besonders auffällig beim Chamäleon, dessen Haut alle Uebergänge zeigt von orange durch gelb, grün bis blaugrün; ferner von jeder dieser Farben durch braun bis schwarz. Dazu können weiß, fleischfarben, braun, blaugrau, stahlblau und purpur auftreten, in größeren Partien oder auch zuweilen in Flecken oder Streifen. Aber nicht alle Teile der Haut können ihre Farbe wechseln. So bleiben ein Streifen vom Kinn bis zum After und die Innenfläche der Hände und Füße stets gelblich. Die Umfärbung hängt ab besonders vom Licht, von der Temperatur und von psychischen Einflüssen und tritt keineswegs in Anpassung an die Umgebung auf. Die Tiere sehen zwischen Blättern meist grünlich aus, nehmen aber oft alle möglichen andern Farben an. Dabei kann aber nicht jede Farbe in irgendeine beliebige übergehen, sondern die Umfärbungen erfolgen ganz gesetzmäßig. Eine gelbe Stelle kann nur in grün, braun oder schwarz sich umwandeln; eine fleischfarbene nur in rostbraun bis schwarz; eine weiße in grau und dann über braun in schwarz. Je munterer die Tiere sind, desto lebhafter ändern sie die Farben und Zeichnungen, wobei mehrere Individuen unter denselben Bedingungen mancherlei Unterschiede zeigen. Bei sehr vielen andern Sauriern ist ein Farbenwechsel beobachtet worden, worunter wir hier nicht verschiedene Altersstufen verstehen, sondern nur die in wenigen Stunden oder Minuten sich abspielenden temporären Umfärbungen. Sehr auffällig sind sie unter den Agamiden bei den Gattungen *Calotes, Stellio, Phrynocephalus, Agama* u. a., unter den Iguaniden bei *Anolis*-Arten, unter den Varaniden bei *Varanus griseus*, unter den Geckoniden bei *Hemidactylus turcicus* und *Uroplatus fimbriatus*. Bei unsern Lacerten, und bei den Schlangen ganz allgemein, sind solche Umfärbungen nur unbedeutend, und bei Krokodilen und Schildkröten fehlen sie ganz. *Calotes versicolor* wird auf Ceylon „bloodsucker“ genannt, weil das grüne Tier bei intensiver Sonnenbestrahlung zuerst an der Kehle, dann am Kopfe und am Bauche in ein wundervolles Blutrot übergeht. *Phrynocephalus mystaceus* von Westasien springt auf den Menschen los, wobei sich die Hautfalten in

den Mundwinkeln stark aufblähen und bald eine rote, bald eine blaue Färbung als ein Zeichen der Erregung annehmen. *Agama sanguinolenta*, das „russische Chamäleon", zeigt einen kaum geringeren Farbenwechsel als die echten Vermilinguier, indem die Oberseite von schmutzigweiß durch gelb, braun, rot, grün oder blau bis ins schwärzliche übergehen kann, und zwar zeigt sich der Farbenwechsel auffallenderweise besonders am Schwanze. Blaue Farben werden ausschließlich bei Männchen, rote besonders bei Weibchen beobachtet, junge Tiere zeigen überhaupt keinen Farbenwechsel. Bei allen diesen Eidechsen richtet sich die Umfärbung, wie beim Chamäleon, nicht nach der Umgebung. Es handelt sich nicht um Schutzfarben, sondern um Reaktionen auf Licht-, Temperatur- oder andere, namentlich psychische Reize. So tritt bei *Agama inermis*-Männchen jedesmal blau an der Kehle auf, wenn das Tier sich erschreckt. Besonders häufig und intensiv ist der Farbenwechsel zur Brunstzeit. Alle diese Farbenänderungen entsprechen also den Stimmäußerungen und mimischen Ausdrucksmitteln der höheren Tiere, insofern als sie die Seelenstimmung widerspiegeln.

Es liegen freilich für einige Eidechsen, namentlich Geckonen, Angaben vor, denen zufolge die Umfärbung sich nach der Umgebung richten soll, aber sie bedürfen genauerer Prüfung, ob es sich nicht dabei um zufällige Uebereinstimmungen oder um Selektionsvorgänge handelt. Wenn Eimer die *Lacerta muralis* am Fuße des Aetna zwischen grüner Vegetation grün, aber auf den dunkelbraunen Lavafeldern pechbraun antraf, so können hier lokale Rassen vorhanden gewesen sein, die von sehr vielen Reptilien bekannt sind und öfters eine sympathische Färbung zeigen. Sie fallen bei manchen Arten aber dadurch auf, daß sie im scharfen Gegensatz zu ihrer Umgebung stehen. So werden bekanntlich melanistische Variationen besonders auf Inseln angetroffen und fallen sehr in die Augen. So von *Lacerta muralis* die schwarze *var. filfolensis* auf dem Filfolafelsen bei Malta, von *Lac. serpa* die *var. faraglionensis* von dem Faraglionifelsen bei Capri, die der *Lac. muralis* nahestehende *Lac. lilfordi* auf der Isla del Ayre (weißgelber Kalkstein) bei Mallorka. Von dem braun und grün gefärbten *Liolaemus nigromaculatus*, der in Chile häufig ist, traf ich auf der Isla de Pajaros, 12 Seemeilen westlich von Coquimbo, nur schwarze Exemplare an. Es erklärt sich dieser Melanismus wahrscheinlich daraus, daß die schwarze Varietät dominant ist, sich also stärker vererbt und daher allmählich die Oberhand gewinnt, was freilich voraussetzt, daß die schwarze Rasse im Kampf ums Dasein widerstandsfähiger ist als die rezessive (s. darüber Plate, Vererbungslehre 1913, S. 446).

Vögel.

Für die Vogelhaut ist die Neigung zu Hornbildungen sehr charakteristisch und äußert sich in den Federn, dem Schnabel, den Krallen und Schildern der Läufe und Zehen. Da das Federkleid den Schutz des Körpers übernimmt, ist die **Epidermis** im allgemeinen dünn und besteht aus wenigen Zellagen und einem dünnen Stratum corneum, welches sich nicht häutet, sondern wie bei Säugern in Form kleiner oberflächlicher Schüppchen abschilfert. Seine Basalfläche ist glatt und springt im allgemeinen nicht papillenförmig gegen die Unterhaut vor, wie bei Säugern. Solche Papillen finden sich nur an bestimmten Stellen: an der Schnabelspitze der Schnepfen, wo Tastkörper zwischen ihnen

liegen, unter den Beinschuppen und unter der Sohle. In den Zellen des Stratum mucosum kommen häufig rotgelbe fettige Pigmenttropfen vor und erzeugen die rote oder gelbe Farbe der Schnäbel, Beine und Füße bei Enten, Hühnern, Tauben, Störchen. Diese Farbstoffe zersetzen sich nach dem Tode, und die Farben dieser Organe verblassen dann und müssen bei ausgestopften Vögeln künstlich aufgetragen werden. Bei jungen Vögeln ist die Farbe häufig weniger intensiv als im Alter, und sie kann sich auch mit den Jahreszeiten ändern. So hat der Alk *Fratercula cirrata* im Sommer rote, im Winter fleischfarbige Füße. Auch schwarze Pigmentkörner kommen zuweilen in den unteren Epidermiszellen vor, zwischen denen gelegentlich schwarze Chromatophoren beobachtet werden. Die rote Farbe der Kämme und Hautlappen der Hühner wird hauptsächlich durch Blutgefäße hervorgerufen.

Das **Corium** ist dünn mit oberer lockerer und unterer straffer Schicht und wird reichlich durchsetzt von elastischen Fasern, Nerven und Blutgefäßen. Herbstsche Tastkörper kommen häufig dicht neben den Federbälgen vor, sowohl der Dunen wie der definitiven Federn, woraus folgt, daß diese auch als Tastapparate dienen. Das Pigment ist hier im allgemeinen wenig entwickelt, da die Körperfärbung durch die Federn hervorgerufen wird mit Ausnahme gewisser nackter Hautstellen. Bei Seidenhühnern und bei den Hennen der Negerhühner ist die Haut schwarz, ebenso die Knochenhaut und das Gefieder. Das subkutane Bindegewebe der Vögel ist meist nur schwach entwickelt. Besser ausgebildet ist es bei vielen Schwimmvögeln, die in demselben Fett enthalten als Wärmeschutz. Bei *Pelecanus fuscus* und bei *Chauna chavaria* dringen die Luftsäcke bis in die Unterhaut und erfüllen sie mit vielen Luftzellen, so daß die Haut von innen silberglänzend erscheint. Muskeln kommen in der Lederhaut der Vögel in Form glatter Bündel vor, die sich, oft zu mehreren, an die Federbälge anheften.

Nackte, meist sehr intensiv gefärbte und stärker verhornte **Hautstellen** finden sich am Kopfe vieler Vögel (Hühner, Fasanen, Hokkos, *Megapodius, Balearica, Grus carunculata,* Tauben, *Eulabes,* Papageien, Geier) und dienen wohl als Artzeichen zum gegenseitigen Erkennen der Geschlechter. Solche nackte Stellen werden nicht selten in besonderer Ausbildung bei den Männchen angetroffen. So erhält *Machetes pugnax* im männlichen Geschlecht zur Paarungszeit im Gesicht gelbe Wärzchen. Bekannt sind die großen Kämme, Ohr- und Kehllappen der männlichen Hühner. Der Auer- und der Birkhahn haben über jedem Auge einen nackten roten Wulst. Den Truthahn ziert ein bläulicher Stirnzapfen und Halslappen mit Schwellgewebe. Bei geschlechtlicher Erregung tritt eine Verengung der Venen ein und das angestaute arterielle Blut vergrößert jene Gebilde. Das Satyrhuhn, *Tragopan satyra,* hat über und hinter dem Auge ein nacktes blaues Horn in beiden Geschlechtern, welches durch Muskeln aufgerichtet werden kann; außerdem zwei nackte aufblähbare Kehllappen. Eine bevorzugte Region sind die Mundwinkel. Bei *Heteralocha acutirostris* (**235**), *Lobivanellus, Parra* (**231**) u. a. finden wir hier gelbe Hautlappen. Der männliche Glockenvogel *Procnias nudicollis* ist um das Auge herum und an der Kehle nackt und lebhaft grün und besitzt vor dem Auge jederseits eine erektile Warze, welche sich bei *P. tricarunculatus* zu einem 7 cm langen schwarzen Faden verlängert hat, wozu noch ein gleicher Anhang über der Schnabelwurzel kommt. Alle drei Anhänge sind erektil. *P. niveus* hat einen langen, dünn mit Federn besetzten Anhang, welcher für ge-

wöhnlich schlaff über den Schnabel herabhängt, aber in der Erektion steil aufgerichtet wird. *Palamedea cornuta* trägt ein 10—15 cm langes nacktes, nach vorn gebogenes Horn auf der Stirn. Ein großer weißer, stark verhornter Ohrfleck ist für den Pfauenkranich, *Balearica pavonina*, charakteristisch. Die Nestjungen der australischen Prachtfinken, *Poëphila mirabilis*, u. a., sind durch zwei prächtig blaue Knötchen jederseits an den Mundwinkeln ausgezeichnet, die im Halbdunkel leuchten und der Mutter den Weg beim Füttern andeuten. Diese „Reflexionsperlen" bestehen aus einer dünnen Epidermis, einer oberen Lage von straffem Bindegewebe und einer unteren schwarz pigmentierten, von lockeren Fibrillen. Die straffen wirken gegen den dunklen Hintergrund als trübes Medium und erzeugen die blaue Farbe. Wieder eine andere biologische Bedeutung hat der völlig nackte schwarze Hals und Kopf der *Ibis religiosa*. Ich sehe hierin, zusammen mit dem weißen Gefieder, eine Herdenfarbe, und weiter kann der Verlust der leicht verklebenden und verschmutzenden Federn für einen Sumpfvogel, der Kopf und Hals oft in schlammiges Wasser taucht, nur nützlich sein. Daher auch die Rückbildung der Kopffedern bei Geiern und Marabus. Die Histologie fast aller dieser nackten Gebilde bedarf noch der Untersuchung.

An den Füßen hat sich die ursprüngliche eidechsenartige Hautbeschaffenheit erhalten. Das Stratum corneum ist dick und bildet **Schuppen**, die körnig (Schwimmhäute der Enten, Steganopoden) sein können oder „genetzt", d. h. aus kleinen eckigen oder rundlichen Schildern (Störche, *Apteryx*, Papageien) bestehen. Bei den meisten Vögeln ist der Lauf vorn und hinten mit einer Reihe größerer eckiger Horntafeln bedeckt, die bei manchen Arten (*Luscinia* und andere Oscines) miteinander zu einer langen Schiene verschmelzen. Im allgemeinen nimmt die Größe dieser Hornplatten mit der Höhe der systematischen Stellung zu, aber nahe Verwandte können sich verschieden verhalten. Schienen können auch bei Vertretern niedriger Ordnungen (Oceanitiden, Parriden) vorkommen. Eine dachziegelförmige Ueberdeckung dieser Schuppen, wie bei den Reptilien, findet meines Wissens bei den Vögeln nicht statt. Ganz schuppenlos ist der Lauf des Eisvogels (*Alcedo ispida*). Die Schuppen fehlen auch zuweilen, wenn die Läufe befiedert sind (*Tetrao*), oder sie erhalten sich zwischen den Beinfedern bei *Cochins*-Hühnern und gewissen Taubenrassen. Die Sohle ist mit einer rauhen höckerigen Haut bedeckt, und die Cutis bildet hier derbe Papillen, um Ober- und Unterhaut fest zu verbinden. Bei *Tetrao urogallus* sind die Schuppen an den Seitenkanten der Vorderzehen in breite schräg nach vorn gerichtete Stacheln ausgezogen. Durch diese Rauhigkeiten haftet der Fuß besser an der Unterlage.

Krallen sind an den Zehen immer vorhanden und ragen verschieden weit über die Endphalange hinaus. Ihre Gestalt richtet sich nach der Lebensweise und hat systematische Bedeutung. Sie sind stark gekrümmt und spitz bei Raub- und vielen Baumvögeln, kurz, wenig gebogen und stumpf bei Bodenformen und Schwimmvögeln. Bei *Podiceps* sind sie zu breiten Nägeln geworden, weil sich die Zehe stark verbreitert und mit parallelen streifenförmigen Schildern bedeckt hat. Auch bei der Sturmschwalbe *Thalassidroma pelagica* finde ich sie verbreitert. Die Hinterkralle ist spornartig verlängert bei Lerchen, Piepern, manchen Bachstelzen, Ikteriden, Centropodinen, weil sie flach gebogen ist und erst in einiger Entfernung von ihrer Basis den Boden berührt

und hier abgenutzt wird. Bei den Parriden (**231**) sind die Krallen gerade, nutzen daher die Spitze nicht ab und wachsen zu außerordentlicher Länge aus. Sie können mit dieser breiten Fußbasis über die Blätter von Nymphäen und anderen Wasserpflanzen laufen. Beim *Casuarius* ist die Innenzehe gerade und sehr verlängert, sie soll als Waffe dienen. Die Krallen sind meist seitlich zusammengedrückt. Die dorsale Krallenplatte besteht aus harter, die Sohle aus weicher Hornsubstanz. Beide stoßen in einer scharfen Kante zusammen, weil die ventrale Masse mehr abgenutzt wird. Beide werden von der darunter liegenden Epidermis abgeschieden und an der Basis von einem Hautwall umgriffen.

Die Mittelzehe fast aller Vögel (ausgenommen Strauße, Schwarzspecht und *Cypselus*) ist insofern asymmetrisch gebaut, als die mediale

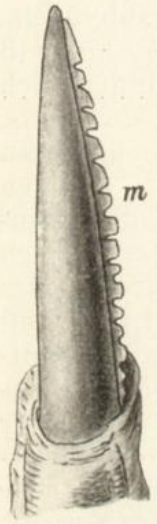


Fig. **227**. Fig. **228**. Fig. **229**.

Fig. **227**. Linke Mittelkralle von *Ardea*, von oben gesehen, nach Boas. *m* medialer Rand.
Fig. **228**. Flügel des jungen *Opisthocomus cristatus* nach Lucas.
Fig. **229**. Kletternder junger *Opisthocomus* nach Lucas.

Kante flach ausgezogen und bei Reihern (**227**), Fregattvögeln, Charadriiden (*Cursorius*, *Glareola*), *Caprimulgus* und *Strix flammea* gezähnelt ist. Sie dient zum Reinigen des Gefieders, wozu sie durch ihre vorgeschobene Stellung besonders geeignet ist. Bei jungen Vögeln ist die Zähnelung noch nicht deutlich. Bei *Numenius*, *Scolopax* und Verwandten findet sich eine ähnliche Hornlamelle auch an der Innenseite der Innenzehe. Ein periodisches Abwerfen der Krallen, wobei die neuen die alten abstoßen, ist eine Eigentümlichkeit der Tetraoniden. Bei den Schneehühnern findet diese Krallenmauser im Juli und August statt.

Fingerkrallen als rudimentäre Gebilde sind bei Vögeln keine Seltenheit. Die *Archaeopteryx lithographica* (**232**) besaß noch drei getrennte Finger mit je einer Kralle, also noch den Reptilienfuß, und konnte sicherlich noch auf allen Vieren laufen. Bei *Struthio camelus*

und zuweilen bei *Rhea darwinii* sollen nach Gadow noch drei Krallen vorkommen. Krallen am 1. und 2. Finger sind beobachtet worden bei Ratiten, *Uria*, *Phoenicopterus*, Embryo von *Anser falclandicus* und *Anas boschas*, Nestling von *Milvus regalis* und beim Schopfhuhn (Hoatzin), *Opisthocomus cristatus*. Dieser merkwürdige, in Columbien und Britisch-Guyana lebende Vogel verläßt sehr früh das Nest und klettert auf allen Vieren (**228, 229**), wie eine Eidechse umher, da der Daumen gegen den zweiten Finger eingeschlagen werden kann. Hierbei wird, wie bei den Papageien, auch der Schnabel zum Festhalten benutzt. Fällt das Junge ins Wasser, so vermag es sich sogar durch Schwimmen und Tauchen zu retten. Später bildet sich der Daumen zurück und die Krallen verschwinden. Am häufigsten ist eine rudimentäre Kralle allein am Daumen vorhanden, welcher dann zuweilen (ob immer?) zwei Phalangen besitzt. So besonders groß bei *Palamedea cornuta* und *Chauna chavaria*, beim Wanderfalken (5 mm) und anderen Tagraubvögeln, bei *Gallinula chloropus* (3 bis 6 mm). Sie findet sich weiter bei *Fulica*, *Charadrius*, *Cygnus*[1], Enten, manchen Hühnern, *Cypselus*. Falken spreizen zuweilen den Daumen mit der Alula deutlich vom Flügel während des Fluges ab. Nach Lucas soll das Nestjunge der amerikanischen *Fulica martinica* imstande sein, sich mit der Kralle auf geneigter Unterlage emporzuziehen, was sehr an das Verhalten des Schopfhuhns erinnert. Nur am 2. Finger sitzt eine Kralle bei Embryonen der Hühnervögel, bei *Dromaeus*, *Casuarius* und *Apteryx* (**230**). Bei letzterem Vogel ist sie flach gebogen und ca. 6 mm lang, also im Vergleich mit dem winzigen Flügel außerordentlich groß. Sie wird aber so vollständig von den weichen Federn zugedeckt, daß irgendeine Funktion ausgeschlossen ist. Vielleicht aber wird sie beim Nestjungen noch verwertet.

Fig. **230** Flügel von *Apteryx australis*, Kiwi, von innen gesehen, mit winzigen Schwungfedern, aber sehr großer Kralle. Nach Plate.

Krallenartige Hornhülsen überziehen immer die **Flügel-** und **Beinsporen,** die als stark entwickelte Schuppen mit darunterliegenden Verknöcherungen anzusehen sind. Die ersteren sitzen meist am Handgelenk an der Basis des Metacarpus auf einem Auswuchs desselben neben der Daumenwurzel. So bei *Parra* (**231**), *Hydrophasianus*, *Lobivanellus*, *Hoplopterus* und anderen Kibitzen. Als ersten Anfang einer solchen Bildung besitzt *Parra aenea* an derselben Stelle einen Hornhöcker; da dieser aber kaum einen Vorteil beim Kämpfen gewähren konnte, ist nur eine lamarckistische Entstehungsweise denkbar. Eine solche würde auch das Vorhandensein bei den verschiedensten Familien

verständlich machen. Nach JEFFRIES sollen die Flügelsporen auch bei *Morula didactyloptera* und *Didunculus* vorkommen. Bei der Sporengans *Plectropterus gambensis* sitzt der Sporn auf dem Radiale. *Palamedea* und *Chauna* haben einen großen Sporn am proximalen Ende des Metacarpus und einen kleinen am distalen. Da Schwäne und viele andere Vögel sich durch Flügelschläge verteidigen, so sind diese Sporen als Waffen anzusehen. Dasselbe gilt für die Beinsporen an der Hinterseite der Läufe bei Hühnern und Fasanen. Sie treten meist nur bei den Männchen auf, bei *Crossoptilon auritum* und *Phasianus wallichii* auch bei den Weibchen. *Polyplectron* und *Ithagenes* haben zwei oder

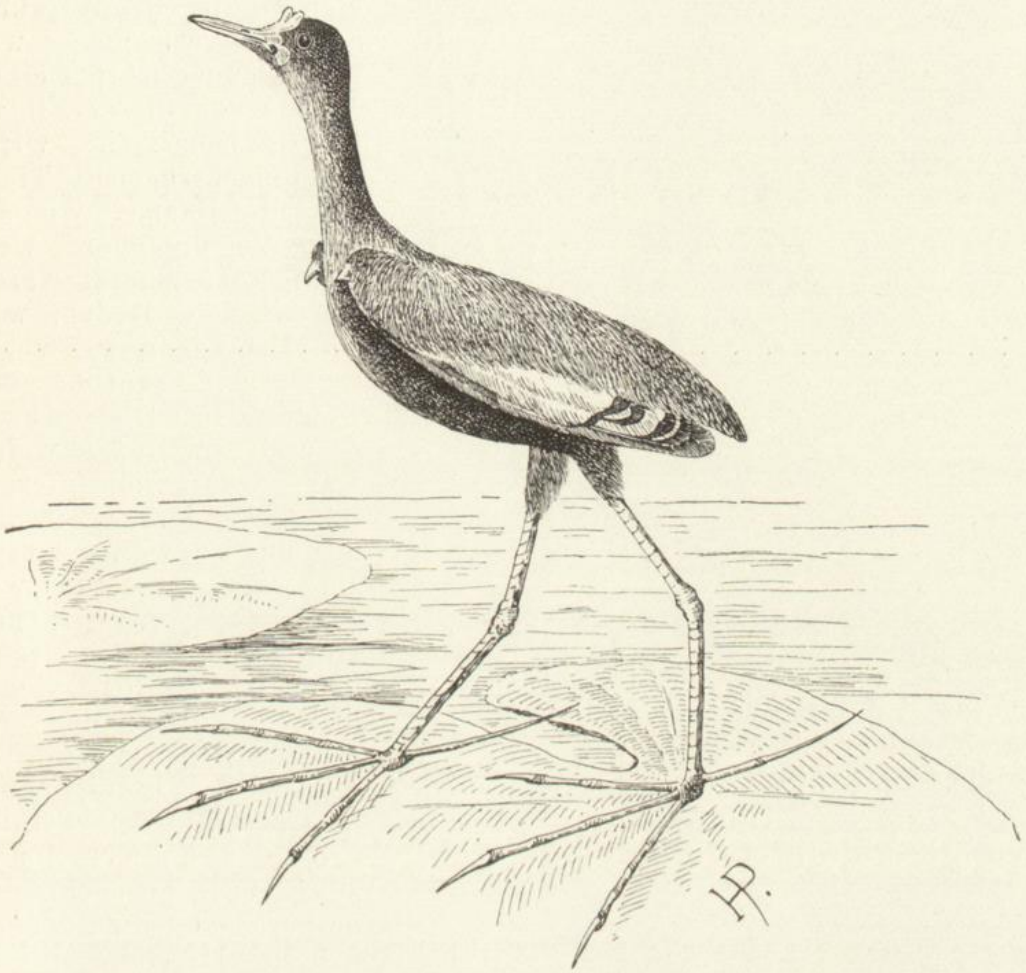


Fig. **231** *Parra jacana* L. von Cayenne. $^1/_3$ nat. Gr. Die Hinterkralle ist 39 mm lang. Nach PLATE.

drei Sporen an jedem Bein, was auch bei gewissen Hühnerrassen vorkommt. Unter den Fasanen fehlen die Sporen dem männlichen *Argus*, weil sein großes Gefieder keine Kämpfe zuläßt, und den *Numidae*.

Eine stark verhornte federlose **Stirnplatte** als Fortsetzung des Schnabels wird bei einer Reihe von Vögeln beobachtet und ist meist intensiv gefärbt. Als kleine zweilappige gelbe oder schwarze aufgerichtete Platte tritt sie uns bei *Parra* (**231**) entgegen, ferner in mäßiger Größe dem Kopf aufliegend bei *Gallinula chloropus* in roter, bei *Fulica atra* in blendend weißer Farbe. Beim Purpurhuhn, *Porphyrio coeruleus*, hat sie sich zu einer roten, den ganzen Kopf deckenden Platte vergrößert, während sie beim Hammerhuhn als eine dicke

schwarze Halbkugel auffällt. Eine weitere Steigerung führt dann zu den riesigen Aufsätzen der Nashornvögel (*Dichoceros bicornis* [**237**], *Buceros malabaricus, Bucorax abyssinicus* u. a.), welche wohl als Schreckmittel zu bewerten sind, und erst während des Wachstums der jungen Vögel entstehen. Der Helm der Casuare sei als ähnliche Bildung hier erwähnt.

Fig. **232**. *Archaeopteryx lithographica*, der Urvogel aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt. Nach ZITTEL.

Der **Schnabel** der Vögel ist entstanden als eine indirekte Wirkung des Flugvermögens, wie ja der ganze Körper eines Vogels von dieser Eigenschaft beherrscht wird. Die Flügel trugen die Tiere auf die Bäume, wo sie den Verfolgungen weit weniger ausgesetzt waren als auf dem Boden, was den Uebergang zur vegetabilischen Nahrung zur Folge hatte. Diese wurde entweder, wenn sie weich war, sofort heruntergeschluckt oder, wenn sie hart und zäh war, so mußte sie zerkleinert werden, wozu der als Schere wirkende Hornschnabel viel geeigneter ist als das Gebiß kleiner Zähne der eidechsenartigen Vorfahren. Man wird sich den Schnabel, wie bei den Schildkröten, aus der Verschmelzung von Lippenschildern hervorgegangen zu denken haben. Hierfür spricht noch jetzt die weiter unten geschilderte Zusammensetzung mancher Schnäbel aus mehreren Stücken. Mit dem Fortfallen der Vorderextremität als Greifwerkzeug mußte der Schnabel als Ersatz eintreten. Tatsächlich ist der Schnabel das Universalinstrument des Vogels, welches nicht nur zum Fressen und Trinken, sondern zu den verschiedensten anderen Verrichtungen, wie Tasten, Liebkosen, Kämpfen, Einölen des Gefieders, Nestbau u. a., dient. Um gut als Pinzette wirken zu können, haben die Kieferknochen sich verlängert. Bei *Archaeopteryx* (Jura) sind sie noch kurz wie bei einer Eidechse (**232**); bei *Hesperornis* und *Ichthyornis* (**233**) aus der oberen Kreide schon langgestreckt. Diese Verlängerung unterstützte die Rückbildung der Zähne, denn diese können keine erfolgreiche Arbeit leisten,

wenn sie in vorstehenden dünnen Knochen wurzeln. Der Hornschnabel scheint zuerst am distalen Ende der Kiefer aufgetreten zu sein, also dort, wo er am meisten in Tätigkeit tritt, und sich allmählich proximalwärts ausgedehnt zu haben, denn *Archaeopteryx* hat oben jederseits 13 Zähne, unten nur die drei hintersten. Die zehn vorderen waren schon von den Hornscheiden verdrängt worden. In ähnlicher Weise finden wir bei den Kreidevögeln Zähne nur am Maxillare, während der Zwischenkiefer zahnlos ist, also wohl schon geschnäbelt war (**233**). Bei den Reptilien liegen die Nasenlöcher am Vorderende der Schnauze. Man wird dies auch für die Stammformen der Vögel annehmen dürfen, und es ergibt sich daraus ein Maßstab für die mit der Ausbildung des Schnabels erfolgte Verlängerung der Kiefer. Kurze Schnäbel haben im allgemeinen als primitiv zu gelten. Bei Enten, namentlich bei *Mergus* und *Anas clangula*, ferner bei *Balearica*, liegt das Nasenloch ein gutes Stück vor der Schnabelwurzel, und die Verlängerung nach vorn ist gering. Bei Raubvögeln, Papageien und Tauben wandert es basalwärts in die Wachshaut hinein. Nur beim Kiwi ist das Nasenloch der Verlängerung gefolgt und liegt an der Spitze des Schnabels, ein Zeichen, daß er seine Nahrung durch Wittern findet.

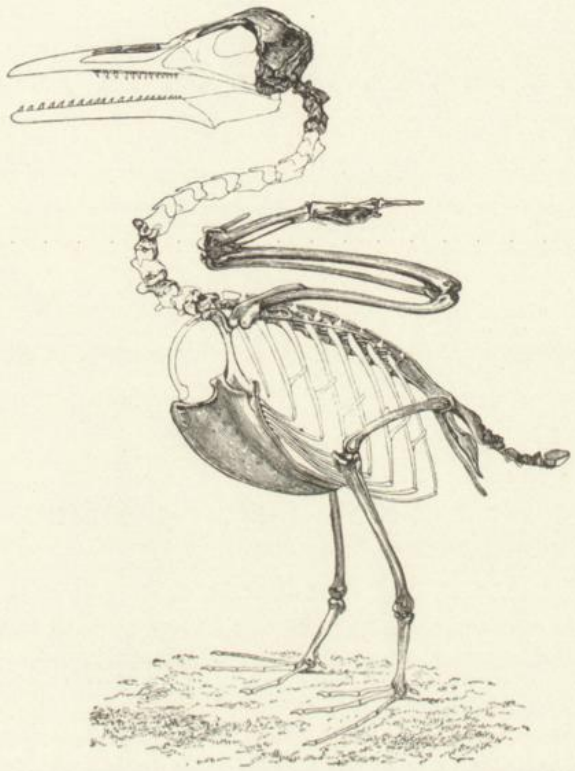


Fig. **233**. *Ichthyornis victor* aus der oberen Kreide von Kansas. Nach MARSH.

Die **Farbe des Schnabels** wird hervorgerufen durch braune oder schwarze Pigmentkörner in der Hornmasse. Fehlen diese oder sind sie spärlich vorhanden, so sieht der Schnabel blaßgelblich aus. Diese Hornfarbe ist in der Regel einfarbig, verändert sich nicht während des Lebens und erhält sich auch nach dem Tode. Die grellen Farben, namentlich rot, orange, gelb, werden, wie bei den Füßen, durch ein fettiges Pigment im Stratum mucosum erzeugt, verblassen nach dem Tode, treten meist erst bei den ausgewachsenen Tieren auf und können auch periodisch wechseln. Meist herrscht Uebereinstimmung zwischen der Färbung des Schnabels und der Hornschilder der Beine; selbst bei auffallender Färbung, die sicherlich einen fortgeschrittenen Zustand bedeutet, bleibt diese Korrelation häufig bestehen, so z. B. roter Schnabel und Fuß bei Alpenkrähe *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, Storch *Ciconia alba*, Purpurhuhn *Porphyrio coeruleus*, Austernfischer *Haematopus ostralegus*. Es kommen aber auch oft ausgesprochene Gegensätze vor: *Cicinnurus regius*, Schnabel gelb, Beine blau; *Trichoglossus novaehollandiae*, Schnabel blutrot, Füße braun; *Palaeornis torquata*, Halsbandsittich, und der Eisvogel *Tanysiptera galatea*, Schnabel rot, Füße grau; unser Eisvogel *Alcedo ispida*, *Columba livia* und der japanische Storch *Ciconia boyciana*,

Schnabel schwarz, Füße rot: *Gallinula chloropus,* Schnabel an der Spitze gelb, an der Wurzel rot, Füße grüngelb; *Fulica atra,* Schnabel weiß, Füße grüngelb. Sehr merkwürdig verhält sich der Grünedelpapagei *Eclectus pectoralis,* indem beim Männchen der Oberschnabel korallenrot mit gelber Spitze, der Unterschnabel wie die Füße schwarz ist, während beim primitiveren Weibchen Schnabel und Füße schwarz sind. Solche sexuellen Farbenunterschiede zeigt auch unsere Amsel, bei der der weibliche Schnabel die ursprüngliche graubraune Farbe behalten hat, während das progressivere Männchen einen gelben Schnabel besitzt, wie auch jenes die ursprüngliche Drosselfleckung zeitlebens behält, während dieses tiefschwarz wird. Da die Vögel „Augentiere" sind, so tritt uns in der

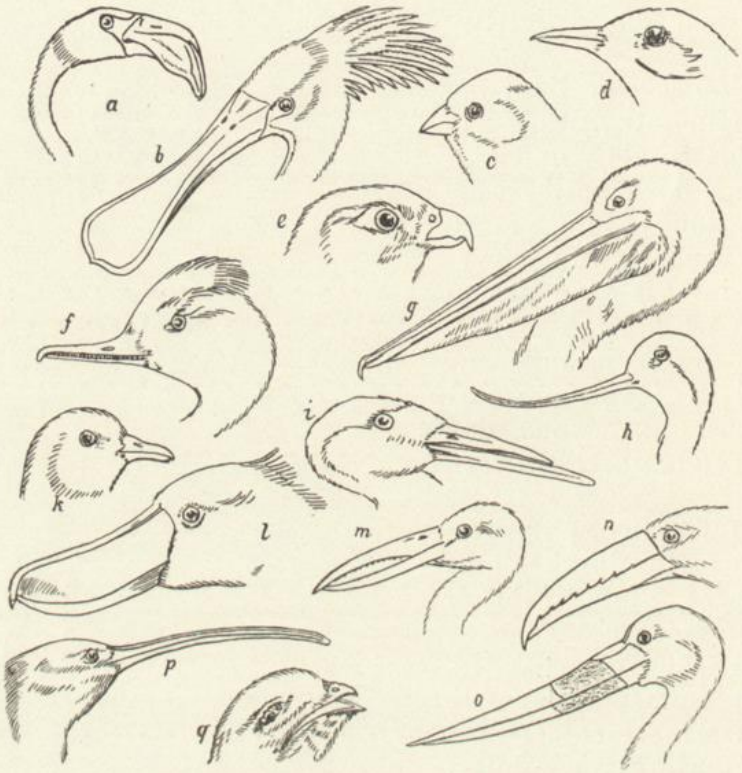


Fig. 234. Verschiedene Schnabelformen nach BAIL, schematisch und etwas verändert. *a* Flamingo *Phoenicopterus, b* Löffelreiher *Platalea, c* Kegelschnabel eines Finken (*Emberiza*), *d* Pfriemenschnabel einer Drossel (*Turdus*), *e Falco* mit Wachshaut, *f* Sägetaucher *Mergus, g Pelecanus, h* Säbler *Recurvirostra avocetta, i* Scherenschnabel *Rhynchops nigra, k Columba, l* Schuhschnabel *Balaeniceps rex, m* Klaffschnabel *Anastomus lamelligerus, n* Tukan, *o* Sattelstorch *Mycteria senegalensis, p* Ibis, *q* Mauersegler *Cypselus.*

grellen Schnabelfärbung ein Schmuckzeichen entgegen, das erst allmählich erworben wurde, daher es beim jungen Vogel häufig noch fehlt. Das junge Amselmännchen hat noch den graubraunen Schnabel. Junge Saatgänse und Verwandte haben einen grauen Schnabel, erst später wird er rotgelb. Der schwarze australische Schwan hat in der Jugend einen schwärzlichen Schnabel, der dann rot wird und an der Spitze eine weiße Querbinde bekommt. Ebenso hat der Sattelstorch *Mycteria senegalensis* (**234** *o*) jung einen schwärzlichen, später einen roten Schnabel mit schwarzer Querbinde; der Tropicvogel *Phaëton aethereus* erst einen dunkelbraunen, später einen korallenroten Schnabel. In allen diesen Fällen kommt zu der ursprünglichen Hornfarbe später das Pigment im

Stratum mucosum hinzu. Nicht zu verwechseln mit der primitiven unscheinbaren Schnabelfärbung ist die grelle, namentlich gelbe der Hautfalten an den Mundwinkeln vieler Nestjungen, wodurch den Eltern das Füttern erleichtert wird. Hierher gehören auch die schon erwähnten Reflexionsperlen. Ein periodischer Farbenwechsel wird beim Star, *Sturnus vulgaris,* beobachtet, dessen im Sommer lebhaft gelber Schnabel im Winter grau wird.

Mehrteilige Schnäbel. Die Hornmasse des Oberschnabels ist meist einheitlich. Bei manchen Vögeln (*Sula, Diomedea* [**234** A], *Ibis, Apteryx, Pelecanus, Platalea* [**234** *b*], *Phalacrocorax,* Reihern, *Heteralocha* u. a.) besteht sie jedoch aus einer mittleren und zwei seitlichen Platten, die durch zwei Längsfurchen zusammenhängen (**234** *b*, **235** A, B). In diesen liegen auch die Nasenlöcher, so daß der dreiteilige Zustand wohl durch diese hervorgerufen wurde und als der ursprüngliche anzusehen ist. Daher sind auch die Nasenlöcher bei *Totanus, Gallinula, Scolopax* u. a. sehr lang oder sie setzen sich nach vorn in eine lange Furche fort (*Neophron percnopterus, Haematopus* u. a.). Bei vielen Vögeln ist der Oberschnabel zwar eine einheitliche Hornmasse, aber die Grenzen des Mittelstücks lassen sich noch an zwei Längswülsten erkennen (*Podiceps, Canchroma,* Spechte u. a.). Bei den Nashornvögeln wird der Aufsatz allein von diesem gebildet. Besonders interessant sind die Sturmvögel. Bei *Diomedea* (**235** A) wird der Haken des Oberschnabels von einem selbständigen Hornstück gebildet, welches homolog dem Rostrale der Eidechsen ist; dazu kommen die drei übrigen Stücke. Ebenso besteht der Unterschnabel aus zwei seitlichen, einem terminalen und einem schmalen medialen Stück. Ganz ähnlich verhält sich *Procellaria glacialis.* Aus diesen Tatsachen wird man schließen dürfen, daß ursprünglich oben und unten je eine mittlere und zwei seitliche Reihen von Schildern vorhanden waren, die dann zu acht Stücken verschmolzen (Diomedeen), später oben zu drei, unten zu einem, und endlich auch oben zu einem. Beim Schwarzspecht und anderen Vögeln hat das obere Mittelstück einen medianen Kiel, was zusammen mit der Bilateralität vermuten läßt, daß es ursprünglich paarig war. Die Urvögel hatten also wahrscheinlich zwei Rostralia, zwei dorsale und zwei laterale Reihen von Schildern am Oberschnabel und ebenso am Unterschnabel, die später zur Erhöhung der Festigkeit zu acht Stücken verschmolzen.

Bei den Lamellirostres und beim Flamingo bleibt die Hornmasse überall ziemlich weich, mit Ausnahme der Spitze des Ober- und Unterschnabels, welche mit einer nagelartigen harten Platte (**235** BB, C, D *n, n'*), den früheren Rostralia, abschließt. Umgekehrt besitzen *Scolopax, Gallinago* und *Rhynchaea* eine weiche Schnabelspitze, unter der viele Tastkörper liegen, mit denen sie die Würmer im Schlamm herausfinden. Auch bei Nestjungen ist die Hornmasse noch weich.

Es würde zu weit führen, die zahllosen Verschiedenheiten in der **Form und Größe des Schnabels** aufzuführen. Wir begnügen uns mit der Andeutung einiger Hauptgesichtspunkte. Der Schnabel ist in erster Linie Freßorgan und richtet sich in Gestalt und Länge nach der Nahrung: daher der pfriemenförmige Schnabel unserer insektenfressenden Singvögel (**234** *d*), der Kegelschnabel der körnerfressenden Finken (*c*), der Hakenschnabel der Raubvögel und Eulen (*e*), der lange, meist etwas gebogene, zum Herausholen von Würmern dienende Schnabel der Schnepfen, Strand- und Wasserläufer (*h, p*), der abgeplattete Schnabel solcher Vögel, welche Schlamm durchsieben [Enten, Flamingo (*a*), *Pla-*

talea (*b*)], der seitlich zusammengedrückte, mit scharfen Schneiden versehene Schnabel der Fischfresser (Pinguin, *Procellaria,* Sägetaucher (*f*), *Phaëton, Fratercula*) usf. Bezüglich der Länge des Schnabels gilt aus-

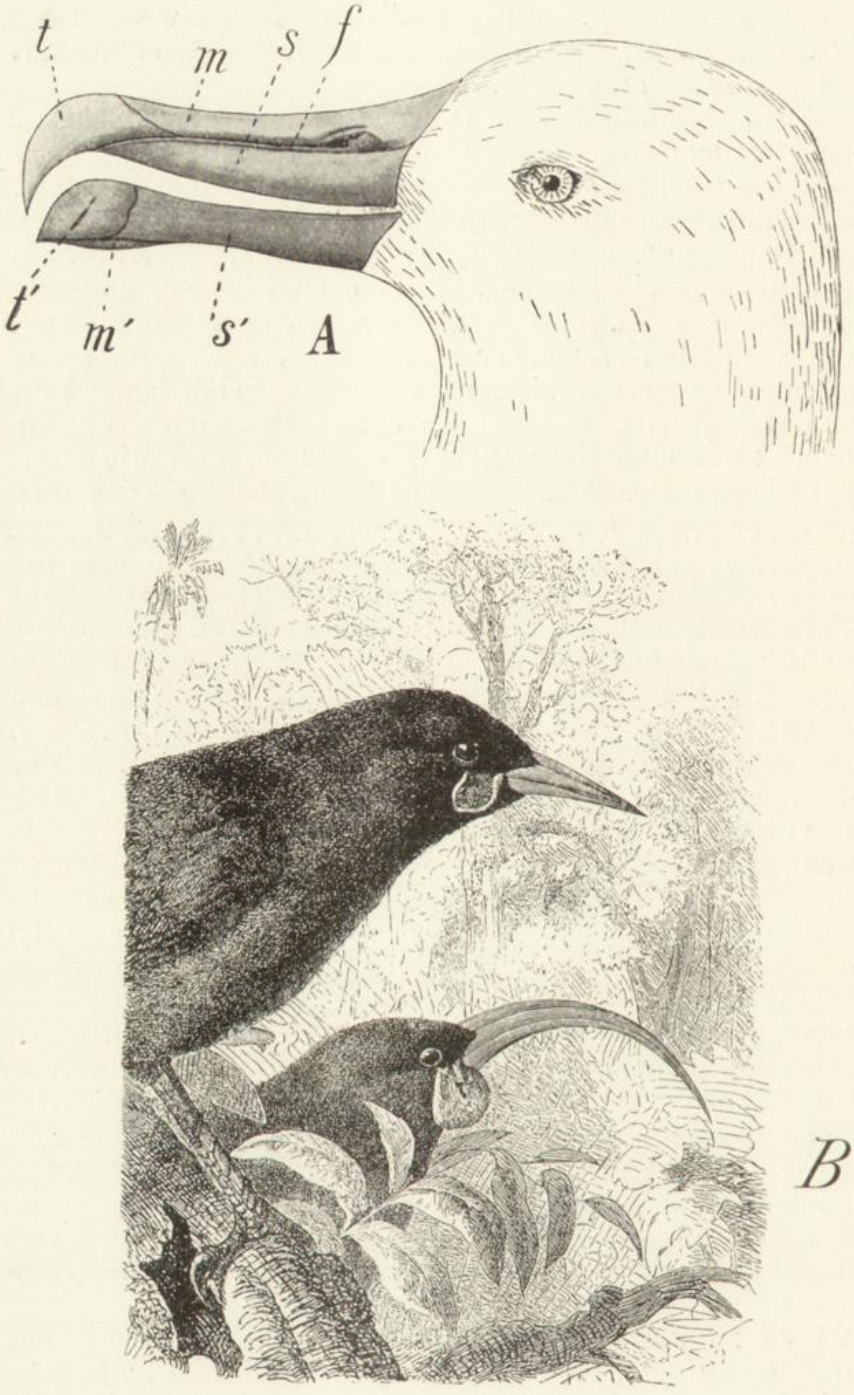


Fig. 235 A u. B.

nahmslos, daß er zusammen mit der Länge des Halses bis zur Schwanzwurzel reicht, denn hier befindet sich die Bürzeldrüse, deren Sekret durch den Schnabel auf das Gefieder übertragen wird; auch die Schwanzfedern müssen hierbei durch den Schnabel gezogen werden. Wenn bei Schwalben, Nachtschwalben, Eulen, Pinguinen und einigen anderen

Vögeln dieses Gesetz durchbrochen erscheint, indem der Kopf fast ohne Hals auf den Schultern sitzt, so liegt dies daran, daß die Hals-

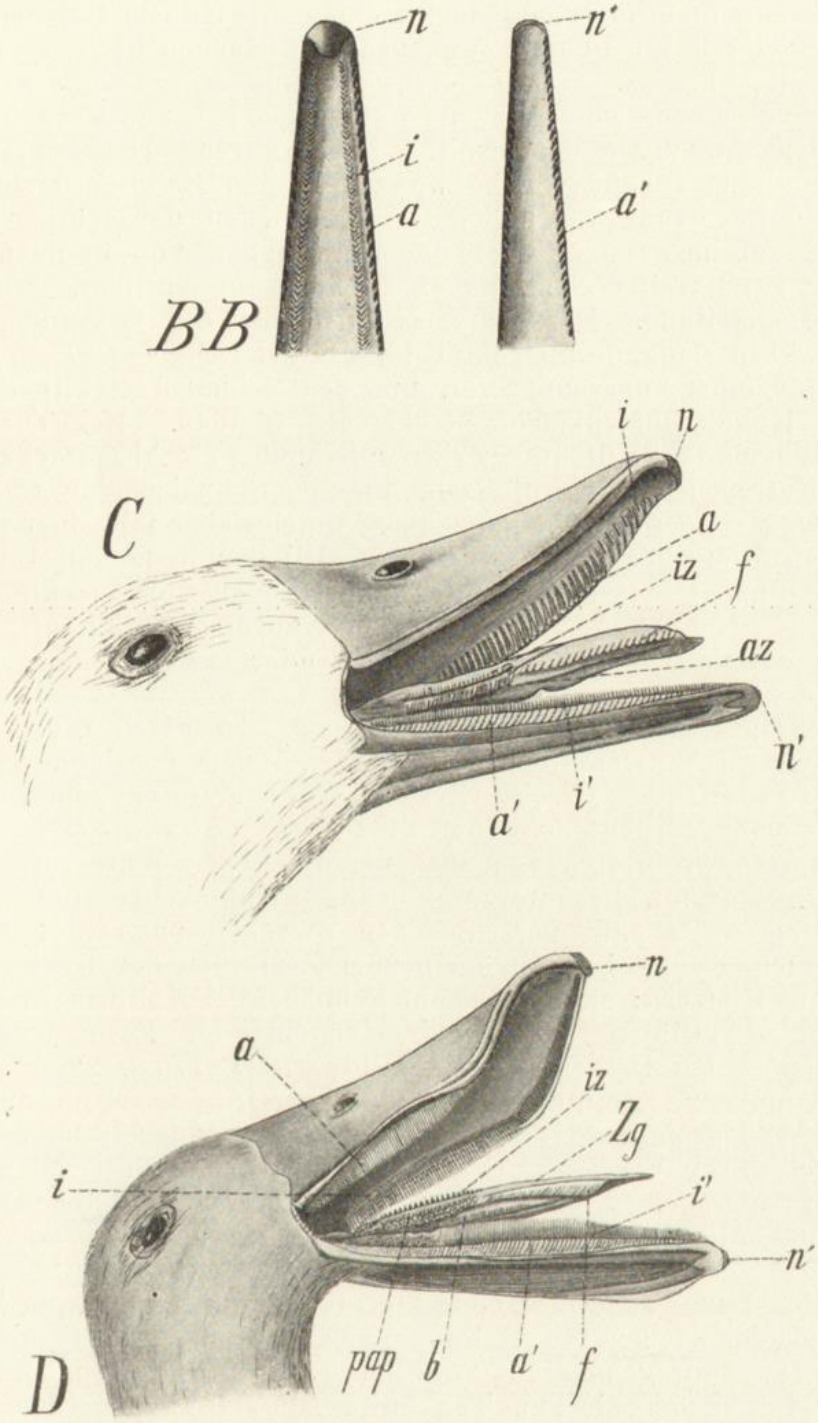


Fig. 235 BB—D.

Fig. 235. Eigentümliche Schnabelformen. Orig. A *Diomedea exulans*, Albatros. *m*, *m'* mediale Stücke, *s*, *s'* seitliche Stücke, *t*, *t'* terminale Stücke, *f* Nasenlochfurche. B *Heteralocha acutirostris* ♂, ♀, aus BREHM. BB *Mergus merganser*, links Oberschnabel, rechts Unterschnabel; *a*, *a'* äußere, *i*, *i'* innere Zahnreihe, *n*, *n'* Nagelplatte. *C* Gans, *az*, *iz* äußere, innere Zungenborsten, die äußeren sind vorn als Querfurchen (*f*) ausgebildet, *a*, *i* äußere, innere Lamellen des Oberschnabels, *a'*, *i'* dgl. des Unterschnabels, *n*, *n'* Nagelplatte des Ober- und Unterschnabels. D *Spatula clypeata*, Löffelente; Bezeichnungen wie in C; *pap* Papillen, *Zg* Zunge.

wirbelsäule in der Ruhe stark S-förmig zusammengebogen wird. Weiter sind Hals und Schnabel zusammen so lang, daß der letztere bei geraden Beinen den Boden zu erreichen vermag. Daher die immer wiederkehrende Kombination von langen Beinen mit langem Hals oder langem Schnabel oder mit beiden. Eine Ausnahme machen der Sekretär *Gypogeranus serpentarius*, *Psophia crepitans* und *Himantopus himantopus*, deren Beine so lang sind, daß die Fußwurzel gebeugt werden muß, um den Boden mit der Schnabelspitze zu berühren. Der erstere ist ein rasch laufender Steppenvogel, und die langen Beine erleichtern vielleicht die Bewegung im hohen Grase, erheben den Körper jedenfalls so hoch, daß das scheue Tier das Herannahen von Feinden bemerkt. Ob beim Strandreiter ebenfalls eine Anpassung vorliegt, entzieht sich meiner Beurteilung. Der Schnabel wird bei *Ibis* (*p*) und *Numenius* ungefähr körperlang, desgleichen beim Kolibri *Docimastes ensifer* (10 cm). Hier liegt eine Anpassung vor, um den Schnabel tief in den Boden bzw. in lange Blumenkelche stecken zu können. Bei Tucanen und Nashornvögeln (**237**) dient der riesige Schnabel als Abschreckungsmittel. Diesen Extremen stehen die sehr kleinen Schnäbel von *Cypselus* (*q*), *Caprimulgus* und *Podargus* gegenüber, welche aber mit einer sehr tiefen Mundspalte versehen sind. Da diese seitlich von langen Borsten eingefaßt wird, entsteht ein Trichter zum Fangen von Insekten während des Fluges. Eine Anpassung an dieselbe Nahrung wird häufig von verschiedenen Familien unabhängig voneinander erworben und fällt dann verschieden aus. Während Sägetaucher (*f*), *Phaëton aethereus*, Alken und Pinguine unter Wasser schwimmend den Fisch ergreifen, stößt der Reiher im Wasser stehend nach ihm, indem der lange Hals plötzlich blitzschnell vorgestreckt wird. Nur die ersteren haben einen seitlich zusammengedrückten Schnabel. Pelikan (*g*) und Schuhschnabel (*l*) haben einen sehr breiten Schnabel, um die ganze Wassermasse, welche den Fisch umspült, herunterzuschlucken. Umgekehrt können ähnliche Einrichtungen zu ganz verschiedenen Zwecken auftreten: der Haken des Oberschnabels bei Raubvögeln zum Zerreißen der Beute, bei Papageien zum Klettern; stark gebogene Schnäbel bei Kolibris in Anpassung an bestimmte Blüten und bei Watvögeln; ein Zahn jederseits am Oberschnabel bei Falken (*e*) und Würgern (*Lanius*), zwei am Unterschnabel bei der Zahntaube *Didunculus strigirostris*. Eine andere konvergente Eigentümlichkeit sind die gesägten Schnabelränder beim Nashornvogel (**237**), bei Tucanen (**234** *n*), beim finkenartigen *Phytotoma rara*, bei Sägeraken (*Momotus*, *Todus*), den ihnen nahestehenden Trogoniden und beim Rachenvogel *Cymborhynchus macrorhynchus*. Da alle diese Vögel große, kräftige Schnäbel haben, mit denen sie Insekten, kleine Vögel und sonstiges Getier ergreifen, darf man annehmen, daß diese Zacken wieder die Rolle der Zähne der Urvögel übernommen haben. Ihre unregelmäßige Anordnung bei Nashornvögeln macht es wahrscheinlich, daß sie zum Teil durch Abnutzung entstehen beim Aufknacken harter Nüsse. Bei *Phaëton* hingegen dient der fein gezähnelte Schnabelrand wohl zum Festhalten der Fische. In allen diesen Fällen bleiben die Kieferknochen glatt. Aus dem Eocän von England ist ein großer Vogelschädel bekannt mit zahlreichen Hornzacken, in welche Fortsätze der Kieferknochen ragen (*Odontopteryx toliapicus*). Drei Schnabelformen machen den Eindruck des Pathologischen, und ich sehe in ihnen nicht Anpassungen, sondern Mißbildungen, die aber noch nicht zum Aussterben der Art geführt haben. So der Kreuzschnabel (*Loxia*),

dessen Hornspitzen exzessiv verlängert sind und sich daher übergreifen, wobei der Unterschnabel nach rechts oder nach links vom Oberschnabel nach oben ausweicht; der knöcherne Schnabel ist nicht verlängert und erscheint normal. Ferner der Scherenschnabel, *Rhynchops* (*i*), dessen Unterschnabel ebenfalls verlängert ist. Bei dieser Gattung macht der kurze Oberschnabel den Eindruck einer Mopsbildung, wie sie auch bei Fischen und Säugern vorkommt; endlich der Schnabel des neuseeländischen Regenpfeifers *Anarhynchus frontalis*, der in den vordersten $^2/_3$ um 30° nach rechts abbiegt. Es ist nicht einzusehen, daß er damit besser Steine umdrehen kann, als mit einem geraden Schnabel. Beim Klaffschnabel, *Anastomus lamelligerus* (*m*) weichen beide Schnäbel auseinander, und der Rand des oberen trägt vorn Lamellen, was vielleicht ein Vorteil beim Herausziehen von Flußmuscheln aus dem Sande ist. Aehnliche Lamellen finden sich auch in anderen Familien. So unter den Sturmvögeln bei *Prion* und Verwandten, beim Flamingo und ganz besonders bei den nach ihnen genannten Lamellirostres.

Unter diesen zeigen die Sägetaucher (*Mergus*, **235** BB) am Oberschnabel außen eine Reihe von zahnartigen, seitlich zusammengedrückten Zacken und eine innere Reihe von sehr zahlreichen, sich schindelförmig deckenden Hornlamellen, die von vorn nach hinten an Größe zunehmen. Zwischen diese beiden Reihen greifen die Zacken des Unterschnabels, welche denen des Oberschnabels gleichen. Bei Enten und Gänsen zeigt die Innenfläche des Oberschnabels und die Außenfläche des Unterschnabels einen Besatz von Lamellen, die zwar nicht direkt ineinandergreifen, aber doch gegeneinander arbeiten und bei den verschiedenen Arten sehr verschieden entwickelt sind. In mäßiger Ausbildung finden wir diese Lamellen bei *Dendrocygna* und der Hausgans (**235** C). Das obere System besteht hier aus größeren, weit auseinanderstehenden Lamellen (*a*), an die sich gegen den Gaumen zu kleinere und dichter stehende (*i*) anschließen. Bei *Dendrocygna* breiten sich die letzteren längs des ganzen Oberschnabels aus, werden aber nach hinten zarter; bei der Hausgans finden sie sich nur vorn. Zwei ähnliche Systeme von Lamellen bedecken den Unterschnabel (*a'*, *i'*) und werden durch eine tiefe Furche getrennt. Diese unteren Lamellen sind zahlreicher als die des Oberschnabels. Bei *Anas clangula*, *Lampronessa sponsa* u. a. sind die *a'*-Lamellen stark ausgebildet und springen zackenartig über den Schnabelrand vor. Eine riesige Ausbildung erreichen diese Lamellen bei der Löffelente, *Spatula clypeata*; es fallen am Oberschnabel nur die äußeren (D, *a*) in die Augen, und zwar sind sie hinten sehr lang und ragen als ein hoher Kamm weit über den Schnabelrand vor, während sie weiter nach vorn in nach innen gerichtete Lamellen übergehen. Die innere Reihe des Oberschnabels (*i*) ist nur hinten auf eine kurze Strecke in rudimentärer Form vorhanden. An der Außenfläche des Unterschnabels sind beide Reihen (*a'*, *i'*) außerordentlich entwickelt und greifen zwischen die Kammzacken des Oberschnabels, während die vorn verbreiterte Zunge den Schlamm gegen die vorderen Lamellen des Oberschnabels drückt.

Zum Verständnis der Funktion des Schnabels muß auf dieses Organ kurz eingegangen werden. Die Zunge der Enten und Gänse ist weich, wenig verhornt und läuft in eine dünne breitlappige Spitze aus. Gleich hinter dieser entspringt scharf abgesetzt jederseits eine Hautfalte (C, D, *f*), welche bei *Spatula* vorn dreieckig ausgezogen ist. Diese Seitenfalte ist in ihrer vorderen Hälfte mit Querfurchen bedeckt. In

der hinteren Hälfte der Zunge finden sich stärker verhornte Stacheln, und zwar zwei mediane Reihen (*iz*), welche nach oben gerichtet sind und jederseits eine äußere (*az*), welche horizontal stehen und in der vorderen Hälfte der Zunge in jene Querfurchen übergehen. Bei der Hausgans stehen zwischen den lateralen sechs Zacken zahlreiche feine Zotten,

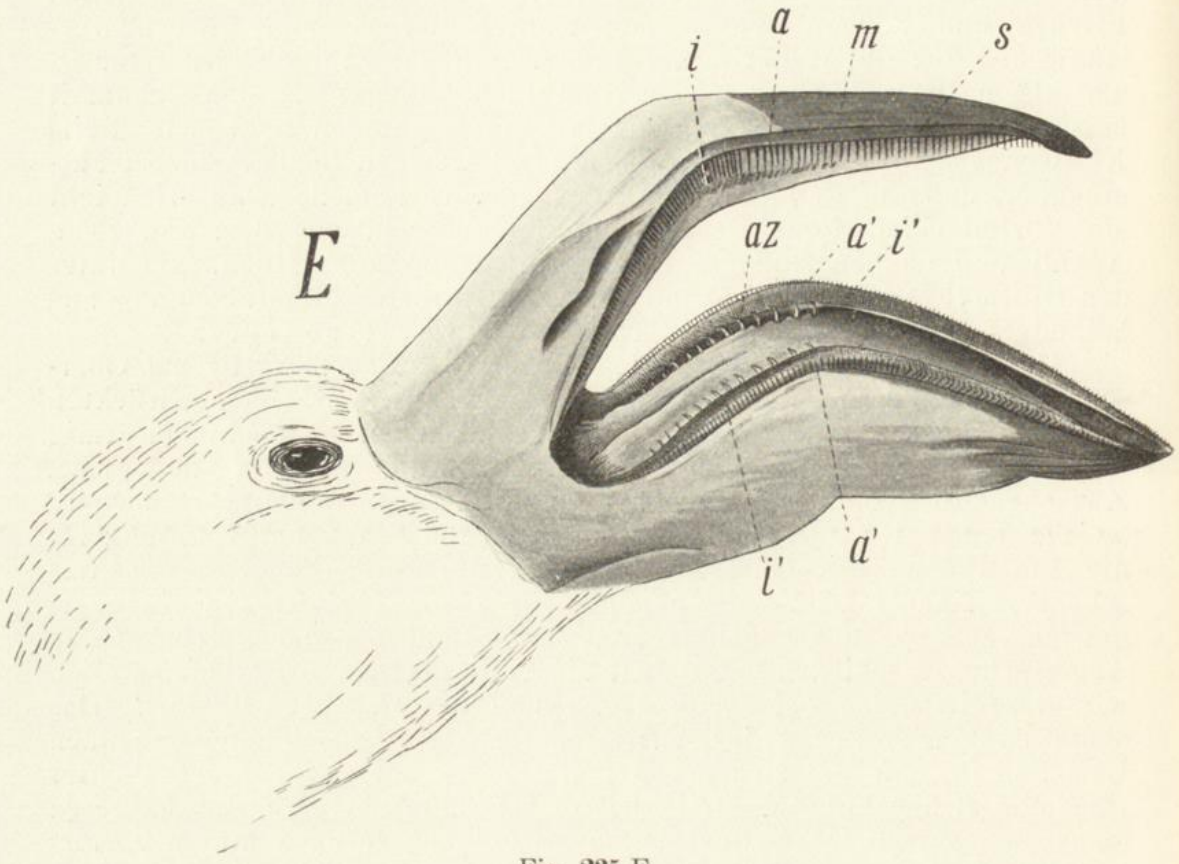


Fig. 235 E.

während bei *Spatula* die Zacken fehlen und durch zwei Reihen von unregelmäßigen Höckern ersetzt werden. Dazu kommt noch eine darunter stehende Reihe von sehr zarten Hornborsten (*b*).

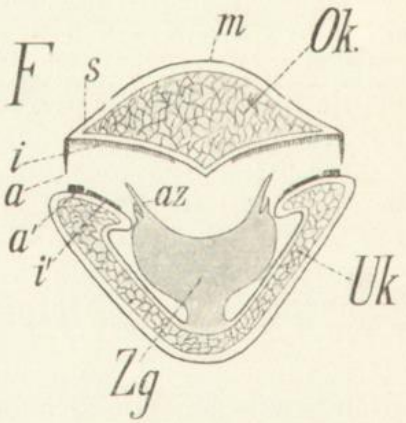


Fig. 235 F.

Fig. 235. Eigentümliche Schnabelformen. Orig. E *Phoenicopterus roseus*, von der Seite. F dgl. Querschnitt durch die Mitte des Schnabels. *Ok*, *Uk* Ober-, Unterkiefer, *Zg* Zunge. *s* seitliche, *m* mediane Hornplatte des Oberschnabels; übrige Bezeichnungen wie bei C.

Beim Flamingo (**235** E, F) ist die Kante des Unterschnabels nach innen übergebogen und bildet eine schräg abfallende Fläche, die wieder mit den zwei Lamellensystemen bedeckt ist. Die äußeren (*a'*) sind derber und stehen weiter auseinander als die sehr dichten und zarten inneren (*i'*). Im Oberschnabel sind die äußeren (*a*) zu großen Stacheln entwickelt, während die inneren (*i*) niedrige Schrägstreifen

sind, welche sekundäre Lamellen tragen. Sie stehen auf den Seitenflächen der kielartig gegen die Mundhöhle vorspringenden Innenfläche des Oberschnabels. Die Zunge trägt in der hinteren Hälfte jederseits eine Reihe von etwa 12 nach hinten übergebogenen verhornten Stacheln und nach außen davon eine zweite Reihe von kleineren. Mediane Zacken fehlen auf der Zunge. Die Außenteile des Schnabels sind weich, werden aber oben und unten gegen die Spitze zu etwas härter; während sonst immer bei den Vögeln der Oberschnabel breiter ist als der Unterschnabel und die oberen Ränder die unteren übergreifen, ist es hier umgekehrt, weil der Schnabel in umgekehrter Stellung benutzt wird. Dieses merkwürdige Organ zeigt eine solche Uebereinstimmung mit demjenigen der Lamellirostres, obwohl es nicht mit Nagelplatten abschließt, daß *Phoenicopterus* als ein langbeiniger Schwimmvogel anzusehen ist und nicht als ein Schreitvogel, wofür ja auch die Schwimmhäute, das bodenständige Nest und das frühzeitige Umherlaufen der Nestjungen sprechen.

Die Funktion aller dieser Lamellenbildungen ist noch nicht näher untersucht worden. Da aber unter ihnen viele vom Trigeminus versorgte Herbstsche Tastkörper vorkommen, wird man sie als einen Tast- und Siebapparat ansehen dürfen. Durch die Bewegung der weichen Zunge wird der aufgenommene Schlamm zwischen sie hindurch gepreßt, und so die Nahrung gefunden. Die großen nach hinten gebogenen Zungenzacken des Flamingo schieben die Beute nach hinten. Die Mergiden (**435** BB) sind sekundär zur Fischnahrung übergegangen, daher haben sich oben die äußeren Lamellen in harte Zacken verwandelt, während die inneren sich rückgebildet haben. Ob die Zacken des Unterschnabels den äußeren oder den inneren Lamellen oder beiden zusammen entsprechen, vermag ich nicht zu entscheiden.

Endlich sei hier des einzigen Vogels gedacht, dessen Geschlechter durchaus verschiedene Schnäbel besitzen. Beim neuseeländischen Rabenvogel *Heteralocha acutirostris* (**235** B) hat das Männchen einen etwa 4 cm langen kegelförmigen Schnabel, während er beim Weibchen über doppelt so lang und stark nach unten gebogen ist. Die Tiere leben von Käferlarven und anderen Insekten und fliegen paarweise umher. Das Männchen reißt zuerst die Rinde morscher Bäume ab und spaltet das Holz, während das Weibchen mehr in der Tiefe desselben nach Nahrung sucht. Buller beobachtete, daß das Weibchen zu fetten Bissen gelangte, die dem Männchen verborgen geblieben waren. „Ich fand jedoch, daß das Weibchen sie immer für sich verbrauchte", was man demselben bei dieser ehelichen Arbeitsteilung nicht verübeln kann.

Eine Art **Schnabelmauser** kommt beim Papageitaucher *Fratercula arctica* und nächsten Verwandten vor, indem im Herbst die oberflächliche Hornschicht abgestoßen wird. Dabei fällt auch eine hornige Platte ab, welche zur Brutzeit an den Mundwinkeln auftritt und das Tier befähigt, eine Anzahl Fischchen während des Fluges festzuhalten, um sie den Jungen zuzutragen.

An der Wurzel des Schnabels besitzen manche Vögel, besonders die Raubvögel, Papageien und Tauben, eine besondere Bildung, die weiche verdickte federlose und oft sehr lebhaft gefärbte **Wachshaut** (*Ceroma*), welche in der Regel die Nasenlöcher umschließt. Gegen diesen anders gefärbten Hintergrund hebt sich der Schnabel um so mehr ab. So ist z. B. bei *Trichoglossus novaehollandiae* der Schnabel blutrot, die Wachshaut dunkelbraun; bei der Papageitaube *Vinago*

delalandei ist der Schnabel grau, die Wachshaut rot. Die letztere ist nicht selten der Sitz eigentümlicher grell gefärbter Wucherungen. So hat die Warzentaube *Alectroenas pulcherrima* einen gelblichen Schnabel und über seiner Wurzel mehrere rote Warzen. Bei *Caloenas nicobarica* finden wir eine mediane dicke Warze an derselben Stelle. Unter den Haustauben sind die Bagdetten (**236**) und Karriertauben durch ähnliche, oft monströse Wucherungen ausgezeichnet, welche den Schnabel fast ganz verdecken und sich auf die Umgebung des Auges ausdehnen können. Ebenso besitzt der Königsgeier *Sarcorhamphus papa* auf der gelben Wachshaut zwei dicke rote Knollen. Bei der Brandgans *Tadorna tadorna* und bei *Cygnus olor* sehen wir einen rundlichen Höcker über der Schnabelwurzel, welcher sich bei der Höckergans *Sarcidiornis melanonota* kammartig erhoben hat.

Fig. 236. Kopf der englischen Bagdettetaube. Aus KELLER.

Als **Eizahn** wird ein kleiner Höcker bezeichnet, welcher an der Spitze des Oberschnabels bei älteren Vogelembryonen auftritt. Bei *Tringa* findet er sich auch zugleich am Unterschnabel, scheint aber nur als Stütze zu dienen. Die Hornzellen sind hier zum Teil durch Einlagerung von Kalk verstärkt. Mit der Spitze des Höckers wird die Eischale von innen angeritzt und dann vor dem Ausschlüpfen eine Kalotte abgesprengt. Bald danach wird der Eizahn abgeworfen. Aehnliche Hornbildungen kommen auch bei *Hatteria*, Schildkröten, Krokodilen und Monotremen vor. Die sog. Eizähne der Eidechsen und Schlangen sind hingegen echte Dentinzähne, welche am Zwischenkiefer paarig oder unpaar aufsitzen und wagerecht nach vorn ragen, um die Eischale zu zerschneiden.

Der Schnabel hat eine große systematische Bedeutung, indem die Gattungen, vielfach auch die Familien und Ordnungen durch ihn charakterisiert werden. Andererseits unterliegt er im hohen Maße der Anpassung an die Nahrung und zeigt daher häufig in derselben Gruppe sehr verschiedene Verhältnisse, so daß er bei phyletischen Betrachtungen nie allein, sondern stets nur unter Berücksichtigung der übrigen Organe verwertet werden darf. So kommen z. B. bei Trochiliden und Charadriiden kurze und lange, gerade oder mehr oder weniger gebogene Schnäbel vor. Es läßt sich manchmal eine Reihe aufstellen, so z. B. bei den Steganopoden die Reihe *Phaeton, Sula, Fregata, Phalacrocorax, Pelecanus,* in welcher der Schnabel allmählich größer wird, einen starken Haken und einen Kehlsack erhält. Bei den Reihern die Reihe *Ardea, Nycticorax, Canchroma, Balaeniceps,* in welcher der Schnabel allmählich breiter wird, aber ob solche Reihen natürlich sind oder auf Konvergenz beruhen, kann nur das Studium vieler Organe zeigen. Die phyletischen Veränderungen des Schnabels werden bei hochdifferenzierten Formen in der Ontogenie teilweise wiederholt; so haben die jungen Spechte kürzere Schnäbel, welche dann zur vollen Länge heranwachsen, um später durch Abnützung wieder kürzer zu werden, und der junge Nashornvogel (**237**) läßt noch nicht erkennen, zu welchem Monstrum sein Schnabel auswachsen wird.

Die Federn

sind hervorgegangen aus den Schuppen der Reptilien. Daher treten sie zuerst als kleine Coriumpapillen auf und wachsen dann zu nach hinten übergebogenen regelmäßig angeordneten Zotten aus (**238**, 1 und 2), die aber noch nicht verhornt und abgeplattet sind. Schon hieraus geht hervor, daß der Unterschied zwischen Schuppen und Federn sehr bedeutend ist. An den befiederten Läufen mancher Hühner- und Taubenrassen finden sich beide nebeneinander, ohne daß Uebergänge zwischen ihnen vorhanden sind. Die Epidermis der Zotte wächst nun in die Tiefe des Coriums hinein und erzeugt den aus zwei Lamellen gebildeten Federfollikel, um eine feste Verankerung der Feder zu ermöglichen (**238**, 3). Querschnitte durch die Zotte (**239**) zeigen, daß die Epidermis in dreifacher Weise verhornt: erstens erzeugen die oberflächlichsten Zellen eine dünne Federscheide (*FS*), welche später von der hervorbrechenden Feder durchstoßen wird; zweitens verwandeln sich die tiefen Zellen der Epidermis am distalen Ende der Zotte in nebeneinanderliegende Hornstrahlen (*St*), wobei das Pulpagewebe mit sternförmigen Vorsprüngen in die Epidermis eingreift; drittens gehen diese Strahlen in dem Follikel in einen kontinuierlichen Hornmantel, die Federspule, über. Indem sich diese pinselförmige Erstlingsfeder nach außen vorschiebt, zieht sich das dem Corium entstammende Pulpagewebe aus ihr zurück unter Bildung dünner querer Hornlamellen. Dieser innere Hohlraum wird als Federseele bezeichnet.

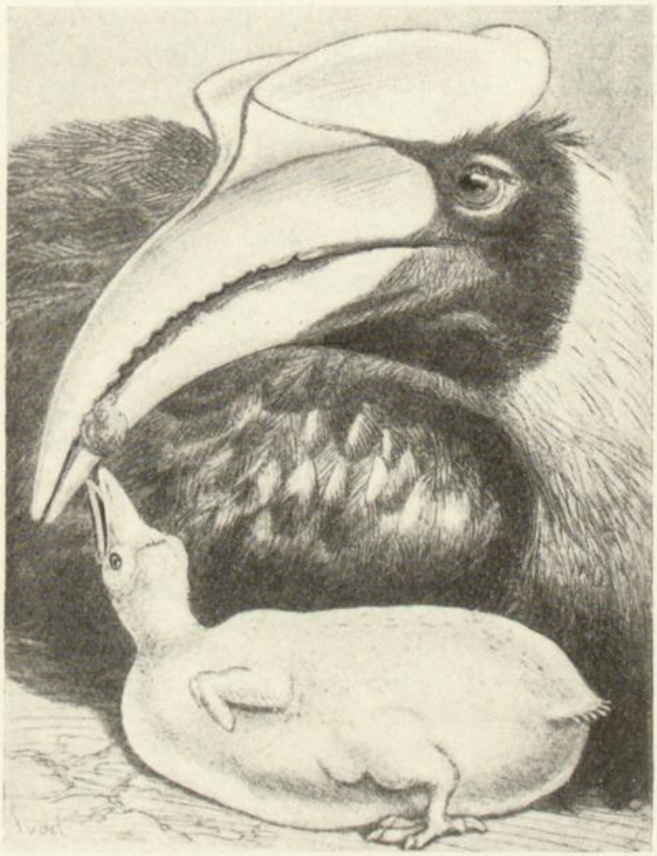


Fig. **237**. Kopf des Nashornvogels *Dichoceros bicornis* ♀ mit Jungem. Nach WALLACE.

Dieses erste Federkleid (Neoptile) ist phylogenetisch aus den Hornschuppen der Eidechsen hervorgegangen, in demselben Maße als diese aus wechselwarmen zu eigenwarmen Tieren wurden. Die Federn sind also zuerst als Wärmeschutz entstanden und haben sich erst später in Deckfedern zum Körperschutz und in Flugfedern umgewandelt. So folgen noch jetzt in der Ontogenie jedes Vogels zwei ganz verschiedene Gebilde aufeinander, die wir kurz als Dunen und Federn unterscheiden wollen. Die **Dunen** (Plumae) werden auch als Nest-, Embryonal- oder Erstlingsfedern bezeichnet. Es sind weiche, über den ganzen Körper meist ziemlich gleichmäßig verteilte Horngebilde, die in drei verschiedenen

durch Uebergänge verbundenen Formen auftreten (**240**): als glattstrahlige Pinseldunen (*a*) bei Tauben, als fiederstrahlige Pinseldunen (*d*) bei *Nycticorax*, Pinguin, *Dromaeus*, *Struthio*, bei dem sie die ungewöhnliche Länge von 10 cm erreichen, Raptores, Passeres u. a., und als federförmige Dunen (*b*, *c*), bei denen die gefiederten Seitenstrahlen von einem Hauptschaft ausgehen; ihre Strahlen zweiter Ordnung, die Cirri, sind ohne Knoten und beginnen an der Basis mit einer schmalen Verbreiterung (*c'*). Diese höchste Form kommt z. B. bei Lamellirostres (bei *Anas*, *Mergus* zuweilen mit Knoten an den Cirri, und bei *Mergus merganser* sogar mit Rudimenten von Häkchen), *Rhea*, manchen Hühnervögeln, aber auch bei einigen Nesthockern vor. Es spricht sich in diesen drei Formen eine phyletische Reihe aus. Daß die höchste Stufe von Wasservögeln und Hühnern erreicht wurde, erklärt sich daraus, daß sie Nestflüchter sind und daher schon sehr früh möglichst ge-

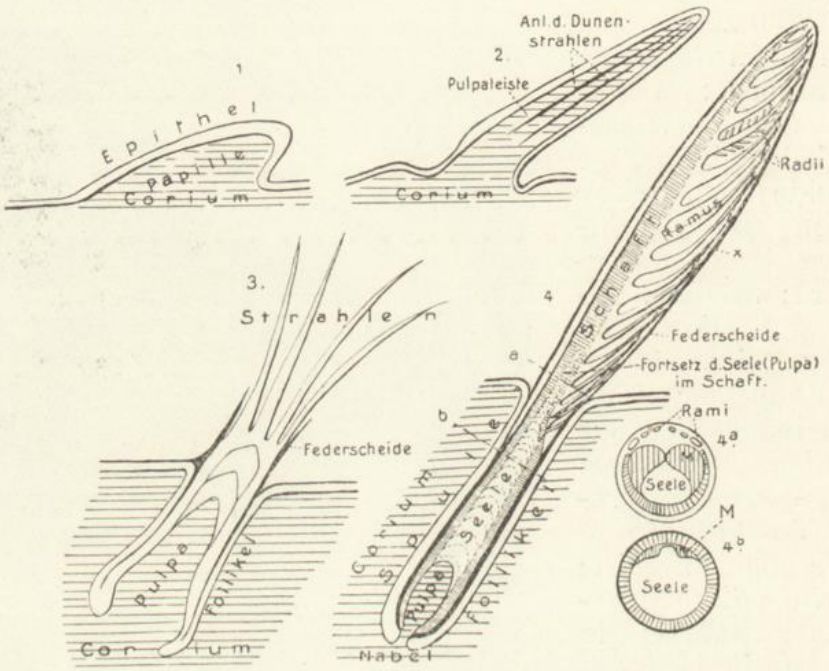


Fig. 238. Entwicklung der Feder, schematisch nach DAVIES aus BÜTSCHLI. 1 erste Erhebung, 2 Zotte, 3 Einsenkung in das Corium und Bildung der Erstlingsdune, 4 Bildung der Konturfeder, 4a, 4b Querschnitte in der Höhe von *a* und *b* bei 4. *M* verhornte Teile des Coriums der Pulpa.

schützt sein müssen. Umgekehrt finden wir bei vielen Nesthockern und besonders Höhlenbrütern, nicht selten ein reduziertes oder fehlendes Nestkleid. Bei den Papageien kriechen die Jungen fast nackt aus, und die Dunen verteilen sich nur spärlich über den Körper. Bei Spechten und beim Eisvogel fehlt das Dunenkleid ganz, und die nackten Jungen erhalten nach einiger Zeit sofort das bleibende Gefieder. Endlich *Megapodius* schlüpft schon mit fertigen zerschlitzten Federn (mit Afterschaft) aus, aber die Schwingen unter ihnen tragen noch Rudimente von Dunen auf den Spitzen. Es zeigt sich also hier die bekannte Erscheinung, daß ein ontogenetisches bzw. phyletisches Stadium ausfällt. Diese zerschlitzte Jugendfeder geht durch Mauser in eine Feder mit geschlossener Fahne über. Die Nestjungen der Falken haben zwei Sorten von Dunen, eine niedere als Vorläufer der Flaumfedern und eine höhere als solche der Konturfedern.

Die **definitiven Federn** (Teleoptile), im folgenden kurz als Federn bezeichnet, entstehen, wenigstens zum großen Teil, in den Follikeln der Dunen (**238**, 4). Der Follikel vergrößert sich, indem er tiefer in das Corium hineinwächst und die Papille der Pulpa stärker wird. Das

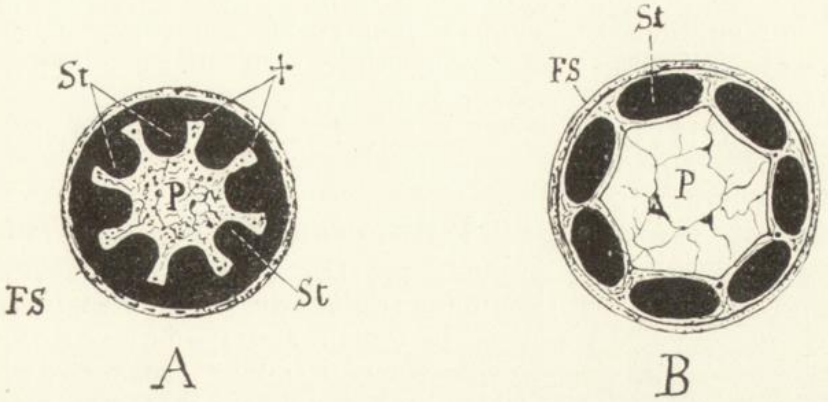


Fig. **239**. Querschnitte durch zwei Entwicklungsstadien einer Embryonaldune, nach DAVIES aus WIEDERSHEIM. Die Epidermis ist schwarz eingetragen. *P* Pulpa (Corium), *FS* verhornte Federscheide, *St* verhornter Strahl, † Einschnürung der Epidermis. A vor, B nach der Bildung der Hornstrahlen.

Stratum mucosum bildet zahlreiche Falten, ähnlich wie in **239** A, von denen eine dorsale besonders breit und zum Schaft wird, während die übrigen zu den Seitenästen erster Ordnung (Rami) auswachsen, welche wieder mit kleineren Strahlen (Cirri) besetzt sind. Auch die fertige Feder ist von einer dünnen Hornhaut, der Federscheide, umhüllt, und während sie nach außen vorwächst, drängt sie die Dune aus dem Follikel heraus, wobei die Dune in mehrere Stücke gespalten wird. Man sieht ihre Reste häufig noch einige Zeit (**242** A, A′) auf der Spitze der Feder, sogar in direkter Kontinuität mit ihr, woraus aber nicht gefolgert werden kann, daß beide Federn zusammen ein Individuum, eine Feder, bilden. Auch in den Tierstöcken hängen die Individuen zusammen. Die junge Feder ist im Innern von Pulpagewebe erfüllt, das sich aber später zurückzieht, wobei der Hohlraum der Spule von dünnen Hornlamellen durchzogen bleibt. Gegenüber dem Hauptschaft entsteht am distalen Ende des Follikels eine zweite verbreiterte Falte, welche zu einer kleinen Afterfeder (Hyporhachis) von sehr wechselnder Größe auswächst, so daß also normalerweise zwei Federn, die dorsale Hauptfeder und die ventrale Afterfeder, aus dem Follikel heraustreten. Dies gilt selbst für Fadenfedern, Lidborsten und andere aberrante Federn. Bei manchen Arten fehlt die Afterfeder. Nur bei *Dromaeus* und *Casuarius* sind beide gleich groß (**241**), während der Afterschaft bei *Struthio* fehlt. An jeden Follikel

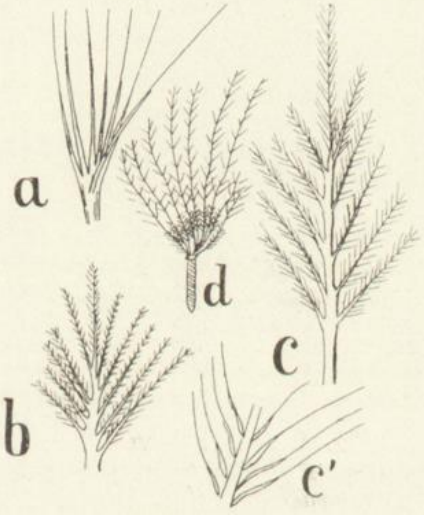


Fig. **240**. Verschiedene Dunenformen. *a* glattstrahlige Pinseldune von *Columba*, *b* federförmige Dune von *Gallus*, *c* federförmige Dune von *Anas*, *c′* Ramus und Cirri von *Anas*, *d* gefiederte Pinseldune von *Nycticorax*. Nach KLEE. *c′* Orig.

treten glatte Muskeln zu ein oder mehreren Bündeln, welche häufig so stark sind, daß sie die Feder aufrichten können.

Die Federn des fertigen Gefieders (Teleoptile) sind von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit, so daß es zweckmäßig ist, folgende Formen zu unterscheiden, die freilich durch viele Uebergänge untereinander und mit den Embryonaldunen verbunden sind (**242**):

1. Hart-, Kontur- oder gewöhnliche Federn (Pennae) mit hartem Schaft und geschlossener Fahne (A).

2. Zerschlitzte Hartfedern, deren Rami sich nicht mehr zu einer geschlossenen Fahne aneinanderlegen (B, G).

3. Hartfedern mit partieller Fahne (C, E, F).

4. Borsten, d. h. der harte Schaft trägt keine Fahne (D). Ist der Schaft sehr dünn und klein und trägt er am Ende eine winzige Fahne, so spricht man von Fadenfedern (K).

5. Weich- oder Flaumfedern (Plumulae) mit weichem Schaft und zerschlitzter Fahne. Sie werden meist verdeckt von den Hartfedern und werden auch wohl als Dunen oder Daunen bezeichnet (H).

6. Puderdunen, d. h. Flaumfedern, welche Hornschuppen reichlich abstoßen und so Staub erzeugen (J).

Fig. 241. Gleichgroße Haupt- u. Afterfeder von *Dromaeus novaehollandiae*. Orig.

Betrachten wir diese Formen etwas genauer.

1. Die gewöhnlichen Federn nennen wir Hartfedern (H), weil ihr Hauptkennzeichen der harte Schaft ist. Die Fahne besteht in der Regel aus zwei symmetrischen Hälften. In vielen Fällen aber sind beide Abschnitte ungleich ausgebildet. Dies gilt namentlich für die äußeren Schwung- und Steuerfedern, deren Außenfahne um so schmäler ist, je weiter sie nach außen liegen, während die inneren Federn symmetrisch gebaut sind. In diesen Federn, welche hauptsächlich das Tier zum Fliegen befähigen, bilden die Seitenäste erster Ordnung, die sog. Rami, eine feste Platte, weil die mikroskopisch kleinen Seitenäste zweiter Ordnung, die Radii oder Cirri, in eigentümlicher Weise ineinander greifen. Wie **243** erkennen läßt, stehen die gegen die Federspitze zugekehrten Cirri weiter auseinander als die nach hinten gerichteten. Jene heißen Hakencirri, weil sie ungefähr in der Mitte kleine Haken tragen, diese Bogencirri, weil sie stark gebogen sind. Die Haken greifen über je einen Bogen hinüber, der vor dem Beginn der Biegung einige kleine Vorsprünge trägt, welche ein Abgleiten der Haken verhindern. Aus dem Querschnitt durch einen Ramus (**244** A) ist ersichtlich, daß immer mehrere Bogencirri und Hakencirri nebeneinander auf einem Vorsprung entspringen, wodurch die Wahrscheinlichkeit sich vergrößert, daß jeder Haken auf einen Bogen stößt. Die Cirri liegen so dicht neben- und übereinander und sind durch die Häkchen so fest verbunden, daß eine luftdichte Fahne bzw. ein ebensolcher

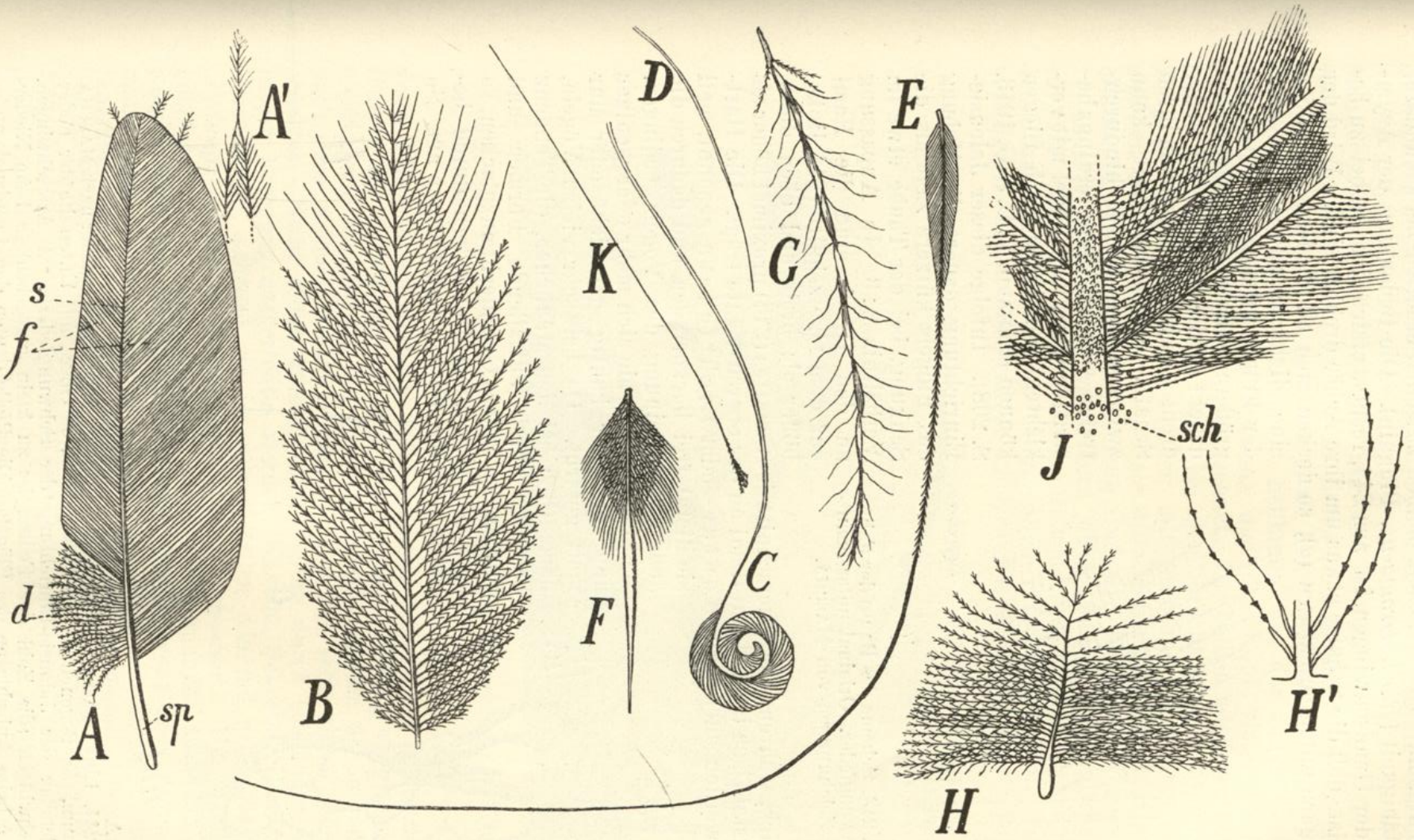


Fig. 242. Verschiedene Federformen. A gewöhnliche Konturfeder (Schwungfeder), mit Dunenresten. *s* Schaft, *f* geschlossene Fahne, deren äußerer Abschnitt kleiner ist als der innere, *d* weiche Rami, *sp* Spule. A' zwei Rami einer jungen Feder, welche noch einen Ramus einer Dune tragen (vergrößert). B zerschlitzte Feder, nämlich Konturfeder von *Apteryx*, mit nicht geschlossener Fahne. C innere Schwanzfeder von *Cicinnurus regius* ♂ mit partieller Fahne. D Mundborste von *Apteryx*. E mittlere Schwanzfeder von *Paradisea apoda* mit sehr verlängertem bandartigen Schaft. F Halsfeder von *Ibis spinicollis*. G Feder aus der Krone von *Balearica pavonina* mit scheinbar gedrehtem Schaft. H Flaumfeder der Krähe. H' Radien einer Flaumfeder (vergrößert). J Ramus einer Puderdune von *Podargus* (vergrößert), *sch* Hornschuppen. K Fadenfeder von *Podargus*. Orig.

Flügel entsteht. Die Häkchen bleiben zuweilen erhalten bei sekundärer Flugunfähigkeit (*Rhea, Dromaeus,* Pinguin). Die Bedeutung der Asymmetrie der Handschwingen ist aus **244**, rechts, ersichtlich, wobei zu beachten ist, daß die Schäfte etwas um ihre Achse drehbar sind. Wird der Flügel nach unten geschlagen (*a*), so decken sich alle Federn und bilden eine dichte Platte. Wird aber der Flügel gehoben, so wird die größere Fahnenseite stärker gedrückt als die kleinere. Die Feder dreht sich infolgedessen um ihren Schaft, und die Luft kann zwischen den Federn hindurchtreten, was freilich neuerdings bestritten wird, weil Vögel mit verklebten Schwingen noch fliegen können (Erhard, V. D. Z. G. 1913, S. 208). Infolge dieser Jalousie-Einrichtung dauert die Hebung des Flügels kürzere Zeit als die Senkung, bei der Taube etwa im Verhältnis 2 : 3. In Anpassung an den Druck sind die Rami auf dem Querschnitt (**244**, links) höher als breit und oben dünn, unten dick, während der Querschnitt des Schaftes (**243**) proximal höher als breit, distal flach ist und die Rami an der oberen Kante trägt. Die Hartfedern werden auch wohl Kontur- oder Lichtfedern genannt, weil sie distal frei hervorragen und dadurch die äußere Erscheinung des Vogels bedingen. Basal verdecken sie sich mehr oder weniger und sind hier häufig gar nicht oder nur matt gefärbt. Da bei sehr vielen Vögeln, namentlich bei den Männchen, die Tendenz besteht, durch auffallende Formen und Farben das andere Geschlecht anzulocken, so zeichnen sich viele Hartfedern durch besondere Größe, Farben und Formen aus. So

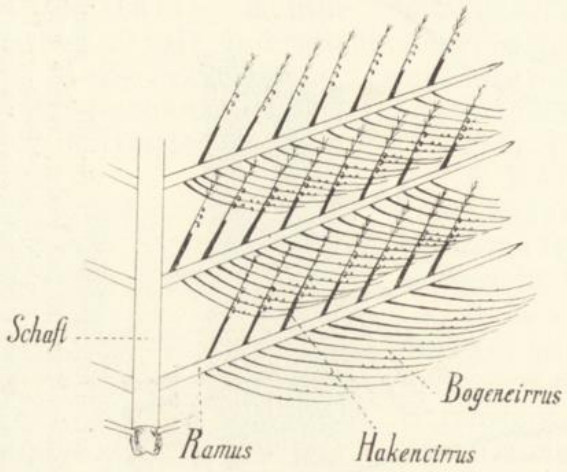


Fig. 243. Schema des Baues der Fahne einer Schwungfeder. Original unter Benutzung der Zeichnungen von Mascha.

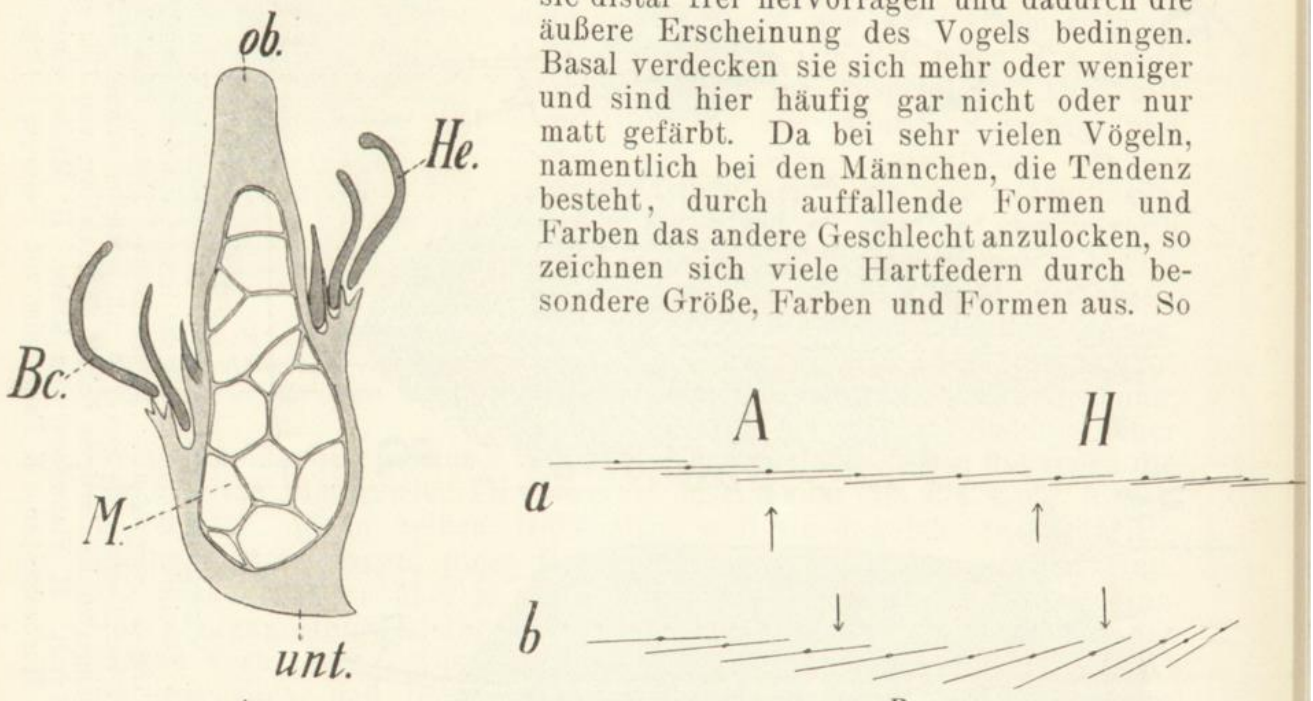


Fig. 244. Links Querschnitt durch einen Ramus einer Schwungfeder nach Mascha. *M* Markraum, *Bc* Bogencirrus, *He* Hakencirrus, *ob* Ober-, *unt* Unterseite der Feder. Rechts Schema der Jalousie-Einrichtung der Schwungfedern. *A* Armschwingen, *H* Handschwingen (die Zahl der Federn ist zu klein angegeben), *a* beim Niederschlagen, *b* beim Aufschlagen des Flügels. Die Pfeile deuten den Luftdruck an.

finden wir eine riesige, senkrecht nach oben stehende innerste Armschwinge bei der männlichen Mandarinente, *Aex galericulata*. Wenn das brünstige Männchen vor dem Weibchen hin und her schwimmt, nickt es beständig mit dem Kopf und dreht diesen dann plötzlich herum und zeigt mit der Schnabelspitze auf diese große Feder, die um so auffallender ist, als sie auf der einen Fahnenseite hellbraun, auf der andern metallisch blau ist. Namentlich der Schwanz und der Kopf vieler Vögel sind durch verlängerte Federn ausgezeichnet. Die beiden mittleren Schwanzfedern sind ungewöhnlich lang bei dem prächtig gefärbten Eisvogel *Tanysiptera galeata* und schließen mit verbreiterter Fahne ab; desgleichen bei *Merops nubicus*, wo sie spitz enden; bei *Tschitrea paradisi*-Männchen, wo sie dreimal so lang sind wie der ganze Körper. Sehr verlängerte äußerste Schwanzfedern haben unsere gewöhnliche Landschwalbe *Chelidone rustica*, die Leiernachtschwalbe *Macropsalis creagra*, der Baumsegler *Macropteryx longipennis*, verschiedene Kolibris. Sehr verlängerte mittlere Schwanzdeckfedern hat der männliche Guatemala-

Fig. 245. *Pteridophora alberti* A. B. Meyer, der Wimpelträger von Neuguinea, nach Brehm.

vogel *Pharomacrus mocinno*, während beim männlichen Pfau alle Deckfedern des Schwanzes zu dem wundervollen Behang vergrößert sind. Verlängerte Kopffedern, die einen herunterhängenden Schopf oder eine nach oben stehende Haube bilden, werden bei sehr vielen Vögeln beobachtet. Nicht selten können diese Federn durch besondere Muskeln in der Erregung aufgerichtet werden (Kakadu, Sekretär, Haubenlerche, Wiedehopf), während sie in andern Fällen dauernd nach oben stehen (*Podiceps cristatus*, Kronentaube *Goura coronata*). Um nach außen möglichst zu wirken, sind oft dicht nebeneinander stehende Federn ganz verschieden ausgebildet. So sind im Schwanz des Leierschwanzmännchens, *Menura superba*, 12 Federn stark zerschlissen, die zwei innersten haben eine sehr schmale, die zwei äußeren eine auffallend breite Fahne. Wohl die merkwürdigsten überhaupt vorkommenden Federn sind die zwei Schmuckfedern des Paradiesvogels *Pteridophora alberti*: es sind zwei Schäfte von ungefähr doppelter Körperlänge, welche auf der einen Seite ungefähr 30 emailleartig glänzende, weiße Platten

tragen (**245**), die aus der Verschmelzung der Rami hervorgegangen sein müssen. Den größten Gegensatz hierzu bilden die kleinen schuppenförmigen Federn, welche die Flügelflosse der Pinguine bedecken. Bemerkenswert sind die zwei langen Nackenfedern von *Nycticorax griseus*, da sich die Fahne zu einer Röhre zusammengerollt hat. Während die gewöhnliche Feder sich am Ende verschmälert, endet sie bei einzelnen Schmuckfedern breit abgeschnitten; so bei den abstehenden Brustfedern von *Cicinnurus regius*-Männchen und den Kragenfedern der männlichen Goldfasane (*Chrysolophus*). Letztere Gattung und manche Verwandte haben die weitere Eigentümlichkeit, daß die verlängerten Schwanzfedern der Männchen dachförmig gebaut sind, indem beide Fahnenhälften im Winkel zusammenstoßen, was auch bei der Kopfhaube des Kakadus beobachtet wird. Das Nonplusultra verlängerter Schwanzfedern zeigen die japanischen Phönixhähne, welche bei Preistieren über 3 m lang werden können.

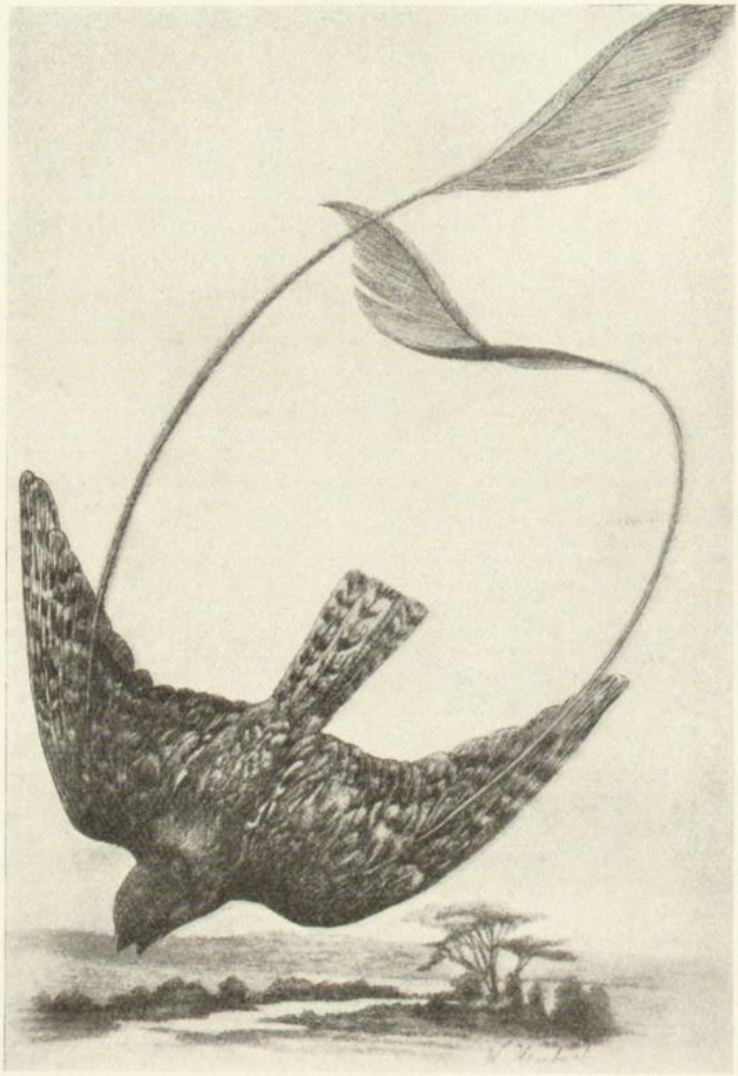


Fig. **246**. *Macrodipteryx longipennis* SHAW, ein afrikanischer Ziegenmelker, nach BREHM.

Einen pathologischen Eindruck machen die Deckfedern der Struphühner, deren Fahne nach vorn und oben eingerollt und häufig auch gedreht ist. Sie liegen daher dem Körper nicht an und überdecken sich auch nicht, so daß der Regen direkt die Haut netzen kann. Zuweilen werden auch die Schwung- und Steuerfedern von dieser Eigentümlichkeit ergriffen. Eine solche Einrollung wird auch bei der Kopfhaube von *Crax alector* beobachtet. Indem die Schäfte allmählich immer biegsamer werden, leiten die gewöhnlichen Federn über zu den Flaumfedern. Bei den Eulen und bei *Apteryx* ist das Gefieder auffallend weich, und der lautlose Flug der ersteren soll hierauf beruhen. Bei den Seidenhühnern ist die Weichheit der Schäfte so weit gediehen, daß die Tiere flugunfähig geworden sind.

2. Bei den zerschlitzten Federn (**241**, **242** B) stehen die Rami so weit auseinander, daß keine geschlossene Fahne entsteht. Cirren sind nur spärlich vorhanden oder fehlen ganz. Hierhin gehören sehr viele verlängerte Schmuckfedern, so die seitlichen Brustfedern von *Paradisea apoda* und Verwandten, welche den wundervollen Behang der ausgewachsenen Männchen bilden; die Krone von *Goura coronata*, die Bartfedern der männlichen Trappe (*Otis tarda*); die Schwanzfedern des Leierschwanzes (*Menura*) und diejenigen des Emuschlüpfers *Stipiturus malachurus*, eines australischen Fliegenfängers, dessen mittlere Schwanzfedern über doppelte Körperlänge erreichen. Aber auch manche weniger hervortretende Federn können stark zerschlissen sein, so die Rückenfedern von *Ardea alba* und die unteren Schwanzdeckfedern der Marabus (*Leptoptilus*), welche viel zu Dekorationszwecken verwandt werden. Zwischen den gewöhnlichen Federn und den zerschlitzten gibt es alle Uebergänge. Ebenso führen die zerschlitzten Federn ganz allmählich über zu den Borsten, indem die Zahl der Rami immer mehr abnimmt. Bei Eulen, Raben und vielen andern Vögeln stehen an der Mundöffnung und an den Nasenlöchern solche Uebergangsformen.

3. Hartfedern mit partieller Fahne sind wohl immer Schmuckfedern und treten daher besonders bei den Männchen auf. Sie sind immer stark verlängert, und indem die Fahne sich nur am Ende des Schaftes erhält, entstehen Flatterorgane, welche die Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Die goldgrün schillernde, nur auf einer Seite ausgebildete Fahne an den beiden mittleren Schwanzfedern von *Cicinnurus regius*-Männchen (**242** C) rollt sich dabei spiralig ein. Beim Strahlenparadiesvogel *Parotia sefilata* sitzen am Hinterkopf sechs lange Schäfte, welche in eine kleine Fahne auslaufen. Bei dem indischen, mit den Paradiesvögeln verwandten Flaggendrongo *Dissemurus paradiseus* haben die sehr langen äußersten Schwanzfedern an der Basis und am Ende eine Fahne. Unter den wegen ihrer nächtlichen Lebensweise düster gefärbten Caprimulgiden finden wir Flatterfedern bei dem afrikanischen *Macrodipteryx longipennis*, dessen außerordentlich verlängerte neunte Handschwinge am Ende in eine breite Fahne ausläuft (**246**).

4. Federschäfte ohne Fahne oder nur mit ganz geringer Andeutung derselben treten in den verschiedensten Formen auf. Bei *Paradisea rubra* und *apoda* (**242** E) erhalten sich die Schäfte der beiden mittleren Schwanzfedern als über $^1/_2$ m lange braune Bänder, die wie eine Flatterfeder umherwirbeln. Bei *P. rudolphi* tragen sie am Ende noch eine schmale blaue Fahne. *Seleucides ignotus* hat sogar jederseits sechs lange Fäden, wie dicke Pferdehaare, welche an der Wurzel gelb, weiter nach vorn braun gefärbt sind und plötzlich im Bogen nach vorn umbiegen. Der Stachelhalsibis (*Ibis spinicollis*) trägt auf der Vorderseite des Halses 5 cm lange, strohgelbe, flache Schäfte, die an der Basis noch eine zerschlitzte Fahne erkennen lassen (F). Sehr merkwürdig sind die Federn, welche die steife Krone auf dem Kopf von *Balearica pavonina* bilden. Sie bestehen aus einem 10 cm langen, flachen, etwas ausgehöhlten Schaft mit zerstreuten Rami, der abwechselnd nach rechts und links übergebogen ist, wodurch der Eindruck dunkler Querbänder hervorgerufen wird (G). Der Casuar hat die Schwungfedern auf fünf dicke Borsten rückgebildet, welche wie Stacheln zur Verteidigung dienen. Bei vielen Vögeln (*Caprimulgus*, *Apteryx* [D], Eulen, *Muscicapa*, *Lanius*) sitzen an den Mundwinkeln lange Tastborsten (Vibrissae) und an den Augenlidern Lidborsten zum Schutze des Auges (*Buceros*, Strauße), an

denen nicht selten noch Reste einer Fahne zu erkennen sind. Aehnliche, aber meist viel kleinere Bildungen sind die sog. Fadenfedern (Filoplumae), die aus einer sehr dünnen, mit bloßem Auge oft kaum sichtbaren steifen Borste bestehen und an ihrem Ende meist eine kleine Fahne tragen. Wenn diese fehlt, werden sie zu Borsten. Bei *Podargus* erreichen sie die ungewöhnliche Länge von $5^1/_2$ cm (K). Die Fadenfedern stehen nahe den Konturfedern zu je 1 oder 2, oder bei Reihern und Lamellirostres zu mehreren bis zu 10, ebenso häufig neben den Flaumfedern. Es weist dies auf eine ursprüngliche Gruppenstellung der Federn hin, die sich aus den Reptilienschuppen erklärt: zu jeder Schuppe gehörte eine Gruppe, von der eine Feder groß wurde, während die andern zu Fadenfedern sich rückbildeten. Konturfedern, die in oder neben der Mediane stehen, haben gewöhnlich zu beiden Seiten je eine Fadenfeder, zuweilen auch gar keine. Sind die Konturfedern von der Mittellinie abgekehrt, so stehen die Fadenfedern auf der Medianseite; sind sie zugekehrt, auf der Lateralseite.

5. Die Weich-, Flaum- oder Daunenfedern (Plumulae), zuweilen auch Dunen genannt (**242** H), stehen unter den Konturfedern und sind daher von außen nicht sichtbar. Eine Ausnahme machen nur manche Geier, Ibisse und Marabus, bei denen am Hals die gewöhnlichen Federn fehlen, so daß die Flaumfedern frei zutage treten. Diese sind gleichsam auf der phyletischen Stufe der federförmigen Dune (**240** C) stehen geblieben. Sie haben einen weichen, dünnen Schaft. Die Rami stehen weit auseinander, und die mit einer schmalen Verbreiterung beginnenden Radien sind glatt oder tragen (H') kleine, spitzkegelförmige Knötchen, durch die sie sich gegenseitig stützen und verhaken. An Stelle der Knoten finden sich bei *Spheniscus* je zwei Wimpern und bei *Numida meleagris* sogar stellenweise echte Häkchen. Auch physiologisch entsprechen die Flaumfedern den Dunen, indem sie eine warme Luftschicht um den Körper festhalten. Bei Kälte sträuben viele Vögel diese Federn, um diese Schicht dicker zu machen, und die Tiere erscheinen dadurch größer. Die Flaumfedern stehen zwischen den gewöhnlichen Federn oder ohne Beziehung zu ihnen. Eine Afterfeder kann vorhanden sein oder fehlen. Diese zarten Horngebilde werden durch Reibung bei Bewegungen elektrisch geladen und werden dann von den Konturfedern angezogen, so daß eine breite Luftschicht zwischen ihnen sich bilden kann. Legt man sie auf eine geriebene Holzplatte, so haften sie sofort an dieser. Die kleinen Federchen, welche bei manchen Vögeln einen Kranz um die Oeffnungen der Bürzeldrüse bilden, bleiben bei manchen Arten (*Gallinula chloropus, Falco tinunculus* u. a.) auf einer noch früheren phyletischen Stufe, nämlich auf der der fiederstrahligen Pinseldune (**240** d) stehen; nur bei *Buteo vulgaris* sind es federförmige Dunen (**240** b).

6. Die Puderdunen (**242** I) sind merkwürdige Flaumfedern, welche durch Abstoßung kleiner Hornschuppen von der Außenfläche der Schäfte und Rami einen weißlichen Staub bilden. Sie sind klein bei Papageien, etwas größer bei Reihern und erreichen beim australischen Ziegenmelker *Podargus* 6 cm Länge. Der Staub dient wohl zum Einpudern des Gefieders, wodurch dieses vor Nässe geschützt wird, ist also ein Ersatz oder eine Ergänzung des Sekrets der Bürzeldrüse. Die Puderdunen stehen bei Papageien überall zerstreut am Nacken, am Hals und an der Schulter, während sie sonst zu „Puderflecken" vereinigt sind. Diese sind paarig bei Reihern auf Brust, Unterrücken, Bauch; bei *Podargus* jederseits ein sehr großer auf dem Unterrücken. Drückt man eine

Feder von *Podargus* gegen einen Objektträger und nimmt sie dann fort, so sieht man die Linien der Rami und Cirri auf dem Glase aufgezeichnet durch zahllose runde oder ovale Hornschüppchen. Die Puderdunen treten als homoiologe Bildungen bei systematisch weit auseinanderstehenden Gruppen auf und auch innerhalb dieser meist nur bei einigen Gattungen. So unter den Raubvögeln bei *Elanus, Cymindis, Circus,* unter den Papageien bei *Cacatua* und einigen andern Gattungen, unter den Ziegenmelkern nur bei *Podargus,* unter den Passeres bei *Artamus.* Hingegen scheinen sie bei allen Reihern vorhanden zu sein. Der blaugraue Schimmer der *Columba livia* kommt in ähnlicher Weise zustande, indem an der Innenfläche der Federscheide und zwischen den Federstrahlen Hornschuppen abgestoßen werden. Man könnte sie als Puderfedern bezeichnen.

Die **Verteilung der Konturfedern** am Körper geschieht in doppelter Weise, entweder überall gleichmäßig oder regional. Die gleichmäßige Anordnung kommt vor bei Ratiten, Pinguinen und bei *Palamedea.* Man könnte sie für primitiv halten, da ja die Eidechsenschuppen sich ebenfalls über den ganzen Körper ausbreiten. Nach Fürbringer liegt aber wahrscheinlich ein sekundärer Zustand vor, der sich aus der regionalen Verteilung entwickelt hat. Bei dieser lassen sich Federfluren (Pterylae) und federfreie Raine (Apteria) unterscheiden. Bei niederen Gruppen (Alciden, Colymbiden, Steganopoden, Lamellirostres) sind die breiten Fluren nicht scharf von den Rainen abgesetzt. Bei den höheren (Lariden, Limicolen, Herodii, Passeres u. a.) setzen sich die meist breiten Raine scharf von den oft schmalen und wenig befiederten Fluren ab (**247**). Die Pterylae werden als Rückgrat-, Schulter-, Oberschenkel-, Bauch-, Halsseiten-, Kopf-, Flügel-, Unterschenkel-, Schwanz- und Afterflur unterschieden, zwischen denen sich die entsprechenden Raine ausbreiten.

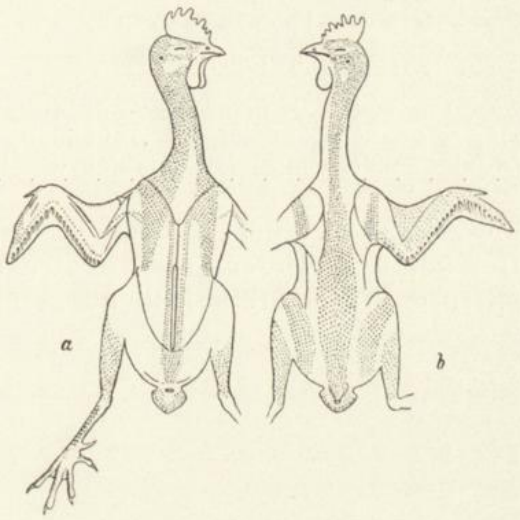


Fig. **247**. Federfluren und Federraine eines Huhnes nach Nitzsch. *a* ventral, *b* dorsal.

Die **Anordnung der Schwungfedern** des Flügels ist aus **248** A, B ersichtlich. Am Daumen sitzt der kleine Eckflügel, Alula, während die 10 bis 12 Handschwingen oder Schwingen erster Ordnung auf dem 2. und 3. Finger sitzen und die Armschwingen oder Schwingen zweiter Ordnung im rechten Winkel auf der Ulna stehen. Ihre Zahl ist sehr wechselnd (6 bei *Trochilus,* ca. 40 bei *Diomedea*). Die fünfte fehlt sehr häufig (**248** B), und da diese „Diastataxie" schon dem *Archaeopteryx* mit sieben Schwingen erster, 14—15 zweiter Ordnung zukam, ist sie als primitiv anzusehen, und das Vorhandensein der 5. Armschwinge (Eutaxie) als sekundär. Am Handgelenk sitzen noch zwei kleine Federn, der „Carpal remex" und seine Deckfeder. Jener ist als eine reduzierte Armschwinge zu bewerten, welche mit der ersten durch eine Hautfalte zusammenhängt. Die Alula ist klein bei langen, schmalen Flügeln (Segelflug), groß bei den kurzen, breiten Flügeln der Hühner, Singvögel usw. mit

Ruderflug. Am Oberarm sitzen die Schulterfedern und schieben sich zwischen die Armschwingen und Rückenfedern. In der Ruhe werden die Handschwingen unter die Armschwingen eingeschlagen und von

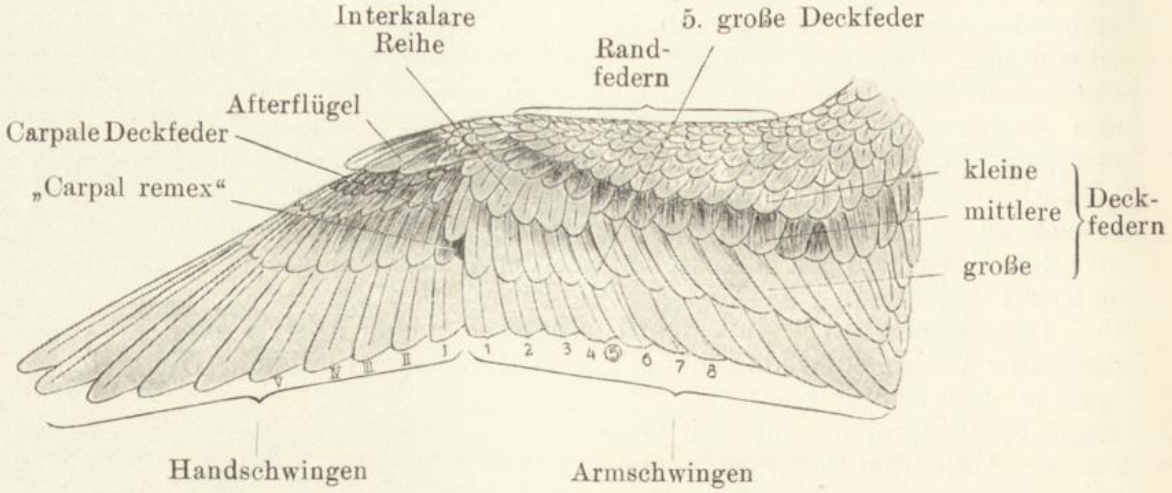


Fig. 248 A. Schema der Anordnung der Federn eines Entenflügels nach STEINER. Die 5. große Deckfeder ist vorhanden, es fehlt aber die zugehörige Armschwinge (Aquintocubitalismus, Diastataxie), was bei vielen Vögeln vorkommt.

diesen ganz verdeckt, oder es ragt nur die Spitze der Handschwingen frei heraus. Hieraus erklärt sich die Tatsache, daß die Handschwingen an ihrer Basis oft auffallend gefärbt sind, so daß beim Ausbreiten des

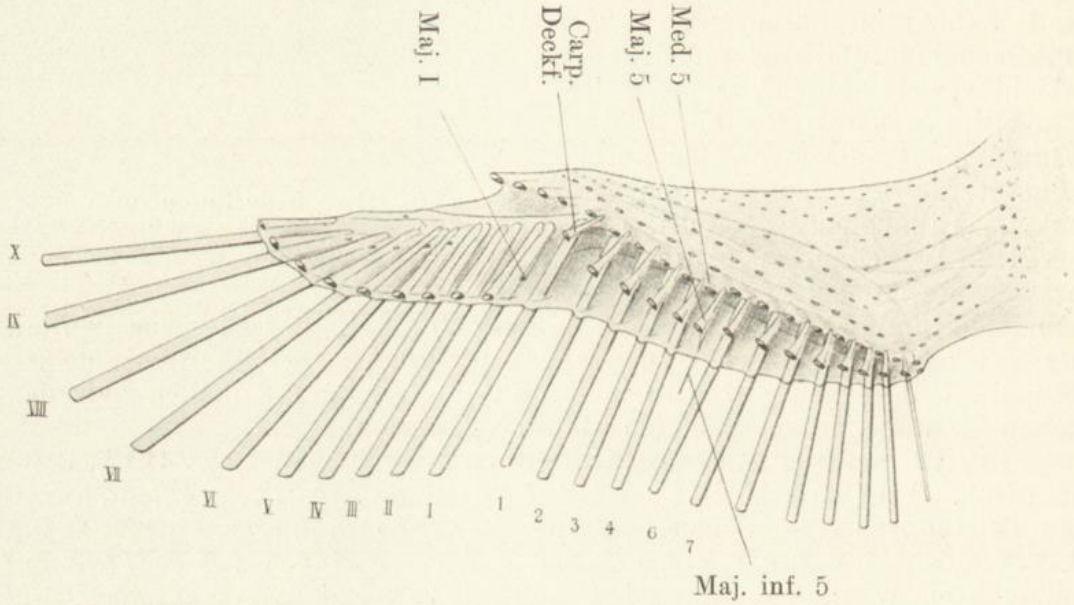


Fig. 248 B. Flügeloberseite von *Chrysotis aestiva* nach STEINER. Die Diastataxie kommt dadurch zustande, daß die 5 großen Deckfedern und die Armschwingen 6, 7 usw. ursprünglich eine Reihe bildeten. Eine zweite wurde gebildet von den Handschwingen X—I und den Armschwingen 1—5. Indem beide Reihen zusammenstießen, wurde die Armschwinge 5 unterdrückt.

Flügels der Farbengegensatz plötzlich ins Auge fällt (Schopfadler, *Lophoaëtus occipitalis*, Handschwingen basal weiß, distal dunkelbraun; der große indische Eisvogel, *Halcyon smyrnensis*, Armschwingen blau, Handschwingen an der Basis weiß, an der Spitze schwarz).

Zwischen Ober- und Unterarm dehnt sich die Spannhaut, Patagium, aus und trägt oben und unten in mehreren Querreihen die kleinen Deckfedern des Flügels. Dazu kommen noch zu jeder Schwungfeder oben und unten eine große Deckfeder, welche dicht neben derselben wurzelt und ihre Basis zudeckt; ferner eine mittlere und mehrere kleine Deckfedern.

Die **Schwanz- oder Steuerfedern** waren ursprünglich an dem langen Eidechsenschwanz in größerer Zahl vorhanden. *Archaeopteryx* (**232**) hatte jederseits mindestens 20. Ein solcher langer befiederter Anhang war zum Fliegen wenig geeignet, da er durch den Luftdruck leicht hin und her gebogen werden konnte. Er verkürzte sich daher, und die letzten Wirbel verwuchsen zum Pygostyl, wodurch für die Steuerfedern eine feste Unterlage geschaffen wurde, deren Zahl sich aber dadurch verkleinern mußte. Beim Pelikan finden wir noch zusammen 24, bei den meisten Vögeln 12, bei Musophagiden und Cuculiden 10, bei Crotophagiden 8, und endlich bei Ratiten fehlen sie vollständig. Nahe Verwandte können sich in der Zahl der Schwanzfedern unterscheiden. So hat *Phalacrocorax carbo* 14, *pygmaeus* und *graculus* 12. Bei den Pfauentauben hat sich die Zahl wieder sekundär auf 28—40 vergrößert, so daß manche Individuen den Schwanz immer radförmig ausgebreitet tragen.

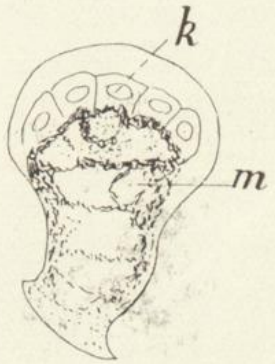


Fig. **249**. Querschnitt durch den dunkelgrünen Ramus einer Flügeldeckfeder von *Cymborhynchus amictus* nach Kniesche. *k* Kästchenzellen, *m* Markzellen mit Melanin. In der Rinde ein diffuses gelbes Lipochrom.

Die Farben der Vogelfedern sind so außerordentlich mannigfaltig und häufig so intensiv und in die Augen fallend, daß ihre Entstehung von hohem Interesse ist. Wie bei den Farben der Insekten kann man unterscheiden:

1. Pigmentfarben oder objektive Farben, welche durch körnige oder diffuse Farbstoffe hervorgerufen werden. Es gilt dies namentlich für braun, schwarz, gelb, rot, orange.

2. Struktur- oder subjektive Farben, welche durch Strukturverhältnisse erzeugt werden, aber häufig mit den Pigmenten kombiniert wirken (grün, blau, violett, Schiller- und Metallfarben).

Träger der bunten Farben sind in erster Linie die Seitenäste erster Ordnung, die Rami, während die Schäfte sehr häufig schwarz gefärbt und die Cirren farblos sind. Es können aber auch diese beiden letzteren an der Buntfärbung teilnehmen. Wenn keine Farbstoffe vorhanden sind, erscheint die Feder weiß.

Die Pigmente bestehen aus zwei Hauptgruppen, aus dem körnigen braunen Melanin, welches je nach seiner Massenhaftigkeit Hellbraun bis Schwarz hervorruft, und dem meist diffusen gelben oder roten Lipochrom. Das Melanin findet sich häufig in der Rinde der Rami (**249** unten), ganz besonders aber in den Markzellen, während die Lipochrome hauptsächlich als diffuse Rindenfärbung auftreten. Bei den afrikanischen Turacos (*Musophaga rossae, Corythaix albocristata* u. a.) ist merkwürdigerweise der rote kupferhaltige Farbstoff der Flügel in Wasser löslich, so daß es sich beim Baden rötet und regennasse Vögel

beim Anfassen abfärben. Da aber der rote Farbstoff nach wenigen Stunden wiederkehrt, wenn das Tier trocken geworden ist, so werden wohl nur die oberflächlichsten Farben ausgezogen. Eine Neubildung des Pigments kann in der toten Feder nicht eintreten. Dieselbe Familie ist dadurch ausgezeichnet, daß sie ein grünes eisenhaltiges Pigment besitzt, während grün sonst immer durch Strukturen erzeugt wird. Ein blaues diffuses Pigment ist bis jetzt nur bei der Taube *Cyanotreron* beobachtet worden.

Die subjektiven Farben werden durch besondere Strukturen der Hornsubstanz hervorgerufen, welche nur die grünen, blauen oder violetten Strahlen reflektieren oder auch durch Interferenz einen metallischen Schiller erzeugen. Solche Farben verschwinden daher im durchfallenden Lichte und ändern sich, je nachdem das Licht von vorn oder von hinten oder von der Seite einfällt. Fällt das Licht z. B. von vorn auf die Armschwingen und den Rücken des großen indischen Eisvogels, *Halcyon smyrnensis*, so erscheinen sie dunkelblau; fällt es von hinten, so sehen sie spangrün aus. Solche grünen und blauen Farben beruhen in erster Linie darauf, daß die oberste Schicht der Markzellen des Ramus (**249**), die sog. Kästchenzellen (*k*), in ihrer Wand von sehr zahlreichen äußerst feinen lufthaltigen Kanälchen durchzogen werden (**250**), die zusammen mit den Melaninkörnern der tieferen Markzellen als trübes Medium wirken und blau erzeugen. Die Kanälchen sind in der Mitte hin und her gewunden und münden innen und außen durch feine Poren aus. Findet sich in der Rinde ein gelbes Lipochrom, so entsteht grün. Werden die Kästchenzellen durch Walzen oder Hämmern zerstört, so verschwindet die blaue oder grüne Farbe. Das Melanin ist in den grünen und blauen Federn mehr oder weniger auf die Unterseite beschränkt und bildet den dunklen Hintergrund. Die blaue Farbe halte ich für die phyletisch ältere, aus der durch Hinzutritt eines gelben Rindenfarbstoffes grün wird. Diese grüne Farbe ist eine Anpassung an das Laub und tritt daher besonders bei den schutzbedürftigen Weibchen vieler Papageien, Bienenfresser (*Merops*) und Córebiden auf. Viele kleine Papageiarten haben die grüne Schutzfarbe, während die großen Aras, die sich selbst verteidigen können, das ursprüngliche Blau bewahrt haben.

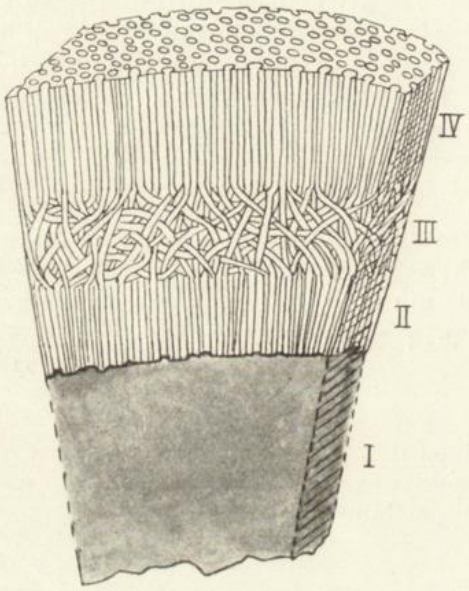


Fig. **250**. Schema der Wand einer Kästchenzelle aus dem Ramus einer grünen oder blauen Feder nach KNIESCHE.

Die Schiller- und Metallfarben (Pfau, Spiegel der Enten) werden durch Interferenz dünner Hornschichten hervorgerufen. In der Rindenschicht liegen Plättchen verschiedener Krümmung und darunter braunes Pigment. Die ganz weißen Halsfedern der Ringeltaube zeigen einen rötlichen oder grünlichen Schimmer infolge zarter Rillen auf den Radien.

Farbenwechsel und Mauser. Eine der merkwürdigsten Erscheinungen des Gefieders der Vögel ist die verschiedene Färbung der

Altersstadien. Aehnliche Gegensätze kommen höchstens bei Insekten infolge ihrer Metamorphose und bei Tieren mit Generationswechsel vor. Diese Umfärbung der Vögel kann auf dreierlei Weise erfolgen: in den allermeisten Fällen durch Mauser, vereinzelt durch Abnutzung und in einem Falle (*Ardea bubulcus*) auf einem noch nicht bekannten Wege. Um den letzteren vorwegzunehmen, so erhält der rein weiße Kuhreiher im Sommer auf Kopf, Hals und Rücken einen rostbräunlichen Anflug, der bis zur Mauser im Spätsommer bleibt. Die Ursache kann wohl nur darin bestehen, daß das schon vorhandene Pigment auf irgendeine Weise sichtbar wird, vielleicht durch Abstoßung der oberflächlichsten Hornschichten nach Art der Puderfedern der Taube. Bei der Umfärbung durch Abnutzung werden gewisse Teile der Federn abgerieben oder abgestoßen. Bei manchen europäischen Finken (*Fringilla coelebs, Loxia cannabina*) hat das Männchen an der Brust rote Rami und graue Cirri. Bei der Jungfeder tritt das Rot gegen das Grau ziemlich zurück, nach einigen Monaten aber sind die Cirri abgerieben und das Rot fällt sehr ins Auge. Die schwarzen Kopffedern von *Emberiza schoeniclus* haben eine weiße Spitze, die zum Frühjahr verloren geht. Aehnliche Fälle sind in größerer Anzahl bekannt. Die Hauptquelle der Umfärbung ist die Mauser, d. h. die periodische Abstoßung der alten Federn und die Bildung von neuen, die sehr häufig anders gefärbt sind. Diese Neubildung erfolgt meist in dem Follikel der alten Feder, indem die Cutispapille sich vergrößert und das Epithel zu wuchern beginnt. Bei den meisten Vögeln haben wir nacheinander 1) ein Nestlingskleid aus Dunen; 2) ein Jugendkleid; 3) ein Alterskleid, das jährlich ein- oder zweimal gewechselt wird. Die Jugendfedern sind lockerer gebaut und die Cirri stehen weiter auseinander als bei den Altersfedern. Danach können wir unterscheiden eine Jugendmauser, d. h. den Uebergang in das Alterskleid, und die Altersmauserungen. Bei der Jugendmauser braucht nicht eine Umfärbung einzutreten. Sie umfaßt meist nur das Kleingefieder, aber nicht die Schwingen und den Schwanz. Eine Jugendmauser des ganzen Gefieders wird bei *Sturnus, Passer, Alauda*, manchen Tauben und Hühnern beobachtet.

Die **Altersmauser** spielt sich an den deutschen Vögeln in 4 Hauptformen ab.

a) Die meisten Vögel haben eine vollständige Spätsommermauser. Sie werfen etwa Ende Juli und August, also nach dem Brüten, im Laufe einiger Wochen alle Federn ab und bekommen dafür neue, so daß sie für den Zug gut ausgerüstet sind. So z. B. Sperling, Krähen, Finken, Raubvögel, Eulen, Kormoran, Schwäne, Gänse, Schnepfen, Reiher, Hohltaube, Spechte, Auer- und Haselhuhn.

b) Einige Vögel, die wohl hauptsächlich südlichen Ursprungs sind, haben nur eine vollständige Frühjahrsmauser (März). So Schwalben, Pirol, Kuckuck, *Caprimulgus, Coracias garrula*. — Bei einigen Vögeln wird der Prozeß vollkommener durch Einschiebung einer zweiten Mauser.

c) Eine vollständige Sommermauser und eine Mauserung des Kleingefieders im Frühling finden wir bei *Podiceps*, Möven, Hühnern, *Motacilla, Anthus*, vielen Regenpfeifern und Strandläufern.

d) Das Umgekehrte, eine vollständige Frühjahrsmauser und eine unvollständige Sommermauser kommt nur bei *Merops apiaster* vor, der sicherlich südlichen Ursprungs ist. Auch bei *Caprimulgus* zeigt sich eine unbedeutende Sommermauser.

Bei einigen Vögeln verhalten sich die Geschlechter verschieden: das Weibchen mit einer Mauser steht noch auf der ursprünglichen Stufe, während das vorgeschrittene Männchen zwei Mausern durchmacht. Am bekanntesten ist diese Erscheinung von solchen Enten, bei denen nur das Männchen ein Prachtkleid hat (*Anas boschas, Lampronessa sponsa* u. a.). Das Weibchen wirft alle Federn im Spätsommer nach der Brut ab und wird dabei vorübergehend flugunfähig. Das Männchen macht im Frühsommer eine vollständige Mauser durch und nimmt dabei ein unscheinbares Schutzkleid an, weil alle Schwungfedern wie bei den meisten Wasservögeln auf einmal abgeworfen werden, so daß der Erpel mehrere Wochen flugunfähig ist. Diese Mauser entspricht derjenigen der Weibchen, tritt aber verfrüht auf, nämlich zu Anfang der Brutzeit, weil das Männchen der Gattin dann Gesellschaft leistet, während es später hinter anderen Weibchen her ist. Dazu kommt dann im Herbst eine unvollständige Mauser, nämlich aller Federn außer den Schwingen, durch welche das Prachtkleid angelegt wird. Kastrierte Erpel und erpelfedrige Weibchen verhalten sich wie die normalen Geschlechter. Auch bei Feuerwebern (*Pyromelana*), Wittwen (*Vidua*) und Türkisvögeln (*Cyanerpes*) hat das Männchen eine doppelte Mauser, indem das Prachtkleid nur zur Brutzeit getragen wird.

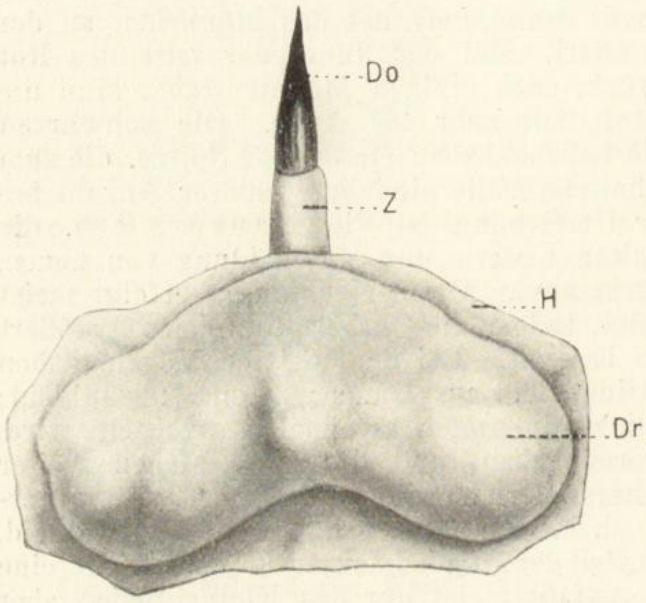


Fig. 251. Bürzeldrüse vom Auerhahn nach SCHUMACHER. *Do* Federdocht, *Dr* die beiden verschmolzenen Drüsen, *H* Haut, *Z* Zitze der Drüsen.

Aus dem Gesagten geht die Abhängigkeit der Hauptmauser vom Klima und von der Zugzeit deutlich hervor: sie fällt bei der großen Menge unserer heimischen Vögel in den August, also in die wärmste Jahreszeit und vor den Zug; bei den Südformen, die nur für kurze Zeit zum Brüten zu uns kommen, in den März vor den Beginn des Zuges. Bei vielen tropischen Vogelarten ist die Mauserung nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden, sondern kann in jedem Monat eintreten. Auf der südlichen Halbkugel findet sie vornehmlich im Dezember, also in der wärmsten Jahreszeit, statt. Ein Pinguin von dort, *Spheniscus demersus*, mauserte im Berliner Zoologischen Garten zuerst in diesem Monat, dann aber paßte er sich dem deutschen Klima an und mauserte im Hochsommer.

Endlich sei noch der Altersumfärbung der Männchen von *Tschitrea* gedacht, die etwa im dritten Jahr eintritt und das braune Gefieder weiß färbt. Sie beruht wohl auf einer Altersschwächung des Federbalges, entspricht also dem Weißwerden der Säugerhaare, indem die Fähigkeit zur Pigmentbildung verloren geht. Bekanntlich bekommen auch solche Vögel (Hühner, Enten u. a.), deren Haut verletzt wurde, zuweilen an solchen Stellen weiße Federn, was natürlich nicht zu verwechseln ist mit der erblichen Weißscheckung.

Von **Hautdrüsen** kommen bei Vögeln nur die Bürzeldrüse und Ohrkanaldrüsen vor, welche beide den Charakter von Talgdrüsen haben. Ihr Sekret besteht also aus zerfallenen abgestoßenen Zellen.

Die Bürzeldrüse, Glandula uropygii. liegt über den letzten Schwanzwirbeln zwischen den Spulen der Steuerfedern, als ein paariges Organ. Beide Lappen sind oft vorn zusammengewachsen, bleiben aber innerlich durch ein dünnes Septum (**252**) gesondert und münden auf einer gemeinsamen Hautwarze mit zwei oder mehr Oeffnungen aus (bei *Upupa* und *Caprimulgus* nur mit einer Oeffnung), die manchmal (**251**) von einem Kranz kleiner Federchen umstellt sind, die wie ein Pinsel das abfließende Sekret festhalten. Da dieses zum Einölen des Gefieders als Schutz gegen Nässe dient, so ist die Drüse am größten bei Schwimmvögeln. Enten haben jederseits vier, Pelikane sechs Oeffnungen. Der gerade oder verzweigte Ausführgang erweitert sich zu einem großen Sammelbecken (**252**), von dem die Drüsenröhren radiär ausstrahlen und einen dicken schwammigen Mantel bilden. In demselben lassen sich bei vielen Arten Hauptröhren und sekundäre Röhren unter-

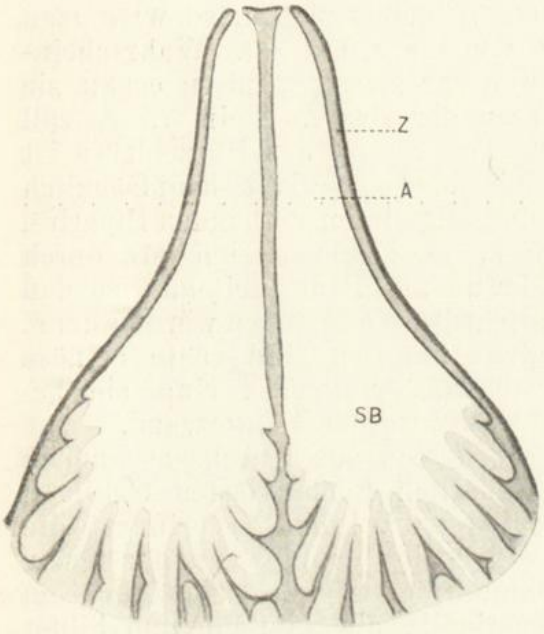


Fig. 252.

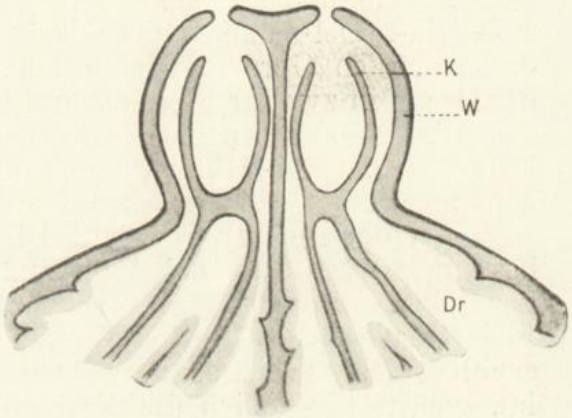


Fig. 253.

Fig. 252. Bürzelzitze von *Cypselus apus* im Längsschnitt nach Schumacher. *Z* Zitze, *A* Ausführgang, *SB* Sammelbecken.

Fig. 253. Bürzelwarze von *Cinclus aquaticus* im Schnitt. *K* Klappen, *Dr* Drüse, *W* Wand der Drüse. Nach Schumacher.

scheiden. Bei *Plectrophanes nivalis* (Schneesperling) und Haubenlerche finden sich statt jenes Septums dünne von Epithel überzogene Bindegewebsbündel in dem Hohlraum, und bei *Passer domesticus* sind beide Hohlräume zu einem verschmolzen. Im Bindegewebe zwischen den Röhren kommen zuweilen Herbstsche Tastkörper vor. Das Epithel der Röhren besteht aus einer niedrigen Matrixschicht, deren Zellen sich amitotisch teilen und in mehreren Schichten gegen das Lumen der Röhre rücken, wobei sie sich mit öligen Tropfen füllen und platzen. Zuweilen bilden die Septen unter der Oeffnung Klappen (*Passer, Cinclus,* **253**), durch welche das Sekret aufgespeichert wird. In der Zitze finden sich Ring- und Längsmuskeln zum Herauspressen des Sekrets. Die bindegewebige Hülle der Drüse enthält viele elastische Fasern, ferner Nerven und Blutgefäße.

Die Entwicklung der Bürzeldrüse erfolgt durch zwei Hauteinstülpungen (beim Hühnchen am 10. Tage), welche den Hohlraum der Drüse liefern. Von den Wänden sprossen dann große unregelmäßige Knospen, welche sich mit sekundären Knospen bedecken. Indem Hohlräume in den Knospen auftreten, gehen aus ihnen die Röhrchen hervor.

Die Bürzeldrüse fehlt bei Ratiten, Trappen, *Argusianus*, manchen Tauben (*Didunculus*, *Goura*, Pfauentaube), einigen Papageien und *Podargus*. Bei den drei letztgenannten bieten vielleicht die Puderdunen dafür einen Ersatz. Bei *Caprimulgus* sind beide Lappen zu einem sehr kleinen Organ mit einer Oeffnung verschmolzen. Werden Hühnern, Tauben, Staren oder Enten die Drüsen weggenommen, so scheinen sie nicht darunter zu leiden und zeigen auch in ihrem Gefieder nichts Abnormes; auch die Mauser wird nicht dadurch beeinflußt. Man hat daraus geschlossen, daß die Bürzeldrüse trotz ihrer Größe ein nutzloses Organ ist, aber wenn man sieht, mit welcher Sorgfalt die Vögel alle Federn durch den eingeölten Schnabel ziehen, so wird man nicht bezweifeln, daß die Bürzeldrüse von Bedeutung ist. Wahrscheinlich bewahrt sie die Federn nicht nur vor Nässe, sondern erhält sie auch geschmeidig, analog den Talgdrüsen der Haare. Beim *Hocco* soll die Drüse ein giftiges Sekret liefern. Das Sekret der Bürzeldrüse ist in chemischer Hinsicht sehr kompliziert. Es enthält hauptsächlich Oktadecylalkohol und etwas Glyzerin und mit diesen verbunden Stearin-, Palmitin-, Oel- und andere Talgsäuren, es zeichnet sich oft durch einen starken Geruch, namentlich während der Brunstzeit aus, so daß das Organ in zweiter Linie als eine Geruchsdrüse angesehen werden kann.

Die im Ohrkanal vorkommenden Drüsen sind echte acinöse Talgdrüsen. Bei Hühnervögeln (Truthenne, Auerhahn), sind sie besonders groß und zahlreich auf einer Hautfalte der Hinterwand.

Phylogenie der Federn. Die Federn sind aus Eidechsenschuppen hervorgegangen und dabei zu außerordentlich komplizierten Gebilden geworden. Nur auf sehr frühen Stadien (**238**, 1 und 2) erinnert die Federanlage noch an eine Schuppe, namentlich dann, wenn der Querschnitt nicht rund, sondern oval (Pinguin) oder plattoval (*Dromaeus*) ist. Später senkt sich die Federanlage tief in die Haut ein und bildet unter der Federscheide, welche der Hornschicht der Schuppe entspricht und die Anlage allseitig umhüllt, durch innere Verhornungen die Hauptfeder, die Afterfeder und die Spule, drei Bildungen, welche der Schuppe nicht eigen sind und auf denen der Fortschritt beruht. Die Hauptfeder geht aus der dorsalen Schuppenwand hervor, die Afterfeder aus der ventralen. Die Spaltung dieser beiden zu selbständigen Gebilden, die nur an der Spule im Zusammenhang bleiben, ist ein weiteres Novum. Da die Unterfläche der Schindelschuppen immer viel kleiner ist als die Oberfläche, so muß die Afterfeder von Anfang an kleiner gewesen sein. Der gleichgroße Zustand bei *Dromaeus* und *Casuarius* ist also als eine sekundäre Veränderung anzusehen. Die Mauserung unterscheidet sich prinzipiell nicht von der Häutung der Eidechsenschuppen: in beiden Fällen wirft die neue Hornmasse die alte ab. Die Anordnung in Reihen (**248**) erinnert an diejenige der Schuppen, und es ist anzunehmen, daß bei genauerer Untersuchung sich noch eine Andeutung einer ursprünglichen Metamerie wie bei den Schuppen feststellen läßt. Aus dem Gesagten geht hervor, daß man den Schaft und die Seitenäste einer Feder nicht auf den Kiel oder andere Strukturen der Schuppe zurückführen kann, da es innere Neubildungen sind.

Es liegt kein Grund vor, die alte Auffassung umzustoßen, daß die Federn zuerst als Wärmeschutz aufgetreten sind in Gestalt der pinselförmigen Dunen (**240** *a*, *d*), aus denen dann die federförmigen wurden durch Ausbildung eines Hauptschaftes (*b*, *c*). In demselben Maße, in dem die Tiere eigenwarm wurden, mußten sie eine Einrichtung erwerben, welche den Körper mit einer warmen Luftschicht umhüllte. Es ist auch begreiflich, daß sich schon bei der Dune Cirri an den Rami entwickelten, zuweilen sogar mit Knoten und Wimpern, um zu verhindern, daß die Rami sich bei Nässe eng aneinanderlegten. Nur wenn sie gespreizt stehen und eine watteartige Schicht bilden, können sie die körperwarme Luft zwischen sich festhalten. Darin besteht der Vorteil der federförmigen Anordnung gegenüber der pinselförmigen. Auf einem späteren phyletischen Stadium blieb ein Teil der Federn auf dieser weichen primitiven Stufe stehen und wurde zu den Flaumfedern (**242** H). Ein anderer Teil wurde an bestimmten Körperstellen, den Pterylen, größer und fester und entwickelte sich zu den Konturfedern, um das Abfließen der warmen Luft bei Bewegungen zu verhindern, und den Körper gegen mechanische Verletzungen zu schützen. Wir dürfen annehmen, daß sie dabei zuerst noch mehr oder weniger zerschlitzt waren, etwa wie noch jetzt bei *Apteryx* (**242** B), und erst allmählich durch Ausbildung der Cirri zu übergreifenden Fasern und ihrer Knoten zu Häkchen zu einer geschlossenen Fahne wurden. Diese erreichte ihren höchsten Grad an den Schwingen der Vorderextremität und den Steuerfedern des Schwanzes, wodurch die Feder zum Flugorgan wurde. Wärmeschutz, Körperschutz und Flug sind die drei Funktionen, denen sich die Feder im Laufe der Stammesgeschichte angepaßt hat. Nach Analogie mit anderen Flugtieren wird man annehmen dürfen, daß die Flügel zuerst als Fallschirme bei arbikoler Lebensweise dienten. Indem die Tiere von Ast zu Ast sprangen und ihre Arme dabei ausspreizten, entwickelte sich eine Flughaut zwischen Körper und Arm, die sich mit Federn bedeckte. Diese Haut mag ursprünglich größer gewesen sein als sie jetzt ist und sich in demselben Maße verkürzt haben, als die Schwingen sich vergrößerten. Die hier vertretene Auffassung der Phylogenie der Feder steht in voller Harmonie mit ihrer Ontogenie: Dune, Jugendkleid mit verhältnismäßig einfachen Konturfedern und mit Flaumfedern, Alterskleid. Es liegt kein Grund vor sie aufzugeben, weil Knoten oder Wimpern schon bei den Dunen auftreten können, denn diese sind nicht Zeichen einer früheren Fahnenbildung, sondern Sperreinrichtungen zum Auseinanderhalten der Teile. Progressive und regressive Veränderungen (Borsten, Fadenfedern etc.) haben dann weiter den unendlichen Reichtum an Größen, Formen, Strukturen und Farben erzeugt, der uns jetzt an diesem wunderbaren Organ überrascht.

Säuger.

Die Haut der Säuger weist viele charakteristische Merkmale auf, was für den monophyletischen Ursprung dieser Klasse spricht. Im Gegensatz zu den übrigen Amnioten ist die Haut ausgezeichnet durch die Anordnung des Pigments hauptsächlich in den tiefen Zellen des Stratum mucosum, während das Corium nur sehr wenig Farbstoff enthält; durch die falzartig ineinandergreifenden Leisten der Ober- und Unterhaut, durch die Haare, durch verschiedenartige Hautdrüsen, von denen drei Sorten (Talg-, Schweiß-, Milchdrüsen) fast bei allen Arten

vorkommen; durch ein ziemlich einheitliches Corium, das nicht mehr in eine obere lockere und untere straffe lamellöse Schicht zerfällt; durch Umwandlung der Krallen bei manchen Arten in Nägel und Hufe; durch eine häufig sehr dicke Fettschicht im subkutanen Bindegewebe; durch zuweilen vorkommende quergestreifte Hautmuskeln; durch Ohrmuscheln und Fußballen; endlich durch gelegentliche Ausbildung von Schuppen, Hautknochen und Geweihen. Von allen diesen Merkmalen sind die Haare weitaus am eigenartigsten. Wie den Vogel an den Federn, so erkennt man die Säugetiere an den Haaren, die auch in erster Linie Träger der Körperfärbung sind. Aber selbst wenn die Haare fehlen, wie bei manchen Walen, genügt ein Blick auf einen Hautschnitt, um die Zugehörigkeit zu den Säugern zu erweisen.

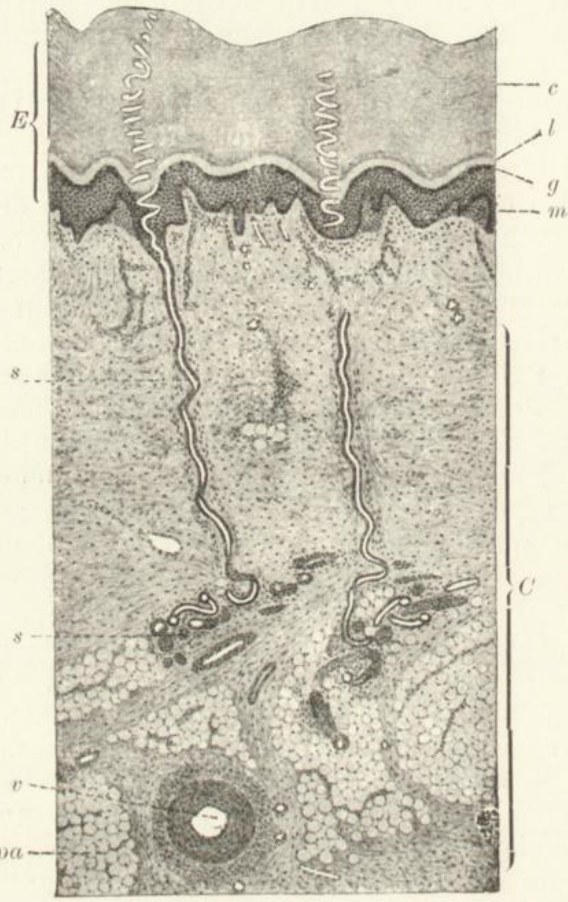


Fig. 254. Senkrechter Schnitt durch die Fußsohle des Menschen nach Stöhr. *c* Stratum corneum, *C* Corium, *E* Epidermis, *g* Stratum granulosum, *l* Stratum lucidum, *m* Stratum mucosum, *pa* Panniculus adiposus, *s* Schweißdrüsen.

An der **Epidermis** kann man folgende Zonen von innen nach außen unterscheiden (**254**, **255**): zuerst die Matrixschicht von zylindrischen oder halbrunden Zellen, welche durch Teilung die übrigen hervorgehen lassen; dann das Stratum Malpighii, mucosum s. germinativum mit rundlichen oder polygonalen Zellen, welche durch viele Plasmabrücken verbunden sind (Stachel- oder Riffzellen). Die tieferen enthalten an den gefärbten Hautstellen Melaninkörner in den Zellen. Außerdem kommen zwischen ihnen dunkle Chromatophoren vor, deren Ausläufer sich in den Interzellularspalten ausbreiten. Das nun folgende Stratum granulosum besteht aus wenigen Lagen von flachen Zellen, welche kleinste Körnchen von Keratohyalin enthalten, die aus dem Plasma hervorgehen. Das sich anschließende Stratum lucidum erscheint sehr hell, da die Körnchen sich zu fettartigem Eleidin verflüssigt haben. Je dicker die Epidermis ist, desto besser pflegt diese Schicht ausgebildet zu sein. Indem die Zellen schrumpfen, das Eleidin in feste Hornmasse verwandeln und die Plasmabrücken verlieren, geht aus ihnen das Stratum corneum hervor. Die Zellen desselben greifen mit zackigen Rändern ineinander, und da sie an der Oberfläche nicht von einem Oberhäutchen zusammengehalten werden, so werden sie beständig einzeln abgeworfen. Die Dicke der Hornschicht ist an den behaarten Stellen meist nur gering, während sie an den Innenflächen von Hand (palma) und Fuß (planta) bzw. an den Sohlen

der Tiere das Drei- bis Mehrfache der lebenden Zellschicht erreichen kann und dabei eine fibrilläre Struktur der Hornsubstanz zeigt. Ein Kern ist nicht mehr vorhanden, aber seine frühere Lage ist oft noch an einem hellen Hohlraum zu erkennen. Die Schwärzung der Hornzellen bei längerem Liegen in Osmium beruht nicht auf Fett, sondern auf Niederschlägen des Metalls. An den meisten Hautregionen des Menschen verhornt nur die Zellmembran, während der Inhalt aus Eleidin ohne Kern bestehen bleibt. Diese Verhältnisse beweisen, daß die Verhornung keine einfache Austrocknung, sondern ein chemischer Prozeß ist, der daher auch bei Wassersäugern und in der Mundhöhle (Barten, Gaumenleisten, Zungenpapillen) sich abspielt. Bei den Walen ist aber die Verhornung weniger intensiv und die Kerne bleiben dauernd erhalten. Nicht selten findet die Verhornung periodisch statt und in der Zwischenzeit fehlen dann das Stratum granulosum und lucidum.

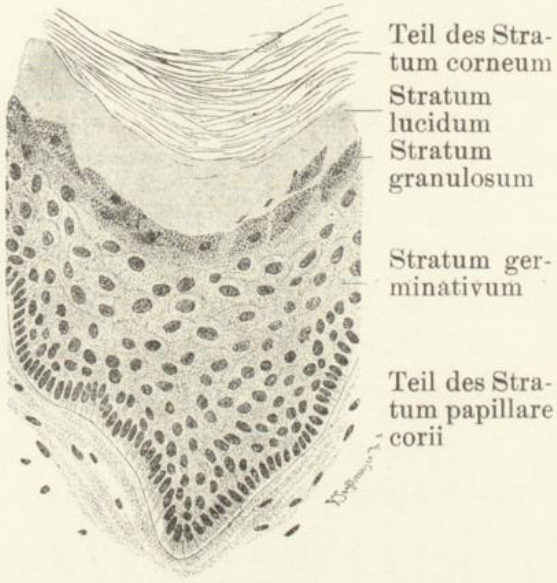


Fig. 255. Ein kleines Stück aus 254 bei stärkerer Vergrößerung. Das Stratum corneum ist nur zum Teil eingezeichnet. Nach Stöhr.

Die Hornhaut ist in vielen Fällen auf ihrer Oberfläche ganz glatt (**257**). Bei manchen Säugern bildet sie flache Leisten (**256**), die durch Furchen getrennt sind, namentlich an den Gelenken, wodurch charakteristische Linien entstehen, z. B. auf dem Handrücken. Bei allen Prosimiern und Primaten sind die Hautleisten auf der Innenfläche von Hand und Fuß sehr ausgeprägt, und da sie individuelle Besonderheiten erkennen lassen, werden sie in der Kriminalistik verwandt, um durch Fingerabdrücke Verbrecher wiederzuerkennen (**273**). Zu jeder Hornhautleiste gehört eine große und kleine Epidermispapille, die sich aber auf Flachschnitten ebenfalls als Leisten erweisen. Da in den größeren die Schweißdrüsen ausmünden, werden sie als Drüsenleisten bezeichnet und von den kleineren Falten unterschieden. Aehnliche Hautleisten finden sich auf den Fingern und Fußballen mancher Beuteltiere und Nager. Drüsenleisten und Falten stehen durch sekundäre Leisten in Verbindung.

Die Epidermispapillen bzw. Leisten sind immer sehr lang an den mechanisch beanspruchten Hautstellen, an denen auch das Stratum corneum sehr dick zu sein pflegt: Innenfläche von Hand und Fuß, Sohlenballen, Glans penis, Rüssel und Schnauze; besonders lang werden sie in der Haut der Dickhäuter (**256**) und unter dem Horn der Nashörner. Auch die Haut der Sirenen (**257**) und Wale ist durch sehr lange Papillen ausgezeichnet, in deren Achse die tieferen Zellen eine fibrilläre Struktur annehmen und senkrecht zur Oberfläche stehen. Die Epidermispapillen der Säuger haben einen doppelten Zweck. Erstens bewirken sie eine sehr feste Verbindung zwischen Ober- und Unterhaut, so daß die erstere nicht leicht abgerissen werden kann; zweitens vergrößern sie die innere Oberfläche der Epidermis und erleichtern damit

ihre Ernährung, denn zwischen ihnen liegen die Kapillaren der Blutgefäße. Die eben besprochenen Leisten des Stratum corneum erhöhen hingegen das Tastvermögen, indem sie die zwischen den Gefäßschlingen befindlichen Tastkörperchen weit nach außen vorschieben. Man bezeichnet sie daher als Tastlinien.

Die Epidermis wird beim Embryo zuerst einschichtig angelegt und wird dann mehrschichtig. Die oberen Zellen werden während des uterinen Lebens abgeworfen, und zwar meist einzeln, und bilden mit dem Sekret von Hautdrüsen eine weiße fettige Masse (Vernix caseosa). Zuweilen findet auch eine Art Häutung statt, indem die Zellen zusammenhängend abgeworfen werden (falsches Amnion, Epitrichium). Bei *Bradypus* und *Myrmecophaga* erhält sich die abgestoßene Haut bis zur Geburt, bei Schweinen, Pferden u. a. wird sie vor der Geburt in Fetzen abgestoßen.

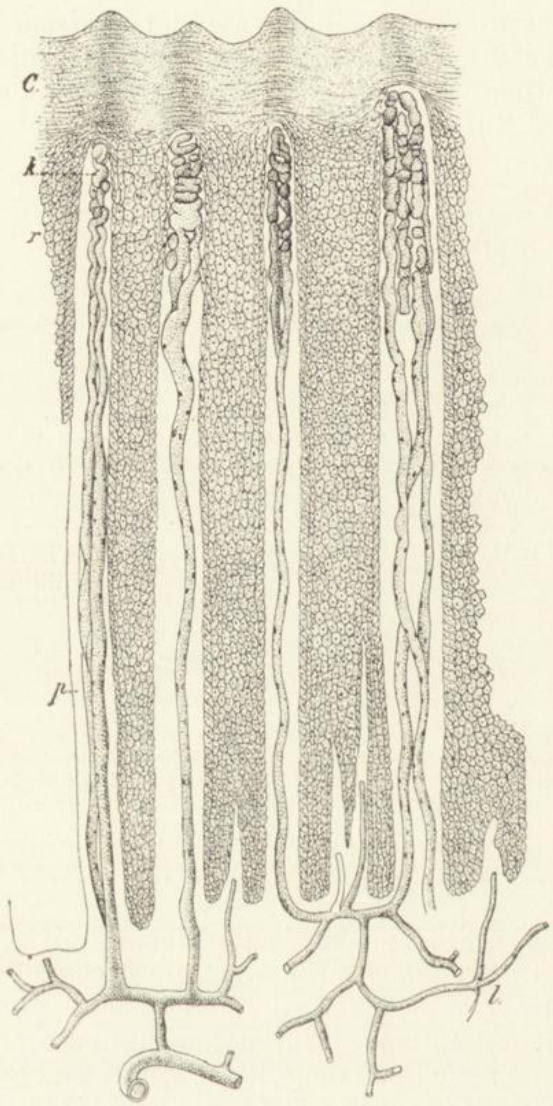


Fig. 256. Schnitt durch die Oberlippe von *Hippopotamus* nach Weber. *c* Stratum corneum, *r* Rete Malpighii (mucosum), *l* Lederhaut, welche die nicht eingezeichneten Papillen *p* bildet, in denen die Gefäßschlingen *k* liegen.

Das **Corium** (254) zerfällt in eine äußere Pars papillaris zwischen den Papillen mit feinen dicht zusammenliegenden Bindegewebsbündeln, mit Kapillaren, Tastkörperchen und Nerven, deren Fasern unter Verlust der Myelinscheide bis in das Stratum mucosum eindringen, nnd in eine innere Pars reticularis, deren dickere Bündel netzartig angeordnet sind und die Knäuel der Schweißdrüsen umschließen. Das Corium wird von vielen elastischen Fasern in Form eines Netzwerks durchzogen. Die Länge der Coriumpapillen richtet sich natürlich nach derjenigen der Epidermispapillen. Chromatophoren sind im Corium meist nur spärlich, bei Primaten Cetaceen u. a. aber oft sehr reichlich vorhanden. Durch Coriumpigment werden auch die sog. blauen Geburtsflecke (Mongolenflecke) in der Kreuz- und Gesäßgegend hervorgerufen, welche bei der weißen Rasse ab und zu beobachtet werden, aber viel häufiger bei dunklen Rassen sind. Es fehlen sichere Beweise dafür, daß die Pigmentzellen in das Stratum mucosum einwandern, was bei niederen Wirbeltieren oft beobachtet worden ist. Es scheint, daß die verästelten Pigmentzellen der Epidermis ektodermalen Ursprungs sind. Sie treten meist nur vereinzelt auf. Die Haupt-

*) Abgebildet bei Schumacher in Hauke-o. Lubosch I, 464.

masse des Hautpigments liegt in den unteren Zellen der Schleimschicht und wird von diesen gebildet. Derartige Pigmente finden sich mit Vorliebe an unbehaarten oder wenig behaarten Körperstellen (Brustwarzen, Schnauze; Haut der Wale). Das Corium geht ganz allmählich in das lockere subkutane Bindegewebe über, dessen Lücken von Fettzellen erfüllt sind. Diese sind häufig so massenhaft entwickelt, daß sie einen besonderen Fettkörper, Panniculus adiposus, hervorrufen; so in der Speckschicht der Schweine und Wale, im Buckel der Kamele und des Zebus, in den Analwülsten der Fettsteißschafe und mancher Hottentottinnen. Bei den Walen durchsetzen die Fettzellen auch die Pars

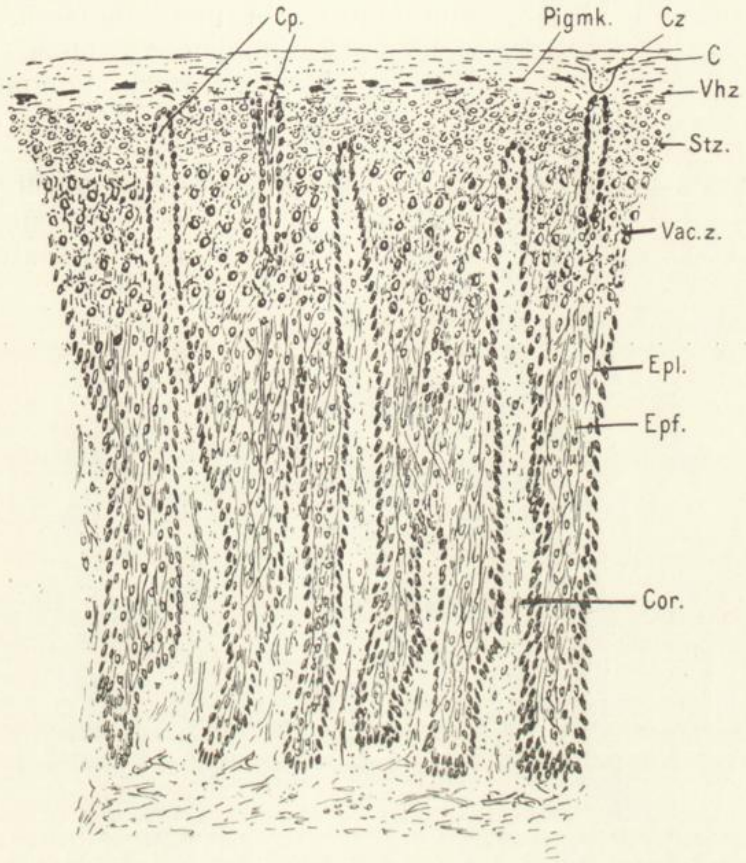


Fig. 257. Querschnitt durch die Haut eines erwachsenen *Halicore dugong* nach Dosch, 38:1. *C* Stratum corneum, *Cor* Corium, *Cp* Coriumpapillen, *Cz* Coriumzapfen (Rest eines Haars), *Epl* Epidermisleiste, *Epf* Epidermisfasern, *Pigmk* Pigmentkörner, *Stz* Stachelzellen, *Vac.z* Zellen mit vakuolisiertem Kern, *Vhz* Verhornte Zellen.

reticularis, so daß man bei ihnen eigentlich nur die Oberhaut und die Speckschicht unterscheiden kann. Bei *Balaenoptera borealis* ist erstere 1,5 mm, letztere 5—10 cm dick.

Außer Haaren, Schuppen, Krallen, Nägeln und Hufen kommen bei Säugern gewisse stark verhornte Hautstellen vor, unter denen die **Sohlenballen** am verbreitetsten sind. Diese sind elastische Kissen mit dicker, von vielen Schweißdrüsen durchsetzter Hornschicht, welche ursprünglich auftreten als zwei proximale unter dem Carpus (Tarsus), als vier mediale hinter den vier Spalten zwischen den fünf Fingern (Zehen) und als fünf terminale unter den Endphalangen (**258** A). Mit der Reduktion der Zehenzahl treten Rückbildungen und Verschmelzungen dieser Ballen ein. So sind bei Hund und Schwein die proximalen

Ballen verloren gegangen und die drei medialen der Finger (Zehen) 2—5 sind zu einem dreilappigen Ballen verwachsen. Da beim Hund der Daumen nach oben gerückt ist, so ist der zugehörige Ballen ebenfalls nach hinten bis zur Handwurzel verschoben, so daß er den Boden trotz seiner Größe nicht mehr berührt (**258** B). Am Fuß fehlt dieser Ballen zugleich mit der ersten Zehe. Die sog. Kastanien der Pferde, haarlose, ovale in Form und Größe recht variable Hornflecke, welche vorn oberhalb des Carpalgelenks, hinten am Tarsalgelenk liegen, sind als Reste eines Proximalballens anzusehen, welche sich am Carpus etwas proximalwärts verschoben haben. Sie fehlen hinten bei Pferden zuweilen und immer bei Eseln und Zebras. *Equus Przewalskii,* das Wildpferd, hat sie vorn und hinten. Bei Maultieren und Mauleseln sind meist beide vorhanden, zuweilen fehlen aber die hinteren. Dazu kommt bei allen Equiden der sog. Sporn, ein kleiner ovaler Hornfleck ventral unter dem Metacarpo-(tarso-)phalangealgelenk, welcher den Zwischenballen entspricht. Bei menschlichen Embryonen sind die Ter-

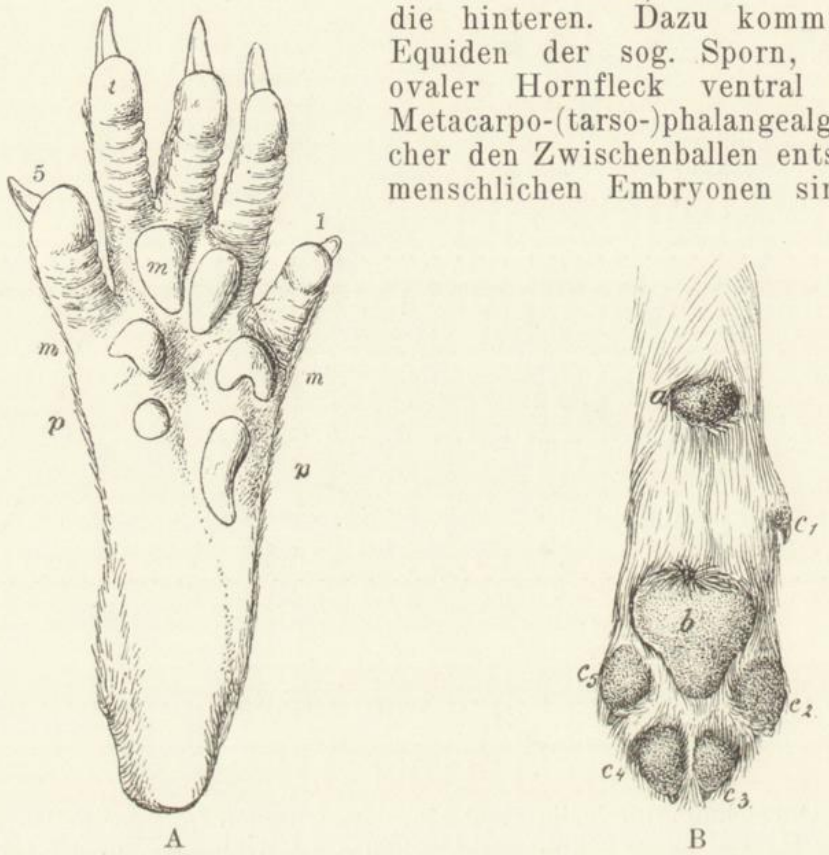


Fig. **258**. A Hinterfuß einer Ratte nach BOAS, von der Unterseite, vergrößert. *1* Daumen, *5* fünfte Zehe, *p* Proximal-, *m* Medial-, *t* Terminalballen. B Hand des Hundes, von unten, nach ELLENBERGER. *b* die vereinigten Medialballen, *a* Ballen des ersten Fingers (c_1), c_2—c_5 die Finger 2—5.

minal- und Zwischenballen an Hand (**272**) und Fuß noch deutlich zu erkennen und treten in geringem Maße auch im Alter hervor. Ebenso werden sie durch den Verlauf der Tastlinien angedeutet (**273**). Von anderen auffälligen Verhornungen der Säuger seien erwähnt: der Schnabel bei *Ornithorhynchus* und *Echidna,* die Schwielen an der Brust und am Knie der Kamele, der Penisstachel vieler Nager und das Horn von Rhinozeros. Der sog. Schwanzstachel des Löwen verdient nicht diese Bezeichnung, sondern ist nur eine sehr vergrößerte, reich mit Nerven und Blutgefäßen versehene Papille, wie sie ähnlich auch bei anderen Katzen und Rindern vorkommt. Dagegen endet der Schwanz des

Stachelschwanzkänguruhs mit einer kegelförmigen (Onychogale frenata) oder nagelförmigen (O. unguifera) Hornmasse.

Schuppen. Da die Säuger sich von den stegocephalenähnlichen Cotylosauriern ableiten, müssen sie ursprünglich beschuppt gewesen sein. Diese Schuppen haben sich noch bei über 500 Arten erhalten, wenngleich meist in rudimentärer Form, so daß sie nicht in die Augen fallen. Nur bei *Manis, Dasypus, Anomalurus* und *Castor* haben sie sich pro-

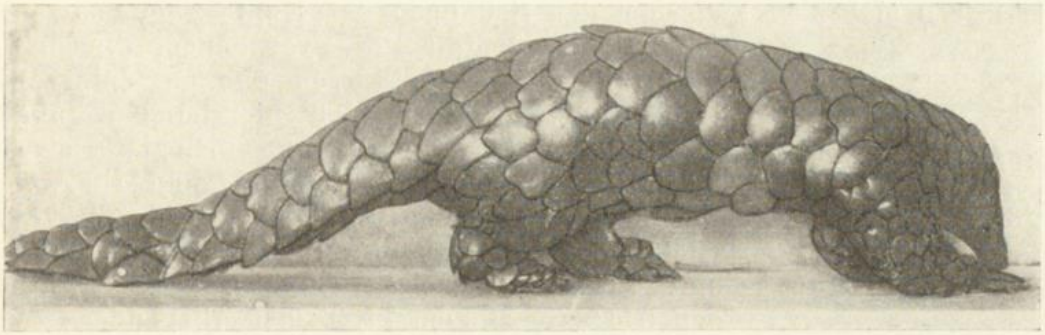


Fig. **259**. *Manis pentadactyla* L. Exemplar im Zoologischen Institut in Jena, aus Ceylon.

gressiv zu bedeutender Größe weiter entwickelt. Beim Schuppentier (**259**) sind alle Außenflächen von großen dreieckig-rundlichen oder rhombischen Schuppen bedeckt, unter deren Hinterrand bei den asiatischen Arten (nicht bei den afrikanischen) einzelne borstenartige, marklose Haare hervorragen. Die Schuppen sind so groß, daß sie nicht gut einer

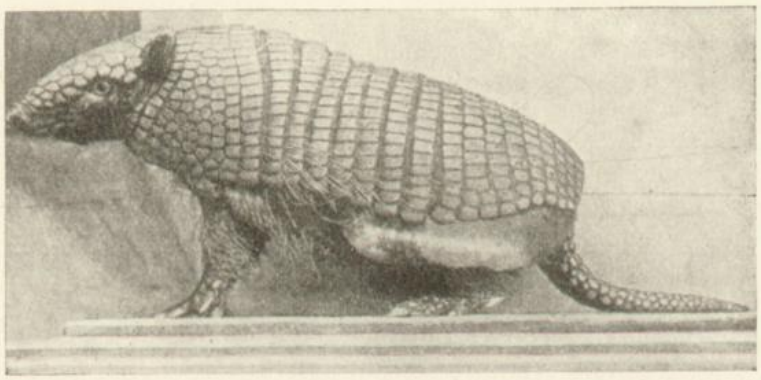
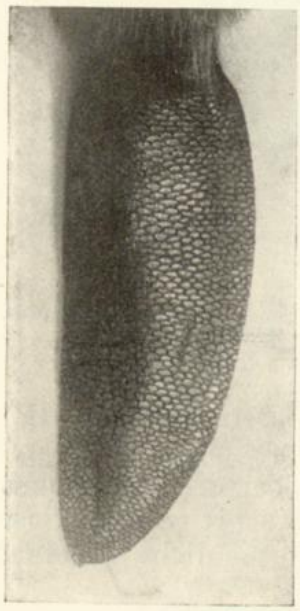


Fig. **260**. *Dasypus sexcinctus* (*villosus*) nach Brehm.

Reptilienschuppe homolog sein können, sondern wohl als Verschmelzungsprodukte anzusehen sind, obwohl ontogenetisch hiervon nichts zu bemerken ist. Sie legen sich früher an als die Haare, so daß sie auch hierdurch sich als die phyletisch älteren Bildungen dokumentieren. Bei den Gürteltieren (Dasypodiden) trägt der Körper der jungen Tiere überall Hornschuppen und darunter Cutisknochen. Später bilden sich die Schuppen und Knochen ventral zurück, während sie dorsal sich zu größeren Schuppen und Knochenplatten vereinigen, die sich in der Mitte des Rumpfes, je nach der Art, zu 3 (*Tolypeutes zonurus*), 6, 9 (*Dasypus sexcinctus* [= *villosus*], *novemcinctus*) oder 13 (*D. giganteus*) beweglichen Gürteln vereinigen (**260**). Bei jungen Tieren (**261**) und Em-

bryonen erkennt man an Furchen und auf den Schuppen stehenden Haaren, daß es sich um zusammengesetzte Bildungen handelt. Die Haare stehen zuerst neben den Schuppen und werden später zum Teil von diesen umwachsen. Jeder Halbgürtel wird (cänogenetisch) als einheitliche Erhebung angelegt und zerfällt darauf in die Schuppen. *D. sexcinctus* (**260**) behält zeitlebens viele Borsten zwischen den Gürtelringen und ebenso hat *D. setosus* hinter jeder Schuppe eine oder zwei Borsten. Beim erwachsenen *D. novemcinctus* fehlt die Panzerbehaarung fast ganz; es lassen sich aber zwischen den Schuppen des Kopfes, des Schwanzes und Gürtels überall Poren erkennen, die sich in die Hautknochen fortsetzen und auf embryonale Haare hinweisen, so daß hier eine sekundäre Rückbildung der Behaarung vorliegt. Bei den Gürteltieren sind auch die Beine und die Außenfläche der Ohren mit Schuppen bedeckt. Beim Bieber (**262**) ist der breite Ruderschwanz oben und unten dicht mit Schuppen bedeckt, hinter denen Haare stehen. Bei dem fliegenden Nager



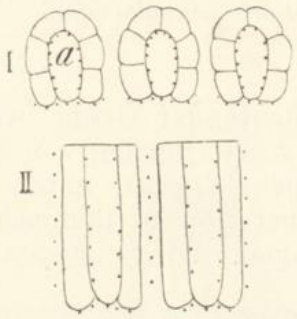


Fig. **261**. Zusammengesetzte Schuppen von *Dasypus sexcinctus juv.* nach DE MEIJERE. Oben Schulterpanzer, unten Gürtel. Die schwarzen Punkte sind Haare.
Fig. **262**. Schwanz des Bibers von oben gesehen. Haare waren auf dem photographierten ausgestopften Exemplare nicht mehr vorhanden. Orig.

Anomalurus beecrofti trägt das erste Drittel des langbehaarten Schwanzes auf der Unterseite zwei Reihen von sich überdeckenden Schuppen (**263**), die hinten in eine vorspringende Spitze auslaufen. Wenn das Tier die Bäume hinaufläuft, stützt es sich wahrscheinlich auf diese Zacken. Die Schwänze der Säuger sind überhaupt diejenigen Körperteile, auf denen sich die Schuppen am häufigsten erhalten haben, und zwar besonders bei tiefstehenden Ordnungen. So bei *Myrmecophaga jubata* trotz der dichten Behaarung, bei vielen Nagern aus den Gattungen *Cercolabes, Myogale, Mus* (**264**) u. a., ferner bei Insektivoren (*Talpa, Sorex, Macroscelides*), Beuteltieren (*Didelphys, Chironectes, Phalanger* u. a.) und Halbaffen. Auch die Füße, namentlich die Sohlen, sind bei niederen Ordnungen gar nicht selten mit kleinen Schuppen bedeckt. An der Schnauze werden sie bei einigen Beuteltieren, Insektenfressern und Carnivoren angetroffen. Auch einige Zahnwale zeigen noch Reste eines Hautpanzers, indem bei der indischen *Neomeris phocaenoides* längs der Rückenmediane viele Plattenreihen sitzen und ähnliche Schuppen den radialen Rand der Vorderflossen bedecken, was auch bei *Phocaena spinipinnis* und *communis* an dem Vorderrand der Rückenfinne in schwächerer Ausbildung beobachtet wird. Daß wir es hier mit altererbten Bildungen, nicht mit neuerworbenen Anpassungen zu tun haben,

geht aus ihrer weiten Verbreitung besonders bei primitiven Ordnungen und bei ganz verschiedener Lebensweise hervor. Auch daraus, daß nahverwandte Arten trotz gleicher Lebensweise sie besitzen oder nicht. So hat die baumbewohnende *Myrmecophaga tamandua* Schuppen am Schwanz, während die ebenso lebende *M. didactyla* ihrer entbehrt; *Tarsius fuscomanus* mit Schwanzschuppen, *T. spectrum* ohne sie. Auch die

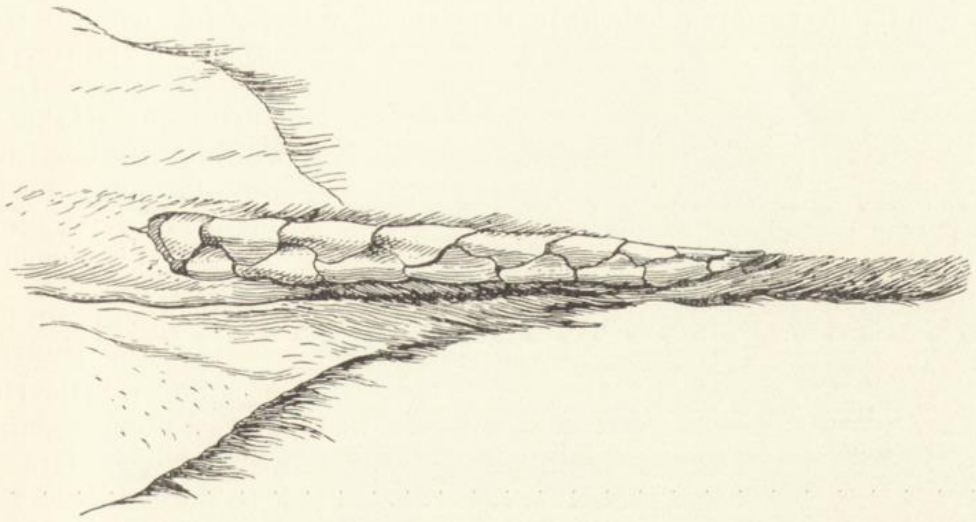


Fig. 263. Unterseite der Schwanzwurzel von *Anomalurus beecrofti* nach Weber.

Schüppchen an den rudimentären Schwänzen des Maulwurfs und Igels wird man kaum anders deuten können. Daß Schuppen sich besonders am Schwanze erhalten haben, wird verständlich, weil sie die Greiffunktion unterstützen. Ihre starke Ausbildung bei *Manis* und Gürteltieren mag mit der grabenden Lebensweise zusammenhängen, um den Körper gegen Druck zu schützen, ebenso wie ihr Vorkommen an den Gliedmaßen grabender Tiere (Ameisenbär, Murmeltier, Maulwurf). Bei Echidnaembryonen kommen, wenn die Deutung von Römer richtig ist, noch rudimentäre Reste von Schuppen vor in Gestalt rundlicher Cutiserhebungen, die zu zwei oder mehr hinter einigen jungen Stacheln liegen (**265**). Da diese Gebilde durch ihre knopfartige Form und unregelmäßige Verteilung sich weit von Schuppen entfernen, möchte ich sie als Haarscheiben deuten, wie sie durch Pinkus im spitzen Winkel hinter den Haaren vom Menschen und verschiedenen Säugern beschrieben sind. Sie werden als Reste von Tastflecken gedeutet. Bei *Dasypus*-Embryonen tritt vorübergehend hinter jeder Schuppe ein „Knopf" auf, der wohl homolog ist jenen Bildungen von *Echidna*. Wo Schuppen in großer Anzahl angetroffen werden, stehen sie in alternierenden Reihen, wie die Schuppen der Reptilien, und überdecken sich auch häufig. Sie sind dabei fast immer bilateral symmetrisch, und wenn Haare mit ihnen zusammen vorkommen, so entspringen diese unter dem

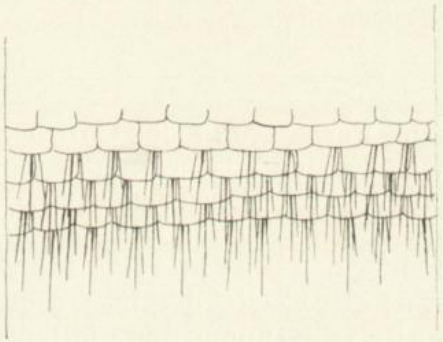


Fig. 264. Schwanzstück von *Mus musculus*, ausgebreitet nach Entfernung der Wirbelsäule, um die Schuppen mit je drei Haaren zu zeigen. Orig.

Hinterrand aus der Schuppenpapille. Die Schuppen bestehen aus einer flachen Coriumpapille und einer Epidermis, deren Stratum corneum sehr verdickt und meist pigmentiert ist. Zum Unterschiede von den Reptilien häuten sie sich nicht, sondern schilfern an der Oberfläche ab, was ja für die ganze Haut der Säuger gilt.

Aus den angegebenen Tatsachen geht hervor, daß die Säuger ursprünglich über den ganzen Körper beschuppt waren, daß sie aber dann die Schuppen verloren haben in demselben Maße, wie sich die Haare an ihrem Hinterrande entwickelten. Diese Auffassung erfährt eine weitere Stütze durch die Anordnung der letzteren. Ehe ich hierauf eingehe, sei zunächst

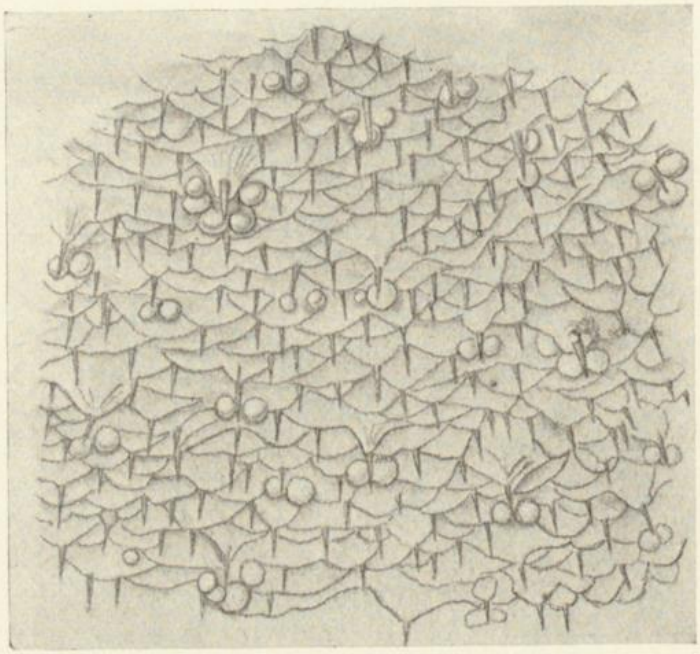


Fig. 265. Haut eines *Echidna*-Embryos mit Stacheln und rundlichen Haarscheiben (Schuppenresten?). Nach RÖMER.

die Ontogenie und der Bau der Haare

geschildert. Die Haare sind Epidermisbildungen, welche mit dem Corium nur so weit in Verbindung treten, als es zur Ernährung und zur Befestigung in der Haut nötig ist. Die erste Anlage zeigt sich in einer Wucherung der Basalschicht der Epidermis, welche als sog. Haarzapfen (**168** C) in das Corium einwächst. Unter demselben tritt eine Vermehrung der Coriumzellen ein und bildet die Anlage der Papille, welche sich später in den Zapfen einstülpt (**266**). Wir bezeichnen diese lange solide Einwucherung der Epidermis als den Haarfollikel; um ihn herum bildet sich unterhalb der Talgdrüsen eine bindegewebige Hülle, der Haarbalg. Follikel und Balg zusammen werden als Haarwurzel bezeichnet im Gegensatz zu dem aus der Haut ragenden Haarschaft. Indem der Follikel an seiner Basis die Papille umgreift, entsteht eine knopfförmige Anschwellung, die Haarzwiebel (Bulbus). Die Papille ist reich an Blutgefäßen, welche so viele Nährstoffe ausschwitzen, daß eine starke Vermehrung der umgebenden Follikelzellen eintritt. Dabei verhornen die axialen Zellen des Follikels von außen nach innen fortschreitend und erzeugen das Haar, während die umgebenden Follikelzellen unterhalb der Talgdrüsen sich in zwei Schichten, in die innere und äußere Wurzelscheide sondern. Diese Drüsen gehen etwas unterhalb der Ausmündung des Follikels aus einer Wucherung der Matrixzellen hervor (**266**). Die äußere Wurzelscheide grenzt sich mit einer durchsichtigen Basalmembran, der Glashaut (**276** *Gl*), gegen den bindegewebigen Balg ab, und diese Glashaut erfährt eine Verstärkung durch das Bindegewebe. Der Haarbalg gliedert sich in eine innere Schicht von Ringfasern und eine äußere von

Längsfasern (**276**). Zwischen den beiden Wurzelscheiden besteht ein bedeutender Unterschied. Die innere wächst, wie das Haar, von der Papille aus und verhornt sehr früh, so daß sie wie eine dünne Manschette das noch unverhornte Haar umgreift und festhält. Dabei umhüllt die innere Wurzelscheide das junge Haar zunächst allseitig (**266**, Stadium des Scheidenhaares), wird aber später von dem rascher wachsenden Haar durchbrochen, und zwar bei der einen Art unterhalb, bei der andern oberhalb der Talgdrüsen. Die innere Scheide ist anzusehen als die äußerste Schicht des Haares, welche durchstoßen wird, wie die Federscheide von der eigentlichen Feder (vgl. **238** bei 4). Sie ist nicht das Stratum corneum der äußeren Wurzelscheide. Diese ist eine Fort-

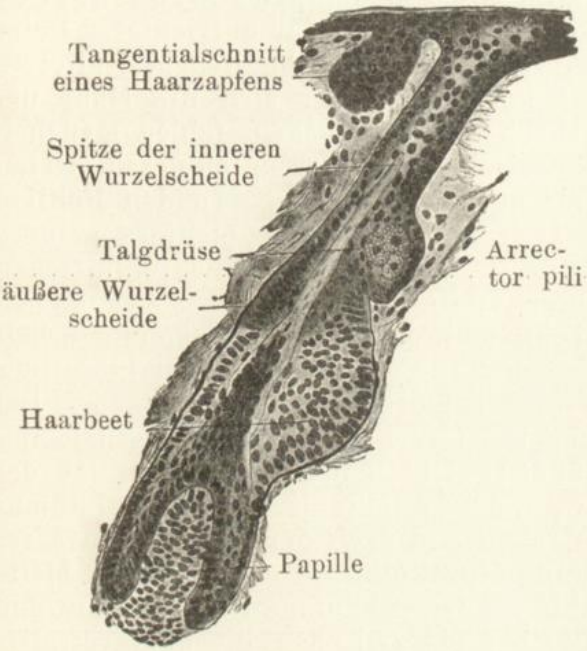


Fig. 266.

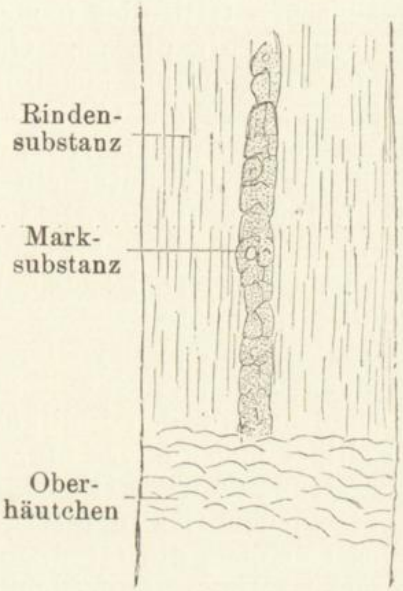


Fig. 267.

Fig. 266. Längsschnitt durch eine Haaranlage nach STÖHR.
Fig. 267. Stück eines menschlichen weißen Haars nach STÖHR.

setzung der Epidermis und wächst in radiärer Richtung von den Matrixzellen aus. Beachtenswert ist an der äußeren Scheide ein Wulst von Zellen unterhalb der Talgdrüsen an der stumpfwinkligen Seite des Follikels, das sog. Haarbeet (**266**). Es ist dies eine Gruppe embryonaler Zellen, von denen nach dem Haarwechsel die Bildung des neuen Haares ausgeht. Die Verhornung der Haaranlage erfolgt nicht überall in der gleichen Weise, sondern es bilden sich drei verschiedene Zonen, das Oberhäutchen, die Rinde und das Mark. Der Grund hierfür ist darin zu sehen, daß die Verhornung von der Oberfläche gegen die Achse an Intensität nachläßt (**267**). Das Oberhäutchen (Cuticula) besteht aus schuppenartigen, vollständig verhornten, kernlosen Epithelzellen. In der Rinde liegen die Hornzellen parallel zur Oberfläche, haben eine fibrilläre Struktur und einen strichförmigen Kern. Sie bilden die Hauptmasse des menschlichen Haars und sind zugleich Träger des Pigments, welches hauptsächlich in Form von Körnern, daneben auch in

gelöster diffuser Form auftritt. In der Markzone haben die Zellen noch ihre ursprüngliche eckige oder rundliche Form und häufig einen rudimentären Kern behalten. Das Mark reicht nicht bis in die Spitze des Haarschaftes hinein. Halten wir uns streng an die Ontogenie, so ist das Haar phyletisch entstanden aus einer Wucherung und späteren Verhornung der tiefen Epidermiszellen. Das Stratum corneum spielt bei seiner Bildung keine Rolle. Das Bindegewebe tritt erst später hinzu.

Die Haare stehen meist schief in der Haut und bedingen dadurch den Strich des Haarkleids. Die den Körper umgebende warme Luftschicht wird durch diese Stellung zusammengehalten. An derjenigen Seite des Haarbalges, welche mit der Hautoberfläche einen stumpfen Winkel bildet, entspringt ein glatter Muskel, der Musculus arrector pili, welcher bei seiner Kontraktion das Haar aufrichtet. Beim Menschen tritt dies namentlich reflektorisch bei plötzlichem Kältereiz ein und ruft die sog. Gänsehaut hervor, bei der sich die Haut um jedes Haar herum kegelförmig erhebt. Diese Muskeln fehlen manchen Haaren, z. B. den Cilien der Lider. Bei den weiter unten geschilderten Tast- oder Sinushaaren können sie quergestreift sein. In den Follikel münden etwas unterhalb seiner Oeffnung eine oder mehrere acinöse **Talgdrüsen** (Glandulae sebaceae), welche zu den nekrobiotischen Drüsen (vgl. S. 88) gehören, deren fettiges Sekret aus abgestoßenen und degenerierten Zellen hervorgeht und das Haar geschmeidig erhält (**70**). Beim Menschen kommen an den Lippen, den Labia minora, der Brustwarze und der Glans penis auch Talgdrüsen ohne Haare vor. Bei manchen Säugern kann auch eine tubulöse Schweißdrüse oberhalb der Talgdrüse in den Follikel einmünden. Unter den Talgdrüsen ist der Follikel meist etwas eingeschnürt, welche Stelle als Hals oder Isthmus bezeichnet wird. Die Haarbälge reichen je nach der Dicke des Haares verschieden tief in die Haut hinein: die Wollhaare etwa bis zur Mitte des Coriums, die Grannenhaare bis in das subkutane Bindegewebe und starke Borsten und Stacheln zuweilen bis zwischen die quergestreifte Muskulatur.

Die Verschiedenartigkeit der Haare in Länge, Dicke, Härte, Verlauf, Querschnitt und feinerem Bau ist außerordentlich groß. Die einzelnen Familien, und häufig auch die Arten, sind meist schon an den Haaren zu erkennen, was aber nicht ausschließt, daß gleiche oder fast gleiche Haare bei weit auseinanderstehenden Gruppen vorkommen können. So hat z. B. das Sinushaar des Fingertieres, *Chiromys madagascariensis,* eines Halbaffen, eine große Aehnlichkeit mit dem Kopfhaar des Menschen. Dazu kommt, daß die Säugetiere in der Regel gleichzeitig mehrere verschiedene Haarsorten besitzen, nämlich derbe **Grannenhaare,** dünne **Wollhaare** und **Sinus-** oder **Tasthaare.** Die Grannen- oder Konturhaare sind stärkere und längere Haare, welche das äußerlich sichtbare Haarkleid bilden. Einzelne besonders lange unter ihnen werden als „Leithaare" bezeichnet. Die Wollhaare, Unter- oder Flaumhaare sind kürzer, dünner und weicher als die Grannenhaare, unter denen sie sehr dicht stehen und hauptsächlich dem Wärmeschutz dienen. Sie finden sich besonders bei Arten, welche in kalten Klimaten leben und bei Wassersäugern (Biber, Schnabeltier). Bei vielen Arten fehlen sie. Nahe Verwandte können sich in dieser Hinsicht unterscheiden. So zerfallen die Ohrenrobben, Otariiden, in die Haarrobben oder Seelöwen (*Otaria byronia*) ohne Wollhaare und in die Pelzrobben

oder Seebären (*Otaria ursina, australis*) mit Wollhaaren. Die letzteren liefern den kostbaren Sealpelz, indem die Felle von unten abgeschabt werden, so daß die Grannenhaare ausfallen und nur die Wollhaare zurückbleiben. Die Unterscheidung dieser beiden Haarsorten ist eine rein äußerliche und hat nur dann Sinn, wenn beide nebeneinander vorkommen. Man kann aber nicht die weichen Kopfhaare des Menschen als Wollhaare, die härteren Bart- und Schamhaare als Grannenhaare bezeichnen.

Die Sinus- oder Tasthaare (Vibrissae) sind durch einen Blutsinus im äußeren Haarbalg ausgezeichnet und werden besonders reich innerviert (**268**). Die Bluträume liegen unterhalb der Talgdrüsen und zerfallen meist in einen oberen Ringsinus und in untere cavernöse Räume, welche zusammen einen Schwellkörper bilden. Dadurch werden die Nervenendigungen in der inneren Balgschicht und äußeren Wurzelscheide fest gegen das Haar angepreßt, so daß jede Erschütterung oder Biegung desselben zur Wahrnehmung gelangt. Die Tasthaare an der Oberlippe der Katzen und Nager besitzen außerdem einen quergestreiften Muskel, so daß sie willkürlich bewegt werden können. Diese Tastorgane sitzen an den exponierten Körperstellen, vornehmlich am Kopf, und zwar an den Lippen in größerer Anzahl als sog. Schnurrhaare, ferner in Büscheln von wenigen langen Haaren über dem Auge, hinter der Mundspalte, vor dem Ohr und hinter dem Kinn (**269**). Besonders groß und auffallend sind diese Haare an der Oberlippe des Walroß (*Trichechus rosmarus*), wo sie als dicke flache Borsten in Schrägreihen gestellt sind und von innen nach außen an Größe zunehmen. Sie werden nicht, wie behauptet worden ist, als Reuse beim Fange von Planktontieren gebraucht, sondern dienen zum Tasten und können durch Blutdruck mit der Epidermis etwas ausgestülpt werden. Die bei Walen nur am Kopf erhaltenen Haare sind ebenfalls Sinushaare. Am Carpus finden sich diese Tastsonden bei vielen Tieren, welche den Vorderfuß zum Greifen benutzen: Wiesel, Fuchs und andere Carnivoren, Maulwurf, Nager, Edentaten, Beuteltiere, Primaten. Seltener werden sie am Tarsus beobachtet (*Petaurus sciureus, Trichosurus vulpecula*). Das Eichhörnchen (**270**) hat 4—6 lange ventrale Sinushaare, welche nach innen von den beiden vorderen Zitzen stehen, mit denen sie ontogenetisch zusammenhängen. Die Anlagen der letzteren teilen sich nämlich und die innere Hälfte rückt medialwärts und bildet ein solches Tasthaar. Sie finden sich bei allen Arten der Gattungen *Sciurus* und *Ratufa*, während sie in verwandten Gattungen fehlen oder nur bei einzelnen

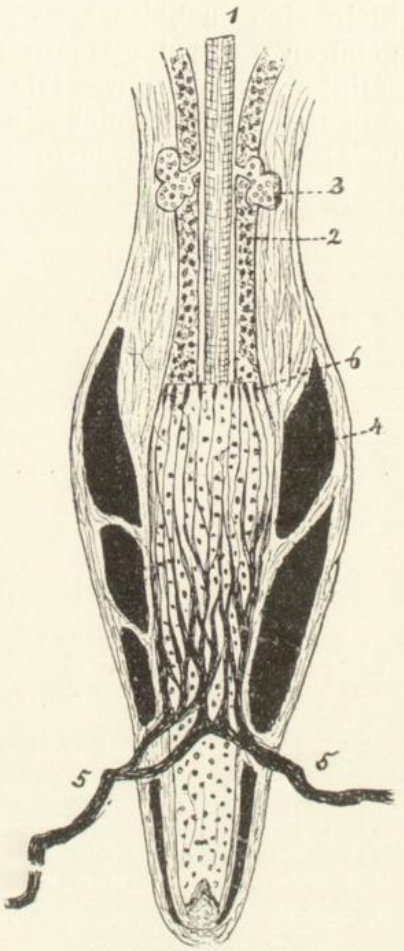


Fig. 268. Sinushaar eines Schweines mit Nervenendigungen im Haarbalg. Nach Bonnet aus Weber. *1* Haar, *2* Follikel, *3* Talgdrüse, *4* Blutsinus (schwarz), *5* Nerven, *6* Endanschwellungen der Nerven.

Arten beobachtet werden. Da sie auch den Männchen zukommen, so haben sie nichts mit dem Mammarapparat zu tun, sondern dienen beim Klettern zum Abtasten der Unterlage. In phyletischer Hinsicht wird die Milchdrüse aus der Schweißdrüse eines Sinushaares hervorgegangen sein, daher die gemeinsame ontogenetische Anlage. Selten verteilen sich die Tasthaare über den ganzen Körper, z. B. bei *Hyrax*, wo sie zwischen den gewöhnlichen Haaren weit hervorragen. Wenn das Haarkleid sich rückbildet, so erhalten sich die Tasthaare am längsten. Daher gehören fast alle Haare der ausgewachsenen Sirenen, Wale und des Nilpferdes hierher. Die abessinische mäusegroße Kahlratte *Heterocephalus glaber*, welche in der Erde wühlt, besitzt nur noch Sinushaare (**271**). Diese Haarsorte fehlt den Menschen vollständig, aber da sie

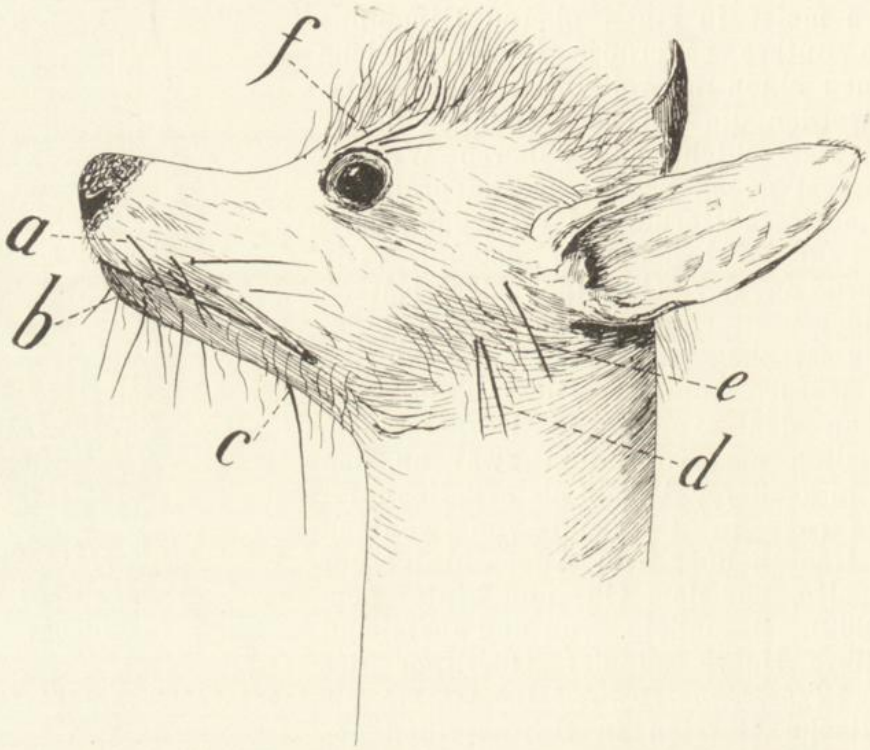


Fig. **269**. Kopf eines Nackthundes mit sechs Gruppen von Sinushaaren. Die Gruppe *c* hinter dem Kinn ist durch Verschmelzung unpaar geworden, alle übrigen sind paarig. Orig.

bei Primaten am Kopfe weit verbreitet sind, so ist anzunehmen, daß dieser Mangel ein sekundärer Zustand ist, und daß die Augenbrauen und die Barthaare aus Sinushaaren hervorgegangen sind. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die ersten Haare des menschlichen Embryos an der Oberlippe und an den Augenbrauen auftreten, denn Sinushaare erscheinen besonders früh. Ebenso kommen bei sehr kleinen menschlichen Embryonen (**272**) an der Handwurzel und am Unterarm kleine Höcker vor, also an Stellen, wo bei Säugern Tasthaare beobachtet werden. Sie verschwinden später wieder.

Unterschiede im mikroskopischen Bau der Haare. Die Schüppchen der Cuticula liegen häufig so eng der Rinde an, daß die Oberfläche glatt aussieht. Wenn sie gezähnelt erscheint, so sind die vorspringenden Spitzen immer gegen das freie Ende des Haares gerichtet. Besonders deutlich ist diese Zähnelung bei Fledermäusen (**274** *h*, *l*) und

an den Brusthaaren von *Halmaturus rufus*. Auch sonst kommt sie häufig vor (*k* von *Talpa*, *m* von *Ursus arctos*). Das Verhältnis der Breite von Rinde und Mark ist sehr wechselnd und in erster Linie für die verschiedenen Arten charakteristisch. Dazu kommen dann Unterschiede in der Größe der Markzellen, in dem Luftgehalt zwischen ihnen und in der Anordnung des Pigments. Grannen- und Wollhaare derselben Art können in dieser Hinsicht erhebliche Unterschiede aufweisen. Beim Schnabeltier z. B. ist das Grannenhaar in den unteren drei Vierteln sehr dünn und die Lufträume bilden unregelmäßige Querstriche; an der Spitze wird das Haar flach und hat einen schmalen Markstrang (**274** *p*); das Wollhaar (*q*) zeigt die Lufträume in ganz regelmäßiger Anordnung und sieht aus wie eine quergestreifte Muskelfaser. Marklos sind die Flaumhaare des Menschen, feinere Schafwolle, die dünnen Haare des Elefanten, die Haare von *Manis* und

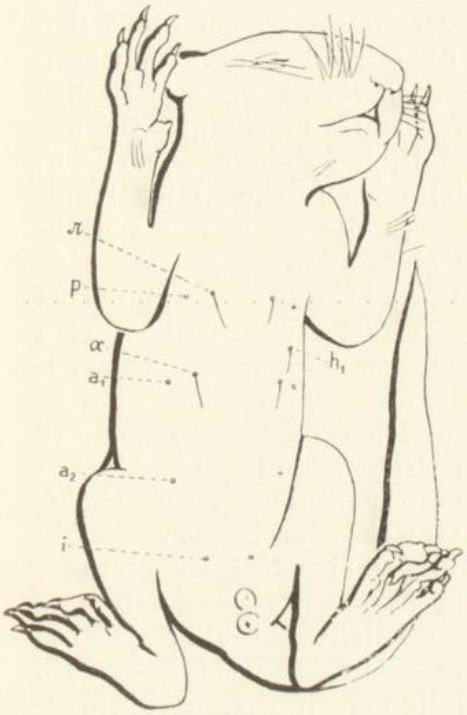


Fig. 270.

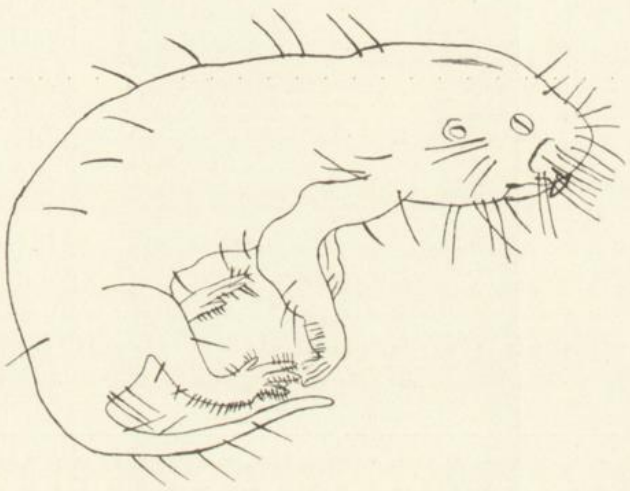


Fig. 271.

Fig. **270**. Junges Weibchen des Eichhörnchens. Nach Bresslau. *p*, a_1 a_2, *i* Zitzen, π, α, h_1 Sinushaare.

Fig. **271**. *Heterocephalus glaber*, Nacktratte, besitzt nur noch zerstreute Sinushaare. Nach Friedenthal.

die Stacheln von *Echidna*. Die Haare von *Bradypus tridactylus* (*v*) sind ebenfalls marklos und bestehen aus einer luftleeren Achse und einem äußeren lufthaltigen Mantel. Noch komplizierter sind diejenigen von *Choloepus didactylus* (*x*), bei denen ich ebenfalls das Mark vermisse, während die Rinde aus 6—8 dunkelpigmentierten Streifen besteht, zwischen denen sich helle mit wenig Pigment einschieben. Die Haare variieren aber sehr und einzelne enthalten so wenig Pigment, daß der Gegensatz zwischen den beiden Streifen kaum zu bemerken ist. Bei einigen Arten finden sich Haare mit mehreren Marksträngen; so bei den dicken Borsten der Elefanten (*o*), deren pigmentierte Rinde von 20 und mehr hellen Marksträngen durchzogen wird. Es ist anzunehmen, daß die Haare ursprünglich nur aus Cuticula und Rinde bestanden, daß später das Mark hinzukam und allmählich immer breiter wurde, wie die Abbildungen **274** *a—g* erkennen lassen. Dabei zeigen sich

gewisse systematische Eigentümlichkeiten. Die Haare der Primaten z. B. haben immer einen schmalen Markstrang. Andererseits kommen bei derselben Art zuweilen ganz verschiedene Haare vor; während die Sinushaare des Hirsches ein sehr schmales Mark haben, bestehen die Fellhaare (*f*) fast nur aus Mark. Bei sehr breiten oder dicken Haaren ist die Markzone immer sehr ansehnlich. Das Pigment sitzt ebenso oft im Mark wie in der Rinde. Eine besondere Eigentümlichkeit des Marks ist der Luftgehalt. Meist befindet sich die Luft interzellulär, und da sie unter dem Mikroskop schwarz erscheint, so läßt sich danach die Größe und Anordnung der Markzellen beurteilen. Zuweilen wechseln die Zellen und die Luftblasen ganz regelmäßig miteinander ab (*k, m, q*), so daß das Haar quergestreift erscheint. Bei der Maus (*i, u*) findet sich im Innern ein großer, vielfach ausgebuchteter Hohlraum, wodurch die Luftblasen schachbrettartig sich anordnen. Das Ergrauen (Canities) der Haare bei Menschen, Affen, Hunden und vielen anderen Säugern ist darauf zurückzuführen, daß der Luftgehalt des Marks zu-, und gleichzeitig das Pigment in Mark und Rinde abnimmt. Als Ursache kommt wohl nur eine Erschöpfung der Gewebe der Haarzwiebel in Frage, ohne daß sich Näheres hierüber sagen ließe. Merkwürdig ist, daß diese Erscheinung nicht bei allen Haaren ungefähr gleichzeitig einsetzt, sondern sich allmählich ausbreitet. Beim Menschen beginnt sie meist an den Schläfen, bei den Hunden an der Schnauze, bei den Mäusen an einzelnen überall eingestreuten Haaren. Fälle von sehr raschem Ergrauen in einer Nacht oder in wenigen Tagen (vgl. Landois, Virchows Arch., Bd. 35, S. 575) sind zwar höchst selten, aber doch so gut beglaubigt, daß sie nicht einfach ins Reich der Fabel verwiesen werden können. Bei Mensch, Rind u. a. findet sich Luft in sehr feiner Verteilung zuweilen auch in der Rinde. Längsfurchen kommen namentlich an abgeflachten Haaren oder Stacheln vor; so eine Furche bei *Echimys armatus* (*t*), *Hystrix*, *Mus decumanus;* 3—4 bei *Sorex pygmaeus*. Ringsum mehrfach gefurcht sind die Haare von *Choloepus didactylus*. Abwechselnd eingebogene Ränder zeigen die platten Borsten von *Tayassu pecari* und die Spürhaare mancher Robben, was den Eindruck einer Spiralwindung macht.

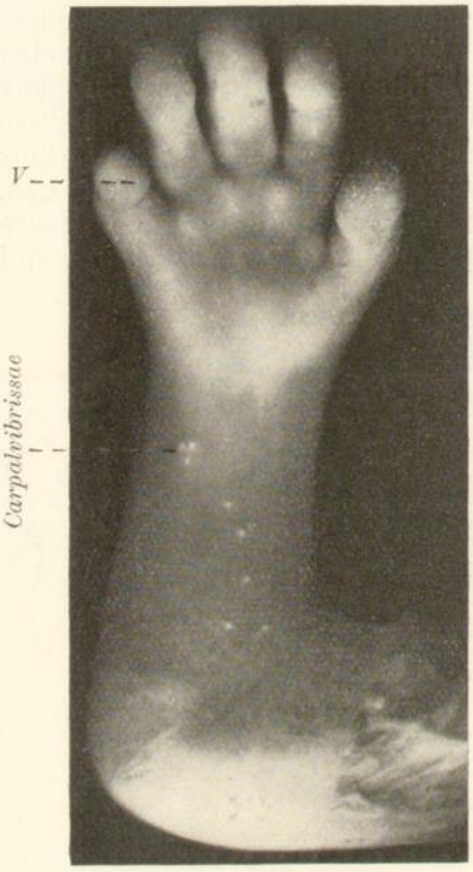


Fig. 272. Rechter Arm eines 28,5 mm langen menschlichen Embryos mit den Anlagen der Carpalvibrissen und der Unterarmtasthaare. *V* kleiner Finger. 8:1. Nach Broman.

Der Querschnitt der Haare ist meist rundlich. Ursprünglich müssen die Haare aber wohl eine flache Form gehabt haben, da sie unter dem Hinterrand der Schuppen sich entwickelten. Solche flache

Formen kommen noch jetzt vielfach vor, so bei Schnabeltier (*p*), manchen Beuteltieren, Ameisenbär, Faultier; ferner bei Stacheln der Stachelratte (*t*), der Greifstachler und jungen Stachelschweine. Der Querschnitt der Haare ist von besonderer Bedeutung für die Unterscheidung der verschiedenen Menschenrassen, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß die folgende Uebersicht nur für die Kopfhaare gilt, während die Haare an anderen Körperstellen häufig abweichend geformt sind. Namentlich die Schamhaare pflegen flach zu sein und neigen daher auch zur Kräuselung. Der Querschnitt ist:

rundlich-oval bei Polynesiern, Malayen, Chinesen, Japanern, der amerikanischen Urbevölkerung. Verlauf gerade;

oval (Achsenverhältnis ungefähr $1^1/_2:1$) bei Ariern. Verlauf lockig oder gerade;

elliptisch (Verhältnis 2:1) bei Negern, Hottentotten; bei Papuas sogar $2^1/_2:1$. Verlauf gekräuselt, wollig (**275** a).

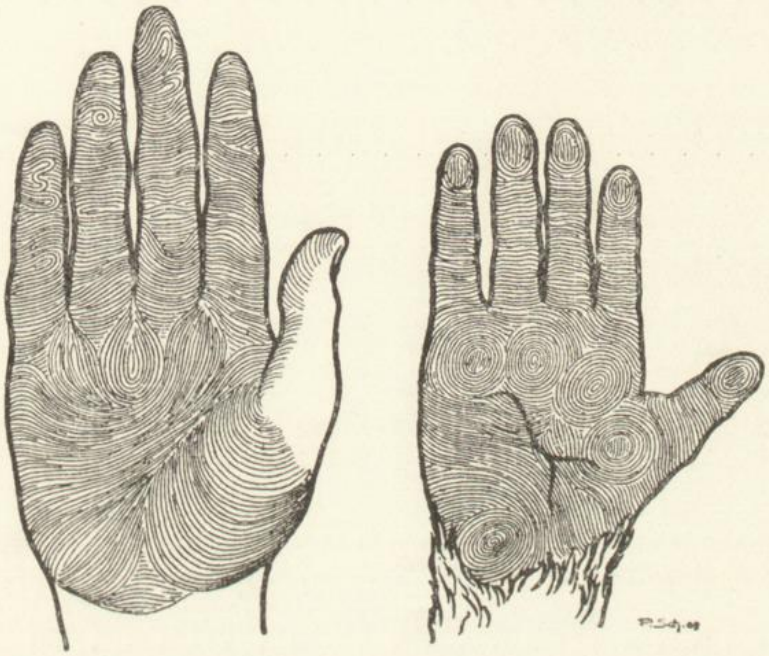


Fig. 273. Tastlinien der Menschenhand (links) und der Affenhand (rechts). Nach KOLLMANN.

Unterschiede in der Stärke und im Verlauf. Zwischen den sammetweichen Haaren von *Talpa* und den harten Stacheln von *Hystrix* gibt es alle Uebergänge. Sind die Haare dick und hart, aber noch biegsam, so werden sie als Borsten bezeichnet. Die Rinde ist dann meist sehr stark entwickelt, während das Mark fehlen kann. Sie sind meist von ansehnlicher Länge. Die meisten Sinushaare gehören hierher. Bei haararmen Tieren, welche eine sehr dicke Haut haben, sind sie weit verbreitet (Schwein, Nilpferd, wo sie am Ende zerschlissen sind, Nashorn, Elefanten, Sirenen, Wale, Büffel, *Manis, Dasypus*). Werden die Haare zu spitzen festen Verteidigungswaffen, so spricht man von Stacheln. Sie treten unabhängig voneinander in verschiedenen Ordnungen auf. Bei *Echidna* haben sie kein Mark und keine Talgdrüsen und sitzen einer riesigen Papille auf, welche zwei Drittel ihrer Länge durchzieht. Unter den Insektenfressern finden wir Stacheln bei *Centetes*

und *Erinaceus*, unter den Nagern bei *Coendu, Atherura, Hystrix, Erithizon, Echimys* (**274** *t*). Bei den Stacheln des Igels (*n*) und des Stachelschweins besteht die Hauptmasse aus schwammigem Mark, in

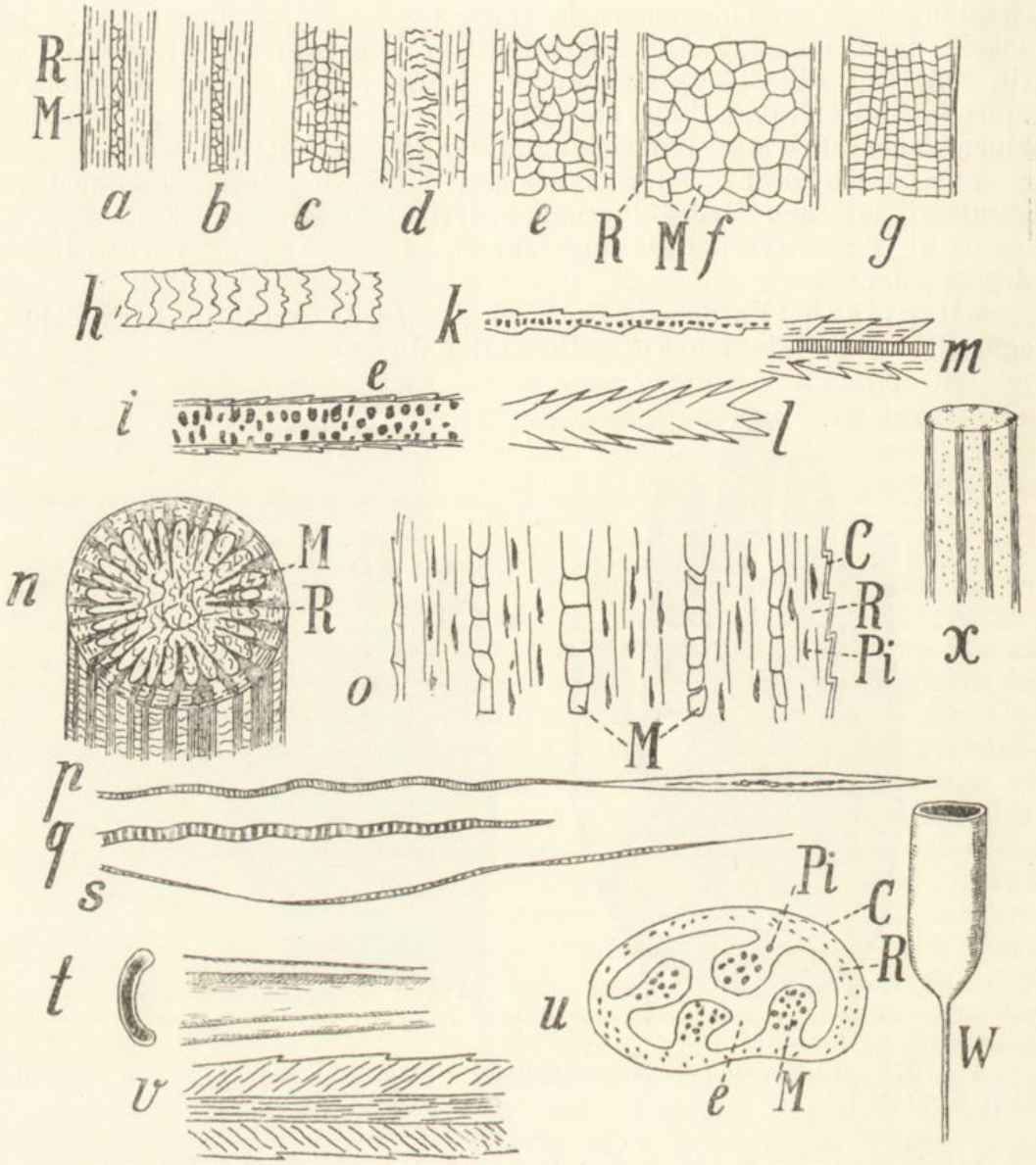


Fig. 274. Haare in schwacher Vergrößerung, um die Breite von Mark (*M*) und Rinde (*R*) und die Oberflächenstruktur der Cuticula (*Cut*) zu zeigen. *Pi* Pigment, *a—k, v* nach WALDEYER; *l, m* nach GEGENBAUR; *o* nach MÖBIUS; *t* nach TOLDT; die übrigen Original. *a* Mensch, *b* Schimpanse, *c Lemur*, *d Pteropus*, *e Mustela martes*, *f Cervus capreolus*, *g* Kaninchen, *h Pteropus*, Brusthaar, *i* Maus, *k* Talpa, *l Rhinopoma*-Fledermaus, *m Ursus arctos*, *n* Igelstachel, Querschnitt, *o Elephas africanus*, Längsschnitt, *p* Grannenhaar vom Schnabeltier, *q* Wollhaar desselben, *s* Maus, Wollhaar, *t Echimys armatus*, Stachel von der Innenseite und im Querschnitt, *u* Maus, Querschnitt, *v Bradypus tridactylus*, *w Hystrix*, Haarhülsen vom Schwanze, *x Choloepus didactylus*.

welches die Rinde mit radiären Fortsätzen eingreift. So entsteht ein sternförmiger Querschnitt und, von der Fläche gesehen, helle und dunkle Längsstreifen. Sehr merkwürdig sind eine Anzahl kurzer Stacheln, die auf dem Schwanz von *Hystrix* neben gewöhnlichen

Stacheln stehen. Sie sind hohl wie eine Federspule, enden quer abgeschnitten und sitzen auf einer dünnen Borste (*w*). Sie rufen ein rasselndes Geräusch hervor, indem die gewöhnlichen Stacheln bei den Bewegungen des Schwanzes gegen sie geschlagen werden. Bei manchen Haaren kommen im Haarschaft eine oder mehrere stark verdünnte Stellen vor. So bei Mäusen (**274** *s*), *Sorex* u. a. Beim Schnabeltier (*p*) und ähnlich bei *Talpa* ist der untere zwischen den Wollhaaren liegende Teil des Grannenhaares schmal wie ein Wollhaar und wird noch dünner, ehe es in den verbreiterten flachen, frei zutage tretenden Teil übergeht. Dadurch wird ein Durchbrechen des Haares verhindert, indem der ganz dünne Abschnitt leicht nachgibt.

Bezüglich des **Verlaufs** des Haarschaftes kann man unterscheiden 1. gerade oder straffe Haare; 2. wellige, welche in langen flachen Bogen verlaufen (die langen roten Haare des Orang, Haare der Landschafe [**275** *b*], Kopfhaare vieler Germanen); 3. lockige, wenn eine Anzahl langer Haare in demselben Sinne mehr oder weniger spiralig zusammen verlaufen und so eine „Locke" bilden; 4. wollige Haare, wenn jedes Haar viele steile Bogen bildet, wodurch sie so fest zusammenhalten daß sie als „Fließ" geschoren werden können, ohne auseinanderzufallen.

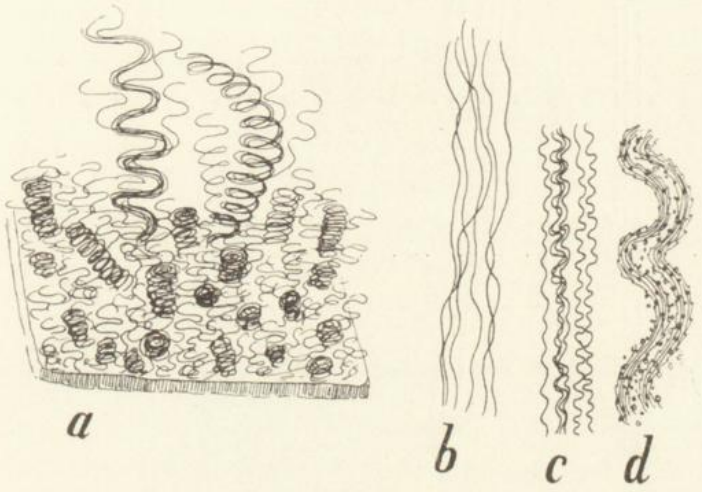


Fig. **275**. *a* Spiralhaare von der Kopfhaut eines Herero, *b* Wellige Haare eines langhaarigen Landschafes, *c* Merinowolle, *d* Merinowolle mitFettschweiß. *a*—*c* nat. Größe, *d* schwach vergrößert. Orig.

Dieser Zusammenhalt wird bei den Schafen unterstützt durch sehr reichliches, schon bei schwacher Vergrößerung ins Auge fallendes Sekret der Talgdrüsen, den sog. „Fettschweiß" (*c, d*). Die Haarbälge sind gekrümmt und geben dem Haar dadurch seine eigentümliche Form. 5. Spiraliger oder gekräuselter Verlauf, so bei *Zorilla frenata*, den flachen Haaren von *Myrmecophaga tridactyla*; ferner bei Negern, Hereros (*a*), Hottentotten, Papuas, bei denen man irrtümlich zuweilen von Wollhaar spricht. Für *Talpa* wird ein spiraliger Verlauf angegeben, doch habe ich ihn nicht feststellen können; jedenfalls ist er, wenn überhaupt, nur sehr schwach ausgeprägt.

Innervierung der Haare. Die Haare werden so reichlich mit Nerven versorgt, ganz besonders die Sinushaare, daß man sie als Gefühlsorgane ansehen muß. Vermutlich sind sie auch mit dieser Funktion entstanden und haben später den Wärmeschutz dazu übernommen. Das Schema **276** zeigt die verschiedenen Formen der Nervenendigungen im äußeren und inneren Haarbalg. Sie sind von viererlei Art. Die aus der Tiefe, aber auch aus den oberen Schichten des Coriums kommenden Nerven n^1 laufen unterhalb der Talgdrüsen in Längsfasern aus, welche mit keulenförmigen Anschwellungen etwas nach außen von der Glashaut enden. Seitenäste derselben bilden markhaltige Knäul im

Haarbalg, von denen marklose Endbäumchen ausstrahlen. Die Nerven n^2 entstammen den oberflächlichen Hautnerven und bilden ein ringförmiges Geflecht nach außen von der Glashaut und unterhalb der Talgdrüsen. Die Nerven n^3 sind zart und erzeugen ein zierliches Geflecht im Haarbalg zur Versorgung der Blutgefäße. Ebensolche Nerven n^4 treten in die Papille ein, während sensible Nerven mit Endbäumchen in dieser nur bei den großen Tasthaaren vorkommen. Während die geschilderten Nerven dem Haarbalg angehören, finden wir Nervenendigungen im Follikel, welche Tastzellen („Tastmenisken") dicht nach innen von der Glashaut und hauptsächlich in der unteren Hälfte des Follikels umspinnen. Sie sind Seitenäste der Nerven n^1. Es ist nichts darüber bekannt, ob diese verschiedenen Nervenendigungen verschiedene Empfindungen hervorrufen. Die Tasthaare werden so reichlich versorgt, daß bei der Maus an eines derselben 80—150 markhaltige Fasern herantreten. Bei den Cetaceen finden sich statt der Tastzellen eigentümliche Lamellenkörperchen zu 3—4000. Sie müssen also außerordentlich empfindlich sein und beurteilen wohl die Bewegung im Wasser.

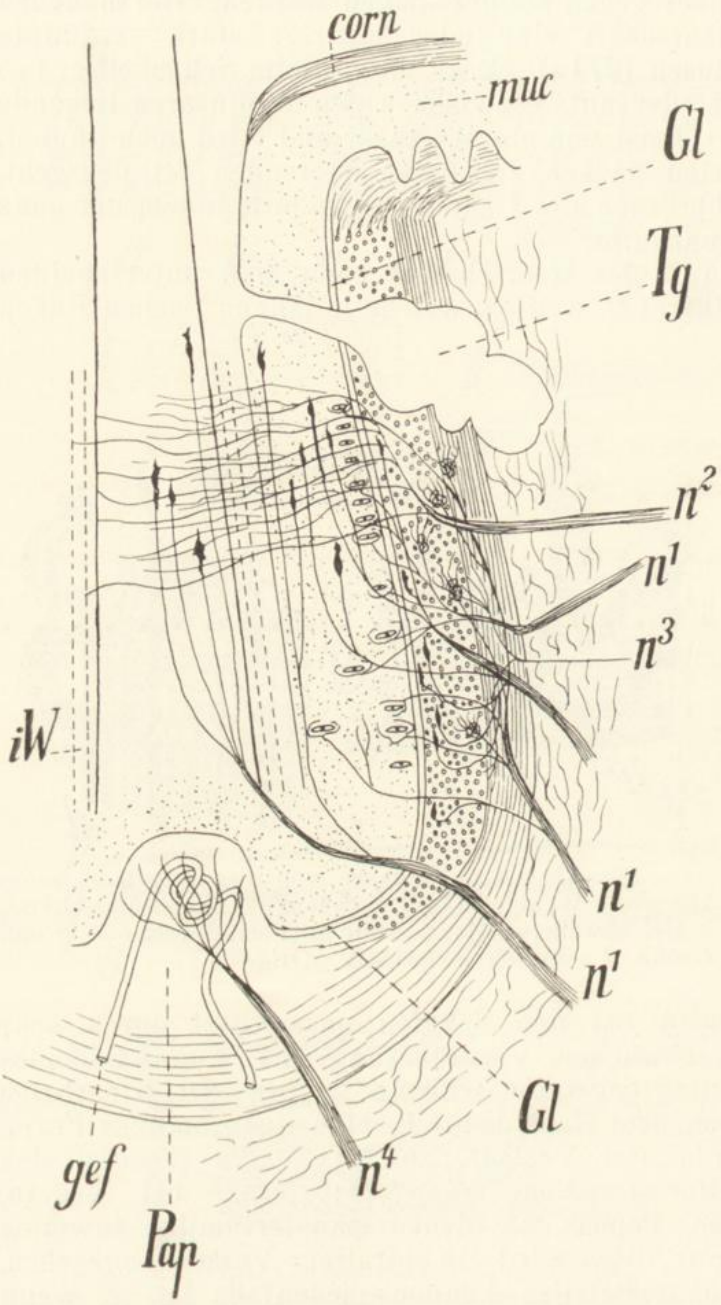


Fig. 276. Schema der Nervenendigungen an einem Haar unter Benutzung von Figuren von BOTEZAT und BONNET. *corn* Strat. corneum, *muc* Strat. mucosum, *Tg* Talgdrüse, *Gl* Glashaut, *iW* innere Wurzelscheide, *Pap* Papille, *gef* Blutgefäß, n^1—n^4 Nerven. Orig.

Ein **Haarwechsel** fehlt zuweilen. Die Haare persistieren dann während des ganzen Lebens, abgesehen von einigen wenigen, die auch in diesem Falle abgeworfen werden. Es gehören hierher Mähne und Schweif des Pferdes, die Schwanzquaste des Rindes und anderer Huftiere, worin wohl eine Anpassung zu sehen ist, da diese Organe als

S. de Meijere Lubosk Handb. I. 609 (genaue).

Fliegenwedel nicht entbehrt werden können; ferner die Borsten des Schweins, die Wollhare der Kulturschafe und die Haare der Wale. Der Haarwechsel der Säuger ist entweder kontinuierlich, d. h. das ganze Jahr hindurch werden einzelne Haare abgeworfen und wieder erneuert, oder er spielt sich periodisch ab. Einen kontinuierlichen Wechsel zeigen die Primaten einschließlich des Menschen. Der letztere soll täglich 13—70 Kopfhaare verlieren; lange Frauenhaare sollen 3—5 Jahre überdauern. Der periodische Wechsel findet meist im Frühling oder im Anfang des Sommers bei uns statt, wobei Grannen- und Wollhaare abgeworfen werden; selten ist ein Wechsel im Herbst (Hirsch). Das Hermelin wechselt zweimal im Jahr alle Haare, womit die Umfärbung Hand in Hand geht.

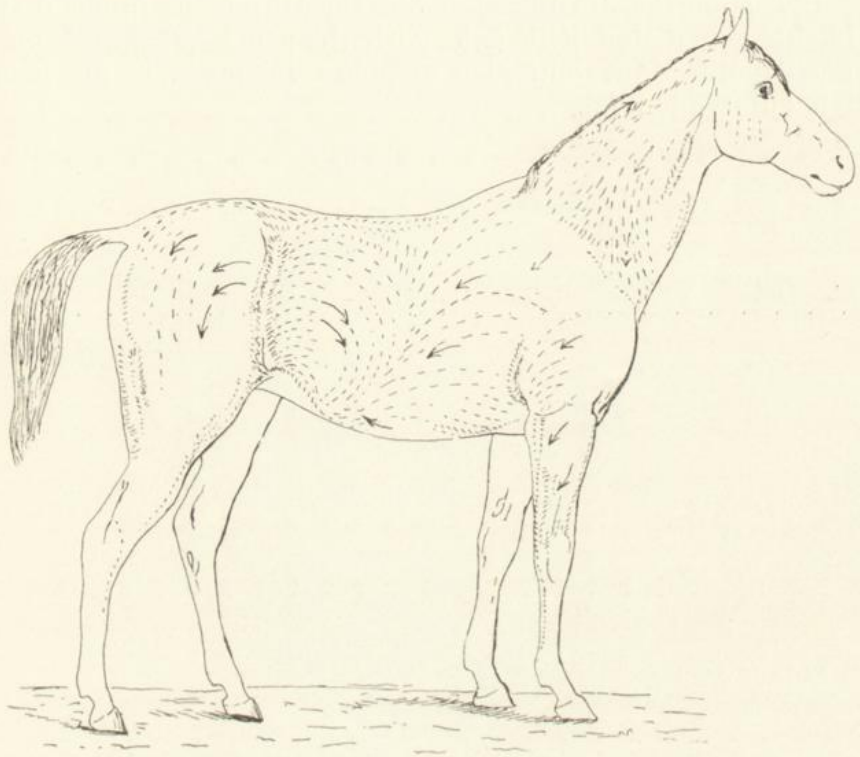


Fig. 277. Haarströme eines Pferdes nach KIDD.

Nach der älteren Ansicht überdauert die Papille den Haarwechsel und erzeugt wie bei der Feder immer wieder neue Haare. Dies trifft jedoch für die meisten Haare sicher nicht zu, sondern die Haarzwiebel verhornt und zerfasert besenartig (sog. Kolbenhaar), löst sich von der alten Papille und das Haar rückt infolge des Druckes des umgebenden Gewebes allmählich nach außen, wobei der Follikel und Balg schrumpfen und die alte Papille bis in die Nähe des Arrectors emporziehen. Vom Haarbeet (**266**) oder nach anderer Darstellung vom Boden des alten Follikels aus wächst ein neuer in die Tiefe, umgreift eine neue Papille und umhüllt sich mit einem neuen Balge. Es persistiert also unverändert nur der oberste Teil des Follikels mit den Talgdrüsen. Das neue Haar drängt schließlich das alte vollständig ins Freie.

Die Richtung der Haare wechselt in den verschiedenen Körperregionen und richtet sich nach den Lebensgewohnheiten, nach der Ruhelage, nach den Bewegungen und nach der Stellung, welche das

Tier während des Regens einnimmt. Indem die Haare gegen bestimmte Punkte konvergieren, entstehen eigentümliche Haarwirbel. Ein Vergleich der Abbildungen **277** und **278** zeigt deutlich, wie die Ruhestellung die Haarrichtung beeinflußt. Beim zweizehigen Faultier fallen die Haare von der Mitte des Bauchs gegen den Rücken, während es sonst immer umgekehrt ist. Bei diesem Tier, bei Orang, Gorilla, Schimpanse und Mensch konvergieren die Haare am Arm gegen den Ellbogen, wofür Darwin für die Primaten die einleuchtende Erklärung gegeben hat, daß sie bei starkem Regen die Hände über den Kopf halten oder Aeste über dem Kopf ergreifen. Bei *Hylobates agilis* sind sie wie bei den meisten Säugern distalwärts gerichtet, während sie bei *H. lar* am Unterarm ungefähr quer mit leichter Neigung gegen den Ellbogen stehen. Bei *H. mülleri* finde ich sie am Unterarm innen distalwärts, außen leicht gegen den Ellbogen gerichtet; bei *H. syndactylus* gegen diesen gewendet. Man sieht also an den Gibbous, wie die Konversion allmählich entstanden ist.

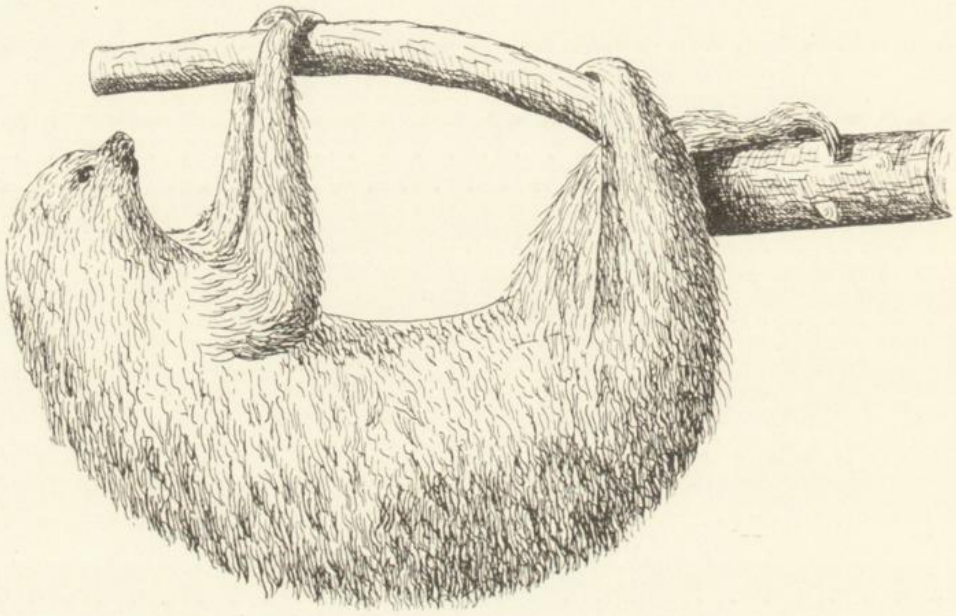


Fig. 278. Haarströme von *Choloepus hoffmanni*. Orig.

Die Anordnung der Haare ist in den meisten Fällen eine streng gesetzmäßige und besonders interessant, weil sie Rückschlüsse auf früher vorhandene Schuppen gestattet. Wenn Schuppen vorhanden sind, so stehen die Haare immer hinter ihnen, sehr selten in Einzahl (Perameles, Schwanz), meist in Dreizahl (**264**) bei Mäusen, Ratten, Spitzmäusen und vielen anderen, zuweilen noch in größerer Zahl, beim Bieberschwanz ca. 8. Wenn Schuppen fehlen, so stehen die Haare trotzdem sehr häufig in alternierenden Gruppen, als ob sie hinter Schuppen stünden (de Meyere). Jede Gruppe besteht selten aus zwei Haaren (Schwanz von *Phalanger celebensis*). Häufig sind Gruppen von drei Haaren (**279** *a*), was zuweilen auch beim Menschen beobachtet wird. Vereinigen sich noch mehr Haare zu einer Gruppe, so können sie in jeder Gruppe in ein oder 2 Reihen stehen (*b*) oder rundliche Haufen bilden, wie z. B. beim Kopfhaar des Menschen. Dabei können zu einer Gruppe feine marklose Wollhaare und dicke markhaltige Grannenhaare gehören. Bei *Sus vittatus* (*c*) sind die Borsten noch in

Dreiergruppen, die Wollhaare unregelmäßig gestellt. Bei den sog. Haarbündeln kommen mehrere Haare aus einem Follikel. Diese entstehen entweder durch sekundäre Vereinigung von Follikeln und haben dann einen kurzen gemeinsamen Hals (*d*), oder durch Sprossung am Boden eines langen Follikels (*e*); erstere werden als falsche, letztere als echte Bündel unterschieden. In jedem kann ein besonders starkes Haar vorhanden sein. Die alternierende Gruppenstellung solcher Bündel zeigt **279** *f*.

Eine Rückbildung der Haare bis zum vollständigen Schwunde wird in verschiedenen Familien beobachtet. Es ist hier zu unterscheiden der als Sprungmutation plötzlich auftretende Haarmangel (Hypotrichosis mutativa) von demjenigen, welcher im Laufe langer Zeiträume als Begleiterscheinung von Anpassungen erworben ist (Hypotrichosis correlativa). Der mutative Haarmangel kann vereinzelt bei allen Säugern auftreten (Mensch, Ziegen, Rinder, Pferde, Mäuse, Hunde, Maulwürfe u. a.). Er ist nie vollständig, sondern an gewissen Körperstellen erhält sich eine spärliche Behaarung, namentlich dort, wo Knochen dicht unter der Haut liegen (Schädeldecke, Mediane des Rückens, Schultern, Zehen, Schwanzspitze). Besonders lange persistieren die Sinushaare des Kopfes (**269**). Ein weiteres Merkmal ist, daß viele Haare in der Haut versteckt bleiben und sich hier knäulartig aufrollen, da sie die dicke Epidermis nicht zu durchbrechen vermögen (**280** *a*) oder zu kugeligen Hornmassen degenerieren. *b* und *c* derselben Abbildung zeigen rudimentäre Haarbildungen aus der Haut eines Nackthundes, den ich aus Ceylon mitgebracht habe: das Stratum granulosum ist stark entwickelt und zeigt eine dicke Hornschicht in dem Follikel. In *b* hat sich noch eine Säule verhornter Zellen gebildet, während in *c* auch diese fehlt und der Follikel nur von den Schichten des Strat. corn. erfüllt ist. Talg- und Schweißdrüsen können vorhanden sein oder fehlen. Eine Anordnung in Gruppen ist nicht mehr zu erkennen. Nach noch nicht veröffentlichten Untersuchungen ist der Haarmangel des Nackthundes eine dominante Eigenschaft. Trotzdem hat sich nie eine echte Rasse dieser Tiere gebildet, sondern es handelt sich immer nur um vereinzelte Individuen, die namentlich in den Tropen hier oder dort auftreten, freilich dann immer, wie es scheint, korrelativ durch andere Merkmale (windhundartiger Körperbau, Stehohren, Pinscherhaare auf dem Kopfe, spitze schmale Schnauze, graue Hautfarbe, **269**) ausgezeichnet sind. Da die Tiere leicht erkranken, könnte man von einer pathologischen Varietät sprechen. Eine echte vielköpfige Rasse oder Art scheint bei Säugern auf dem Wege der mutativen Hypotrichose nicht entstanden zu sein, es sei denn daß man die gleich zu besprechende Gattung *Heterocephalus* (**271**) hierher rechnet.

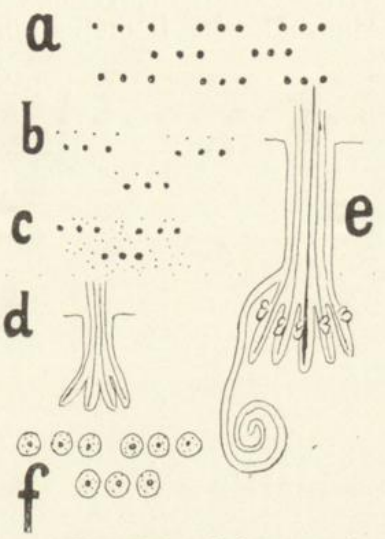


Fig. **279**. Schemata der Anordnung von Säugerhaaren nach Angaben von DE MEYERE. *a Midas rosalia*, Rücken, *b Coeloyenys paca*, Rücken, *c Sus vittatus* Rücken, *d* falsches Haarbündel. *e* echtes Haarbündel, *f* Hund, brauner Bär.

Die **korrelative Hypotrichose** zeigt sich als sekundäre Folge des

Wasserlebens oder bei solchen Säugern, deren Haut in anderer Weise stark verhornt. Das Wasserleben führt bei den Walen zu einer starken Fettschicht, welche eine Rückbildung der Haare veranlaßt, die nur am Kopfe sich erhalten. Die Mysticeten haben 60—80 Borsten am Ober- und Unterkiefer und besonders dicht am Kinn (**281**). Es sind Sinushaare ohne Muskeln und Drüsen und meist auch ohne Mark, welche als kurze farblose Borsten aus den zuweilen 2 cm tief in die Haut sich einsenkenden Bälgen herausragen. Bei *Megaptera boops* entspringen sie aus der Mitte von 3 cm hohen Erhebungen, daher wird diese Art „Knölwal" (Knollenwal) genannt. Die Papille dieser Haare läuft nach oben meist in Spitzen aus. Ein dicker Strang mit Nerven und Blutgefäßen tritt gerade von unten an das Haar heran und versorgt es mit mehreren Hundert markhaltigen Nerven, welche im inneren Haarbalg in Lamellenkörperchen enden. Eine Haarwechsel fehlt, die

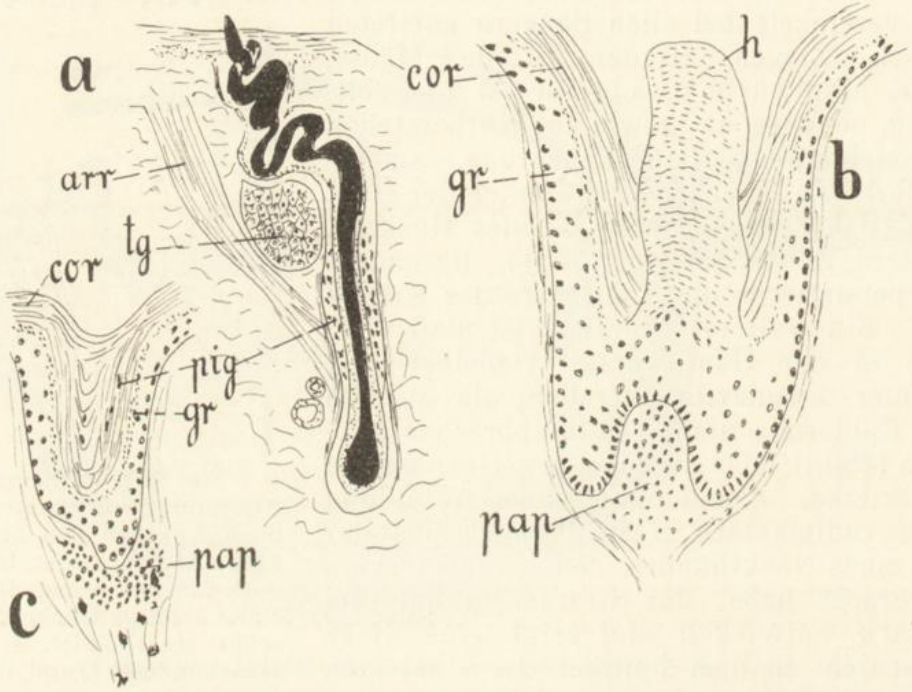


Fig. **280**. Rudimentäre Haare. *a* Knäuelhaar einer Nacktziege nach BONNET, *b*, *c* von einem Nackthund aus Ceylon nach PRINZHORN. *arr* Arrector, *cor* Strat. corneum, *gr* Strat. granulosum, *h* Haar, *pap* Papille, *pig* Pigment, *tg* Talgdrüse.

Fötalhaare bleiben erhalten. Bei den Denticeten ist die Behaarung noch weiter rückgebildet und beschränkt sich auf wenige Borsten an der Oberlippe, deren frei hervorragender Teil oft abbricht. Die Zahl der Nerven ist geringer, die Endkörperchen sind kleiner. Bei *Beluga* und *Monodon* fehlen die Haare vollständig, die Rückbildung der Walhaare erklärt sich aus der enormen Fettproduktion, welche die ganze Kraft der Haut absorbiert. Sie haben sich nur am Kopf als Tastapparate für die Wahrnehmung großer Planktontiere und der Wasserbewegung erhalten. Bei den Sirenen finden sich nur hier und da einzelne Haare von Zollänge auf kleinen Erhebungen. Am Kopf wird die Behaarung etwas dichter, und an der Schnauze stehen kurze starke Sinushaare ziemlich reichlich. *Halicore* ist stärker behaart als *Manatus*, und in beiden Gattungen ist die Behaarung der Jugendformen viel dichter als später. Bei Walen, Seekühen und auch an den Labia

minora des Menschen kommen ebensolche Einwucherungen der Hornschicht vor, wie sie in **280** *c* vom Nackthund dargestellt wurden, so daß diese Bildungen als ein charakteristisches Zeichen der Haarrudimentation angesehen werden können.

Wird die Haut eines Säugers sehr dick (Schwein, Nilpferd, Elefant, Nashorn, Büffel), wobei natürlich auch die Hornschicht sich bedeutend verdickt, so wird die Behaarung spärlich, abgesehen von den ganz jungen Tieren. Nahe Verwandte können aber in dieser Hinsicht erheblich differieren: das Mammut, *Elephas primigenius*, ein naher Verwandter des indischen Elefanten, war dicht behaart, und ebenso stehen die Haare bei *Rhinoceros sumatrensis* viel reichlicher als bei den anderen Arten. Die Haarlosigkeit der Fußsohlen aller Säuger gehört ebenfalls hierher. Noch stärker wird die Rückbildung der Haare, wenn die Haut einen dicken Schuppenpanzer besitzt, wie bei *Dasypus* und *Manis* (**259**, **260**). Aus den Poren der Gürteltierschuppen (**261**) kann man schließen, daß die Behaarung ursprünglich stärker war, also sich in demselben Maße rückbildete, wie die Schuppen sich vergrößerten. Dasselbe gilt auch wohl für *Manis*. Bei dieser Gattung fehlen auch die Talg- und Schweißdrüsen, während sie den Gürteltieren noch vielfach zukommen.

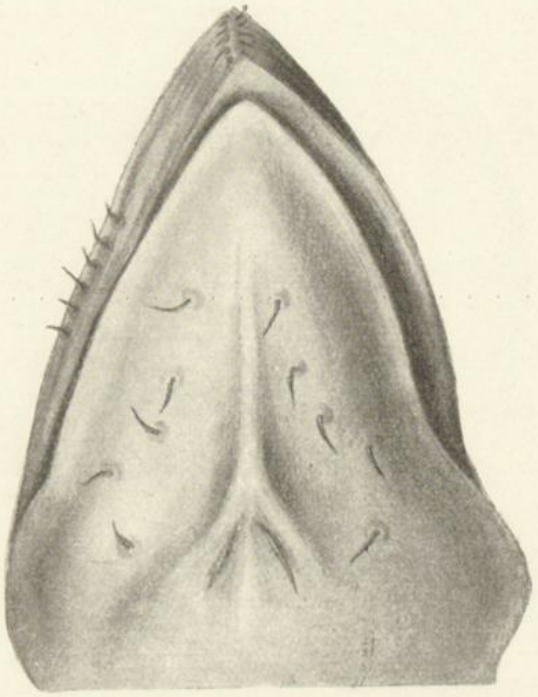


Fig. 281. Kopf eines Foetus von *Balaenoptera acutorostrata* von oben gesehen. Nach JAPHA.

Die **Haararmut des Menschen** beurteile ich als ein Mittel im Dienste einer gesteigerten Hautempfindlichkeit. Sie ist also eine Anpassung. Drei verschiedene Haarkleider treten nacheinander ontogenetisch auf: das Fötalhaar (Lanugo), das Kinderhaar und das Adulthaar. Die Lanugo bedeckt den ganzen Körper mit zarten Wollhaaren, auch das Gesicht (**281** *A*), und läßt nur die Lippen, die Conjunctiva, den Nabel, die Innenflächen von Hand und Fuß, den After und die Geschlechtsöffnung frei. Man kann in ihr einen atavistischen Affenpelz sehen, der sich in sehr seltenen Ausnahmefällen durch das ganze Leben erhält (sog. Haar- und Löwenmenschen" (**281** *B*), die in Schaubuden gezeigt werden), als Regel aber vom 6. Monat ab durch die Kinderhaare ersetzt wird. Unter diesen treten zuerst Wimpern, Augenbrauen und reichliche Kopfhaare auf. Zur Zeit der Pubertät erscheinen dann die Adult- und Terminalhaare, welche derb sind, viel zerstreuter stehen (abgesehen vom Kopf), und die Achsel-, Scham- und Barthaare bilden. Sinushaare fehlen den Menschen, aber da die Augenbrauen und der Schnurrbart die Stelle einnehmen, an denen die Anthropoiden solche besitzen, darf man annehmen, daß dieser Mangel ein sekundärer Zustand ist, der mit der allgemeinen Rückbildung der Behaarung zusammenhängt (vgl. S. 296). Diese beginnt schon bei manchen Primaten.

Nackt sind die Gesichter der Anthropoiden, die Brust des ausgewachsenen Gorilla, die Kehlfalten des Orang, Gesäßschwielen der Paviane, Wangenwülste des Mandrill u. a. Indem die Haarlosigkeit beim Menschen sich immer mehr steigerte, wurde die Empfindlichkeit der Haut für Berührungs- und Temperaturreize erhöht. Daher fehlen bie Haare auch vollkommen an den Stellen größter Empfindlichkeit (Innenfläche von Hand und Fuß, Lippen, Glans penis). Der Nachteil des geringeren Kälteschutzes wurde ersetzt durch stärkere Durchblutung der Haut und durch künstliche Mittel (Kleider, Feuer). Die Rückbildung der Haare hat sich aber wahrscheinlich Hand in Hand mit der Zunahme der Intelligenz vollzogen. Nach einer Mitteilung (Naturwissenschaften 1921, 774) hat das kleine Schimpansenjunge des Berliner zoologischen Gartens die Kinderhaare schon 4 Wochen nach der Geburt abgeworfen. Sie waren sehr lang und schwarz und wurden durch kürzere bräunliche ersetzt.

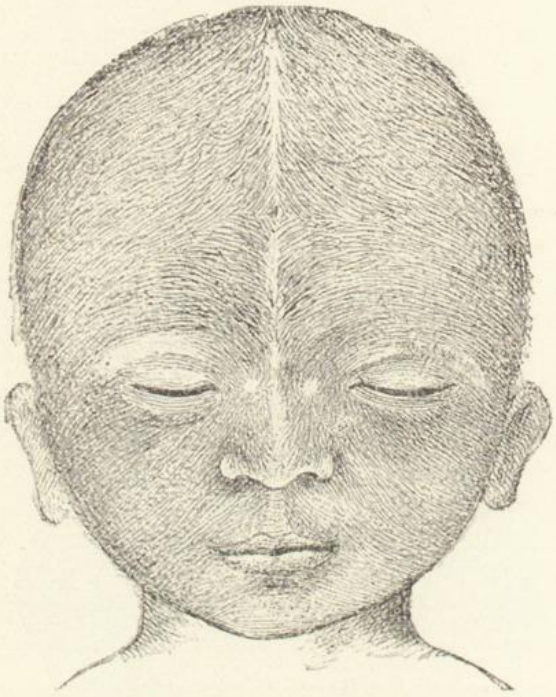


Fig. 281 *A*. Gesicht eines 5-monatigen menschlichen Embryos mit fötalem Haarkleid (Lanugo) nach ECKER-WIEDERSHEIM.

Die Funktion der Haare ist sehr mannigfaltig. Sie sind wohl sicher entstanden als Tastapparate und haben diese Aufgabe auch beibehalten und in den Sinushaaren zu besonderer Vollkommenheit gesteigert. In demselben Maße als die Säuger aus wechselwarmen zu eigenwarmen Tieren wurden, haben sie weiter die Aufgabe übernommen, die Körperwärme zusammenzuhalten, wozu besonders die zarten Wollhaare geeignet sind. Bei den Mantelpavianen des abessinischen Hochgebirges, *Theropithecus gelada* und *Hamadryas hamadryas*, bilden die langen Grannenhaare eine auffallende Anpassung gegen Kälte. Eine dritte Funktion besteht in dem Schutz gegen mechanische Angriffe; Schläge, Stöße u. dgl. gleiten an den beweglichen Haaren leicht ab; daher die Mähnen des Pferdes, Löwen, Mantelpavians und des *Phacochoerus africanus*, welche die großen Halsarterien schützen. Eine vierte wichtige Aufgabe fällt den Haaren als Trägern der Körperfärbung zu. Diese dient bei den Säugern, da die Geschlechter sich mit der Nase aufsuchen und fast gleich aussehen, überwiegend dazu, die Tiere unauffällig zu machen, mag es sich um aggressive Verkleidungsfarben (Eisbär, Eisfuchs, Tiger, Löwe, Puma) oder um protektive (Hase, Mäuse, Giraffe u. a.) handeln. Seltener sind Herdenfarben (Antilopen, *Lemur catta, Colobus guereza*) oder Warnfarben (Stinktier). Eine große Rolle spielen die Haare fünftens bei der Abwehr der Fliegen, welche auf der drüsenreichen Haut sich gern niederlassen (Mähne und Schweif der Pferde, Schwanzquaste der Rinder, Giraffen u. a.; Pinselhaare des Penis; Haare am Eingang des Ohr- und Nasenkanals). Dazu kommen bei einzelnen Arten besondere Leistungen: *Myrmecophaga jubata*, der

Ameisenbär, deckt sich mit dem riesigen Schwanz nachts zu, um sich gegen Kälte und Regen zu schützen. Der lange Schwanzbehang des Eichhörnchens und des Guerezas dient als Steuer beim Springen von Ast zu Ast. Die auf den Spitzen der Ohren bei Luchs und Eichhörnchen stehenden Pinsel schützen das Auge bei raschen Bewegungen, indem sie wie die Augenbrauen bei Berührung reflektorisch den Lidverschluß veranlassen. In der Form von Stacheln dienen die Haare bei *Echidna*, *Erinaceus*, *Hystrix* u. a. zur Verteidigung, und als Bärte (Mandrill, Diana-Meerkatze, Brüllaffe) und verlängerte Büschel an den Kopfseiten (*Lemur makako*, *Callithrix*) dem Schmuck. Die Haare des Menschen sind in erster Linie Tastapparate. An den Lidern und als Augenbrauen dienen sie dem Schutze des Sehorgans. In der Achselhöhle und zwischen

Fig. 281 *B*. Der „russische Hundemensch" Andrian Jeftischjew, nach Wiedersheim.

den Beinen erleichtern sie die Bewegung der Extremitäten. Sie wirken hier ähnlich wie eine Walze, welche unter einen fortzubewegenden schweren Gegenstand gelegt wird. Die Kopfhaare spielen eine Rolle als Schutz gegen Kälte und zu starke Sonnenbestrahlung. Die Bärte der Männer und die langen Kopfhaare der Frauen sind Schmuckbildungen, welche mit Darwin auf die Wirkung der sexuellen Selektion zurückgeführt werden können. Der letztere Forscher suchte auch den Haarmangel in derselben Weise zu erklären, worin ich ihm nicht folgen kann (siehe oben).

Phylogenie der Haare aus Sinneshaaren der Eidechsen. Die ältere Auffassung, daß die Haare den Perlorganen der Fische oder den

Schenkelporen der Eidechsen homolog seien, bedarf nicht mehr einer Zurückweisung. Es sind auch die Unterschiede zwischen einem Haar und einer Reptilienschuppe so groß, daß man erstere nicht von den letzteren wird ableiten können: die Schuppe ist eine Bildung des Coriums und der Epidermis, das Haar geht nur aus den tiefen Schichten der Oberhaut hervor und umfaßt die Coriumpapille erst später zum Zwecke der Ernährung. Zu einer Schuppe gehört immer eine Gruppe von Haaren, welche in der Schuppenpapille wurzeln. Das Haar häutet sich nicht einfach wie eine Schuppe, sondern es findet eine vollständige Neubildung statt. Die reiche Innervierung läßt vermuten, daß die Haare ursprünglich hinter dem Hinterrand der Schuppen als Tastapparate entstanden sind. Nun besitzen unter den Eidechsen die Agamiden und Geckonen fast auf allen Schuppen und besonders reichlich am Kopfe verhornte, winzig kleine (0,2 mm und noch viel kleiner)

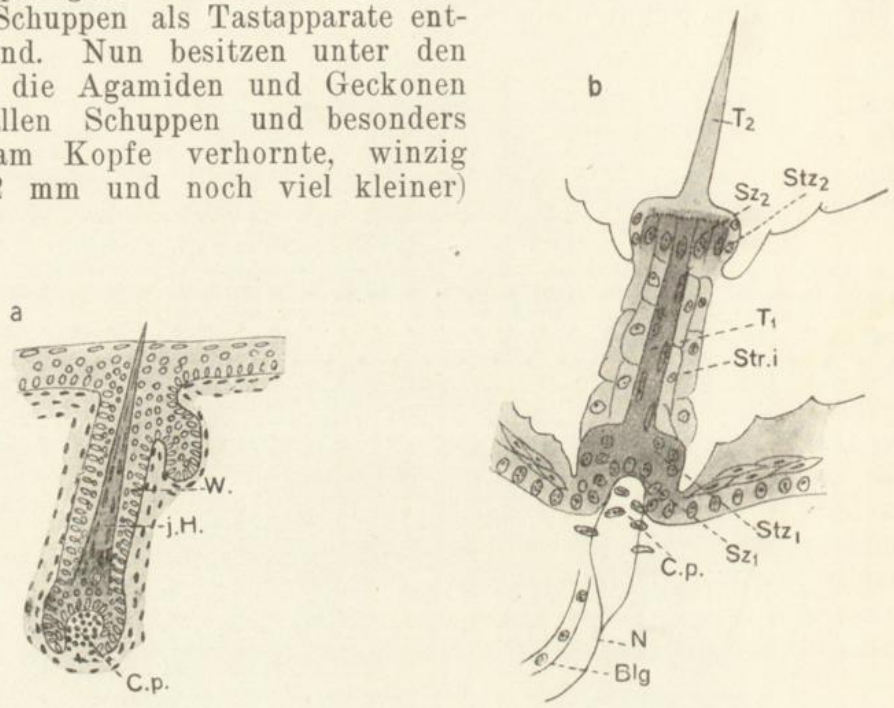


Fig. 282. a Schema eines Haars. *W* Wurzelscheide, *j.H* junges Haar, *C.p* Coriumpapille. b Schnitt durch ein altes und junges Sinneshaar von *Calotes versicolor*, nach Preiss, schematisch. *Blg* Blutgefäß, *C.p* Cutispapille, *N* Nerv, *Str.i* Stratum intermedium, Stz_1 Stützzellen des jungen Organs, Stz_2 des alten Organs, Sz_1 Sinneszellen des jungen Organs, Sz_2 des alten Organs, T_1 junges Tasthaar, T_2 altes Tasthaar.

Tasthärchen in großer Zahl, welche nach den Untersuchungen meiner Schülerin Dr. Preiss als Vorstufe der Säugerhaare angesehen werden können, d. h. man darf annehmen, daß die Vorfahren der Säuger an und unter ihren Schuppen ähnliche Härchen besaßen, die später zu echten Haaren wurden. Die Matrixzellen der Epidermis sind zu Sinneszellen umgewandelt, welche einer kleinen Coriumpapille mit Blutgefäßen und Nerven aufsitzen und über die sich ein Haar von verhornten Zellen erhebt (**282**). Die Sinneszellen werden umgeben von Stützzellen, und das in einer follikelartigen Tasche der Epidermis sitzende Haar geht vermutlich aus der Verhornung dieser beiden Zellarten hervor. Da aber diese beiden schwer zu unterscheiden sind, möchte ich nicht die Sinneszellen mit dem Mark des Säugerhaars, die Stützzellen mit der Rinde homologisieren. Eine solche Annahme ist schon deshalb nicht nötig, weil das primitive Säugerhaar, wie oben schon gesagt wurde, marklos war. Bei der Häutung der Eidechsenhärchen wird, wie

Kritik u. Neueres s. de Meijere, Lubosch Hdb. I 622/27.

bei den Säugerhaaren, das alte Organ durch das neue, aus der Matrix hervorgegangene, nach außen geschoben. Eine weitere Uebereinstimmung besteht darin, daß auch die Agamidenhaare vielfach in Gruppen auftreten und sich durch Teilung vermehren. Auf der nächsten phyletischen Stufe werden diese Haare sich vergrößert haben und hinter den Hinterrand der Schuppen gerückt sein, um hier in die weiche Unterhaut sich einzustülpen, denn ein solches längeres Gebilde mußte

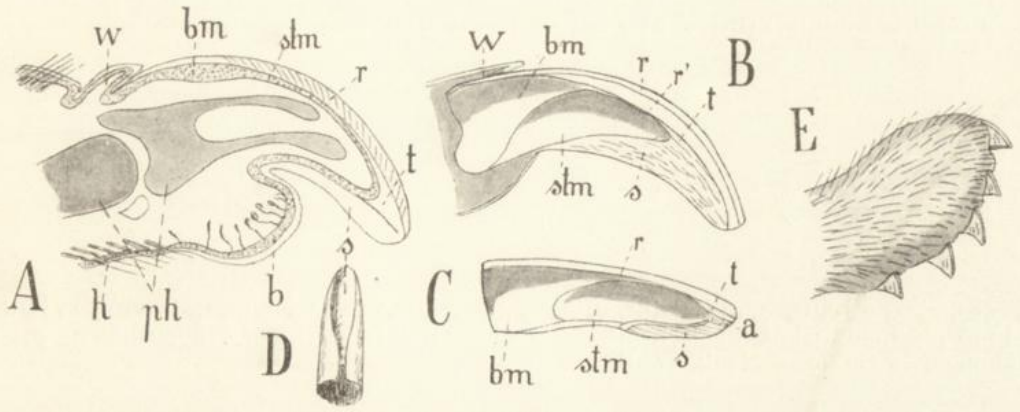


Fig. 283. Krallen von Säugern im Längsschnitt nach Boas. A von einer jungen *Didelphys*, B von *Meles taxus*, C von *Phoca vitulina*, D Hasenkralle von unten, E Hand von *Galeopithecus volans*. *a* Ausfüllungshorn, *b* Ballen, *bm* Basalmatrix, *h* Haar, *ph* Phalange, *r*, *r'* Krallenrücken, *s* Krallensohle, *t* Terminalhorn. *w* Krallenwall.

tief in der Haut verankert sein. Damit war die Möglichkeit einer ausgiebigeren Innervierung gegeben, indem die Epidermiseinstülpung, der Follikel, und seine bindegewebige Umhüllung von sensiblen Nerven versorgt wurden, wodurch diejenigen in der Papille in den Hintergrund traten. Die Zellen am Boden des Follikels verloren ihren Charakter als Sinneszellen und wurden zu Erzeugern der Hornmasse des Haares. Ich glaube nicht, daß die Sinneshärchen der Eidechsen im Sinne Maurers aus den lateralen Hautsinnesorganen der Fische und Urodelen hervorgegangen sind, denn diese werden hinter dem Kopf vom Vagus, jene von Spinalnerven versorgt. Es ist auch nicht leicht verständlich, wie diese Organe trotz ihrer Teilungsfähigkeit sich über die ganze Haut ausgebreitet haben, und es ist nicht möglich, die Teile des Haars auf solche der Lateralorgane zurückzuführen. Alle diese Schwierigkeiten fallen fort, wenn wir annehmen, daß die Haare nicht aus ihnen, sondern aus den Sinneshaaren der Eidechsen sich entwickelt haben. Diese stehen noch auf tieferer Stufe, haben noch keine Sonderung in Rinde und Mark, besitzen noch keine innere Wurzelscheide und setzen sich noch nicht in das Corium fort. Die Ontogenie der Säugerhaare verläuft insofern cänogenetisch, als das Stadium des offenen Follikels übersprungen wird. Aus unserer Auffassung ergibt sich, daß das Haar phyletisch aus verhornten Matrixzellen hervorgegangen ist. Man darf daher nicht die verschiedenen Schichten der Epidermis in ihm suchen

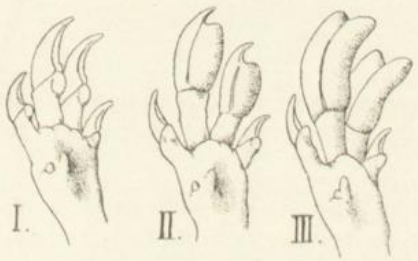


Fig. 284. Linke Hand von *Dicrostonyx* nach Entfernung der Haare, um die während des Winters stark vergrößerten Ballen des 3. und 4. Fingers zu zeigen. Nach Miller.

und etwa die Hornschicht der Rinde, das Stratum mucosum dem Mark homolog setzen. Das Urhaar wird homogen oder längsfaserig wie jetzt die Rinde gewesen sein. Später kam das Mark hinzu. Ich sehe in den Eidechsenhärchen Neubildungen. Die Neigung der Wirbeltierepidermis zur Verhornung trat in den Dienst der Sensibilität. Bei den Säugern vollzog sich eine Funktionserweiterung, indem die Organe auch den Wärmeschutz übernahmen. Die Lateralorgane sind für das Wasserleben bestimmt und degenerieren auf dem Lande, die Eidechsenhärchen hingegen sind Anpassungen an das Landleben.

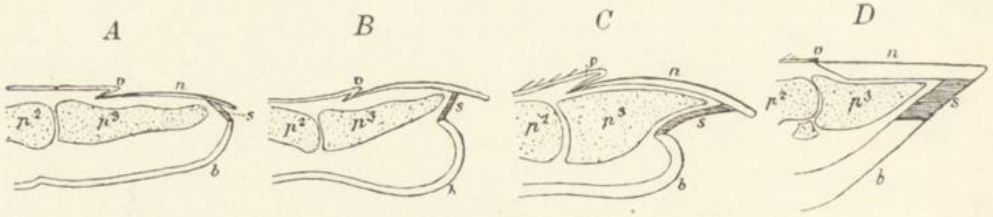


Fig. 285. Längsschnitte durch das Fingerende von A Mensch, B Affe, C Hund, D Pferd, schematisiert nach BOAS. *b* Ballen, *n* Krallen- oder Nagelrücken, p_2, p_3 Phalangen, *s* Sohle, *v* Krallenwall.

Krallen, Nägel, Hufe. Wie aus **283** A hervorgeht, schließen die Krallen der Säuger an die Verhältnisse der Eidechsen (S. 236) an, d. h. der Krallenrücken (Krallenplatte) wird an seiner Basis von einem Hautwall

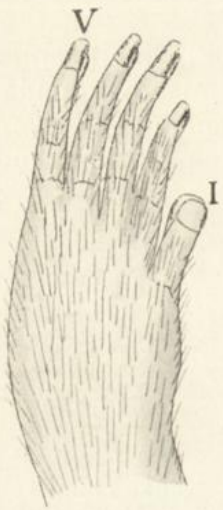


Fig. 286.

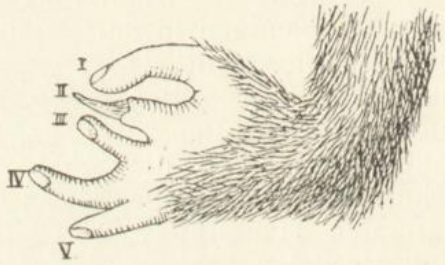


Fig. 287.

Fig. 288.

Fig. 286. Hand eines Ostaffen *Inuus ecaudatus* mit breitem Nagel am Daumen und Kuppelnägeln an den übrigen Fingern. $^1/_2$ nat. Gr. Orig.
Fig. 287. Linker Fuß eines Halbaffen, *Perodicticus calaberensis*, nach HUXLEY.
Fig. 288. Rechter Fuß von *Tarsius spectrum*. $^3/_4$ nat. Gr. Orig.

überdeckt, welcher ihm durch Auflagerung einer dünnen Hornschicht die Glasur verleiht. Die dorsale Hornmasse wird von einer verdickten Basalmatrix abgeschieden, auf welche eine Sterilmatrix folgt, welche keine Hornsubstanz bildet. Die Spitze des Fingers erzeugt das Terminalhorn, seine Ventralfläche die Krallensohle. Zwischen den beiden letzteren findet sich zuweilen [*Halmaturus, Phoca* (C)] noch ein „Ausfüllungshorn". Der Rücken besteht meist aus einer einheitlichen Masse von Hornlamellen. Zuweilen findet sich (B), wie bei manchen

Eidechsen, eine Sonderung in eine obere und eine untere Schicht (*Ursus, Meles*), indem die Basalmatrix in zwei Zonen zerfällt. Die Kralle ist von vorn nach hinten meist stark gebogen und seitlich zusammengedrückt. Sie läuft bei Raub- und Klettertieren meist in eine scharfe Spitze aus, die bei Lauftieren häufig stumpf wird, aber im Gegensatz zum Nagel nach vorn zu sich verjüngt. Die Kompression kann so stark werden, daß die Krallen platt sind; so bei den in der Flughaut eingeschlossenen Fingern von *Galeopithecus volans* (**283** E), deren glatte helle Rückenkante sich von den stumpfen dunklen Seitenflächen scharf abhebt. Indem die Sohle weicher ist als der Rücken, läuft dieser in zwei scharfe seitliche Kanten aus. Beim Hasen ist die Sohle sehr schmal, und der Rücken wölbt sich von beiden Seiten über sie hinüber (D). Eine Ausnahmestellung nehmen die Krallen von *Hydrochoerus* ein, indem die Glasurplatte außerordentlich stark ist und die Sohle in den Ballen allmählich übergeht, während sonst die letzteren beiden deutlich voneinander abgesetzt sind. Große Krallen besitzen zuweilen besondere Befestigungseinrichtungen. So bildet bei den Katzen und bei *Myrmecophaga* die Endphalange eine Knochenscheide, welche in den Wall hineinragt. Bei *Perameles, Manis* und *Talpa* springt die Innenfläche des Krallenrückens mit einer Längsleiste vor, und diese greift in eine Rinne der Phalange. Sehr merkwürdig verhalten sich die Lemminge der Gattung *Dicrostonyx*, welche ihren Namen „Doppelkraller" daher haben, daß die Ballen des 3. und 4. Fingers während des Winters sich vergrößern und mit der Kralle verwachsen, um im Frühling wieder abzufallen. Diese Veränderung hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß die Tiere während der kalten Jahreszeit mehr unterirdisch leben (**284**).

Die **Nägel** der Affen und Menschen sind anzusehen als rückgebildete Krallen, deren Rücken eine flache, wenig gebogene Form angenommen haben, die nicht spitz, sondern breit abgeschnitten oder gerundet enden und deren Sohlen so sehr verkümmert sind, daß die Zehenballen weit nach vorn dicht unter den Nagel gerückt sind. Beim Menschen und bei den Halbaffen überragt der Ballen sogar noch den Nagel (**285** A). Bei den Affen (B) ist diese Sohle stärker entwickelt und leitet über zu den Krallen (C), so daß es oft schwer ist zu entscheiden, ob man eine Kralle oder einen Nagel vor sich hat. Dies gilt namentlich für die sog. „Kuppelnägel", welche in der Querrichtung stark gewölbt sind und die bei den meisten Ostaffen an den Fingern und Zehen mit Ausnahme der ersten vorkommen (**286**). Der Nagelrücken schiebt sich mit seiner freien Kante etwas über die Sohle hinüber und bildet so einen vorspringenden Rand. Er wächst von der Basalmatrix aus, die beim Menschen an den ersten drei Fingern als weißlicher Hof (Lunula) hindurchschimmert. Nägel treten außer bei Primaten auf bei Halbaffen (**287**) mit Ausnahme der zweiten Zehe, welche noch eine Kralle trägt. Bei *Tarsius spectrum* (**288**) hat auch die dritte Zehe noch eine Kralle; die Nägel zeigen ihren Ursprung aus Krallen noch dadurch an, daß sie spitz zulaufen; derjenige der ersten Zehe ist winzig klein. Ferner sitzen Nägel bei einigen Marsupialiern (*Didelphys*) an der ersten Zehe, welche mit Ausnahme von *Notoryctes* immer ohne Kralle ist und bei manchen Arten (*Phascolarctus cinereus, Trichosurus caninus, Phalanger orientalis*) überhaupt keine stärkere Verhornung über dem dicken Ballen aufweist. Bei manchen Eichhörnchen (*Xerus capensis, Sciurus maximus*) trägt der Daumen einen

sehr breiten Nagel, während alle übrigen Finger Krallen haben. In allen diesen Fällen handelt es sich um Greifextremitäten, bei denen der Ballen als Tastorgan stark entwickelt ist, so daß offenbar die Rückbildung der Kralle zum Nagel in Anpassung an eine gesteigerte Tastempfindung eingetreten ist. Der Nagel bildet ein festes Widerlager, gegen den der Ballen angedrückt wird, was eine Reizung der Tastkörperchen zur Folge hat. Daher fängt die Nagelbildung bei Affen immer an der ersten Zehe an, welche beim Umgreifen der Aeste am meisten benutzt wird, was zweifellos zugunsten einer lamarckistischen Deutung spricht, denn der Zufall müßte alle fünf Finger gleichmäßig bevorzugen, da es sich in jedem Falle um eine Verbesserung handelt. Dies zeigen unter den Neuweltsaffen die Hapaliden deutlich, welche an allen übrigen Fingern und Zehen noch Krallen haben. Auch bei den Ostaffen ist immer der Nagel an Zehe und Finger I am deutlichsten ausgeprägt (**286**). Für die Entstehung der Nägel aus den Krallen spricht die Tatsache, daß beim Fötus des Menschen und Schimpansen zunächst ein krallenartiger Vornagel gebildet wird, an dessen Basis der bleibende Nagel hervorwächst. In ganz anderer Weise können sich Nägel bilden, wenn die Extremität zu einer Flosse ver-

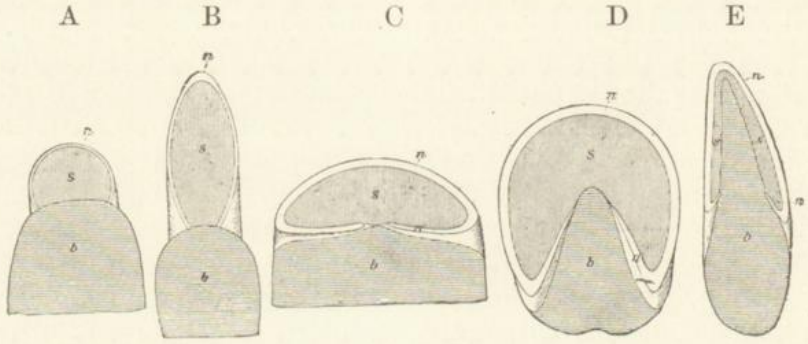


Fig. 289. Fingerspitzen von unten gesehen nach Boas, schematisiert. A Affe, B eine Art mit Krallen, C Nashorn, D Pferd, E Elentier. *b* Fingerballen, *n* Rand des Krallenrückens, *s* Sohle.

breitert wird; so unter den Seekühen bei *Manatus* in rudimentärer Form mit Ausnahme vou *M. inunguis*. Bei *Halicore* sind sie ganz geschwunden, ebenso bei Walen. Bei den Robben läßt sich derselbe Prozeß verfolgen. Die Phociden haben an der Hand noch große Krallen (**283** C), während sie am Fuß sehr klein geworden sind, namentlich die erste und die fünfte. Die Otarien haben an der Hand nur noch Rudimente, während die drei mittleren Zehen flache Nägel tragen. Ebenso hat das Schnabeltier an seiner Hand fünf gerade Kuppelnägel, welche von der Schwimmhaut breit überragt werden, also nur dieser als Widerlager, aber nicht mehr zum Kratzen dienen können.

Indem die Säuger sich zur schnelleren Fortbewegung auf die Spitze der Zehen stellten, digitigrad wurden, hat sich aus der Kralle der **Huf** entwickelt. Dieser ist durch folgende Merkmale charakterisiert, wie man am besten an der höchsten Hufform, dem Pferdehuf (**289**, D), erkennt: der Rücken, welcher auch wohl als Hornwand bezeichnet wird, ist gerade oder fast gerade und sehr dick; der Krallenwall ist sehr schwach; der Ballen springt als sog. „Strahl" mehr oder weniger weit in die Sohle hinein, und Ballen und Sohle bilden zusammen die Unterfläche, auf welcher der Körper ruht. **289** läßt erkennen, wie der Strahl all-

mählich immer mehr an Bedeutung gewinnt. Beim Tapir, Nashorn (C), Schwein und Hirsch (**290**) sind Ballen und Sohle noch deutlich getrennt; beim Pferd greift der Strahl schon weit in die Sohle hinein (D), und beim Elch (E) und Reh (**290**) wird die Unterfläche ganz überwiegend von ihm gebildet, und die Sohle ist entsprechend verschmälert. Bei der Giraffe wird die ganze Ventralfläche nur vom Ballen eingenommen, und die Sohle ist nicht mehr zu erkennen. Sohle und Ballen der Huftiere bestehen aus viel weicherer Hornsubstanz als der Rücken, so daß dieser mit einer scharfen Kante nach unten abschließt. Daraus erklärt sich der sichere Tritt, mit dem Gemsen, Wildziegen, Wildschafe, Antilopen und andere Huftiere selbst im raschen Laufe über Geröllhalden und Felswände hinwegeilen. Dabei gehen

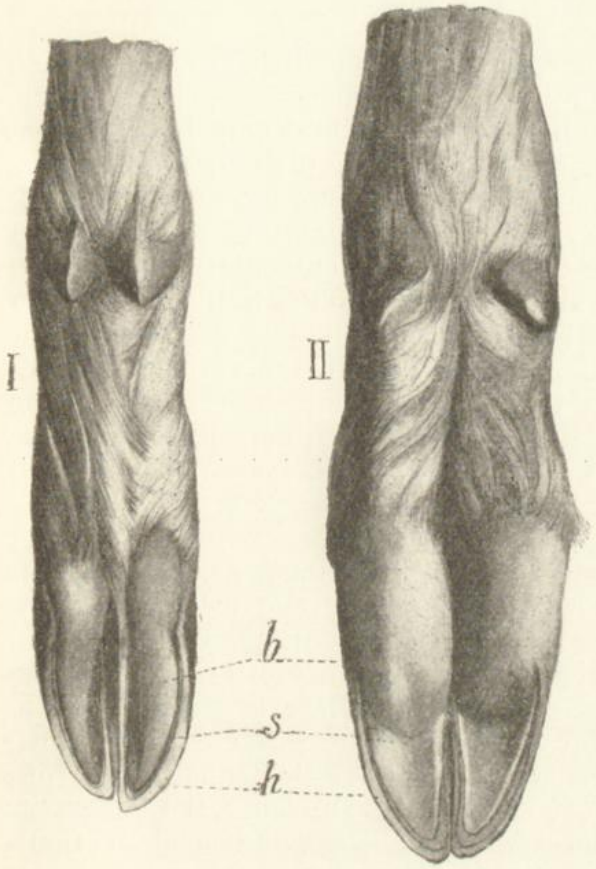


Fig. 290.

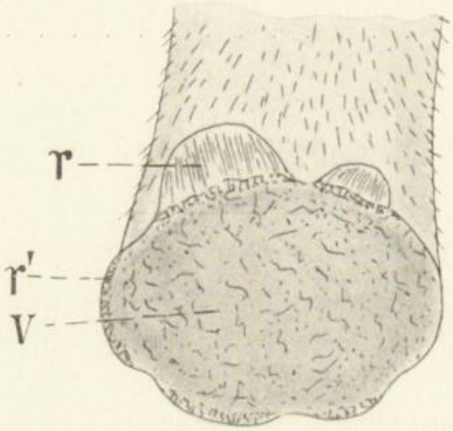


Fig. 291.

Fig. **290**. I langballige Sohle vom Reh, II kurzballige vom Edelhirsch nach Eber. *b* Ballen, *h* Hornwand = Rücken des Hufs, *s* Sohle des Hufs.

Fig. **291**. Elefantenfuß, halb von unten gesehen. Orig. *r* Rücken des Hufes, *r'* Uebergang zur Ventralfläche des Fußes, *v* die verwachsenen Ballen- und Sohlenflächen. $^1/_{13}$ nat. Gr.

Sohle und Ballen oft ganz allmählich ineinander über. Eine sehr merkwürdige Bildung ist der Fuß des Elefanten: alle Zehen sind miteinander verwachsen zu einer dicken Säule, deren ebene Ventralfläche von den verwachsenen Ballen und Sohlen gebildet wird, die als solche nicht mehr zu unterscheiden sind, sondern eine rissige Hornfläche bilden. Am Unterrand der Seitenwand springen die Rücken der fünf Hufe als senkrecht stehende Nägel vor (**291**). Sie sind längsstreifig, und ihr Unterrand ist mehr oder weniger durchgescheuert, von Spalten durchsetzt und geht ohne scharfe Grenze in die Ventralfläche über. Bei den plantigrad sich bewegenden Klippschiefern (*Hyrax*) finden wir an den vier Fingern und an den zwei äußeren Zehen ein Mittelding zwischen Nagel und Huf: dorsal einen breiten Nagel, der sich aber ventral in eine Sohle fortsetzt. Die innere Zehe trägt eine Kralle, welche einem

gespaltenen Phalanxknochen aufsitzt. Sie dient wohl zum Putzen des Fells. Eine ähnliche hufartige Bildung zeigen die großen südamerikanischen Nager (*Hydrochoerus, Dolichotis, Cavia, Dasyprocta, Dinomys*), welche deshalb früher zu der Familie der Subungulata vereinigt wurden. Ueber das Laufen von *Hyrax* an senkrechten Flächen vgl. das Kapitel über Lokomotionsorgane (S. 355).

Die Hautdrüsen der Säuger.

Die Hautdrüsen sind bei den Säugern so reichlich vorhanden, daß sie als ein Erbteil amphibienähnlicher Urformen zu gelten haben. Sie treten uns entgegen 1. in allgemeiner Verbreitung in drei fast ausnahmslos vorhandenen Sorten, als Talg-, Schweiß- und Milchdrüsen, und daneben 2. in zahlreichen speziellen Formen, welche an irgendeiner Körperstelle bald in dieser, bald in jener Familie, Gattung oder Art auftreten und sich stets auf Talg- oder Schweißdrüsen zurückführen lassen. Die Milchdrüsen sind modifizierte Schweißdrüsen. Nur bei Cetaceen und *Manis* fehlen mit der Rückbildung der Haare die Schweiß- und Talgdrüsen, so daß nur die Milchdrüsen vorhanden sind; bei *Manis* haben sich Talgdrüsen in der Umgebung des Afters und an der Schnauze erhalten. Bei den Sirenen bahnt sich derselbe Prozeß an, indem die Schweißdrüsen fehlen, während die Talgdrüsen in rudimentärer Form vorkommen.

1. Die Talgdrüsen, Glandulae sebaceae, haben wir schon früher (S. 294) als Bestandteile der Haarbälge (**168**) kennen gelernt, die sie in Ein- oder Mehrzahl rosettenförmig umgeben. Sie haben die Aufgabe, die Haarschäfte geschmeidig zu erhalten, da die Hornmassen hart und brüchig werden, wenn sie nicht beständig eingefettet werden. Zuweilen werden die Talgdrüsen so groß, daß der Haarbalg wie ein Anhang derselben erscheint (Lippe der Schweine, Antorbitaldrüse der Antilopen). Die Größe der Talgdrüsen steht in keiner Beziehung zur Größe der Haare. Zarte Haare haben oft sehr große Drüsen. Daraus ist zu schließen, daß sie noch eine andere Aufgabe haben, indem sie vermutlich den Individualgeruch erzeugen. Sie fehlen merkwürdigerweise trotz des Haarkleides bei *Choloepus* und *Chrysochloris*. Im Gegensatz zu den Schweißdrüsen besitzen sie keine Hülle von kontraktilen Zellen. Sie werden nur von Bindegewebe umgeben (**70**). In manchen Organen häufen sie sich, und zwar besonders dort, wo die Haut in die Schleimhaut übergeht; so als Meibomsche Drüsen am Lidrande, als Perianaldrüsen um den After herum, an den Lippen, als Tysonsche Drüsen an der Glans penis.

2. Die Schweißdrüsen, Glandulae sudoriparae (**168**), haben eine viel allgemeinere Verbreitung als die Talgdrüsen, da sie zwar ursprünglich, wie die Ontogenie beweist, in die Haarbälge oberhalb der Talgdrüsen einmünden, aber sich sehr oft sekundär von den Haarbälgen lösen und frei in der Haut vorkommen; so treffen wir sie besonders reichlich beim Menschen an der Innenfläche von Hand und Fuß und in besonderer Größe in der Achselhöhle an, bei Tieren an den Ballen der Füße und an der Schnauze. Es sind beim Menschen meist unverästelte, bei Tieren nicht selten verästelte Schläuche, welche sich am unteren Ende knäulförmig aufrollen und daher auch Knäuldrüsen genannt werden. Dieser gewundene untere Abschnitt führt sezernierendes Epithel und geht scharf abgesetzt in den langen Ausführgang über,

dessen Zellen viel niedriger sind. Den Durchgang durch das feste Stratum corneum überwindet der Ausführgang häufig in Spiralen (**254**). Die Drüsen können so lang werden, daß sie bis in das subkutane Bindegewebe hineinreichen. Beim Menschen fehlen sie an der Glans penis und der Innenfläche des Präputiums; ferner werden sie vermißt bei Cetaceen, Sirenen, *Manis*, *Choloepus* und *Lepus*. Die Schweißdrüsen ölen für gewöhnlich in nicht auffälliger Weise die Haut ein und erhalten das Stratum corneum geschmeidig. Beim Menschen und Pferd, und in geringerem Maße auch beim Rind erzeugen sie bei hoher Temperatur oder starker Muskelarbeit das bekannte Sekret, den Schweiß, welcher zu 98 und mehr Prozent aus Wasser besteht, daneben Spuren von Eiweiß, Harnstoff, NaCl, Fetten und Fettsäuren enthält. Die durch die Verdunstung des Schweißes erzeugte Kälte setzt die Körpertemperatur herab. Beim Menschen können unter Umständen 12 Liter Schweiß und mehr ausgeschieden werden. Das Sekret wirkt aber abkühlend nur bei trockener oder mäßig feuchter Luft. Ziegen, Mäuse und Kaninchen vermögen nicht zu schwitzen. Die Katze hat drei Sorten von Knäuldrüsen, von denen diejenige an den Ballen Schweiß absondert. Auch die Hunde können nur hier schwitzen. Das Nilpferd hat Schweiß- und Talgdrüsen nur an den Ohren, welche viel aus dem Wasser herausragen. Sonst finden sich überall in der Haut tubulo-alveoläre Drüsen, welche ein rotes, schleimiges Sekret liefern, das die Hautoberfläche färbt. Bei den Männchen von *Macropus rufus* sondern die Schweißdrüsen ebenfalls eine rote Flüssigkeit ab, welche die Haare färbt; bei den Weibchen der Zwergantilope *Cephalophus pygmaeus* ein blaues.

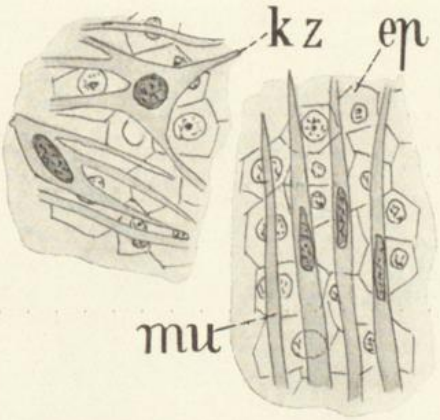


Fig. **292**. Schweißdrüsenepithel von *Paradoxurus hermaphroditicus* von außen gesehen nach BRINKMANN. *ep* sezernierende Epithelzellen, rechts mit epitheliogenen Muskelzellen (*mu*), links diese in Korbzellen (*kz*) umgewandelt.

Der histologische Aufbau der Schweißdrüsen ist einfach: das einschichtige Epithel wird von zylindrischen bis kubischen, zuweilen sogar flachen Zellen gebildet. Sie enthalten Sekretkörner und Fettröpfchen, sind also merokrin. Nach außen folgen spiralig verlaufende, glatte epithelogene Längsmuskeln, welche durch Verästelung zu „Korbzellen" werden können (**292**), und eine bindegewebige Hülle. Die eigentliche Drüse wird von der aufgeknäulten Strecke des Schlauchs gebildet. Dann geht dieser in einen Ausführgang mit zweischichtigem Epithel ohne Längsmuskeln über, welcher das Corium durchzieht. Die äußere Schicht des Ausführganges wird also in dem sezernierenden Teile zu den Muskelzellen.

Phyletische Entstehung der Schweiß- und Talgdrüsen. Hierüber lassen sich nur Vermutungen aussprechen. Da die Säuger sehr wahrscheinlich von Cotylosauriern abstammen und diese wieder von Stegocephalen, so wird man annehmen dürfen, daß jene zwischen den Reptilienschuppen noch die Hautdrüsen ihrer amphibienartigen Vorfahren besaßen. Bei den Amphibien kommen noch jetzt vielfach Hautdrüsen mit epithelogener Muskularis (s. S. 223 und Fig. **166**) vor. Indem

solche alveoläre Drüsen zu Schläuchen auswuchsen, mögen sie sich zu Schweißdrüsen umgebildet haben, um das Gleiten der Schuppen bei Bewegungen zu erleichtern. Sie traten dann in Beziehung zu den Haaren, die, wie S. 309 im Kapitel über die Phylogenie der Haare gezeigt wurde, aus den Tasthärchen der Schuppen hervorgingen. Daher münden noch jetzt die Schweißdrüsen dauernd oder auf frühen Stadien in die Haarfollikel. Mit der Rückbildung der Schuppen übernahmen sie die Einfettung der Haut und rückten von den Haaren ab, die sich in den Talgdrüsen einen spezifischen Ersatz schufen. Die letzteren sind also phyletisch jünger als die Schweißdrüsen; daher ihre geringe Umwandlungsfähigkeit, während die mehr indifferenten Schweißdrüsen eine Fülle der verschiedensten Drüsen aus sich hervorgehen ließen.

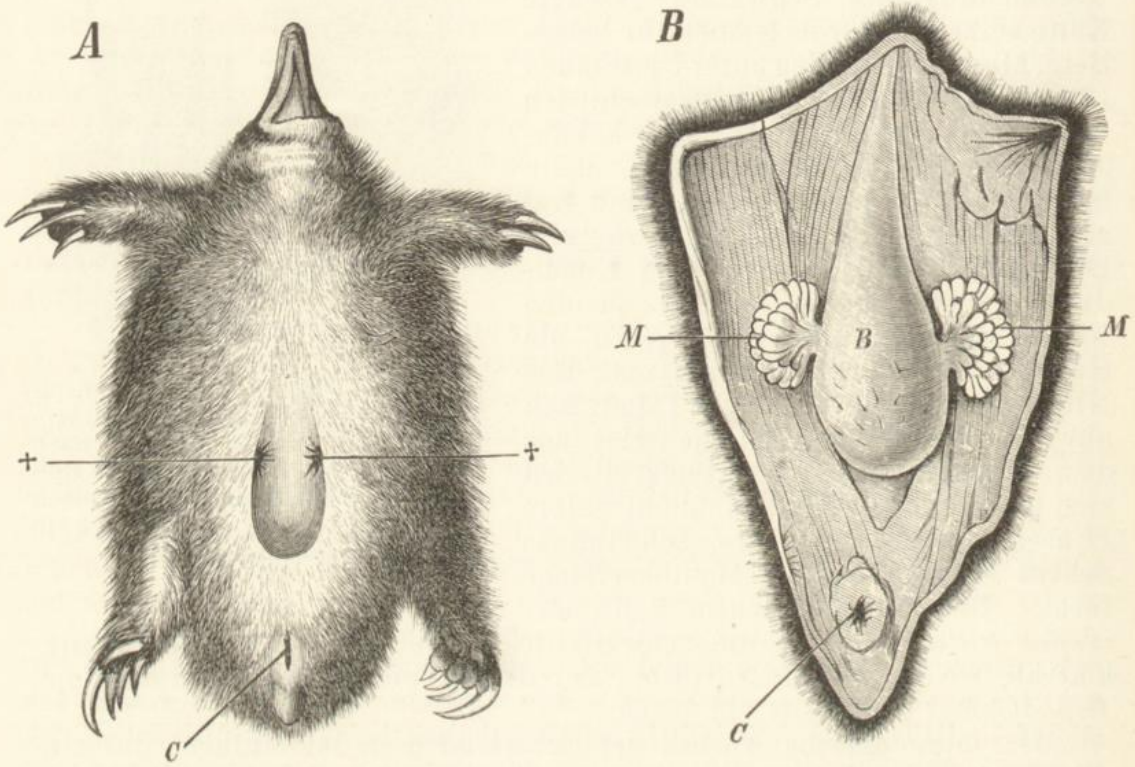


Fig. 293. Weibchen von *Echidna hystrix* mit Brutbeutel. Bei + ein Haarbüschel, von dem das Sekret abtropft. Nach HAACKE.

3. Die Milchdrüsen schließen wir an die Schweißdrüsen an, weil sie sich sehr wahrscheinlich aus diesen entwickelt haben. Wir dürfen annehmen, daß die Ursäuger ovipar waren, sich aber schützend um ihre Eier herumlegten oder sie mit dem Bauche zudeckten. Dadurch wurde die Haut an bestimmten Stellen gereizt, verdickte sich und vergrößerte die Schweißdrüsen zu verästelten tubulo-alveolären Organen, deren fettreiches Sekret von den jungen Tieren aufgeleckt wurde. Jenes erste Stadium einer lokal verdickten Oberhaut tritt uns noch jetzt ontogenetisch in den Voranlagen der Milchdrüsen entgegen. Die phyletische Weiterentwicklung erfolgte nach drei verschiedenen Richtungen: bei den Monotremen mit Marsupium, aber ohne Bildung einer Zitze, bei den Beuteltieren mit Marsupium und Zitze und bei den Placentalen nur mit Zitzen.

Monotremen. Hier finden sich die einfachsten Verhältnisse. 100 bis 125 Schläuche von etwa 25 mm Länge münden auf einem Drüsenfelde ohne Zitze aus. Es fehlt auch eine besondere Einsenkung (Mammartasche). Die Drüsen sind bei den Männchen ebenso stark entwickelt wie bei den Weibchen, so daß es nicht unmöglich, wenngleich noch nicht beobachtet ist, daß sich beide Geschlechter an der Ernährung der Jungen beteiligen. Jeder Schlauch hat seine eigene glatte Muskularis und mündet an der Basis eines Haares aus, ist also sicherlich aus einer Schweißdrüse hervorgegangen. *Echidna* verhält sich insofern anders wie das Schnabeltier, als bei dem weiblichen Ameisenigel sich die Drüsen in einem etwa 4 cm breiten, flachen, von einem Sphinkter (**295**) umgebenen Marsupium (**293**, **294**) öffnen, welches zuweilen durch einen aus dem Verschluß des Nabels hervorgehenden medianen Wall (*Mw*) in zwei Abschnitte zerfällt. Die Haare des Drüsenfeldes haben zum Teil stark entwickelte Talgdrüsen. Sie stehen in dem Beutel vielfach zu zweien, wie auch sonst auf der Bauchfläche. Das Tier trägt in ihm ein großes rundes, mit einer Hornschale bedecktes Ei, zuweilen auch zwei, und auch das Junge während der ersten Laktationszeit. Später bildet sich der Beutel stark zurück, um bei der nächsten Brunst wieder aufzutreten, denn die 9 cm langen Tierchen werden in Erdhöhlen vergraben und hier ernährt. Als erste Anlage des Drüsenfeldes zeigt sich bei Embryonen (**296** *ma*) eine flache Epidermiserhebung, die Voranlage, welche später mehr medianwärts wandert. Der Beutel wird zuerst paarig angelegt, indem jederseits eine Rinne um das Drüsenfeld herum auftritt; später verschmelzen die beiden Rinnen. Wahrscheinlich wurden ursprünglich, wie beim Schnabeltier, immer zwei Eier abgesetzt. Bei *Ornithorhynchus* fehlt ein Beutel und daher auch ein Sphinkter, was als eine sekundäre Anpassung an das Wasserleben anzusehen ist. Die Drüsenfelder liegen im Niveau der Bauchhaut und fallen äußerlich wenig auf, da sie wie diese mit Grannen- und Wollhaaren bedeckt sind. Das Drüsenpaket tritt durch einen Schlitz der Bauchmuskeln hindurch (**297**). Ueber die Eier und Jungen ist noch nichts bekannt.

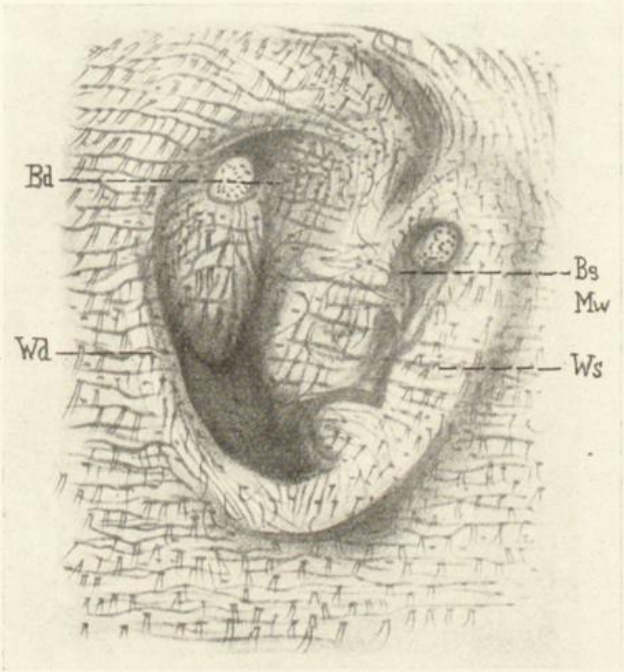


Fig. 294. Marsupium einer erwachsenen *Echidna* nach Semon. *Bd*, *Bs* rechte, linke Tasche, *Mw* Mittelwall, *Wd*, *Ws* rechte und linke Wand des Beutels.

Für die **Marsupialier** ist charakteristisch 1. der Besitz von Zitzen, welche durch Ausstülpung einer Zitzentasche (Mammartasche) entstehen; 2. die oft sehr große Zahl der Zitzen und ihre Anordnung bei einigen Arten jederseits in einer Doppelreihe; 3. der durch einen

besonderen Sphinkter verschließbare Beutel, in dem die Zitzen liegen und welcher die auf sehr früher Entwicklungsstufe geborenen Jungen aufnimmt. Wie bei Monotremen (**296**) tritt zuerst eine Voranlage jederseits neben dem Nabel auf. Sie läßt eine Anzahl von paarigen Mammaranlagen aus sich hervorgehen (**298** A), von denen aber das vorderste und das hinterste Paar miteinander verschmelzen. Indem dann diese beiden Felder zusammenrücken (B), entsteht die merkwürdige vierreihige Anordnung (C), wie sie bei manchen Didelphyiden (**299**) beobachtet wird. Jede Anlage (**300** a) besteht zuerst aus einer knopfförmigen Verdickung der Epidermis. Diese wächst als solide Wucherung in die Tiefe und läßt am unteren Ende strangförmige Haaranlagen (*I*) hervorsprossen, welche je eine Drüsenanlage (*II*) tragen und später auch eine Talgdrüse bekommen. Die Wucherung höhlt sich aus (c), wobei anfangs das Lumen von einem Hornpfropf erfüllt sein kann. Die so gebildete Zitzen- oder Mammartasche stülpt sich dann aus zu einer langen Zitze (d), deren Oberfläche also der Wand der Zitzentasche entspricht. Sie entbehrt meist der Haare, da diese und die Talgdrüsen sich zurückbilden. Bei der primitiven Didelphyide *Marmosa murina* bleibt die Zitzentasche von geringer Tiefe (e), stülpt sich aber später noch aus. Endlich bei *Didelphys marsupialis* (f, g) unterbleibt die Aushöhlung der Anlage ganz, und die Zitze entsteht durch Auswachsen des Hautwalls. Die Zahl der Zitzen ist bei den niederen Gattungen der Beuteltiere sehr groß und variiert individuell sehr stark, bei den höheren sinkt sie auf 4 oder 2: Gattung *Marmosa* (beide Seiten zusammen) 9–19, *M. pusilla* 11—15; *Peramys* 9—25; *Didelphys marsupialis* 5—13; *Peramelidae* 8; *Phalangeridae* und *Macropodidae* 4, *Phascolarctidae* 2. Die Zitzen verteilen sich in der verschiedensten Weise, meist dicht zusammen im Beutel zu 2 oder 4 geraden oder gebogenen Reihen. Bei fehlendem Beutel (**299**) können sie sich auch über die ganze Bauchfläche in 2 oder 4 Reihen erstrecken. Wenn viele Zitzen vorhanden sind, so hat jede nur wenige Milchgänge; andererseits steigt die Zahl bei *Phascolarctos* auf einer Zitze bis zu 24. Die Jungen der Beuteltiere ergreifen die Zitze nach der Geburt, und

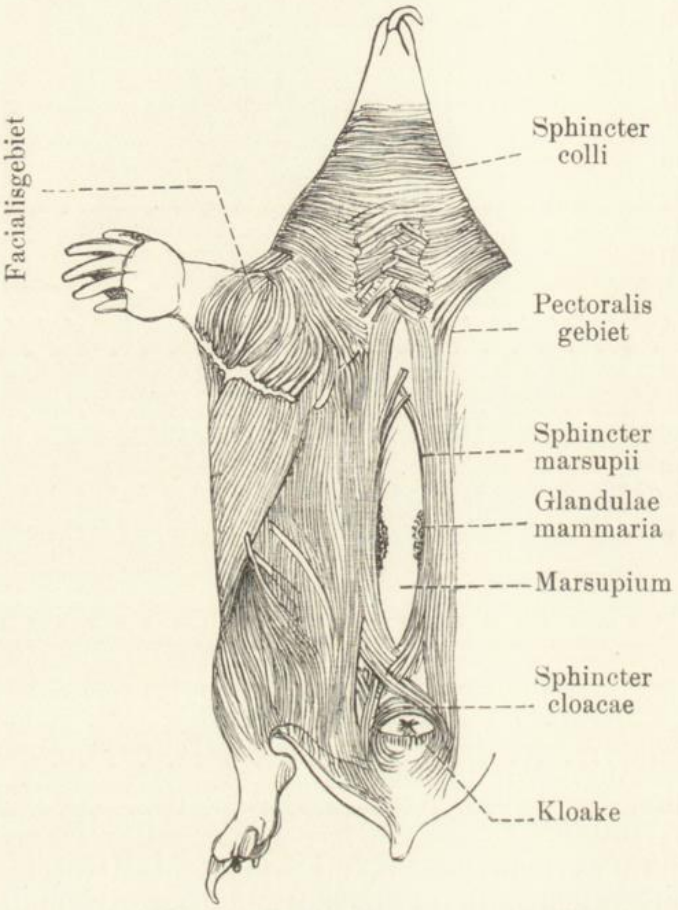


Fig. 295. Ventralmuskeln einer männlichen *Echidna* nach RUGE.

das Epithel des Mundes verwächst mit dem der Zitze, so daß das Junge fest an dieser hängt und auch ohne Beutel herumgetragen werden kann. Da die Jungen zunächst noch nicht saugen können, so wird die Milch ihnen durch einen um die Drüse herumlaufenden Kompressormuskel von Zeit zu Zeit eingespritzt. Der Beutel entsteht durch eine Einsenkung der Bauchhaut, und zwar schon bei den Beuteljungen, also auf einem sehr frühen Stadium, wenn die Mammaranlagen knopfförmige Verdickungen sind (**301**). Es ist nun sehr beachtenswert, daß die niedrigsten Beuteltiere, die Didelphyiden, in den Gattungen *Marmosa* und *Peramys* einen Beutel noch nicht besitzen, und daß er bei *Caluromys* durch zwei seitliche Falten angedeutet ist. Innerhalb dieser Familie ist er bei *Didelphys* und *Chironectes* gut entwickelt. Unter

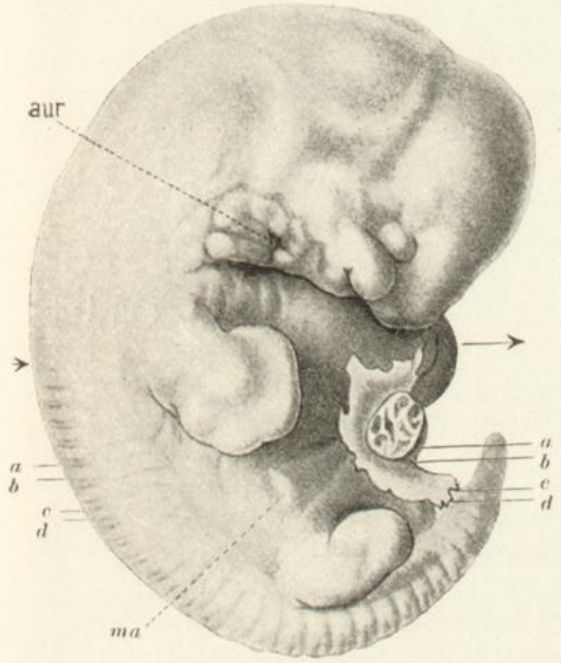


Fig. 296.

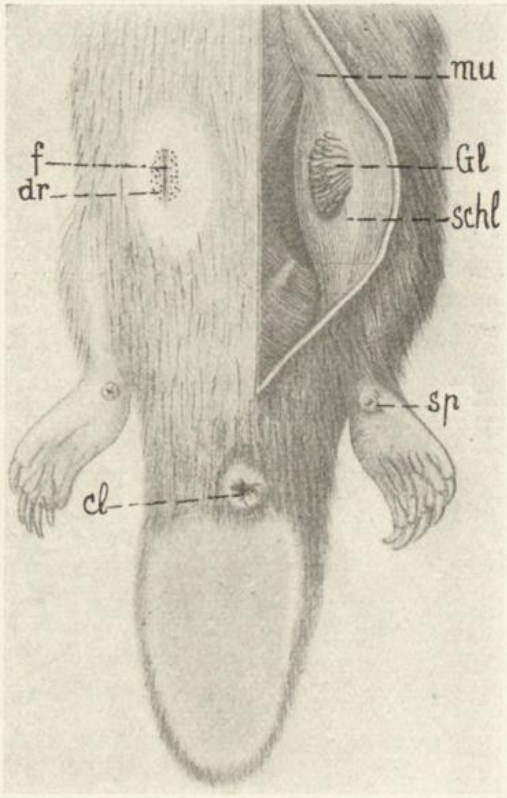


Fig. 297.

Fig. **296**. Embryo von *Echidna* von 14 mm Rückenlänge nach SEMON, vergrößert. *ma* Voranlage des Drüsenfeldes.

Fig. **297**. Bauchseite eines *Ornithorhynchus*-Weibchens nach KLAATSCH. *cl* Kloake, *dr* Drüsenfeld, *f* Furche, *schl* Schlitz zwischen den Bauchmuskeln (*mu*), *sp* Sporngrube.

den Dasyuriden ist er bei *Phascogale* schwach ausgebildet. Man muß hieraus schließen, daß der Beutel innerhalb der Beuteltiere selbständig erworben, also nicht von Monotremen ererbt ist. Es handelt sich hier um zwei homoiologe Bildungen. Bei *Myrmecobius* wird er zuerst angelegt, bildet sich aber wieder zurück mit Ausnahme des Sphinkters, welcher sich erhält. Der Beutel kommt auch den männlichen Tieren zu, ausgenommen *Thylacinus*. Die Oeffnung des Beutels ist meist nach vorn gekehrt, zuweilen auch gerade nach unten, bei *Perameles* nach hinten. Es hängt dies wohl von der Lebensweise und Körperhaltung

ab. Die Wand des Beutels trägt Haare und wird vielfach von Furchen durchzogen. Bei vielen Arten bildet sich um jede Mammartasche bzw. Zitze eine Ringfurche, deren Außenwand sich zuweilen faltig erhebt und zur Befestigung des Jungen beitragen kann (**302**). Bresslau hat diese Furchen als Marsupialtaschen bezeichnet und die Vermutung ausgesprochen, daß der Beutel aus der Verwachsung solcher Taschen entstanden ist. Dies ist nicht wahrscheinlich, denn es handelt sich meist nur um seichte Furchen und nur selten (*Sminthopsis*) um größere Bildungen. Es ist vielmehr anzunehmen, daß der Beutel, wie bei *Echidna*, dadurch entstand, daß die mediane Bauchwand dünnhäutig und ohne darunter liegende Muskeln war. Nachdem die Jungen sich fest an die Zitzen angesogen hatten, wird eine Kontraktion der umgebenden Muskeln sie in die Haut wie in einen Beutel hineingepreßt haben. Aus diesen Muskeln hat sich dann der quergestreifte Sphinkter entwickelt.

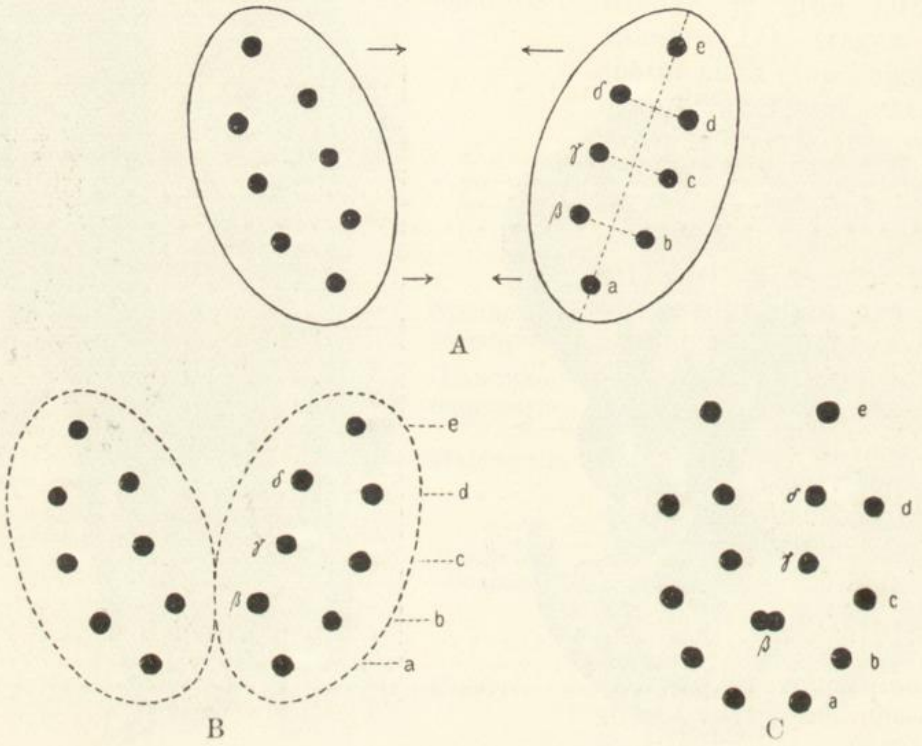


Fig. 298. Schemata zur Entstehung der doppelreihigen Zitzen der Didelphier nach Bresslau.

Die Verhältnisse der **Placentalia** erinnern sehr an die Beuteltiere, denn die Milchorgane münden auf Ausstülpungszitzen aus, die jederseits in einer Reihe stehen, wenn sie in mehrfacher Zahl vorhanden sind. Ein Beutel fehlt vollständig und tritt nicht einmal in Spuren auf. Man kann aus diesem Grunde die Placentalier nicht direkt von den Marsupialiern ableiten, sondern wird sie beide auf dieselbe Urform zurückführen müssen, welche nur eine Voranlage besaß. Diese tritt bei den Placentaliern auf als **„Milchstreifen“**, d. h. als ein ziemlich breiter Streifen von erhöhtem Epithel, welcher von der Achsel bis zu den Weichen sich jederseits erstreckt. Er verdickt sich dann in seiner Mitte zur **„Milchleiste“** (**303**), während die seitlichen Teile verschwinden. Die Milchleiste verdickt sich weiter in bestimmten Abständen zu den Milchhügeln (**304** a), während die zwischen ihnen

gelegenen Partien sich rückbilden. Jeder Hügel läßt nun eine Zitzentasche aus sich hervorgehen, die ursprünglich ziemlich tief ist (b—d, *Erinaceus, Talpa, Muridae, Carnivora*), bei Menschen (e) aber nur wenig sich aushöhlt. Durch Ausstülpung der Tasche geht daraus die Zitze hervor, wobei der Cutiswall in verschiedenem Grade sich beteiligt. Bei den Wiederkäuern (f) tritt analog wie bei **300** f, g keine Aushöhlung ein, sondern die Zitze wird fast ganz vom Cutiswall aufgebaut. Sie trägt einen sehr weiten Drüsengang, den sog. Strichkanal (**306**). Indem die Milchorgane zusammentreten und über die Bauchhaut weit vorspringen, entsteht das sog. Euter. Im allgemeinen finden wir, daß der Drüsengang kurz vor seiner Ausmündung sich erweitert zum Sinus lactiferus, Milchsäckchen (**305, 306,** *sin*), das bei der Kuh zu der sehr geräumigen Milchcisterne wird. Dieser Gang hat also nichts mit einer Zitzentasche zu tun, da eine solche gar nicht auftritt. Die frühere Bezeichnung „Pseudozitze" (Gegenbaur) ist demnach aufzugeben. Die Zitzen der Säuger sind meist dunkel pigmentiert und heben sich dadurch von der hellen Hautfläche ab. Bei den Primaten einschließlich des Menschen und der Hapaliden findet sich um die Zitze noch ein dunkler Hof mit höckeriger Oberfläche, der Warzenhof (Areola), welcher ein Teil des Cutiswalls ist, also nicht als ausgestülpte Zitzentasche angesehen werden kann (**305**). Beim Menschen münden hier zahlreiche verästelte tubulöse Drüsen, die Montgomeryschen Drüsen (Glandulae areolares). Die Milchdrüse selbst ist eine zusammengesetzte tubulo-alveoläre Drüse, die in viele Läppchen zerfällt. Sie liegt eingebettet in fettreichem Bindegewebe. Für den Menschen ist charakteristisch, daß diese Fettpolster so stark entwickelt sind, daß die Zitzen auf vorspringenden Hügeln, den Brüsten, ruhen. Die Zahl der Milchgänge einer Zitze schwankt erheblich (Wiederkäuer, Insektenfresser, Mäuse 1; Pferd 2; Carnivora, Mensch viele). Die Zahl der Zitzen ist bei niederen und kleinen Säugern groß, da sie gleichzeitig mehrere Junge werfen; in demselben Maße, wie die Körpergröße und Differenzierung zunimmt, verringert sich die Zahl der Jungen und der Brustwarzen, bis wir schließlich bei Mensch, Pferd, Schaf, Ziege, Elefant u. a. nur ein Paar antreffen. Das Rind hat 2, die Katze 4, der Hund 4—5, das Schwein 5—8 Paare. Die höchste Zahl, 11 Paare, besitzt ein Insektenfresser von Madagaskar, der Borstenigel, *Centetes ecaudatus*. Wenn die Zahl geringer wird, können sich die Zitzen am vorderen oder hinteren Ende der Milchleiste anlegen. So finden wir pectorale Brustwarzen bei Affen, Halbaffen, Elefanten, Fledermäusen, Sirenen, manchen Edentaten; abdominale und inguinale bei Nagern, Insektivoren und Carnivoren; inguinale bei Huftieren und Walen. Bei der Maus liegen 3 Paare an der Brust, 2 Paare inguinal, und dazwischen befindet sich eine Lücke. Die ursprüngliche große Zahl kommt in überzähligen Brustwarzen (Hypermastie) nicht selten

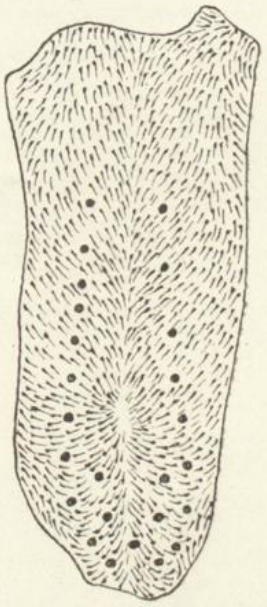


Fig. **299.** Bauchhaut eines jugendlichen Weibchens von *Peramys henseli* nach Bresslau. Die schwarzen Punkte sind die Mammaranlagen, die Striche sind Haare.

zum Ausdruck oder in einer großen Variabilität der Zahl. Beim Menschen können solche akzessorische Gebilde von der Achselhöhle bis in die Nähe

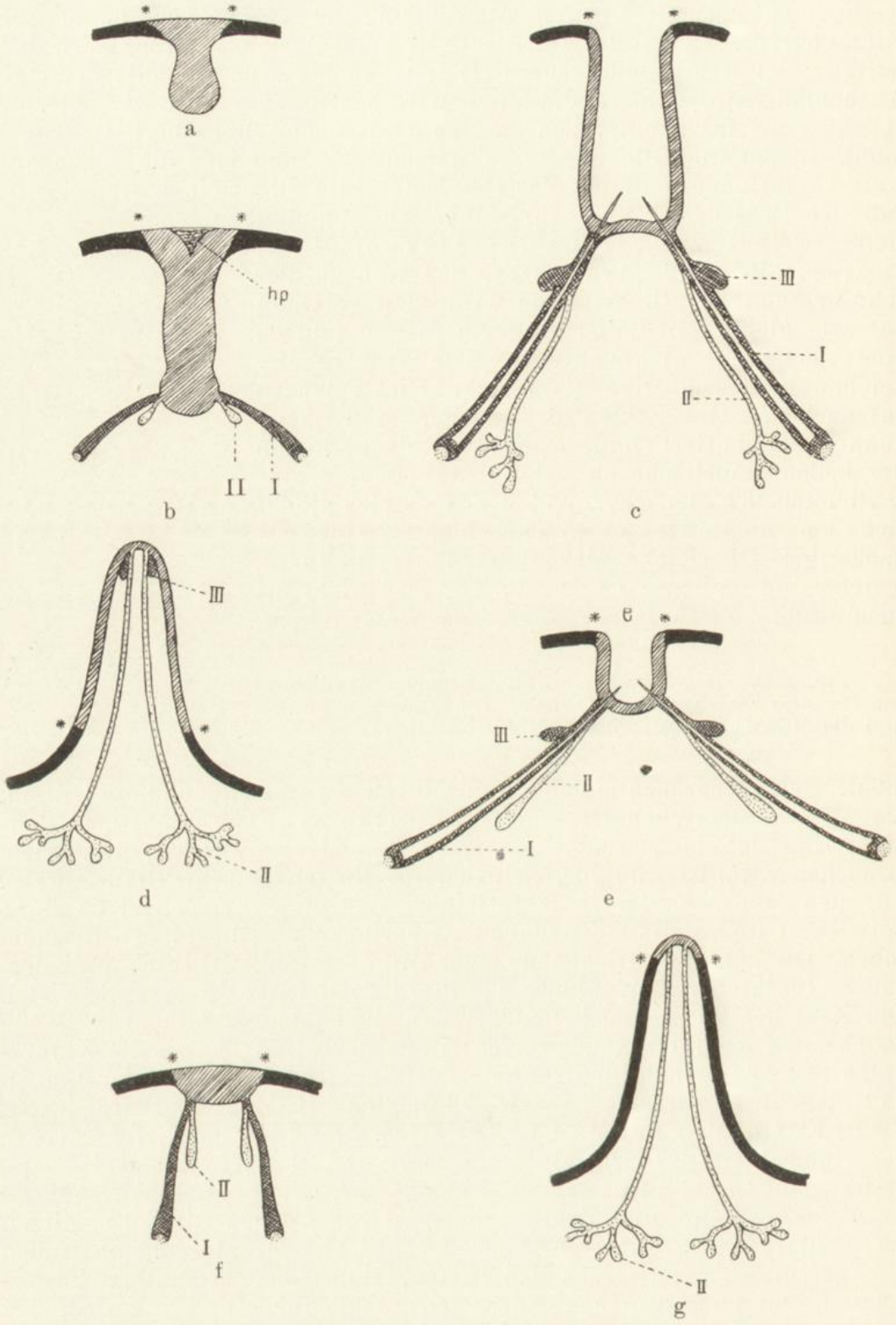


Fig. **300**. Schemata der Zitzenbildung bei Marsupialiern nach BRESSLAU. a die gemeinsame Ausgangsform: Cutiswall schwarz, Mammaranlage schraffiert, b—d Zitzenbildung durch Ausstülpung, e primitive Zitzentasche von *Marmosa murina*, f, g Zitzenbildung durch Wucherung des Hautwalls bei *Didelphys marsupialis*. *hp* Hornpfropf, *I* Mammarhaar, welches später verschwindet, *II* Milchdrüse, *III* Talgdrüse.

der Vulva auftreten. Man hat danach berechnet, daß die Vorfahren des Menschen bis zu 10 Paaren gehabt haben, von denen das vierte zu den normalen Brustwarzen geworden ist. Beim Schwein schwankt die Zahl zwischen 3 und 9 Paaren. Die Zitzen der männlichen Säuger sind kleiner und häufig auch an Zahl geringer (Eber 4 Paare, statt 5—8 bei der Sau, Hund 3 Paare statt 4—5 bei der Hündin). Als eine überzählige, auf dem Stadium der Zitzentasche stehen gebliebene Bildung ist die **Inguinaltasche** irrtümlich gedeutet worden, welche bei manchen Artiodactylen (Antilopen, Schafe, aber nicht bei den mehr ursprünglichen Gattungen *Tragulus* und *Sus*) vorkommt. Es handelt sich um eine nach außen von den Zitzen in der Leistenbeuge liegende Tasche, welche mit Haaren, Talg- und Schweißdrüsen versehen ist und als eine zufällige Bildung oder vielleicht als eine rudimentäre Drüse gedeutet werden muß.

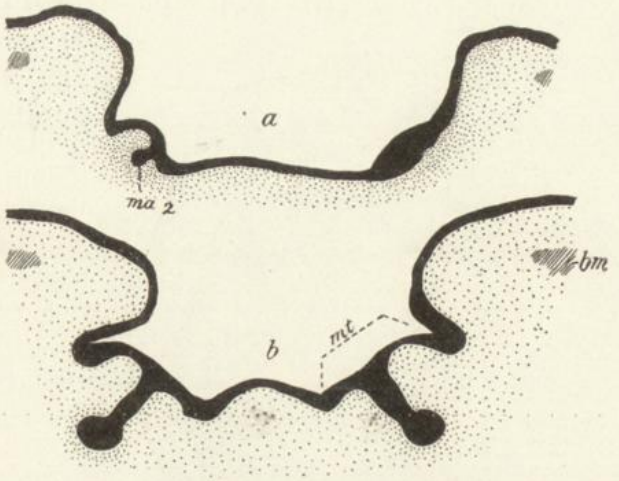


Fig. 301. Querschnitte durch die Beutelanlage eines Beuteljungen von *Trichosurus vulpecula* von 75 mm Länge nach Bresslau, $^{30}/_{1}$. *bm* Sphincter marsupii, ma_2 kraniale Mammaranlage, *mt* Marsupialtasche.

Aus dem Gesagten läßt sich etwa folgender Schluß bezüglich der **phyletischen Entstehung der Milchorgane** ziehen. Die Stammform der Säuger übte eine Brutpflege aus, indem sie ähnlich wie *Ichthyophis*, *Phython* und die Vögel die Eier beschützte und sie mit dem Bauche bedeckte. Mit dem Erwerb einer höheren Körpertemperatur wurde den Eiern auf diese Weise Wärme zugeführt und die Ontogenie beschleunigt. Diese Gewohnheit führte zu einer Reizung der ventralen Schweißdrüsen und zu einer lokalen Verdickung der Epidermis, was sich jetzt noch in den Voranlagen widerspiegelt. Die Entwicklung ging nun nach drei verschiedenen Richtungen. Bei den Monotremen entstand das Drüsenfeld in einem Beutel, der beim Schnabeltier infolge

Fig. 302. Ein Beuteljunges von *Sminthopis crassicaudata* an der bis tief in den Rachen hineinragenden Zitze. Der Kopf wird umgriffen von einer Marsupialtasche. Nach Bresslau.

des Wasserlebens wieder verloren ging. Bei den Marsupialiern fehlte zunächst noch der Beutel. Aus der Voranlage entwickelten sich gehäufte oder in Reihen stehende Zitzentaschen, die zu Ausstülpungszitzen in einem Beutel wurden. Bei den Placentaliern wurden die Jungen längere Zeit im Uterus getragen und mit Hilfe einer Placenta ernährt, ein Beutel war deshalb nicht nötig. Aus der Voranlage wurde ein Milchstreifen bzw. eine Milchleiste, die zahlreiche in einer Reihe stehende Mammartaschen und Ausstülpungszitzen erzeugte. Broman leitet die Milchdrüsen von den Seitenorganen der Amphibien ab, deren Sinneszellen sich in die Haare der Säuger umgewandelt haben sollen, während

die Drüsenzellen zu den Milchorganen wurden. Diese Auffassung ist nicht haltbar, weil die Haare, wie oben gezeigt wurde, aus den Tasthärchen der Eidechsen hervorgegangen sind, die mit den Lateralorganen nichts zu tun haben. Diese haben außerdem an sich keine Drüsenzellen, sondern solche treten erst auf bei sekundärer Verlagerung in Hautkanäle.

Der **histologische Bau der Milchdrüsen** bietet von den Monotremen bis zum Menschen wenig Verschiedenheiten. Daher ist die Gegenbaursche Auffassung, daß sie diphyletisch entstanden sind, bei Monotremen aus Schweißdrüsen, bei den übrigen Säugern aus Talgdrüsen, abzulehnen. Die sezernierenden Schläuche, welche sich häufig an ihren Enden zu Alveolen erweitern, werden von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet. Nach außen folgen Zellen, welche wie bei den Schweißdrüsen als kontraktile verästelte Epithelzellen angesehen und als Korbzellen bezeichnet werden, da sie korbartig das Epithel umgreifen. Daran schließt sich eine bindegewebige Membrana propria. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Milchdrüsen aus Schweißdrüsen hervorgegangen sind, obwohl ihre äußere Form mehr dem alveolären Typus entspricht. Aber in der Form gibt es keine scharfen Gegensätze zwischen tubulösen und acinösen Drüsen. Entscheidend ist, daß die Milchdrüsen, wie die Schweißdrüsen, Epithelmuskeln besitzen, daß sie wie diese merokrin sezernieren (s. S. 317) und daß die Schweißdrüsen überhaupt eine große Umbildungsfähigkeit besitzen, wie die weiter unten folgende Uebersicht spezieller Hautdrüsen beweist. Eine Entstehung aus Talgdrüsen ist ausgeschlossen, weil diese holokrin sind. Dagegen wäre es möglich, daß alle drei Drüsensorten sich aus einer indifferenten Drüse der Ursäuger entwickelt haben.

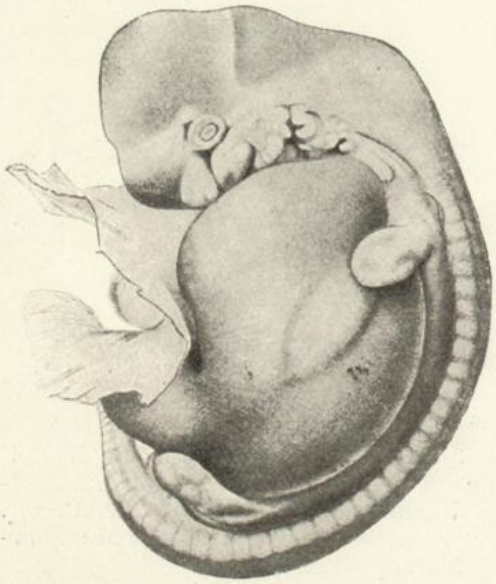


Fig. 303. Embryo vom Schwein mit Milchleiste nach Keibel.

Die Milch besteht aus Fettröpfchen, welche mit Wasser zusammen eine Emulsion bilden. Außerdem enthält sie Eiweißstoffe (Kasein, Albumin) und Kohlehydrate (Milchzucker). Es ist interessant, daß die Milch nordischer Tiere (Renntier, Delphin) viel Fett enthält, da dieses eine hohe Verbrennungswärme hat, während die Milch von Tieren aus warmen Klimaten (Kamel, Pferd, Esel) viel Zucker, aber wenig Fett aufweist. Der Mensch stammt hiernach aus einer warmen Gegend, denn die Frauenmilch hat ungefähr denselben Zuckergehalt (6—7 Proz.) wie Pferd und Esel, während die Kuhmilch nur 4,8 enthält.

Die **speziellen Hautdrüsen** der Säuger gehen überwiegend aus den Schweißdrüsen hervor, indem diese sich vielfach verästeln und dicke Drüsenpakete bilden. Daneben aber spielen auch die stark vergrößerten Talgdrüsen bei manchen Arten eine Rolle, oder es sind beide Drüsenarten zu einem größeren Komplex vereinigt. Solche Drüsen sind in erster Linie die Erzeuger von Geruchsstoffen, welche zum Auf-

suchen der Geschlechter und zur sexuellen Erregung dienen. Daher finden sie sich nicht selten nur bei den Männchen oder sind hier stärker ausgebildet. Man unterscheidet diese Drüsen am besten nach dem Orte ihres Vorkommens.

1. Kopfdrüsen. Am verbreitetsten sind die Drüsen, welche zwischen den Nasenlöchern ausmünden und hier auf einer meist stark pigmentierten, gefelderten oder gefurchten, gar nicht oder nur sehr schwach behaarten Hautstelle ausmünden, welche sich kalt und feucht anfühlt (Rüsselscheibe der Schweine, Flotzmaul der Rinder, Nasenspiegel der

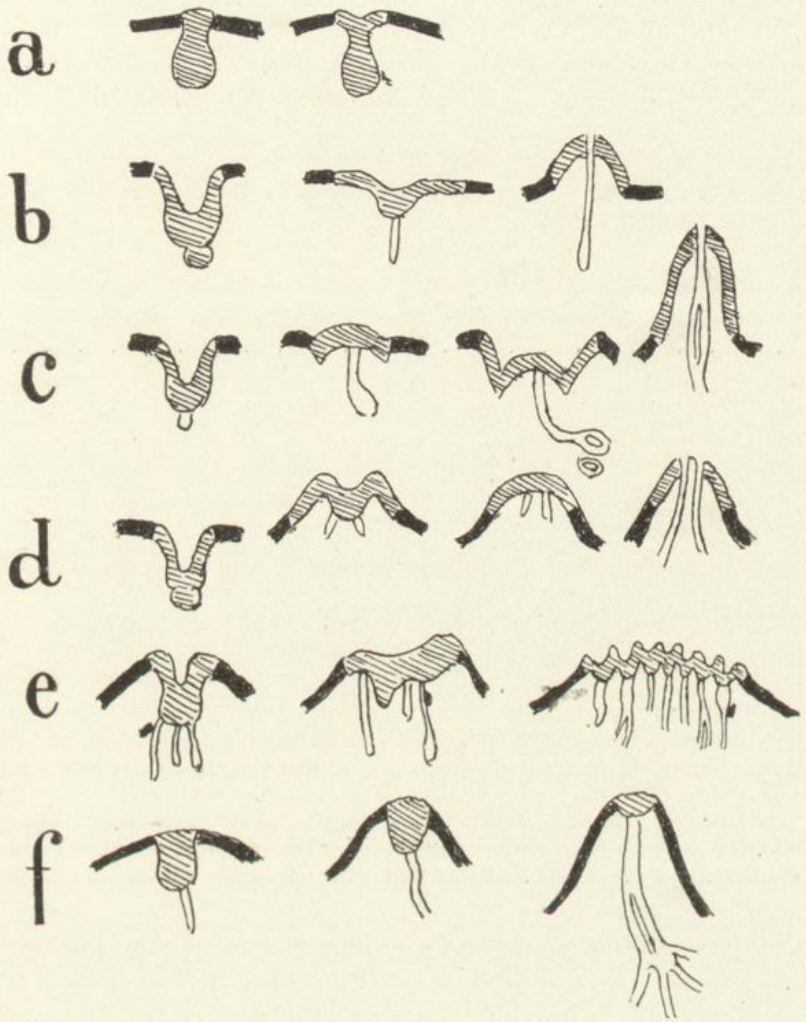


Fig. 304. Die Entwicklung der Zitzen bei den Placentalia nach BRESSLAU. a erste Anlage, b *Erinaceus*, c *Talpa*, *Muridae*, d *Carnivora*, e *Homo*, f *Ruminantia*.

Schafe, Ziegen, Antilopen, Fleischfresser u. a.). Bei Katzen und Hunden soll die Feuchtigkeit von der lateralen Nasendrüse herstammen. Sonst finden sich hier zahlreiche Drüsen, welche ein wäßriges Sekret liefern. Die Bedeutung liegt darin, daß die feuchte Schnauze leicht wahrnimmt, von welcher Richtung die Witterung kommt.

Antorbitaldrüsen liegen bei Hirschen, Antilopen, Schafen und Ziegen vor den inneren Augenwinkeln meist in einer Hautvertiefung, welche sich in eine Grube der Tränenbeine einsenken kann. Man nennt sie daher auch wohl Tränengruben, Hirschtränen oder Suborbitaldrüsen.

Rücken sie weiter nach vorn und unten an den Oberkiefer, wie bei manchen Antilopen, so werden sie als Maxillardrüsen bezeichnet (**307**). Sie bestehen aus einer Mischung stark entwickelter Talg- und Schweißdrüsen, während die erweiterten Haarbälge nach dem Abwerfen der Haare als Sammelbecken des Sekrets dienen. Eine ähnliche Drüse besitzen einige Fledermäuse am Oberkiefer.

Eine Supraorbitaldrüse von stark entwickelten Schweißdrüsen findet sich bei *Cervulus muntjac*. Die Schläfendrüse des indischen Elefanten mündet durch einen kleinen Porus in der Mitte zwischen Auge und Ohr aus. Die Haut stülpt sich hier sackartig ein und trägt Haare mit Talgdrüsen. Die zugehörigen Schweißdrüsen sind zu reich verästelten Schläuchen geworden, welche zusammen ein flaches Paket von etwa 6 cm Durchmesser bilden. Die Drüse findet sich bei beiden Geschlechtern. Sie sezerniert zuweilen so reichlich, daß ein dunkler

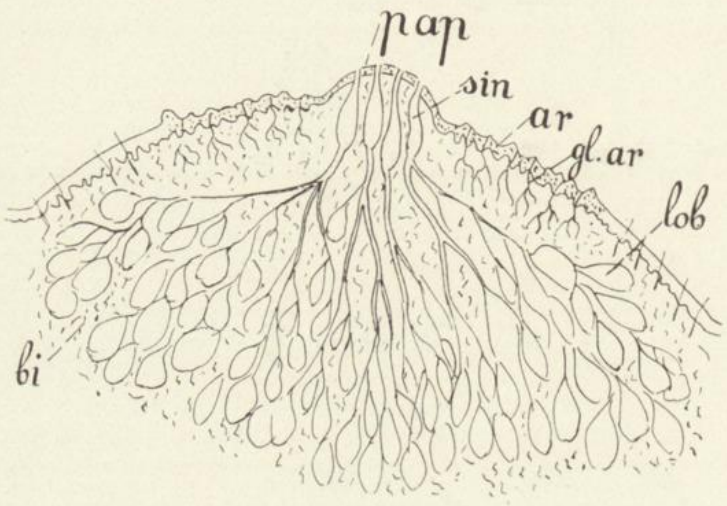


Fig. 305.

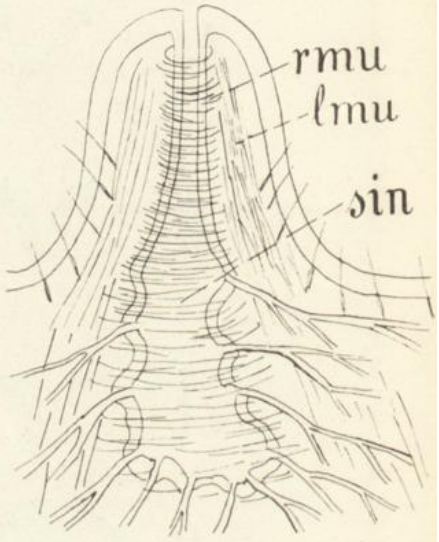


Fig. 306.

Fig. **305**. Schema der Zitze der Primaten. Orig. *ar* Areola, *bi* fettreiches Bindegewebe, *lob* Lobuli der Milchdrüse, *sin* Sinus lactiferus, *pap* Papille, *gl.ar* Glandulae areolares.

Fig. **306**. Schema der Zitze der Wiederkäuer. Orig. *sin* Sinus lactiferus (Strichkanal, Milchcisterne), *rmu* Ringmuskel, *lmu* Längsmuskel.

Streifen angetrockneten Sekrets von dem Porus senkrecht auf der Haut herabzieht. Eine Intermandibulardrüse in Form einer behaarten Hauttasche sitzt bei *Tragulus javanicus* vor den Kinnvibrissen und ist bei Männchen stärker entwickelt als bei Weibchen. Die Drüse selbst besteht aus einer oberen Schicht großer Talgdrüsen und einer unteren von Schweißdrüsen.

2. Rumpfdrüsen. *Sorex* besitzt eine Drüse seitlich am Rumpfe, das Pecarischwein (*Dicotyles*) eine solche in der Rückenmediane über dem Kreuz. Etwas weiter nach vorn, in der Mitte des Rückens, haben manche *Hyrax*-Arten einen heller oder dunkler als die Umgebung gefärbten Haarfleck. Bei *Dendrohyrax terricola* liegt zwischen diesen Haaren eine vorgewölbte Hautstelle mit zarten weißlichen Härchen. In jeden Haarbalg mündet eine tubulöse, verästelte Drüse, deren Ausführgang zwischen den beiden Talgdrüsen verläuft. Es ist eine Duftdrüse, welche besonders zur Brunstzeit funktioniert. Einige tropische

Fledermäuse (*Cheiromeles, Ametrida*) haben in der Brustregion umstülpbare Drüsentaschen.

3. Schwanzdrüsen. *Myogale moschata*, die Bisamspitzmaus der Wolga, verdankt ihren eigentümlichen Geruch einer Drüse, welche zwischen den Schuppen der Schwanzwurzel ausmündet. Bei *Cervus elaphus* wird der letzte Schwanzwirbel von einer dicken Masse vergrößerter Schweißdrüsen umhüllt. Die „Violdrüse" des Fuchses liegt an der dorsalen Schwanzwurzel.

Fig. 307. *Antilope maxwelli* ♀ *juv.* nach WEBER. *d* Maxillardrüse.

4. Die Genitalregion ist sehr oft der Sitz besonderer Hautdrüsen. So münden beim männlichen Biber paarige Säcke mit einer gemeinsamen Oeffnung vor dem Präputium aus und liefern durch einen nekrobiotischen Prozeß das Kastoreum, welches früher als krampfstillendes Mittel gebraucht wurde. Es vermengt sich beim Austritt mit dem Sekret der Analdrüsen. Bei dem männlichen Moschustier, *Moschus moschiferus*, liegt an derselben Stelle ein paariger Beutel, welcher das kostbare Parfüm erzeugt.

5. Eine **Perinealdrüse** zwischen After und Geschlechtsöffnung zeichnet die Viverren aus. Bei *Genetta* und *Paradoxurus* findet sich in der Mediane eine schwache Einsenkung mit Drüsen, welche aus Talgdrüsen hervorgehen, wobei der Haarbalg nach dem Abwerfen des Haars als Sammelbecken fungiert. Bei den übrigen Gattungen senkt sich das Drüsenfeld zu einer Tasche ein, die durch eine mittlere Falte ihren paarigen Ursprung verrät. Bei *Viverra* kommen noch zwei seitliche Divertikel hinein.

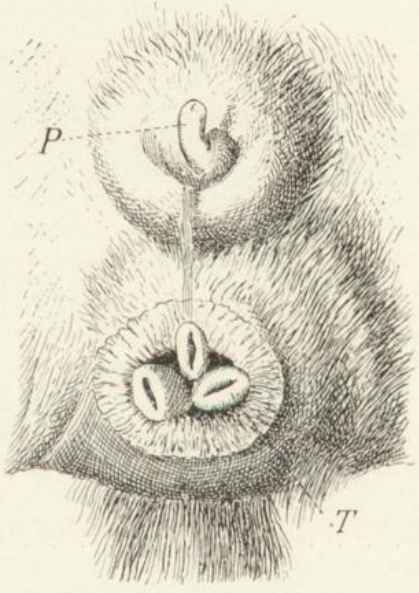


Fig. 308. Analregion von *Arctomys marmotta* nach CHATIN. *P* Penis, *T* Papillen der Analdrüsen.

6. Analdrüsen sind für viele kleine Raubtiere charakteristisch und bedingen ihren penetranten Geruch. Sie münden meist als paarige Säcke in den Enddarm, und das Auspressen des Sekrets kann durch den Sphinkter und durch den Levator ani unterstützt werden. Bei Stinktieren (*Mephitis, Conepatus* u. a.) wird es zur Verteidigung weit herausgespritzt. Bei *Arctomys marmotta* können drei Papillen aus der Afteröffnung vorgestreckt werden (**308**).

7. Interdigital- oder Klauendrüsen kommen bei vielen Artiodactylen (Schwein, Wiederkäuer) und auch beim *Rhinoceros* zwischen

den Hufen vor, um die Gleitflächen derselben einzuölen. Eine kleine, mit Haaren ausgekleidete Hauttasche steigt in der Zwischenklauenhaut schräg nach oben. Die Oeffnung ist meist eng, beim Gnu (**310**) so weit, daß die Haare frei herausragen. Die Tasche wird umhüllt von zahlreichen Paketen stark vergrößerter Schleimdrüsen (**309**). Hier sei auch der eigentümlichen Sporndrüse des männlichen Schnabeltiers (**297** *sp*) gedacht, welche viel kleiner auch bei *Echidna* vorkommt. Sie liegt in der Oberschenkelbeuge, und ihr Ausführgang zieht an der Hinterseite der Extremität herab und in den Sporn hinein. Sie kann wohl nur eine sexuelle Funktion haben.

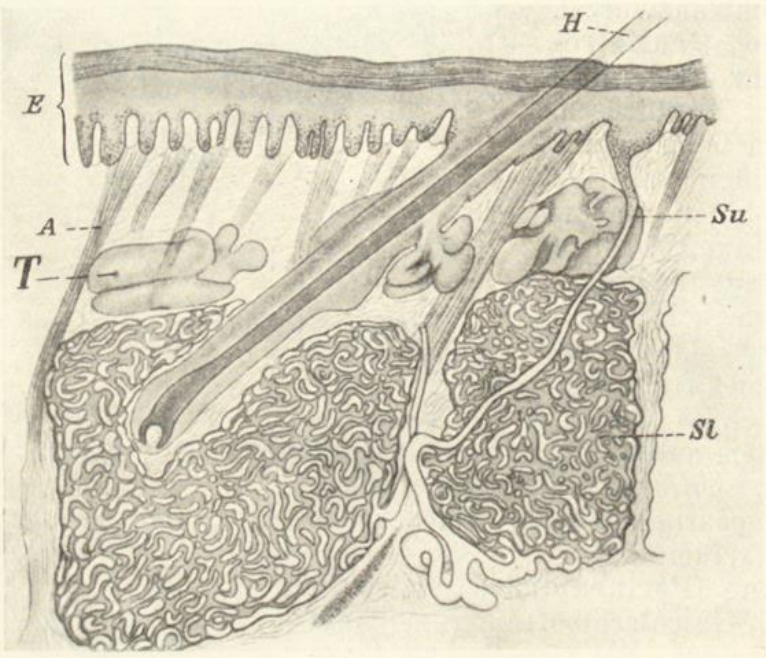


Fig. **309**. Schnitt durch die Interdigitaldrüse von *Catoblepas gnu* nach BRINKMANN, $^{32}/_{1}$. *H* Haar, *Sl* Schweißdrüse, *Su* Ausführgang derselben, *T* Talgdrüse, *A* Arrector pili, *E* Epidermis.

B. Skelettorgane.

Wir begnügen uns hier mit einigen allgemeinen Angaben, da die Hautskelette der einzelnen Klassen schon im vorigen Kapitel geschildert wurden, eine Darstellung der Skelette der Schwämme, Cölenteren, Echinodermen und Wirbeltiere aber zu weit führen würde. Der Tierkörper hat eine gewisse Festigkeit nötig, und da das Protoplasma an sich weich ist, so bedarf er besonderer harter Stützorgane, an die sich die Gewebe und besonders die Muskeln anheften können. Diese festen Skelettelemente können daneben mancherlei andere Aufgaben übernehmen, namentlich zum Schutz und zur Bewegung dienen. Wir bezeichnen alle Hartgebilde des Tierkörpers als Skelette, mögen sie in ihm oder außerhalb desselben liegen, tot oder lebendig sein, von ihm selbst erzeugt oder aus Fremdkörpern aufgebaut sein, wenn nur die Hartteile fest mit dem Körper verbunden sind an einer oder an mehreren Stellen. Eine Schutzhülle, in der sich das Tier frei hin und her bewegen kann, wird man nicht mehr als Skelett bezeichnen. Es ist hervorzuheben, daß viele niedere Tiere ohne besondere Hartsubstanzen

ihren Körper dadurch steif machen, daß die Leibeshöhle prall mit Flüssigkeit gefüllt ist, etwa in derselben Art, wie ein prall mit Wasser gefüllter und an beiden Enden geschlossener Gummischlauch eine gewisse Festigkeit besitzt. Wie die einzelne Zelle Wasser ansaugt und dadurch ihre Wand unter osmotischen Druck (Turgor) versetzt, so kontrahieren viele Würmer die Ringmuskeln der Haut, so daß die Körpersäfte unter Druck stehen. Ein Regenwurm wird auf diese Weise so steif, daß er sich in die Erde einzubohren vermag. Die Skelette sind entweder lebendige Teile des Organismus (Knorpel und Knochen

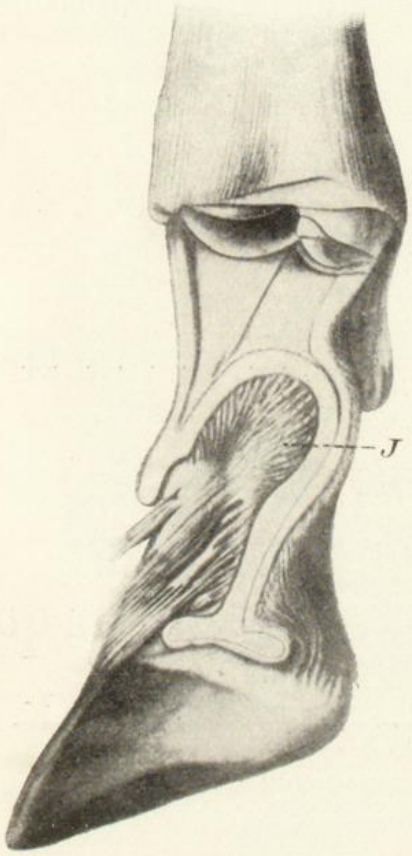


Fig. 310.

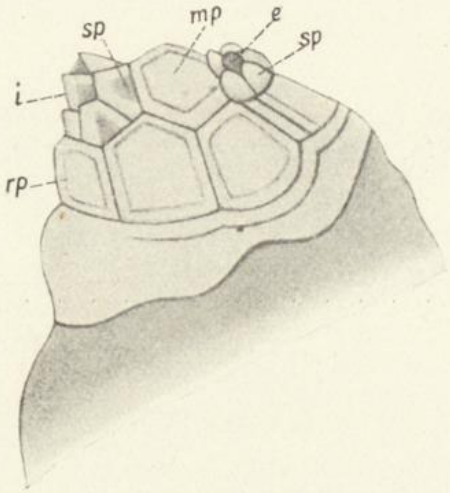


Fig. 311 A.

Fig. 311 B.

Fig. 311 C.

Fig. 311 D.

Fig. **310**. Interdigitaldrüse von *Catoblepas gnu* nach Brinkmann. *J* Tasche der Klauendrüse.

Fig. **311**. Skelettbildungen bei Tunicaten. A *Chelyosoma macleayanum* mit Hornplatten. *mp* Mittelplatte, *rp* Randplatte, *sp* Siphonalplatte, *i* Einfuhr-, *e* Ausfuhröffnung. B, C Spicula aus dem Mantel von *Leptoclinum*, D von *Cystodites*. Nach Seeliger.

der Wirbeltiere), oder es sind tote Ausscheidungen (Chitinpanzer der Gliederfüßler, Schneckenschale). In beiden Fällen bezeichnen wir die vom Organismus selbst erzeugten Hartteile als **Autoskelette,** im Gegensatz zu den durch aufgenommene Fremdkörper erzeugten **Xenoskeletten:** ein *Palythoa*-Polyp ist z. B. in seinem Mesoderm überall von Sandkörnern erfüllt.

Die Teile eines Skeletts sind meist fest verbunden bei den höheren Tieren, so daß sie als zusammenhängendes Ganzes herauspräpariert werden können. Bei vielen niederen Tieren liegen sie hingegen frei im Bindegewebe und sind dann in so großer Menge vorhanden, daß

sie durch ihre Masse dem Körper Festigkeit verleihen. Dies gilt besonders für die Nadeln vieler Schwämme, die Sklerodermiten der Alcyonarien (**312**) und Gorgoniden, die Kalkkörper der Holothurien (**133**), Bandwürmer, Brachiopoden, Doriden und mancher Tunicaten (**311**), aber auch für die Schuppen der Fische und viele Xenoskelette. Feste und lose Skelette gehen aber ineinander über. So sind bei vielen Hexactinelliden die Sechsstrahler durch Kieselsäure verklebt, und die Nadeln der Monactinelliden werden durch Spongin (**313**) zu Bündeln und Netzen vereinigt. Ebenso verschmelzen bei der Edelkoralle die zentralen Sklerodermiten durch eine faserige Kalkmasse zu einer festen Achse. Der freie Zustand ist bei den genannten Evertebraten als der ursprüngliche

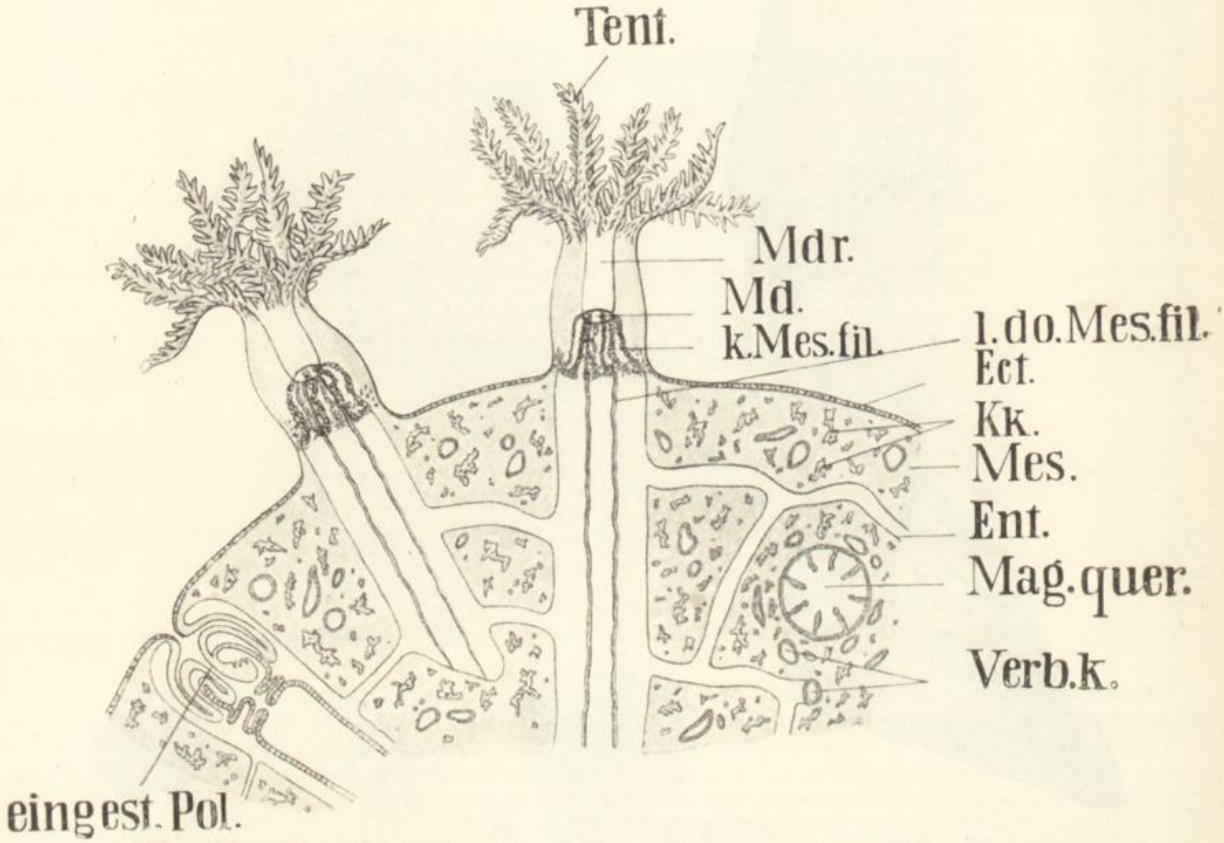


Fig. **312**. Schnitt durch *Alcyonium digitatum* nach KÜKENTHAL, etwas verändert. *Ect* Ektoderm, *Ent* Entoderm, *eingest.Pol* eingestülpter Polyp, *k.Mes.fil* kurze Mesenterialfilamente, *l.do.Mes.fil* lange dorsale Mesenterialfilamente, *Kk* Kalkkörper, *Mag.quer* Magenquerschnitt, *Md* Mund, *Mdr* Mundröhre, *Mes* Mesoderm, *Tent* Tentakel, *Verb.k* entodermale Verbindungskanäle.

anzusehen; dies scheint auch für die Holothurien zu gelten, denn alle Skelettstücke der Echinodermen, auch die fest verwachsenen der Seeigel, treten zuerst in der Zelle auf (**25**) und verwachsen sekundär; daher haben sie einen maschigen Bau und sind stark von Bindegewebe durchsetzt. Die unter der Epidermis liegenden Skelette der Wirbellosen bestehen also ursprünglich aus isolierten Elementen, ganz im Gegensatz zu den vom Ektoderm nach außen abgeschiedenen (Kalkskelett der Riffkorallen, Hornachse der Gorgoniden [**314** B], Chitinpanzer), welche große zusammenhängende Stücke bilden. Da nun die Fasern der Hornschwämme von Zellen abgeschieden werden (**315** bei 1, **316**), die epithelartig angeordnet sind, und die Fasern nicht isoliert auf-

treten, so ist es wohl möglich, daß jene Zellen ektodermalen Ursprungs sind. Ein solcher Ursprung wird freilich auch für die Bildungszellen der Nadeln der Kalkschwämme und der Kalkkörper der Alcyonarien angegeben. Alle diese losen Hartgebilde der Wirbellosen werden ursprünglich in einer Zelle (Skleroblast) angelegt, und zwar bei den Schwammnadeln als ein organisches, gelatinöses Körnchen oder Stäbchen, um welches sich die Kalk- oder Kieselmasse herumlagert. Selbst komplizierte Nadeln (**317**) können in einer Zelle fertig ausgebildet werden. Bei langen Nadeln zieht sich die Zelle entsprechend aus. Sehr oft teilt sich der Kern oder die Bildungszelle, so daß das Hartgebilde von einem Syncytium umhüllt wird, das wenige (**318**) oder viele Kerne (Anker der Synapten, Kalkplatten der Echiniden) enthalten kann. Auf der höchsten Stufe treten von Anfang an mehrere getrennte Skleroblasten auf, die sich zusammenordnen und das Skelettstück gemeinsam abscheiden. Dies gilt für die Nadeln mancher Kalk- und Kieselschwämme (**319**) und die eben erwähnten Hornfasern.

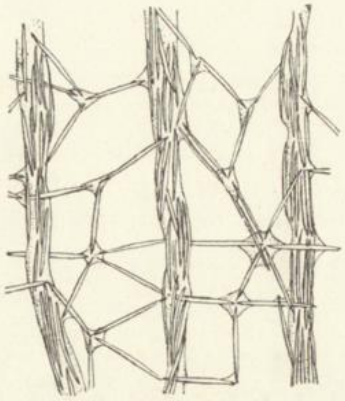


Fig. 313. Kieselnadeln von *Spongilla*, durch Spongin vereinigt. Nach Boas.

Dabei ist es sehr beachtenswert, daß diese Skelettelemente sowohl hinsichtlich ihrer Lage im Körper, wie in der Form und häufig auch in der Mikrostruktur ausgesprochen zweckmäßig sind. Bei der Vielgestaltigkeit dieser Erscheinungen ist es ausgeschlossen, sie rein mecha-

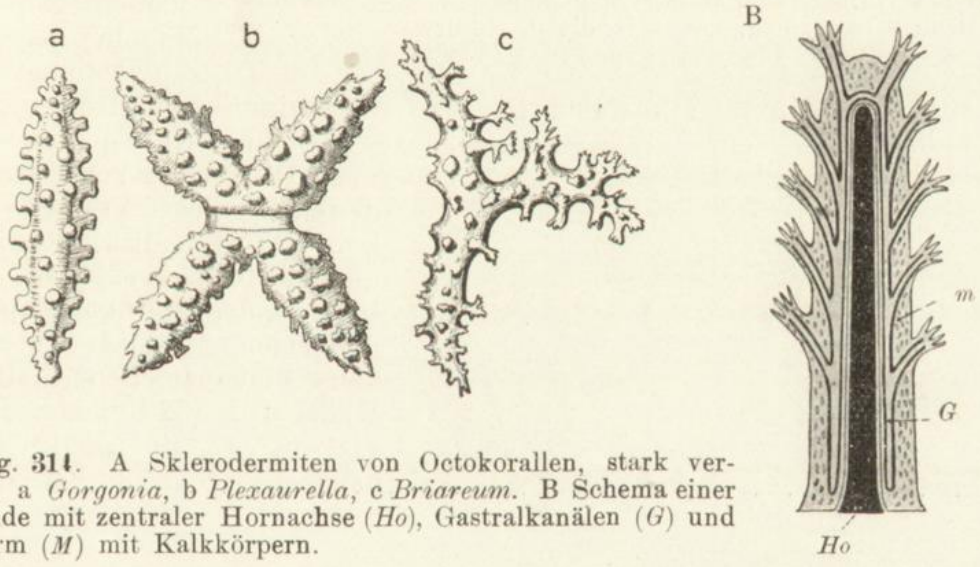


Fig. 314. A Sklerodermiten von Octokorallen, stark vergrößert, a *Gorgonia*, b *Plexaurella*, c *Briareum*. B Schema einer Gorgonide mit zentraler Hornachse (*Ho*), Gastralkanälen (*G*) und Mesoderm (*M*) mit Kalkkörpern.

nisch aus dem Druck von Plasmavakuolen oder dergleichen zu erklären. Sobald ein Echinodermenskelettstück mechanisch beansprucht wird durch Druck oder Zug oder als Gelenk, ist seine Struktur — wie die Knochensubstanz, aber sehr viel zarter und nur mikroskopisch erkennbar — auffällig verändert, indem die Hauptbalkenrichtung den Muskelfasern entspricht oder senkrecht zum Druck verläuft. Auch die physikalischen Eigenschaften des organischen Kalkes sind vielfach verändert und lassen sich nicht aus der Mischkristallnatur erklären, sondern müssen die

Folge organischer Beimengungen sein, wenngleich diese oft äußerst gering sind (z. B. in der Interambulacralplatte von *Echinus esculentus* nach Bütschli nur 0,03 Gewichtsproz. neben 86 Proz. $CaCO^3$ und 8,5 Proz. $MgCO^3$). Alle diese Skelettelemente der Wirbellosen sind daher echte, wenngleich tote Organe mit biologischen Eigenschaften, nicht bloß anorganische Anhäufungen.

I. Autoskelette.

Ihrer **chemischen Natur** nach sind die Skelette ganz überwiegend aus **anorganischen Substanzen** aufgebaut, oder sie bestehen nur aus organischen Stoffen oder sie enthalten eine Mischung beider.

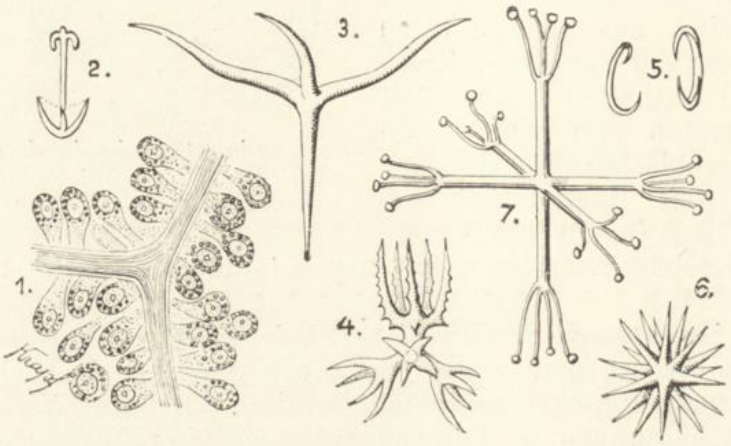


Fig. 315. Skelettelemente von Schwämmen. 1 Faser eines Hornschwamms mit Spongioblasten, 2—7 verschiedene Kieselnadeln. Aus Handb. d. Naturw.

Die anorganischen Skelette besitzen wohl immer eine Spur einer organischen Grundsubstanz. Aus amorpher Kieselsäure bestehen die äußerst mannigfaltigen Skelette der Radiolarien mit Ausnahme der Acantharien (**320**), deren Nadeln aus Strontiumsulfat sich aufbauen, und die ebenso verschiedenartigen Nadeln der Kieselschwämme [Silicispongiae (**315** 2—7)], welch letztere stets einen organischen Achsenfaden aufweisen, ferner die Gehäuse mancher Rhizopoden (**327** d), Heliozoen, Silicoflagellaten u. a. Außerordentlich weit verbreitet unter den wirbellosen Tieren ist der kohlensaure Kalk (Foraminiferen unter den Protozoen, Kalkschwämme, Steinkorallen, Echinodermen, Mollusken u. a.). Bei den Alcyonarien enthalten die Kalkkörper (**314**) meist ziemlich viel (6—15 Proz.) $MgCO^3$ und daneben wechselnde Mengen von $Ca^3P^2O^8$ (bis 8 Proz.).

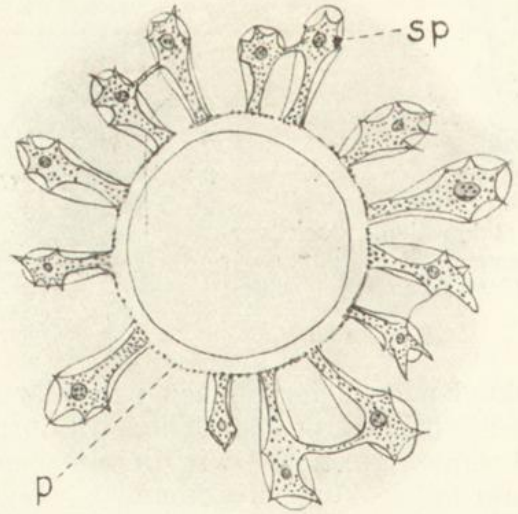


Fig. 316. Querschnitt durch eine junge Hornfaser von *Euspongia officinalis* nach Burck. Die Spongioblasten (*sp*) hängen untereinander durch Ausläufer zusammen und bilden außerdem um die Hornfaser ein Plasmanetz.

Von **organischen Skelettsubstanzen** seien erwähnt:
Das Tunicin der Tunicaten, eine Art gallertiger Cuticula, welche

von der Epidermis ausgeschieden wird und weich bis knorpelighart sein kann. Bei den Ascidien (**163**, **164**) ist sie cellulosehaltig, häufig fibrillär differenziert und durch Kalk-, Kiesel- und Pigmenteinlagerungen (**311**) ausgezeichnet. Sie wird ferner dadurch besonders merkwürdig, daß mesodermale Bindegewebszellen sekundär in sie einwandern und hier am Leben bleiben. Näheres hierüber S. 190.

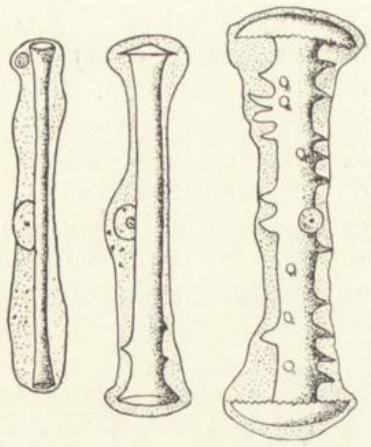


Fig. 317. Entwicklung einer Amphidiske von *Ephydatia blembingia* (Süßwasserkieselschwamm) nach EVANS.

Hornige Skelette sind bei Wirbellosen weit verbreitet. Manche Rhizopoden (*Arcella*) scheiden eine hornige Schale aus. Die Fasern der Hornschwämme bestehen aus einem jodhaltigen Albuminoid, dem Dijodtyrosin. Die Hydroidpolypen umgeben sich mit einem hornigen Periderm. Die Hornkorallen (Gorgoniden) haben eine vom Ektoderm ausgeschiedene, ebenfalls jodhaltige Hornachse (**314** B), welche meist Kalk enthält. Unter den Ascidien weist *Chelyosoma macleyanum* eigentümliche hornartige Platten auf (**311**). Auch das Chitin der Arthropoden ist eine Art Hornsubstanz (vgl. S. 176 ff.). Bei den Mollusken ist die oberste Schicht der Schalen in der Regel hornig und wird dann als Periostracum

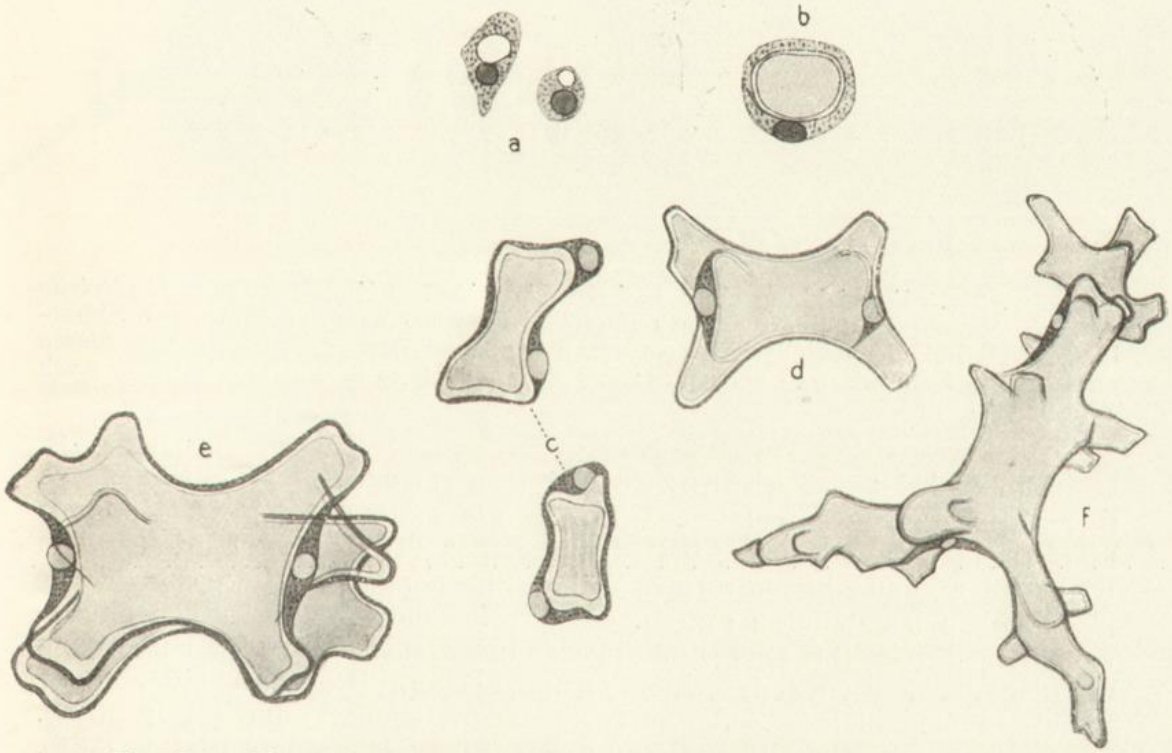


Fig. 318. Entwicklung eines Kalkkörperchens von *Alcyonium digitatum* in einem zweikernigen Syncytium nach WOODLAND.

(vgl. S. 185 ff.) bezeichnet. Die zum Zerkleinern der Nahrung dienende Radula der Schnecken und Tintenfische und die zwei Kiefer der letzteren bestehen aus Horn. Bei Wirbeltieren kommen hornige

Skeletteile weit verbreitet vor, z. B. als Flossenstrahlen bei vielen Fischen, als Zähne bei Cyclostomen und als mannigfachste Umbildungen des Stratum corneum (Schuppen der Reptilien, Schnäbel, Krallen, Hufe, Haare, Federn u. dgl.)

Knorpelige Elemente finden sich unter den Wirbellosen bei Tintenfischen (**321**) zur Stütze des Kopfes, der Augen, der Arme und der Seitenflossen. Der Kopfknorpel schützt außerdem das zentrale Nervensystem. Ueber seine histologische Struktur vgl. Fig. **85** und S. 101, und über seinen Vorläufer, das Chondroidgewebe, S. 100. Unter den Wirbeltieren haben die niedrigsten Fische (Cyclostomen, Selachier) ein ausschließlich knorpeliges Skelett. Bei allen übrigen Wirbeltieren wird das Skelett zum großen Teil erst knorpelig angelegt, verknöchert aber später mehr oder weniger (Histologie S. 103 ff.).

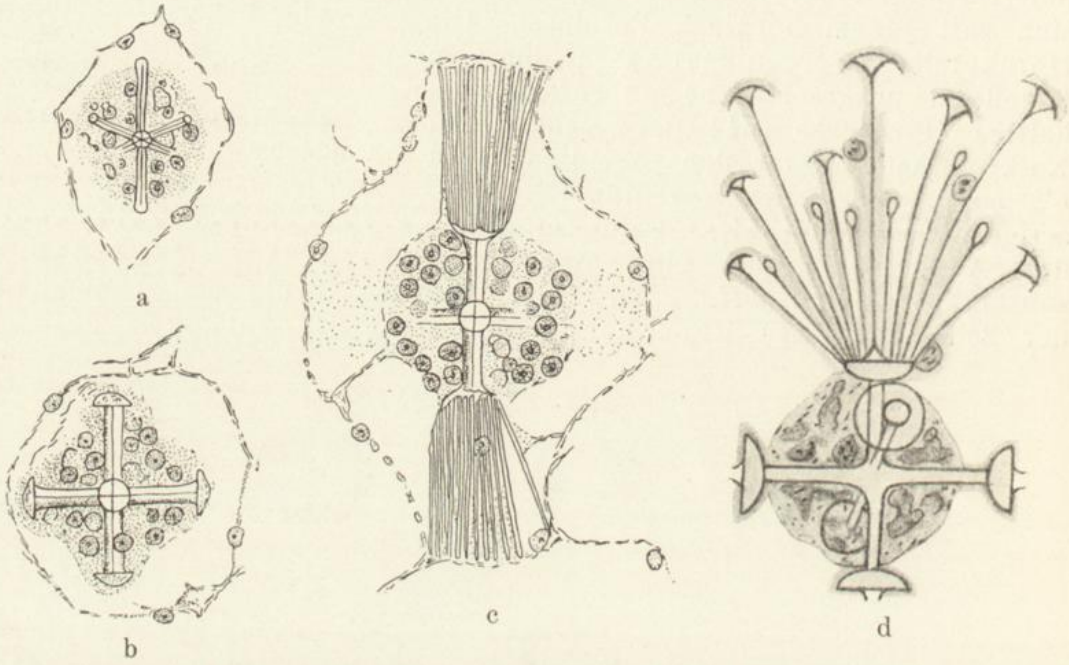


Fig. **319**. Entwicklung eines Sechsstrahlers in dem Kieselschwamm *Euplectella Marschalli*. a Die junge Nadel ist eingeschlossen von einem Syncytium von Sklero-blasten. b Es haben sich Endscheiben an den Nadelästen gebildet. c Von diesen strahlen die Endäste aus. Nach IJIMA. d Sechsstrahler von *Rosella podagrosa* nach WOODLAND.

Ein zelliges Achsenskelett (Chorda dorsalis) findet sich dauernd bei Appendiculaten, beim *Amphioxus* und den Cyclostomen und tritt vorübergehend bei den übrigen Tunicaten und bei den Embryonen und Jugendformen aller übrigen Wirbeltiere auf. Die Festigkeit wird dadurch erzielt, daß die Zellen stark mit Flüssigkeits-vakuolen durchsetzt sind und durch eine dicke zellenfreie Umhüllung von homogener oder faseriger Grundsubstanz (Chordascheide) unter Druck stehen. Diese Zellen sind meist polygonal oder blasig (**322**), nur beim *Amphioxus* bilden sie dünne, parallel angeordnete Platten (**323**), welche große Vakuolen zwischen sich fassen. Diese merkwürdige Bildung ist nur aus ihrer Ontogenie verständlich. Sie geht hervor aus einem Zellstrang, dessen Elemente dorsal und ventral klein bleiben (*Ch.x*), während die mittleren zu hohen, schmalen, epithelartig angeordneten Platten werden, welche im Innern eine große Vakuole (*V*) bilden und

sich außen mit einer Cuticula umhüllen. Zwei benachbarte Cuticulae verschmelzen zu einer Chordaplatte (*Chpl*), denen aber noch einzelne Kerne mit etwas Protoplasma anliegen. Die Chordascheide besteht aus einer dünnen Elastica und der eigentlichen Scheide, wobei es zweifelhaft ist, ob beide oder nur die Elastica als eine Ausscheidung der kleinen Chordazellen anzusehen ist.

Eine Vereinigung von organischen und anorganischen Substanzen liegt vor im Panzer der höheren Krebse, deren Chitin durchsetzt ist von kohlensaurem Kalk, ferner in der kalkhaltigen Hornachse der Gorgoniden und bei vielen Kieselschwämmen, deren Nadeln durch Hornsubstanz zusammengehalten werden (**313**). Auch der Knochen besteht aus einer organischen Grundsubstanz mit eingelagerten Kalksalzen.

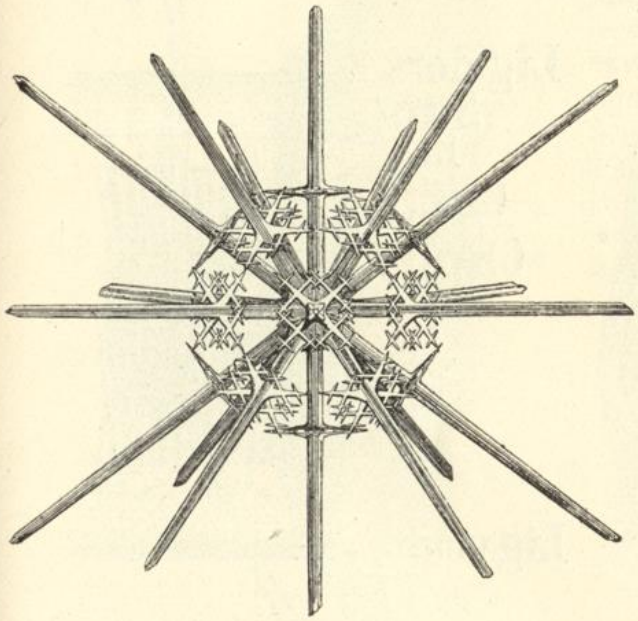


Fig. 320.

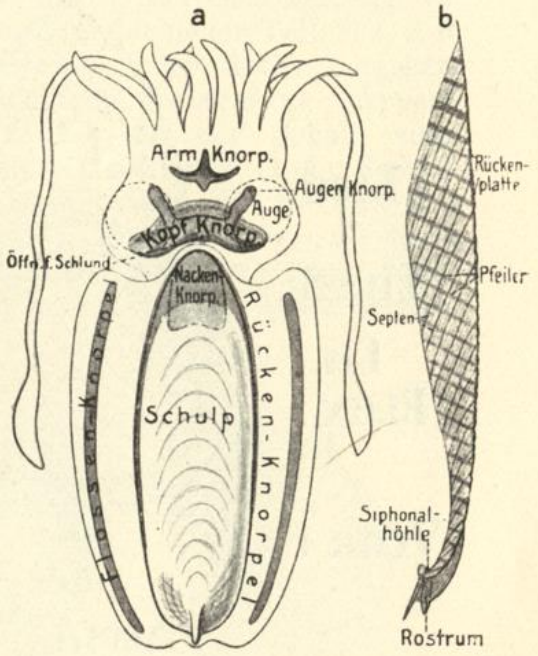


Fig. 321.

Fig. **320**. *Xiphacantha spinulosa* HAECKEL, eine Acantharie, mit 20 großen, zentral verwachsenen Stacheln, die periphere Fortsätze tragen.

Fig. **321**. Skelettelemente von *Sepia officinalis*. a Anordnung der Knorpelstücke und des Schulps in der Dorsalansicht, b Längsschnitt durch den Schulp. Aus BÜTSCHLI.

Bezüglich der Lage im Tierkörper zerfallen die Skelette in zwei Gruppen, in Haut- oder Exoskelette und in innere oder Entoskelette. Die Exoskelette werden entweder von der Epidermis nach außen abgeschieden (äußere Hautskelette: Korallen, Hornachse der Gorgoniden, Periderm der Polypen, Chitinpanzer, Schnecken- und Muschelschale) oder sie liegen in der Unterhaut [innere Hautskelette: Kalkskelette der Echinodermen (**133**, **134**), Schuppen der Fische (**181**)]. Bei Krokodilen, manchen Eidechsen und besonders bei den Schildkröten (**222** B) finden wir gleichzeitig beide Sorten von Hautskeletten, indem die Hornplatten das stark verdickte Stratum corneum der Oberhaut darstellen, während die Knochen des Panzers im Corium liegen. Mit diesen Hautknochen verwachsen dann noch stellenweise die Rippen

und Wirbel, also Teile des Entoskeletts. Der Gegensatz zwischen äußeren und inneren Hautskeletten ist manchmal verwischt. Die vom Mantel ausgeschiedenen Schalen der Mollusken sind ursprünglich reine Außenskelette. Es kommt aber nicht selten vor, daß sie vom Mantel überwachsen werden, verkümmern und schließlich ganz verschwinden. Unter den Tintenfischen hat *Spirula* (**324**) eine gekammerte Schale, die noch an zwei Stellen zutage tritt, während sie bei *Sepia* (**321** b) zu einer inneren Schulpe geworden ist. Die jugendliche *Aplysia* (**325**) besitzt eine freie, deutlich gewundene flache Schale, die später zu einer rudimentären inneren Kalkplatte wird. Ebenso findet sich bei unseren *Limax*-Arten noch ein winziges inneres Schälchen, das bei *Arion* in Kalkstückchen zerfallen ist. Umgekehrt sind die Geweihe ursprünglich von Haut überzogene innere Hautskelette, die sekundär

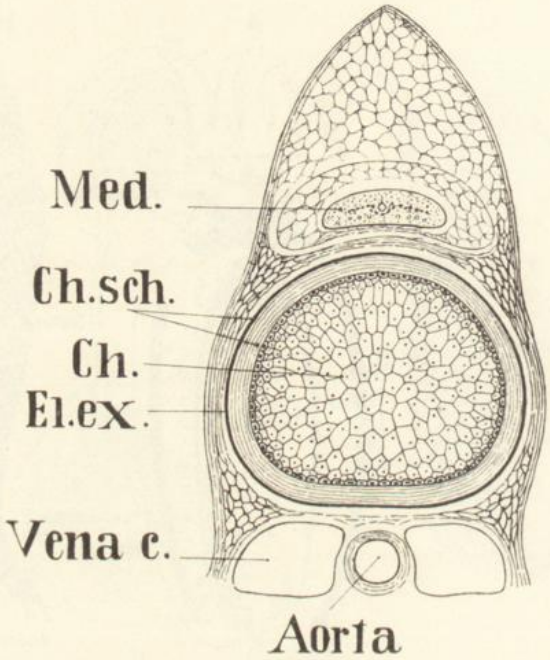


Fig. 322.

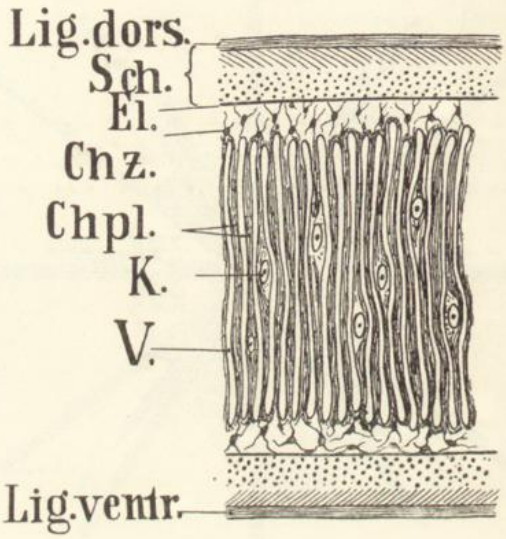


Fig. 323.

Fig. **322**. Querschnitt durch die Chorda aus der Rumpfregion der Larve von *Petromyzon planeri*. *Ch* Chorda, *Ch.sch* Chordascheide, *El.ex* Elastica externa, *Med* Medulla, *Vena c* Vena cava.

Fig. **323**. Chorda des *Amphioxus* nach Joseph aus Bütschli, verändert. *Chpl* Chordaplatten, *Chz* Chordazellen, *El* Elastica, *K* Kern, *Lig.dors* und *ventr* dorsales und ventrales Ligament, *Sch* Scheide, *V* Vakuole.

freigelegt werden. Bei der Giraffe bleiben sie dauernd von Haut bedeckt, während die Hirsche den „Bast" später abfegen. Da bei Schwämmen und Cölenteren keine eigentliche Unterhaut vorhanden ist, so kann man die im Mesoderm liegenden Hartgebilde auch zum Entoskelett rechnen. Es ist aber wohl richtiger, sie als Exoskelette aufzufassen, da ihre Bildungszellen vielfach der Epidermis entstammen.

Die inneren Skelette liegen unter der Haut. Das Skelett der Wirbeltiere gehört in der Hauptsache hierher. Wie aber das eben erwähnte Beispiel des Schildkrötenpanzers lehrt, können sich Hautknochen mit dem inneren Skelett vereinigen. Hinsichtlich ihrer Entstehung gilt im allgemeinen der Unterschied, daß die Hautknochen direkt aus dem Bindegewebe der Haut hervorgehen, während die Teile

des Entoskeletts zunächst knorpelig angelegt werden und erst später verknöchern. Man nennt die letzteren daher auch wohl Knorpelknochen oder Ersatzknochen, während die Hautknochen auch Deck- oder Belegknochen genannt werden. Näheres hierüber siehe S. 105.

Die Skeletteile folgen im allgemeinen in ihrer Anordnung der Körpersymmetrie: sie sind radialsymmetrisch bei einem Seeigel, bilateralsymmetrisch bei einem Wirbeltier angeordnet. Bei einigen wirbellosen Tieren können die Hartteile ganz irregulär angeordnet sein, so z. B. die Kalkkörperchen, welche das Mesoderm der Alcyonarien (**312**) oder die Unterhaut der Holothurien (**133**) durchsetzen. Das Wachstum der Skelettelemente kann in dreifacher Weise vor sich gehen: entweder durch Zwischenlagerung (Intussusception) der neuen Teilchen, z. B. beim Knorpel, oder durch periphere bzw. terminale Anlagerung (Apposition), z. B. bei der Schale einer Schnecke, den Kalkstücken der Seeigel, den Schuppen der Fische und den Hornplatten der Krokodile, oder durch Angliederung (Addition) neuer Kammern (polythalame Foraminiferen)

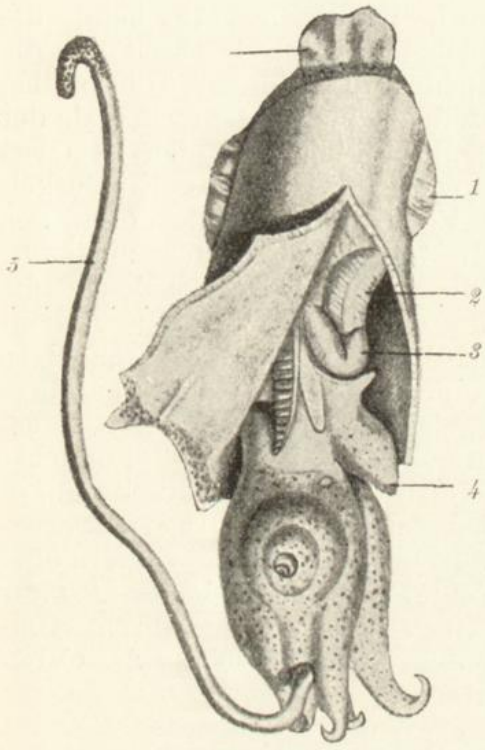


Fig. 324.

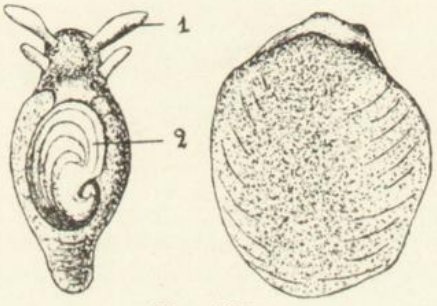


Fig. 325.

Fig. **324**. *Spirula* (*australis?*) ♀ von der Seite, nach Pelseneer. Der Mantel ist eine Strecke aufgeschnitten. *1* Schale, welche noch an zwei Stellen frei zutage tritt, *2* Nidamentaldrüse, *3* akzessorische Nidamentaldrüsen, *4* Trichter, *5* Fangarme, *6* Flosse.

Fig. **325**. Links junge *Aplysia punctata* mit äußerer, deutlich gewundener Schale, rechts rudimentäre Schale eines erwachsenen Tiers, welche vollkommen vom Mantel überwachsen ist. Nach Mazzarelli.

oder Skelettstücke (Radiolarien). Bei äußeren Hautskeletten ist auch die Häutung, d. h. das Abwerfen des alten Skeletts und die Bildung eines neuen, ein bei Nematoden, Arthropoden, Eidechsen und Schlangen beobachtetes Mittel, um dem Wachstum des Körpers Rechnung zu tragen. Um den Nachteil allzu großer Schwere der Skelettteile aufzuheben, greift die Natur immer wieder zu einer porösen, schwammigen Anordnung der Hartteile. Bei den Radiolarien, Schwämmen und Echinodermen finden wir diese allein. In anderen Abteilungen finden wir nebeneinander dichte und poröse Skelette, die dann zu systematischen Untergruppen benutzt werden: imperforate und perforate Foraminiferen, Korallen mit dichtem Skelett (Aporosa) und mit lockerem

(Perforata). Ebenso kann die Knochensubstanz der Wirbeltiere kompakt oder spongiös sein. Ein anderes Prinzip tritt uns bei Ammoniten, *Nautilus* (**470**) und *Spirula* entgegen, welche nur den terminalen Abschnitt der Schale bewohnen und durch Ausscheidung von Querböden lufthaltige Kammern erzeugen. Die feinen, von Pfeilern gestützten Spalten zwischen den Lamellen der *Sepia*-Schulpe (**321** b) sind der letzte Rest derselben. Die Anordnung der Hartteile nach denselben mechanischen Prinzipien bei ganz verschiedenen Familien führt häufig zu auffallenden Konvergenzen. So finden wir eine spiralige Anordnung der Kammern bei den verschiedensten Foraminiferen und bei Ammoniten. Zwei Schalen besitzen die Muscheln, die Ostracoden unter den Krebsen und die Brachiopoden unter den Würmern; bei den ersteren beiden entsprechen sie der rechten und linken, bei den letzteren der Rücken- und Bauchseite. Ein deckelartiger Verschluß kommt unter den Muscheln bei den Rudisten zustande, indem die kleine linke Schale in die Oeffnung der großen rechten hineinpaßt (**326**), bei den Prosobranchiern durch einen hornigen oder kalkigen Deckel, welcher dem Fuß aufsitzt, bei den Ammoniten durch ein einfaches oder doppeltes Verschlußstück (*Aptychus*), bei den Röhrenwürmern (Serpuliden) durch Umwandlung von ein oder zwei Tentakeln und bei der Ascidie *Rhodosoma verecundum* durch Umbildung des vordersten Teils des Cellulosemantels.

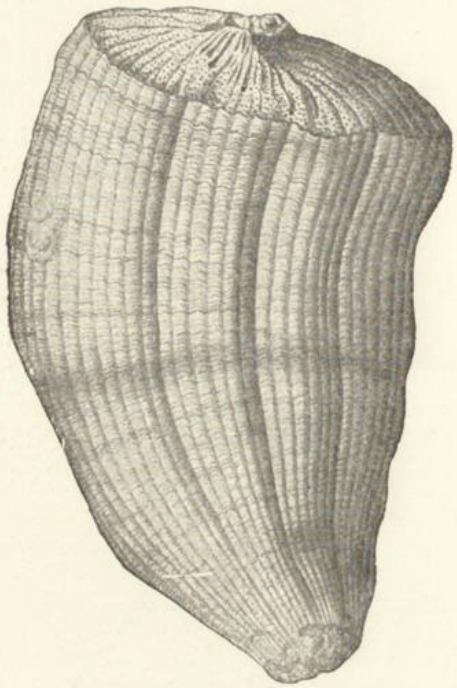


Fig. **326**. *Hippurites gosariensis* Douv. aus der oberen Kreide, nach Stromer. Die rechte Schale ist angewachsen, die linke klein, zum Deckel ausgebildet.

II. Xenoskelette

aus Fremdkörpern treten in zwei Formen auf: als Gehäuse, indem die Sandkörner, Spongiennadeln, Fäkalkugeln u. dgl. durch eine gallertige Kittmasse zu einer Röhre oder Schale vereinigt werden, welche den Körper umschließt und fest mit ihm verwächst oder als Einlagerungen in die Gewebe. Derartige Gehäuse sind unter den Protozoen weit verbreitet bei Thalamophoren, Flagellaten und einigen Ciliaten. Unter den tripyleen Radiolarien haben die Cämentelliden kein eigenes Skelett, bedecken sich aber mit kieseligen Fremdkörpern verschiedenster Art (Radiolarien, Silicoflagellaten, Diatomeen). **327** a—c zeigt einige marine Rhizopoden, welche sich aus Schwammnadeln, Globigerinenschalen oder Sand eine schützende Hülle aufgebaut haben, während die nahverwandte *Quadrula symmetrica* selbsterzeugte Kieselplättchen sehr regelmäßig aneinander lagert. Es ist Rhumbler gelungen, die verschiedensten Gehäuse täuschend zu imitieren, indem er Tropfen aus einem Gemisch von Knochenöl und Chloroform in Alkohol mit Sand, Glassplittern u. dgl. zusammenbrachte (**328**). In den Rhizopoden wie in dem Tropfen werden die Bausteine von innen an die Oberfläche

gebracht, durch Kapillarattraktion aneinander gelagert und durch Kittmasse verklebt. Die Rädertiere *Melicerta* und *Oecistes* scheiden Gallertröhren aus und kleben in sie Fäkalkugeln, Schlamm oder Detritus, oft in großer Regelmäßigkeit. Auch manche Raupen machen sich Gespinnströhren mit Fäkalien, die man natürlich nicht zu den Skeletten rechnen wird, da der Körper nicht fest mit ihnen verbunden ist. Manche Meerestiere bedecken sich mit Sand, Korallenstückchen u. dgl., um nicht gesehen zu werden, so namentlich Holothurien, Schwämme, Ascidien, Aktinien. Auch diese Gewohnheit mag zuweilen zu einem Xenoskelett geführt haben. So bedecken unter den Prosobranchiern die Arten der Gattung *Xenophora* ihre kegelförmige Schale mit fest angehefteten Fremdkörpern.

Einlagerungen von Fremdkörpern in die eigenen Gewebe hinein kommen namentlich bei sessilen Evertebraten vor, da diese sie wegen ihrer

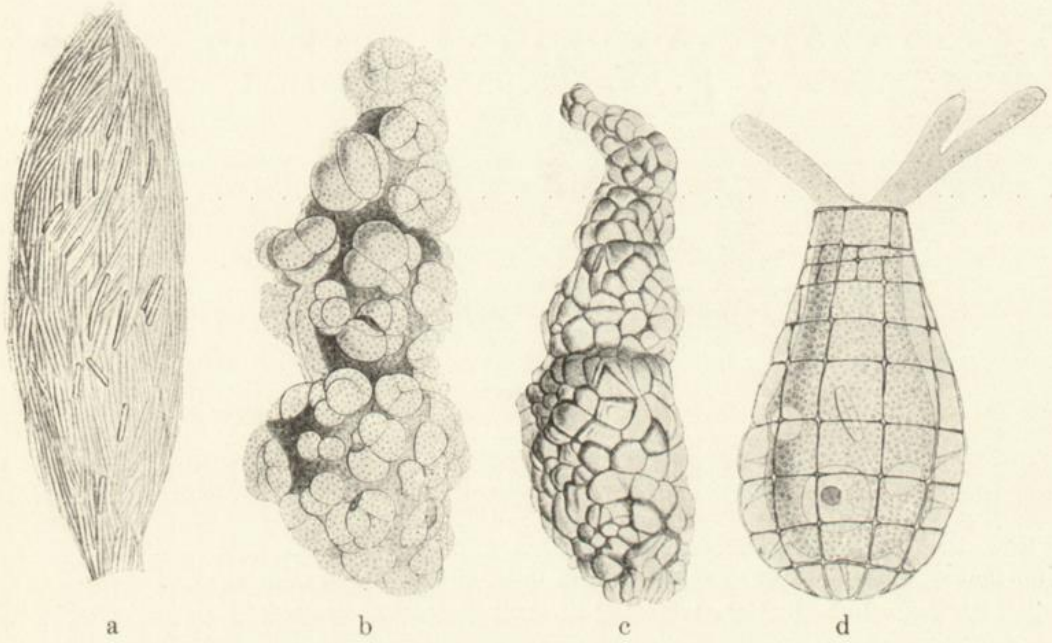


Fig. 327. Schalenskelette von Rhizopoden. a *Technitella legumen*, Gehäuse aus Spongiennadeln, b *Rheophax scorpiurus*, Gehäuse aus Globigerinenschalen, c aus Sand bestehend, d *Quadrula symmetrica*, Gehäuse aus selbstgebildeten Kieselplatten. Aus WINTERSTEIN.

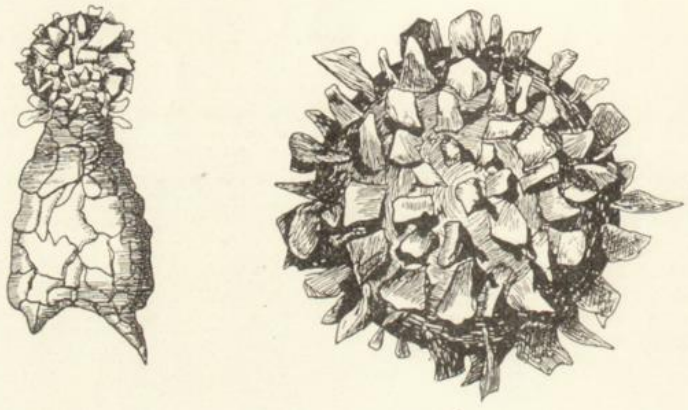
geringen Beweglichkeit nicht als störend empfinden. Schwämme nehmen häufig fremde Kieselnadeln, Foraminiferenschalen, Stücke von Korallen, Sand u. dgl. in sich auf. Unter den Hexakorallien sind die Zoanthaceen oft ganz durchsetzt von Fremdkörpern, und man kann bei den verschiedenen Gattungen ihr Vordringen in die Tiefe verfolgen. Bei *Phellia* wird die Cuticula von Sandkörnern durchsetzt, während die Zoanthiden das Ektoderm oder auch das Mesoderm so dicht inkrustieren mit Sand, Alcyonarienspicula, Schwammnadeln u. a., daß ein wahrer Panzer entsteht. Dabei wählt die eine Art häufig nur Sand, die andere nur Foraminiferenschalen; *Palythoa variabilis* verfestigt sich im Mauerblatt basal überwiegend mit Sand, distal mit Spongienskeletten. Die Ascidien bedecken sich in gewissen Arten mehr oder weniger dicht mit Sand und andern Fremdkörpern oder durchsetzen mit ihnen den Mantel. Am umfangreichsten sind solche Einlagerungen wohl bei den

Xenophyophoren ausgebildet, Tiefsee-Rhizopoden von 2—7 cm Größe und scheiben-, fächer- oder kammförmiger Gestalt. Der ganze vielkernige Körper ist durchsetzt von einem filzigen Gerüstwerk von Fremdkörpern, die je nach den Arten fast nur aus Kieselschwammnadeln, Foraminiferen oder Radiolarien bestehen (**329**). Sie wurden von Haeckel als Schwämme beschrieben.

C. Lokomotionsorgane.

Die Tiere haben im allgemeinen im Gegensatz zu den meisten Pflanzen die Fähigkeit der Ortsveränderung. Sie brauchen dieselbe zu den verschiedensten Zwecken: zum Aufsuchen der Nahrung und geeigneter Lebensbedingungen, zur Vermeidung der Feinde, zur Vereinigung der Geschlechter, zum Absetzen der Eier usf.

Die Bewegungsorgane sind außerordentlich verschieden und hängen ab teils von dem allgemeinen Organisationsplan, teils von speziellen Anpassungen. Wir geben hier einen Ueberblick über die verschiedenen mechanischen Prinzipien der tierischen Lokomotion, insofern sie das Einhalten einer bestimmten Richtung ermöglichen. Unbestimmte Bewegungen (Hin- und Herpendeln von Nematoden, Fortrollen zusammengekugelter Tiere [*Chiton, Glomeris*] das passive Sichtreibenlassen der Planktontiere u. a.) sollen nicht berücksichtigt werden. Bei den Protozoen dienen Pseudopodien, Cilien oder Geißeln und vereinzelt auch muskelartige Fäden der Ortsbewegung.



a b

Fig. 328. a *Difflugia bicuspidata* mit extrathalamer Dauercyste, auf welcher die Sandkörner radiär stehen. b künstliches Gehäuse aus einem Mischtropfen von Knochenöl und Chloroform in Alc. absol. Die Glassplitter stehen alle radiär. Nach Rhumbler.

1. Die Pseudopodien (1) der Rhizopoden entstehen dadurch, daß die Oberflächenspannung des Zellkörpers nicht überall gleich ist und das Protoplasma an den Stellen mit geringer Spannung durch den Binnendruck der Zelle vortreibt. Bei flüssigem Plasma ist die Bewegung „fließend", indem das Protoplasma in der Achse des Pseudopodiums sich nach vorn bewegt und an der Spitze in peripheren Strömen wieder rückwärts fließt (**330**). Diese rückläufigen Protoplasmateile adhärieren an der Unterlage, während der Scheitel frei im Wasser vorrückt. Hat das Ektoplasma eine festere Oberflächenhaut (Pellicula) so „rollen" die Amöben über die Unterlage durch die beständige Verlagerung des Schwerpunkts nach vorn.

2. Cilien und Geißeln. Eine Fortbewegung durch Cilien (Flimmerbewegung) ist nicht nur bei Protozoen (**12, 13**) sehr häufig, sondern auch sonst bei kleinen Metazoen (kleine Tubellarien, Rädertiere, Larven vieler Würmer, Mollusken und Echinodermen) weit verbreitet. Die Geißeln (Flagellen) unterscheiden sich von den Cilien durch bedeutendere Größe und dadurch, daß sie an einer Zelle einzeln oder

nur in geringer Zahl (bis 8, selten mehr, **37, 41**) auftreten, während die Cilien stets in großen Mengen in flächenhafter oder in reihenartiger Anordnung vorkommen. Diese Gebilde schlagen automatisch, wie daraus hervorgeht, daß sie auch nach der Abtrennung vom Zellkörper sich noch eine Zeitlang bewegen. Sie bestehen aus zwei Substanzen, einer äußeren kontraktilen, welche den Schlag durch ihre Kontraktion bewirkt, und einer elastischen Achse, welche die Cilie wieder aufrichtet. In Flimmerbändern schlagen die Cilien meist nicht alle gleichzeitig, sondern eine nach der andern, wodurch häufig der Anschein eines rotierenden Rades (Rädertiere) erweckt wird. Durch Verwachsung vieler Cilien entstehen breite Flächen bei manchen Protozoen (**13**, *Vorticella*, an der Mundöffnung) und die Ruderplatten der Ctenophoren (**115**), während die sog. undulierenden Säume der Trypanosomen (**37**) als kontraktile Randflächen anzusehen sind, wie sie auch bei Spermien vorkommen. Eine Eigentümlichkeit sehr vieler Geschöpfe, welche mittels Cilien schwimmen, ist, daß sie sich dabei beständig um ihre Längsachse drehen, weil die Cilien nacheinander in Tätigkeit treten. Sie beschreiben dann eine Spirale im Wasser (**331**), wobei dieselbe Körperfläche der Außenseite der Spirale zugekehrt bleibt. Derartige Drehschwimmer sind immer etwas asymmetrisch gebaut (seitliche Mundbucht der Infusorien, umgebogener Fuß der Rädertiere u. a.) und würden sich im Kreise bewegen ohne die Drehungen um die Längsachse. Da die Kraft der Cilien nur gering ist, so können sich größere Metazoen nicht dieser Fortbewegungsorgane bedienen. Um ihre Zahl zu vermehren, sitzen die Wimperschnüre der Echinodermenlarven auf langen Falten und Fortsätzen (**332** A), oder es, treten bei vielen Protozoen und Wurmlarven mehrere parallele Cilienringe auf (**332** B). Eine Fortbewegung durch Geißeln kommt den flagellaten Protozoen und den meisten Samenzellen zu, zuweilen kombiniert mit einer undulierenden Membran (*Trypanosoma*, **37**). Der Achsenfaden der Geißel entsteht bei den Flagellaten aus dem Centriol des Kerns (vgl. S. 54), bei den Spermien aus dem Centrosom

Fig. **229**. Schnitt durch eine Xenophyophore, *Psammetta erythrocytomorpha* nach SCHULZE. Vergr. 33 : 1. Die dunklen Stränge sind „Sterkomare", d. h. mit dunklen Kotmassen erfülltes Protoplasma. Die hellen sind die „Granellare", welche mit vielkernigem Protoplasma erfüllt sind. Dazwischen zahllose Kieselnadeln.

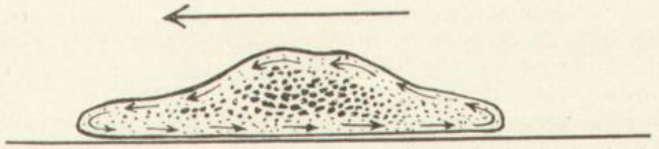


Fig. **330**. Kriechende Amöbe nach JENNINGS. Das Protoplasma fließt in der Richtung der kleinen Pfeile. Das ganze Tier bewegt sich in der Richtung des großen.

und häufig erhalten sich diese Gebilde als „Basalkorn“ an der Wurzel der Geißel (**37** *bl.*). Solche Körner finden sich auch vielfach bei den Cilien (**36**, **38**). Die Flimmerepithelien größerer Metazoen dienen nicht zur Ortsbewegung, sondern es sind Strudelapparate, welche Nahrung und Atemwasser dem sessilen (Spongien, Bryozoen, Brachiopoden) oder wenig beweglichen (Muscheln, *Amphioxus*) Organismus zuschwemmen, In ähnlicher Weise sind sie auch in den Hohlräumen vieler Organe, z. B. im Darm oder in den Nieren weit verbreitet, um Stoffe weiterzubewegen (vgl. S. 84).

Fig. **331**. Spiralige Schwimmrichtung eines Rädertiers (*Ploesoma*) nach Jennings. *a* Rückenansicht. *b* Fuß nach links. *c* Bauchansicht. *d* Fuß nach rechts.

3. Eine Fortbewegung durch **Ausscheidung eines Gallertstiels** soll bei Gregarinen und Sporozoiten von Coccidien (**335** A) vorliegen. Diese bewegen sich in kleinen Zeitintervallen ruckartig vorwärts, was nach Schewiakoff darauf beruht, daß am hinteren Körperpole Gallerte ausgeschieden wird, welche an der Unterlage festklebt und die Gregarine in irgendeiner, noch nicht aufgeklärten Weise fortbewegt. Bei den Kieselalgen (Diatomeen) soll die Bewegung in derselben Weise erfolgen. Diese Auffassung wird von manchen Autoren bestritten.

Alle anderen Arten der Fortbewegung beruhen auf Muskeln, wobei aber sehr verschiedene mechanische Prinzipien wirksam sind.

Muskelartige kontraktile Fäden, sog. Myoneme, Myophane oder Myoide sind schon bei den Protozoen weit verbreitet und verlaufen meist in der Längsrichtung des Körpers im Ektoplasma (Trypanosomen, Ciliaten), zuweilen auch im Entoplasma. Bei Gregarinen verlaufen sie quer (**333**, D, *7*). Sie dienen hauptsächlich zur Veränderung der Körpergestalt, zum Einziehen des Peristoms oder zur Ausdehnung des Außenplasmas an den Stacheln der Acanthometriden, aber nicht zur Lokomotion. Nur bei den Vorticellen (**13**) sind sie im Stiel zu einem langen Bündel vereinigt, welches bei Reizung den Körper an die Unterlage heranzieht. Nach Koltzoff (1912) sind aber diese Fäden bei *Vorticella* als elastische Stäbe anzusehen, welche die Streckung des Stiels bewirken, während die Kontraktion von dem Protoplasma des Stiels ausgeht.

4. Bewegung durch Rückstoß bei Medusen, Tintenfischen, Salpen u. a. Diese Tiere nehmen Wasser in einen Hohlraum des Körpers mit muskulöser Wandung auf, treiben dann das Wasser durch Muskelkontraktion plötzlich heraus und erhalten so einen Stoß nach der entgegengesetzten Richtung. Die Medusen und Quallen besitzen um das Mundrohr herum einen glockenartigen Raum mit muskulöser Wandung

zur Wasseraufnahme. Bei den meist kleinen Hydromedusen (**334**) wird dieser durch eine vorspringende Ringfalte, das Velum, teilweise abgeschlossen, so daß das ausgepreßte Wasser durch eine verhältnismäßig schmale Oeffnung tritt und dahe·· einen stärkeren Rückstoß verursacht, als wenn die Ausströmungsöffnung groß wäre. Die größeren Scyphomedusen (Quallen, **113**) besitzen kein Velum, verfügen aber

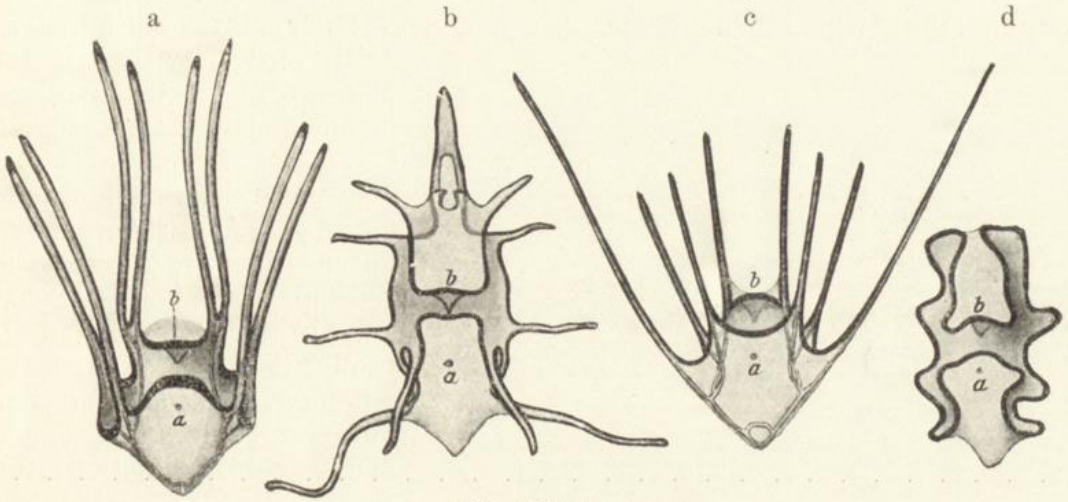


Fig. **332** A.

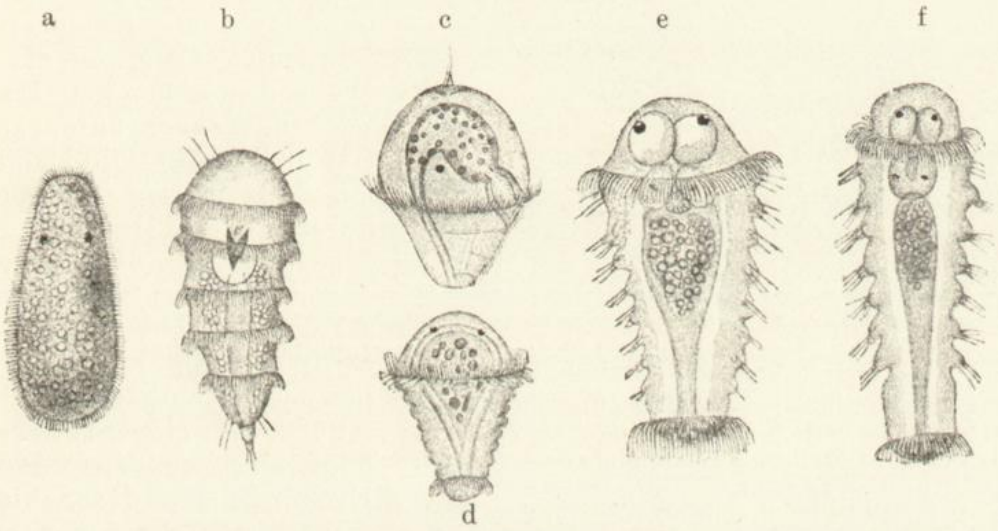


Fig. **332** B.

Fig. **332** A. Larven von verschiedenen Echinodermen, um die starke Entfaltung der dunkel gezeichneten Wimperschnur zu zeigen. *a* Pluteus des Seeigels. *b* Bipinnaria eines Seesterns. *c* Pluteus eines Schlangensterns. *d* Auricularia einer Seewalze. B Polychätenlarven nach SCHULZE, CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF. *a* von *Nereis diversicolor* mit gleichmäßigem Wimperkleid, *b* mit vielen Wimperreifen (*Ophryotrocha puerilis*), *c-f* Entwicklung von *Nephthys scolopendroides* zuerst mit einer, dann mit zwei Wimperreihen, zwischen denen die Parapodien mit Borsten hervorsprossen. Aus BOAS.

dafür über eine stärkere Muskulatur. Es gibt einige flachglockenförmige Flagellaten (*Leptodiscus, Craspedotella, Medusochloris*), welche sich nach diesem Prinzip bewegen. Bei den Tintenfischen erfolgt die Bewegung gewöhnlich kriechend mit Hilfe der Arme, oder schwimmend durch einen seitlichen Flossensaum (**335**). In der ventralen Mantelhöhle sitzen die Kiemen. Die Wasserzirkulation findet so statt, daß das

Atemwasser durch die breite vordere Oeffnung der Mantelhöhle eintritt und dann nach Verschluß dieser Oeffnung durch den „Trichter" wieder ausgeleitet wird. Dieser Trichter ist eine an der Bauchseite des Tieres gelegene Röhre, welche als ein Teil des Fußes anzusehen ist. Die Tintenfische machen sich nun diesen Atmungsmechanismus zunutze, indem sie bei Gefahr das Wasser mit solcher Kraft aus dem Trichter herauspressen, daß sie einen Stoß in umgekehrter Richtung erhalten (**336**), wobei häufig das schwarze Sekret der Tintendrüse gleichzeitig entleert wird, um das Wasser undurchsichtig zu machen. Die Kammuscheln (*Pecten*) bewegen sich mit dem ventralen Schalenrande voran (**337** A) vorübergehend durchs Wasser, indem beim Zusammenklappen der Schalen die Säume der Mantelränder (**337** B, *M S*) sich aneinanderlegen, so daß das Wasser beiderseits neben dem Schloß nach hinten austreten muß. Bei dieser Schwimmbewegung steigt die Muschel gleichzeitig schräg nach oben, weil etwas Wasser zwischen den Mantelsäumen nach unten austritt (**337** C, H'). Die Kammmuschel vermag aber auch durch andere Haltung der Mantelsäume das ausgestoßene Wasser so zu dirigieren, daß sie mit einem Sprung nach hinten sich bewegt (Fluchtbewegung bei Annäherung eines Seesterns) oder sich umkehrt durch Drehung um die dem Schloßrande parallele Querachse, wenn sie auf die Deckelseite gefallen ist. *Aeschna*- und *Libellula*-Larven können durch ruckweises Hervorstoßen des Wassers aus dem After sich nach vorn schnellen.

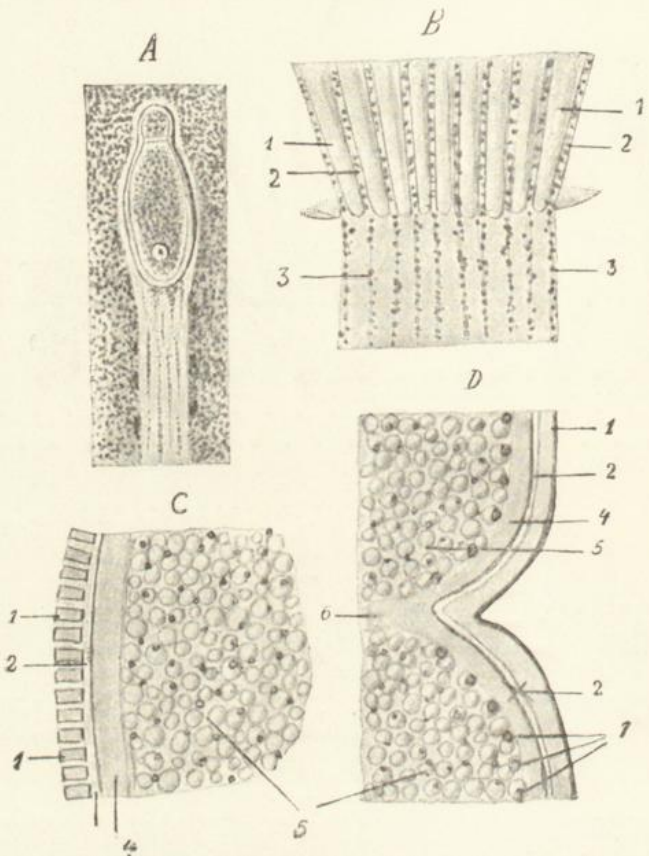


Fig. **333**. *Clepsidrina Munieri*, eine Gregarine, A hinterläßt bei der Bewegung in Tuschewasser eine Gallertspur. B Hinterende. *1* Cuticularrippen, *2* Furchen, *3* austretende Gallertfäden. C Querschnitt. D Längsschnitt. *1* Cuticula mit Rippen, *2* Gallertschicht, durch die Furchen nach außen offen, *4* Ektoplasma, *5* Entoplasma, *6* ektoplasmatische Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit, *7* Muskelfibrillen, quer getroffen. Nach SCHEWIAKOFF.

5. Lokomotion durch Vorstrecken bestimmter Organe (Füße) oder des ganzen Körpers, Anheftung und Heranziehen an die Anheftungsstelle. Dieses Prinzip, welches wir kurz als Extension, Fixation und Kontraktion bezeichnen können, tritt uns im Tierreich in sehr verschiedenen Formen entgegen. Bei den Stachelhäutern hat sich ein im Tierreich einzig dastehender Bewegungsapparat ausgebildet, indem der Tierkörper zahlreiche „Ambulacralfüßchen", welche mit einer Saugscheibe endigen, ausstreckt. Durch die Madreporenplatte (**338**), welche zum Fernhalten von Schmutz siebartig durchlöchert ist,

dringt Seewasser in den Steinkanal, von hier in den Ringkanal und dann in die der Körpersymmetrie entsprechenden Radiärkanäle. Von diesen entspringen die paarigen, in sehr großer Zahl vorhandenen Füßchen, welche je eine Ampulle für das Seewasser besitzen. Indem die muskulösen Wände der Ampullen das Wasser in die Füßchen treiben, werden diese verlängert und heften sich an irgendeinen festen Gegenstand an. Die Füßchen können sich durch Muskeln verkürzen und so den Körper an den Anheftungspunkt heranziehen. Ist kein fester Untergrund vorhanden, z. B. auf Sand, so werden die Füßchen wie Stelzen gebraucht, was auch für solche Arten gilt, deren Füßchen ohne Saugscheiben endigen. Die Füßchen der Schlangensterne dienen im allgemeinen zum Tasten und enden ohne Saugscheibe. Durch Muskelkontraktion kann aber vorübergehend eine solche gebildet werden, so daß die Ophiuren sogar an senkrechten Glasscheiben emporklettern können. Dasselbe mechanische Prinzip brauchen die Muscheln zu ihrer Fortbewegung,

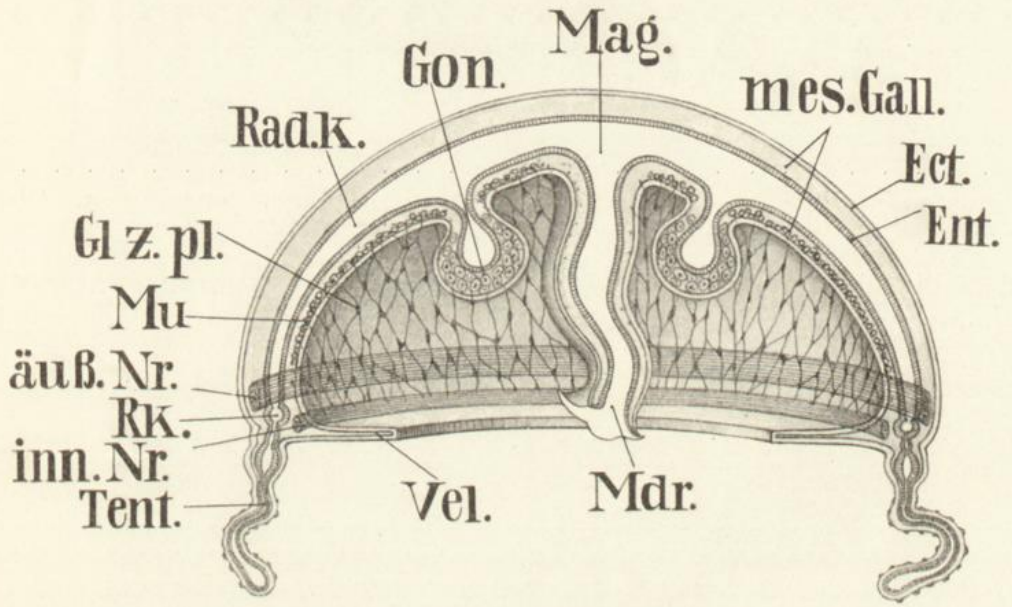


Fig. 334. Schema einer Hydromeduse, *Ect* Ektoderm, *Ent* Entoderm, *Gon* Gonade, *Glx.pl* Ganglienzellenplexus, *Mag* Magen, *Mdr* Mundrohr, *mes.Gall* mesodermale Gallerte, *Mu* zirkuläre Muskeln der Subumbrella, *äuß.Nr*, *inn.Nr* äußerer, innerer Nervenring, *Rk* Ringkanal, *Radk* Radiärkanal, *Tent* Tentakel, *Vel* Velum. Orig.

indem sie Blut in den muskulösen Fuß treiben und ihn dadurch ausstrecken und in den Sand hineinbohren. Nachdem der Fuß sich durch Blutdruck fest eingeklemmt hat, kann er sich kontrahieren und den Körper heranziehen.

Blutegel und Spannerraupen haben eine sehr charakteristische Lokomotion (**339**), wobei erstere sich vorn und hinten mit einer Haftscheibe, letztere vorn mit drei Paar Brustfüßen, hinten mit einem Paar Abdominalbeine festheften. a zeigt das Ruhestadium mit angeheftetem Hinterende beim Blutegel; es folgt dann eine Streckung des ganzen Körpers nach vorn (b), wobei der Körper sich auch verlängert, indem die Ringmuskeln des Hautmuskelschlauches die Leibeshöhlenflüssigkeit nach vorn treiben. Sodann heftet sich das Tier vorn an der Unterlage an (c) und zieht das Hinterende heran unter starker Krümmung des ganzen Körpers nach oben, weil die ventrale Muskulatur sich stärker zusammenzieht als die dorsale. Die

kleine vordere Scheibe des Blutegels wirkt als Saugnapf, während die große untere sich durch Sekret anheftet. Daher kriecht er auch über ein Drahtgitter. Nach demselben Prinzip kriecht ein Regenwurm,

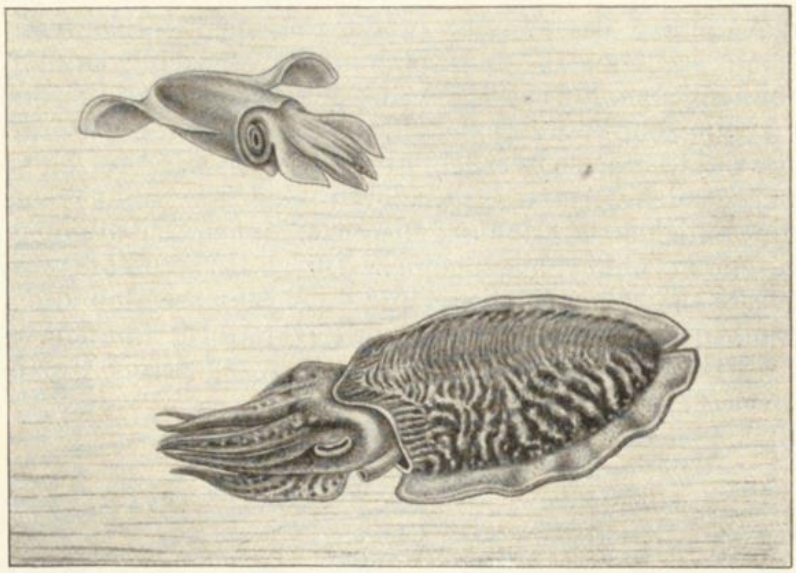


Fig. 335. Vorwärtsschwimmen der Tintenfische durch Seitenflossen. Oben: Kalmar, *Loligo vulgaris*, unten *Sepia officinalis*. Nach MERCULIANO.

indem die einzelnen Segmente, besonders die vorderen, sich unter Verdünnung nach vorn strecken, dann die Borsten nach hinten gegen die

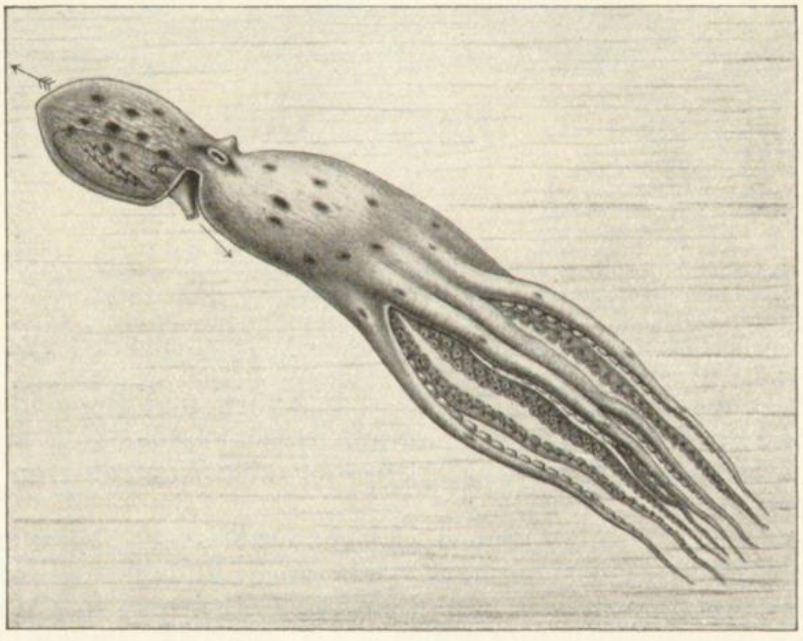


Fig. 336. Rückwärts schwimmender *Octopus vulgaris*. Aus der Mantelhöhle ragt der Trichter, dessen innere Oeffnung, wie auch die Kieme, durch den Mantel hindurch schimmernd gezeichnet ist. → Wasserbewegung. ⇢ Schwimmbewegung. Nach MERCULIANO.

Unterlage stemmen und darauf die Segmente zusammenziehen, wobei sie dicker werden. Da die vorderen Segmente zuerst mit dem Ausstrecken beginnen, läuft eine Verdünnungswelle von vorn nach hinten

über den Körper. Wird ein Stück des Bauchmarks entfernt, so überspringt die Welle diese Stelle, aber die Lokomotion wird dadurch nicht aufgehoben. Ein Regenwurm vermag auch rückwärts zu kriechen, indem die Borsten nach vorn gestemmt werden. Die fußlosen Maden vieler Fliegen und Käfer bewegen sich in derselben Weise häufig unter Benutzung von Borsten oder Rauhigkeiten an den Segmenträndern. Bei manchen Käferlarven wird die weiche Haut des letzten 10. Segments um den After herum als „sekundärer After" vorgestülpt. Die Tiere saugen sich damit fest und strecken den Körper von hier aus vor. Bei einigen Arten werden zwei Schläuche vorgestülpt, die sogar am Ende wieder geteilt sein können. Auch das Kriechen der

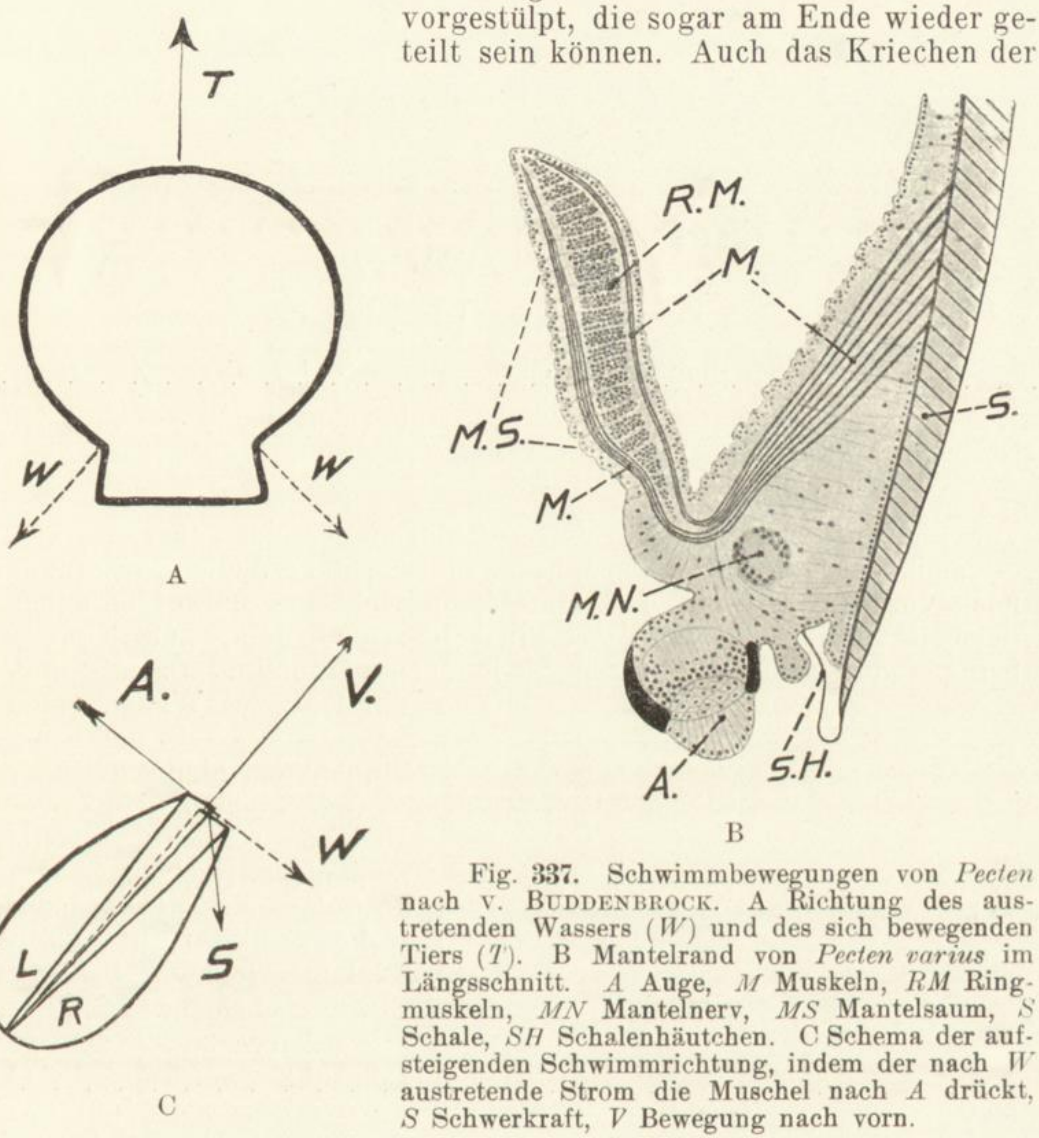


Fig. **337.** Schwimmbewegungen von *Pecten* nach v. BUDDENBROCK. A Richtung des austretenden Wassers (*W*) und des sich bewegenden Tiers (*T*). B Mantelrand von *Pecten varius* im Längsschnitt. *A* Auge, *M* Muskeln, *RM* Ringmuskeln, *MN* Mantelnerv, *MS* Mantelsaum, *S* Schale, *SH* Schalenhäutchen. C Schema der aufsteigenden Schwimmrichtung, indem der nach *W* austretende Strom die Muschel nach *A* drückt, *S* Schwerkraft, *V* Bewegung nach vorn.

Schnecken gehört hierher. Betrachtet man eine an einer Glasscheibe kriechende Lungenschnecke (**340**) von der Unterseite, so sieht man eine Anzahl dunklerer Querfalten, welche von hinten nach vorn über den Fuß laufen. An diesen Stellen kontrahiert sich die Längsmuskulatur der Sohle und zieht dadurch diese etwas nach vorn, wobei der in jedem Segment vor und hinter der Falte liegende Teil der Sohle durch Schleim an der Unterlage festgehalten wird. Hinter jeder Welle gehen die Muskeln wieder in den gedehnten, erschlafften Zustand über. Daß es sich nicht um ein Kriechen durch Schlängelung, also durch Druck gegen die

Unterlage handelt, geht daraus hervor, daß die Welle nicht konvex vorspringt, sondern konkav durch die Dorsoventralmuskeln angezogen ist. Die sich bewegende Stelle berührt also nicht den Boden. Bei den meisten Meeresschnecken laufen die Wellen wie bei Pulmonaten direkt, d. h. im Sinne der Ortsbewegung von hinten nach vorn; bei *Littorina* und einigen Chitonen jedoch umgekehrt von vorn nach hinten. Da

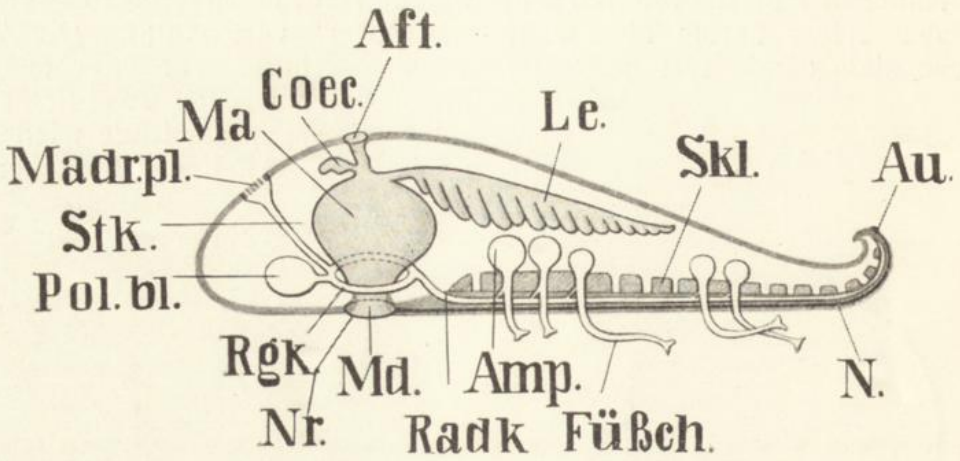


Fig. 338. Längsschnitt durch einen Seestern, schematisch. *Af* After, *Amp.* Ampulle, *Au* Auge, *Coec* Coecum, *Füßch* Ambulacralfüßchen, *Le* Leber, *Md* Mund, *Madr.pl* Madreporenplatte, *Ma* Magen, *Pol.bl* Polische Blase, *N* Radiärnerv, *Nr* Nervenring, *Rad.k* Radiärkanal des Wassergefäßsystems, *Rgk* Ringkanal desselben, *Skl* Skeletteile, *Stk* Steinkanal. Orig.

vor und hinter der Welle der Fuß durch Schleim adhäriert, so fragt es sich, warum der Längsmuskel über jeder Wellenvertiefung sich nach vorn zu kontrahiert. Dies kann wohl nur darauf beruhen, daß der Nervenreiz die vordere Muskelportion zuerst zur Kontraktion bringt und dadurch den Zug nach vorn veranlaßt. Da die ungefähr ein Dutzend Wellen von *Helix* zusammen ca. $^1/_4$ der Fußfläche einnehmen, bleibt das Tier mit $^3/_4$ angeklebt und kann daher auch an senkrechten Glasflächen nach oben kriechen. *Cyclostoma*, *Haliotis* und *Trochus* haben ein linkes und rechtes direktes Wellensystem, *Littorina littorea* ein ebensolches indirektes. Diese Tiere laufen also gleichsam auf zwei Beinen. *Chiton tuberculatus* zeigt nur zwei indirekte Wellen. Bei gewissen Seeanemonen und der Holothurie *Stichopus panimensis*, die sich nach demselben Prinzip bewegen, tritt nur eine Welle auf.

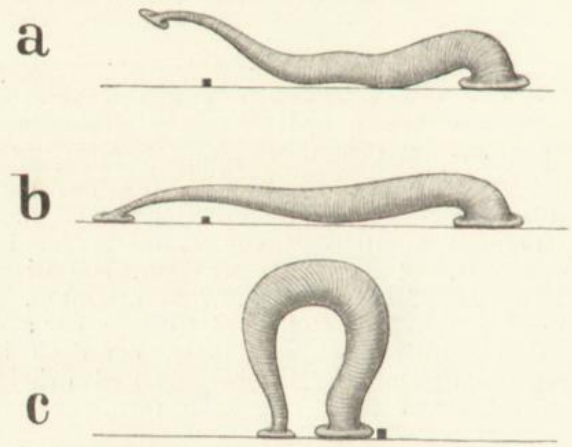


Fig. 339. Kriechender Blutegel nach Hesse. Der schwarze Punkt bezeichnet dieselbe Stelle.

6. Lokomotion durch Schlängelung ist bei vielen Tieren, größeren wie kleineren, und besonders bei Wasserbewohnern vorhanden; so bei vielen Würmern, Tintenfischen (**335**), Heteropoden (**341**), Appendicularien, Ascidienlarven, Insektenlarven und im Wasser lebenden Wirbeltieren. Auf dem Lande bewegen sich die Schlangen und Blindschleichen in

dieser Weise. Der Körper beschreibt dabei an seiner ganzen Oberfläche oder nur an einer bestimmten Stelle wellenförmige Erhebungen, welche sich von vorn nach hinten bewegen (**342**) und den Körper umgekehrt von hinten nach vorn schieben, weil das Wasser resp. die Rauhigkeit des Bodens dem Druck Widerstand leisten. Wird eine Schlange auf eine ganz glatte polierte Glasplatte gelegt, so kommt sie nicht vorwärts, weil hier der Widerstand fehlt. Für die Bewegung in einem flüssigen Medium ist es gleichgültig, ob die Wellen horizontal (*Ascaris*, Aal und die meisten Fische) oder vertikal (Blutegel, Scholle, Rochen, *Sepia* (**335**), Schwanzflosse der Waale) verlaufen, während sie bei Landbewohnern natürlich parallel dem Boden sein müssen. Die treibende Kraft wird aber um so wirkungsvoller sein, je mehr Wellen gleichzeitig auftreten und je schneller sie sich bewegen. Daher haben Tiere mit schlängelnder Bewegung häufig eine langgestreckte, schlanke Gestalt (viele Würmer, Aal, Bandfische, Schlangen). Ferner muß das Vorderende spitz zulaufen, um das Wasser gut durchschneiden zu können. Die Tintenfische legen daher bei der Vorwärtsbewegung die Arme dicht zusammen (**336**). Endlich ist es von Vorteil, wenn die Druckfläche der Wellen möglichst groß ist, was dadurch erreicht wird, daß der Körper sich im Sinne der Wellenoberfläche verbreitert. So erklärt sich die lateral zusammengedrückte Gestalt vieler Knochenfische und die dorsoventrale Abplattung der Blut-

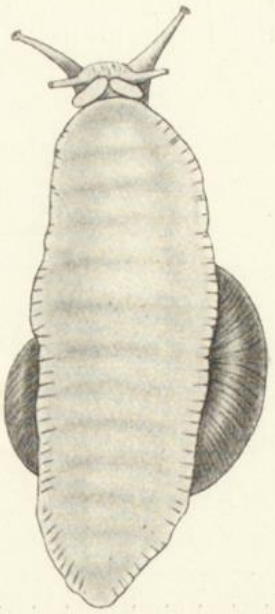


Fig. **340**. Fußsohle einer kriechenden *Helix* nach HESSE.

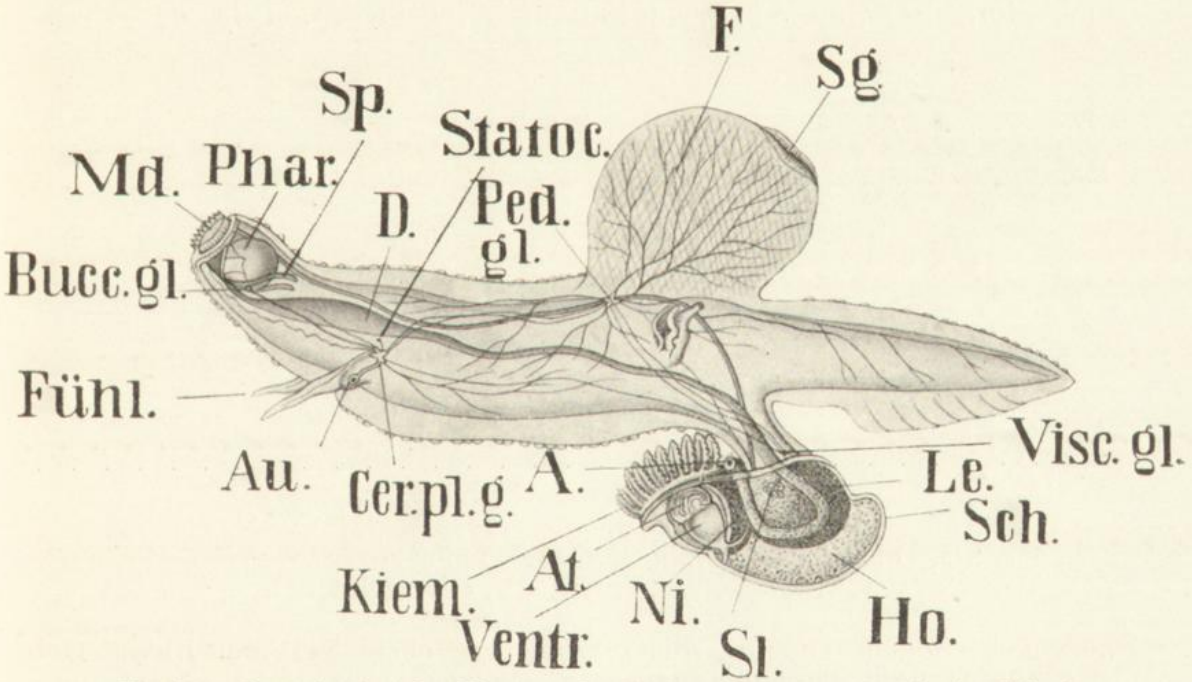


Fig. **341**. Organisation der Heteropode *Carinaria lamarcki* ♂. in der Schwimmstellung: Fuß nach oben, Eingeweidesack nach unten. Nach CLAUS-GROBBEN. *A* After, *At* Atrium, *Au* Auge, *Bucc.gl.* Buccalganglien, *Cer.pl.g.* Cerebropleuralganglien, *D* Darm, *F* Fuß, *Fühl* Fühler, *Ho* Hoden, *Kiem* Kieme, *Le* Leber, *Md* Mund *Ni* Niere, *Ped.gl.* Pedalganglien, *Phar* Pharynx, *Sch* Schale, *Sg* Saugnapf, *Sl* Samenleiter, *Sp* Speicheldrüse, *Vent* Ventrikel, *Visc.gl.* Visceralganglion.

egel, Schollen und Rochen. Häufig ist die undulierende Druckfläche auf eine bestimmte Körperregion beschränkt: so bei dem langgestreckten seitlichen Flossensaum einer *Sepia* (**335** *b*), dem kürzeren, aber viel breiteren bei *Loligo* (**335** *a*), dem Fuß einer *Carinaria* (**341**) und der Rückenflosse der Lophobranchier. Auch bei den meisten Fischen ist es nur das hinterste

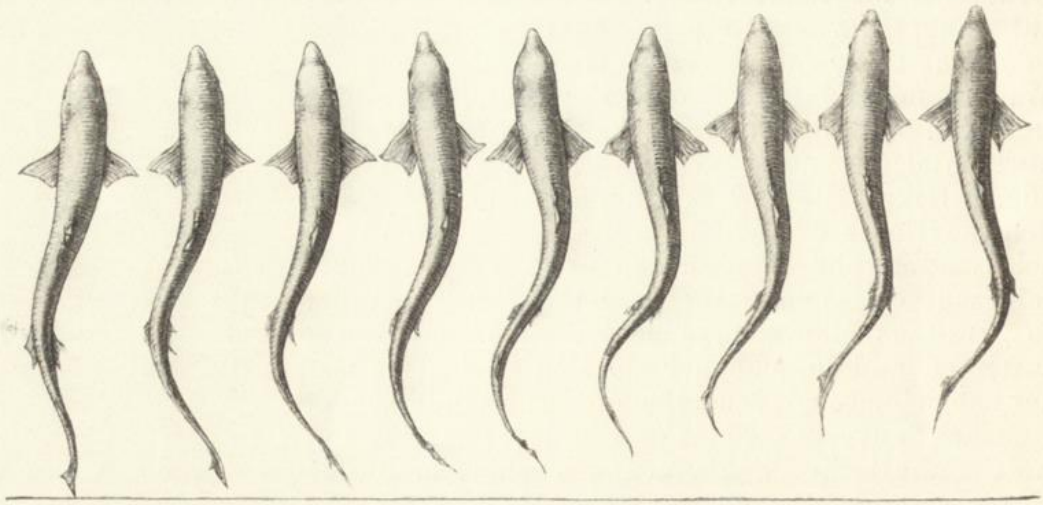


Fig. **342**. Schwimmbewegungen eines Katzenhais nach Momentaufnahmen von MAREY.

Rumpfende und besonders die Schwanzflosse, deren Schlängelung die Fortbewegung veranlaßten. Je höher die Schwanzflosse ist, desto größer ist ihre Druckfläche. Die homocerke, nach oben und nach unten gleich verlängerte Schwanzflosse der meisten Knochenfische (**192**) ist daher am leistungsfähigsten. Die heterocerke Schwanzflosse (**342**) der Selachier und Störe ist eine Anpassung an das Bodenleben: ruht der Fisch

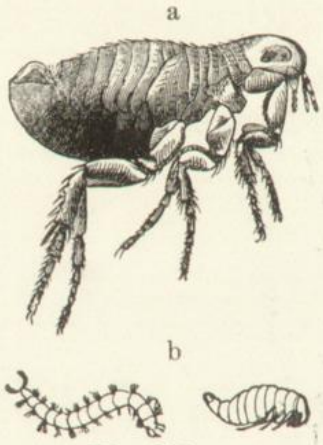


Fig. **343**.

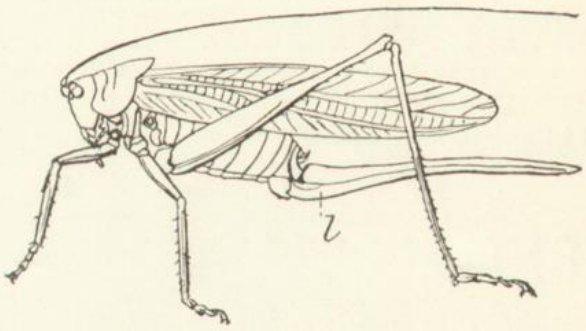


Fig. **344**.

Fig. **343**. Floh, *Pulex irritans*, nach TASCHENBERG.
Fig. **344**. Heuschrecke, *Locusta caudata* ♀, *l* Legescheide.

auf dem Boden, so ragt der verlängerte obere Teil der Flosse frei ins Wasser und kann den Körper in jedem Augenblick in Bewegung setzen. Jeder Schlag drückt den Schwanz nach oben, den Kopf also nach unten, was für das Ergreifen der Bodentiere zweckmäßig ist. Bei den Ichthyosauriern war umgekehrt die Wirbelsäule nach unten abgeknickt, was eine Hebung des Kopfes zum Luftschnappen erleich-

terte. Bei den typischen Grundfischen (Aal) bleibt die Schwanzflosse auf embryonaler Stufe stehen („diphycerk"), da die Bewegung durch Schlängelung des ganzen Körpers erfolgt.

7. Lokomotion durch Hebel (Gliedmaßen). Diese sind nur selten ungegliedert: einzelne Seeigel laufen auf ihren beweglichen Stacheln wie auf Stelzen; Füßchen der Tardigraden (**405**); Parapodien der Ringelwürmer (**332** B, *e, f*), welche mit ihren Borsten gegen die Unterlage drücken; die Schlangen können sich ohne Schlängelung nach

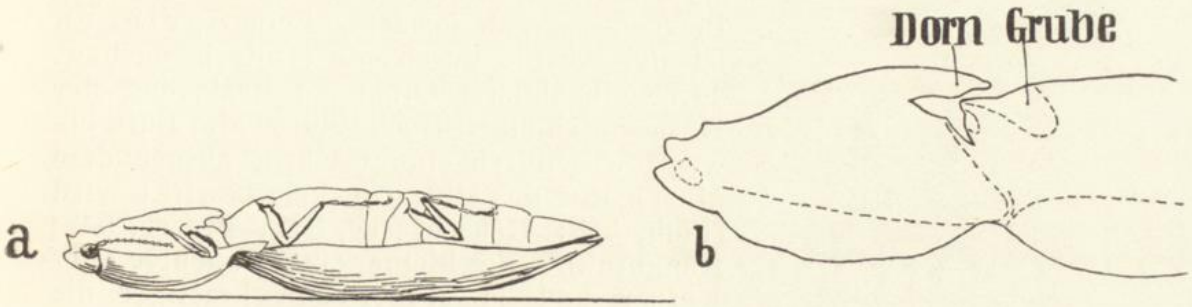


Fig **345**. Schnellkäfer, Elateride, *Athous rufus*. a von der Seite gesehen, b Springmechanismus. Nach PROCHNOW.

vorn schieben, indem sie die Rippen nach hinten bewegen, deren Spitzen an den Hinterkanten der Bauchschienen enden. Meist zerfallen sie in mehrere gelenkig verbundene und winklig zueinander gestellte Stücke, so daß die Extremitäten durch Verkleinerung der Winkel verkürzt, durch Vergrößerung derselben verlängert werden können. Solche Gliedmaßen können nun in verschiedener Weise benutzt werden. Die Schlangensterne drücken ihre langen gegliederten Arme gegen den Boden und schieben sich zuweilen erstaunlich rasch vorwärts, horizontal oder auch zwischen Korallen nach oben oder unten. Beim gewöhnlichen Gehen und Laufen der Arthropoden und Landwirbeltiere wird die verkürzte gehobene Extremität nach vorn bewegt und durch Streckung derselben ein Druck gegen die feste Unterlage ausgeübt, welcher den Körper nach vorn schiebt. Je länger die Beine sind, desto mehr fördert ein Schritt. Daher die langen Beine vieler Laufkäfer, Wolfsspinnen, Laufvögel und Huftiere. Von Vorteil ist auch eine möglichst kleine Endfläche, wodurch die Bodenreibung verringert wird. So erklärt sich die Reduktion der Zehenzahl bei Säugetieren von ursprünglich fünf bis auf eine bei den Pferden, bei den Vögeln von ursprünglich vier bis auf zwei beim Strauß. Die Koordination der Bewegungen wird erleichtert, wenn die Extremitäten dicht beieinander stehen und in geringer Zahl vorhanden sind; daher die Reduktion der Zahl bei den Arthropoden: Krebse und Myriopoden mit vielen, Spinnentiere mit vier, Insekten mit drei Beinpaaren; daher auch die Neigung zur Bipedie bei den Landwirbeltieren: wenn die australische Eidechse *Chlamydosaurus Kingii* (**346**) rasch fliehen will, so läuft sie vorübergehend nur auf den

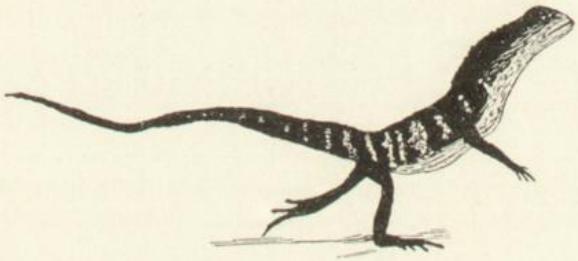


Fig. **346**. Zweibeinig laufende *Chlamydosaurus Kingii* nach SAVILLE KENT.

Hinterbeinen und dasselbe wird bei vielen andern Sauriern (*Physignathus, Amphibolurus, Otocryptis, Calotes, Tupinambis, Ameiva*), gelegentlich auch bei *Lacerta* und *Agama* beobachtet. Aehnlich verhalten sich Känguruhs, Springhasen (*Pedetes*) und Springmäuse (*Jaculus*). Dagegen ist es nicht wahrscheinlich, daß die Vögel aus „Rennformen" hervorgegangen sind (vgl. S. 361) und ebensowenig die Zweibeinigkeit des Menschen bzw. der Anthropoiden, sondern bei diesen hat die Benutzung der vorderen Extremität als Flügel, bzw. als Hand die hintere zum ausschließlichen Bewegungsorgan gemacht. Beim Springen ist der Abstoß durch die Hinterbeine bzw. durch ein anderes Organ so stark, daß der Körper sich eine Strecke durch die Luft bewegt, was durch eine mächtig ausgebildete Muskulatur des Oberschenkels bewirkt wird (Floh, **343**; Heuschrecke, **344**; Frosch, **348**; Känguruh). Je kleiner und leichter der Körper und je größer und kräftiger die Hinterbeine sind, desto mehr fördert der Sprung; ein Floh kann die 200-fache, eine Springmaus die 15-fache Körperlänge durchmessen. Selten erfolgt der Abstoß vom Boden nicht durch eine Gliedmaße, sondern durch ein anderes Organ, so bei den Springschwänzen (Poduren) durch eine vom vorletzten oder vorvorletzten Segment des Abdomens ausgehende und unter diesem liegende Springgabel.

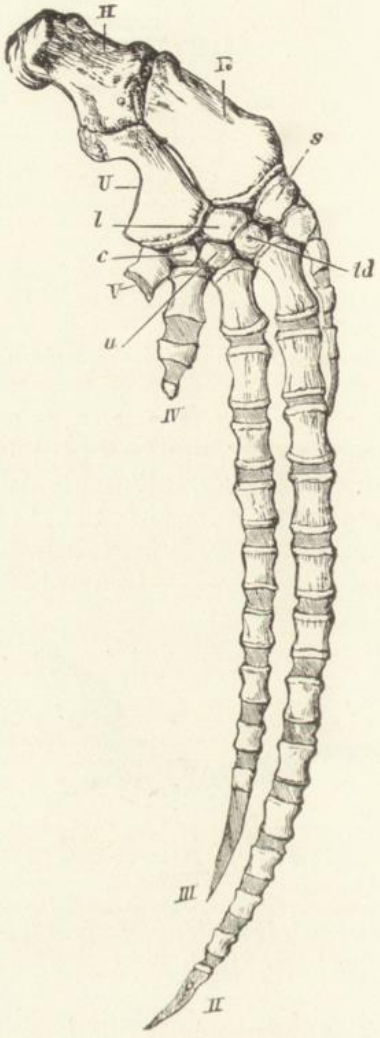


Fig. **347**. Rechte Vorderextremität des Zahnwals *Globiocephalus* nach FLOWER. *H* Humerus, *R* Radius, *U* Ulna, *s* Scaphoid, *l* Lunatum, *e* Triquetrum, *td* Trapezoid, unterhalb *s* das Trapezium, *u* Hamatum, *I—V* die Finger. Die Zahl der Phalangen derselben beträgt 4, 14, 11, 3, 1.

Die Schnellkäfer (Elateriden) fallen häufig auf den Rücken, weil dieser flach ist, während der Bauch stark vorspringt (**345** *a*). Um sich aus der Rückenlage zu befreien, brauchen sie nur selten die Beine, sondern schnellen sich einige Zentimeter empor, wobei der Körper sich um das Hinterende dreht und in normaler Stellung herabfällt. Dieser Sprung kommt so zustande, daß das auf dem Rücken liegende Tier die Vorderbrust mit einem kräftigen Ruck nach hinten dreht, wobei ein Dorn in eine am Vorderrand der Mittelbrust befindliche Grube gestoßen wird. Dieser Stoß wirkt weiter auf die Elastizität der Flügeldecken und veranlaßt zusammen mit jener Bewegung des Prothorax das Emporschnellen. Dagegen beruht das Springen vieler Fische aus dem Wasser heraus nicht auf einem Abstoßen, sondern auf dem Beharrungsvermögen der Bewegung in der Luft. Man spricht von „Klettern", wenn der Körper mehr oder weniger senkrecht herauf oder herab sich bewegt, ohne dabei auf der Unterlage durch seine eigene Schwere vor dem Herabfallen bewahrt zu werden. Zum Festhalten an dieser dienen

meist Krallen, welche mit ihrer Spitze sich eindrücken oder an Rauhigkeiten festhaken (Insekten, Eidechsen, Spechte, Eichhörnchen, Katzen). Papageien bedienen sich hierbei der Mithilfe des Schnabels. Andere Tiere klettern durch Adhäsion eines feuchten Drüsensekrets. So besitzen die Insekten einen drüsigen Haftlappen zwischen den Krallen, welcher einer glatten Unterlage, z. B. einer Glasscheibe, angelegt werden kann. Bei den Laubfröschen (**348**) wirken die verbreiterten Fingerlappen und bei den Schnecken wohl die Fußsohle in gleicher Weise. Unsere Landschnecken vermögen ohne das Schleimband der Fußdrüße überhaupt nicht zu kriechen. Seerosen, Chitonen und Patellen halten sich durch einen Saugfuß an senkrechten Wänden fest, und in gleicher

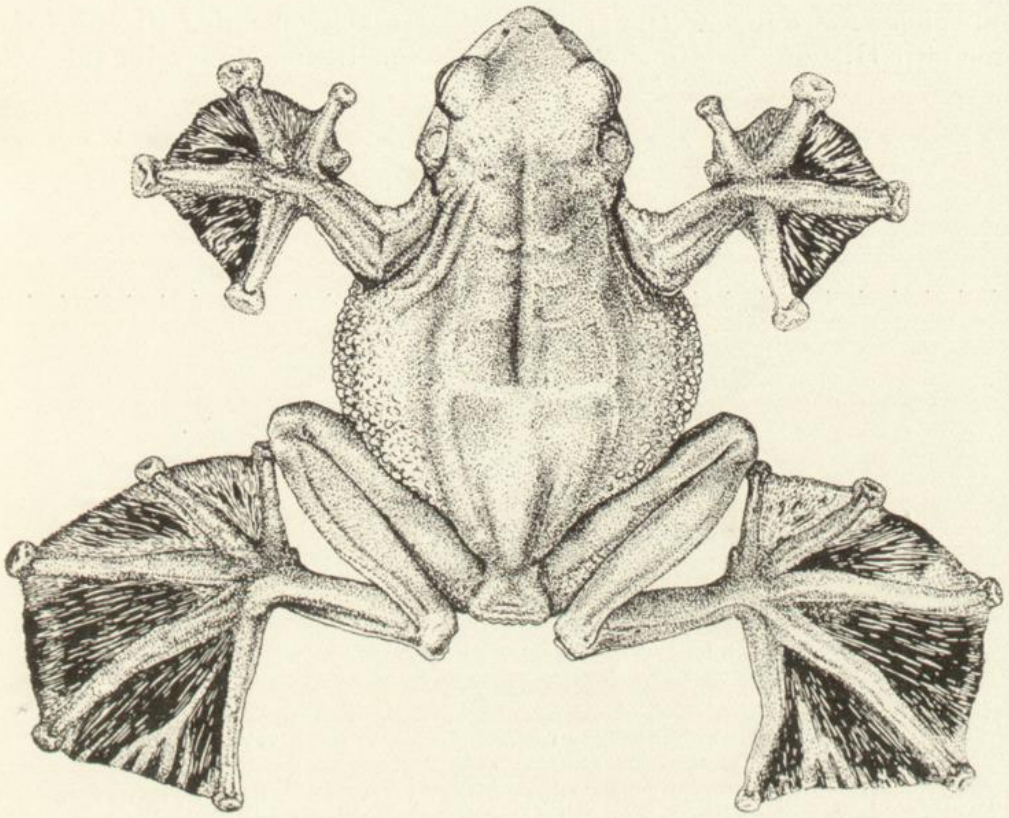


Fig. 348. Flugfrosch, *Rhacophorus reinwardtii*, nach SIEDLECKI.

Weise wirken die Saugnäpfe der Blutegel (**339**). Unter den Säugern können die Klippschiefer (*Hyrax*), vielleicht auch einige Meerkatzen, an glatten senkrechten oder fast senkrechten Wänden emporlaufen, indem die Spalten und Vertiefungen der elastischen Fußsohle wie Saugnäpfe wirken. Bei Geckonen und *Anolis* besitzt die Unterseite der Füße Querlamellen, doch ist ihre Wirkungsweise noch nicht sicher ergründet. Sie haften auch im luftverdünnten Raum und legen sich nicht der Unterlage fest an, so daß ein Anhaften durch Luftdruck ausgeschlossen ist. Da auch Sekretabsonderungen vermißt werden, hat man an elektrische Kräfte gedacht, die durch die Reibung der an den Lamellen sitzenden Borsten (**203** C) entstehen könnten. Gegliederte Extremitäten dienen auch vielfach zum Schwimmen, wobei sie auf beiden Körperseiten gleichzeitig gegen das Wasser drücken, während Landgliedmaßen abwechselnd benutzt werden. Die Gliederfüße der Arthropoden haben sich aus den noch nicht gegliederten Stummel-

füßen (Parapodien) der Ringelwürmer entwickelt und sind sicherlich zuerst als Schwimmwerkzeuge entstanden. Da die Schnelligkeit der Fortbewegung im Wasser mit der Breite der Ruderfläche zunimmt, so finden sich häufig Einrichtungen zur Vergrößerung der Oberfläche (baumförmig verästelte und mit vielen Borsten besetzte Ruderantennen der Cladoceren, Spaltfüße der Krebse, verbreiterte Schwimmbeine der Wasserkäfer, Schwimmhäute bei Amphibien, Enten, Schnabeltieren, Robben, Biber). Das Schwimmen der Fische beruht, wie wir oben sahen, auf der Schlängelbewegung der Schwanzflosse bzw. des hinteren oder ganzen Körpers. Die unpaaren Rücken- und Afterflossen dienen zur Stabilisierung, um das Kippen nach der Seite zu verhindern. Brust- und Bauchflossen vermitteln eine Drehung des Körpers und eine Hebung des Kopfes oder Schwanzes. Die frei im Wasser schwebenden Fische balancieren mit Hilfe des statischen Apparats und liegen daher im toten Zu-

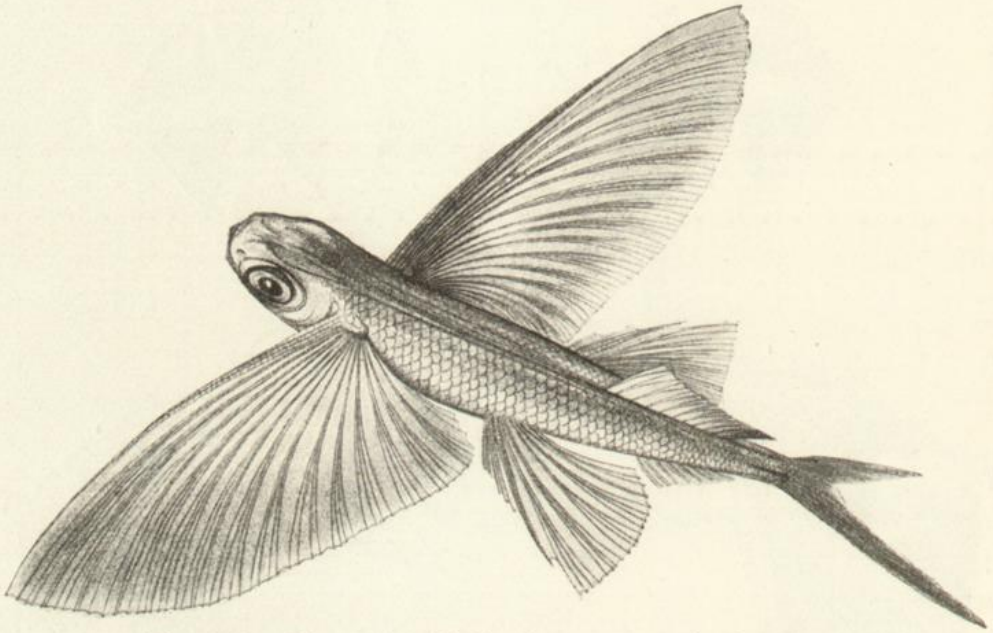


Fig. 349. Fliegender Fisch, *Exocoetus*, nach AHLHORN.

stande auf der Seite oder kehren den Bauch nach oben. Das Gelenk im Ellbogen und an der Handwurzel ist beim Schwimmflügel des Pinguins und der Flosse des Wals sekundär verloren gegangen, um die Ruderplatte möglichst fest zu machen. Sehr interessant ist die Vermehrung der Phalangenzahl bei Ichthyosauren und Walen, besonders bei Zahnwalen (**347**), um die Druckfläche der Flosse zu vergrößern. Eine nur selten beobachtete Bewegungsform von Wassertieren ist das Segeln, wobei der Wind gegen eine aus dem Wasser hervorragende Fläche des Körpers drückt. Bei der Siphonophore *Velella spirans* wird das Segel von einem dreieckigen Kamm gebildet, der senkrecht auf der elliptischen Körperscheibe steht. Ebenso wirkt die bis 30 cm lange, auf der Wasseroberfläche schwimmende Pneumatophorenblase von *Physalia arethusa*, welche oben einen eingekerbten Kamm trägt. Der bis 6 m lange Schwertfisch *Histiophorus gladius* hat eine sehr lange und bis $1^1/_2$ m hohe Rückenflosse, die zuweilen wie ein Segel über dem Wasser getragen wird. Von *Plagyodus ferox*, *Orthagoriscus mola* und den Zahnwalen *Orca* und *Globiocephalus* kann man wegen der hohen Rückenflosse dasselbe vermuten.

Die eigenartigste Lokomotion ist der **Flug,** bei dem sich der bewegende Körper auf die Luft stützt. Der Flug kann passiv sein, wenn der Körper leichter ist als die Luft (Ballon) bzw. sich von leichtem Schwebematerial durch die Luft tragen läßt (Luftreisen der Spinnen (*Erigone atra* und *Xysticus viaticus* an Gespinnstfäden, viele Pflanzensamen) oder aktiv, wenn er schwerer ist und sich nur durch eigene Kraft in der Luft hält, sei es für längere Zeit (eigentlicher Flug) oder vorübergehend (Gleit- oder Fallschirmflug). Da fast alle ausgewachsenen Insekten fliegen und mehr als 50 Proz. aller Tierarten bilden, können 62 Proz. der bekannten Arten fliegen, von Landtieren sogar 75 Proz. Beim eigentlichen Fliegen der Insekten, Vögel, Fledermäuse und fossilen Flugsaurier hält sich der Körper durch die Bewegung der Flügel in der Luft, während beim Gleitflug mittels eines Fallschirms (ev. auch der Flügel) die Tragfläche nicht bewegt wird und der durch einen Sprung in die Luft geschnellte Körper auf ihr langsam zum Boden herabsinkt (Fallflug). Es scheint, daß alle Flügel der Wirbeltiere sich phylogenetisch aus Fallschirmen entwickelt haben. Solche Fallschirme sind unabhängig voneiander bei den verschiedensten Tieren entstanden, und zwar aus mannigfachen Organen: bei den „fliegenden Fischen" (*Exocoetus exiliens* [**349**], *Dactylopterus volitans*) sind die Brustflossen sehr vergrößert, beim javanischen Flugfrosch [*Rhacophorus reinwardti* (**347**)] die Schwimmhäute zwischen den Zehen und Fingern, die zuweilen wie Flügel hin und hergeschlagen werden. Beim fliegenden Drachen, *Draco volans,* spannt sich eine dünne Haut zwischen den verlängerten falschen Rippen aus, während unter den Säugern die Flugbeutler (*Petaurus, Aerobates* u. a.), die zu den Nagern gehörenden Flughörnchen (*Pteromys, Sciuropterus, Anomalurus*) und der insektivorenartige Flattermaki (*Galeopithecus volans*, **350**) jederseits eine zwischen Vorder- und Hinterbeinen sich ausspannende Flughaut besitzen. Eine ebensolche, nur vergrößerte Bildung ist der Flügel der Fledermäuse (**351**). Daß auch die Flügel der Insekten aus fallschirmartigen Vorstufen hervorgegangen sind, läßt sich zurzeit nicht beweisen.

Fig. **350**. *Galeopithecus volans*, ein Fallschirminsektivor nach TICKELL.

Der Gleitflug der fliegenden Fische kann auch als „Pfeilflug" bezeichnet werden, denn sie bewegen sich durch die Stoßkraft, welche

sie mit Hilfe der Schwimmbewegungen erlangt haben. Etwas ähnliches kommt schon bei einem wirbellosen Wassertier vor, dem Copepoden *Pontellina mediterranea*, welcher bei seinen Sprüngen aus dem Wasser sich mittels langbefiederter Borsten einen Augenblick in der Luft hält. Zu den „fliegenden Fischen" gehört die im Gebiet der tropischen Hochsee lebende Gattung *Exocoetus* (**349**), eine Scomberesocide mit über 40 Arten, welche sich 20—200 m weit durch die Luft schnellen, und zwar meist in der Windrichtung, zuweilen auch gegen sie, wobei sie mit der welligen Oberfläche auf- und absteigen. Durch die an der Luvseite der Schiffe aufsteigende Luftströmung werden sie oft in Scharen auf Deck geworfen, da sie gesellig leben. In der Luft kann man ein Zittern der Brustflossen beobachten, welches wohl auf den an den Wellenbergen aufsteigenden Luftströmungen beruht, aber nicht auf der Wirkung der Muskeln, denn diese sind nur schwach ausgebildet. Die Exocöten sind

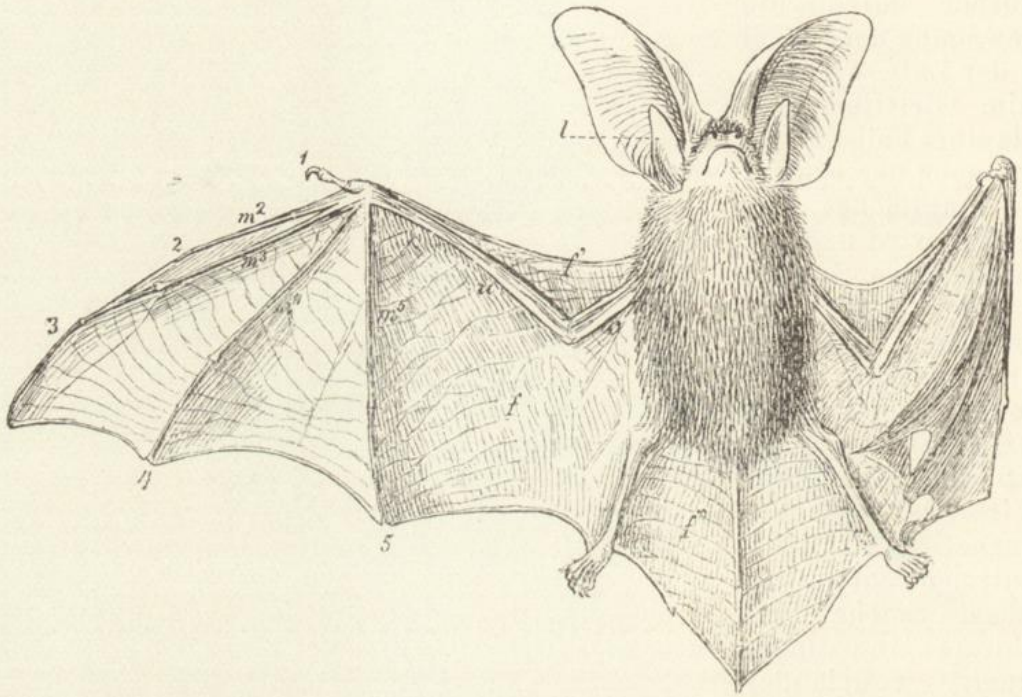


Fig. **351**. Fledermaus, *Plecotus auritus*, von der Unterseite nach Boas. *f* Patagium, *f'* Propatagium, *f''* Uropatagium, *l* Ohrdeckel, m^2—m^5 Metacarpalia, *o* Oberarm, *u* Unterarm, *1* Daumen, *2—5* die übrigen Finger.

heterocerk, wobei der untere Teil der Schwanzflosse verlängert ist. Beim Zurückfallen ins Wasser können sie damit die Wasseroberfläche schlagen und sich so aufs neue durch die Luft schnellen. Weniger gewandt im Fliegen ist die auch im Mittelmeer und Nordatlantik mit mehreren Arten heimische Gattung *Dactylopterus*. Von Süßwasserbewohnern kann der in Westafrika lebende Schmetterlingsfisch *Pantodon buchholzi* zu den „fliegenden Fischen" gerechnet werden, da er zuweilen eine kurze Strecke über den Wasserspiegel dahingleitet auf den ausgebreiteten großen Brustflossen, was auch in Guyana bei *Gasteropelecus stellatus* und *Carnegiella fasciata* beobachtet wird. Aus der Trias sind drei fossile Flugfische bekannt, unter denen *Thoracopterus Niederristi* eine hypobatische Caudalis hat wie *Exocoetus*. Bei den Säugern läßt sich die allmähliche Entstehung einer Flughaut (Patagium) zwischen den Extremitäten sehr gut verfolgen. Bei dem Halbaffen *Propithecus*

spannt sie sich als schmale Seitenfalte der Körperhaut zwischen den Wurzeln derselben aus (und ähnlich auch bei ganz jungen Eichhörnchen),

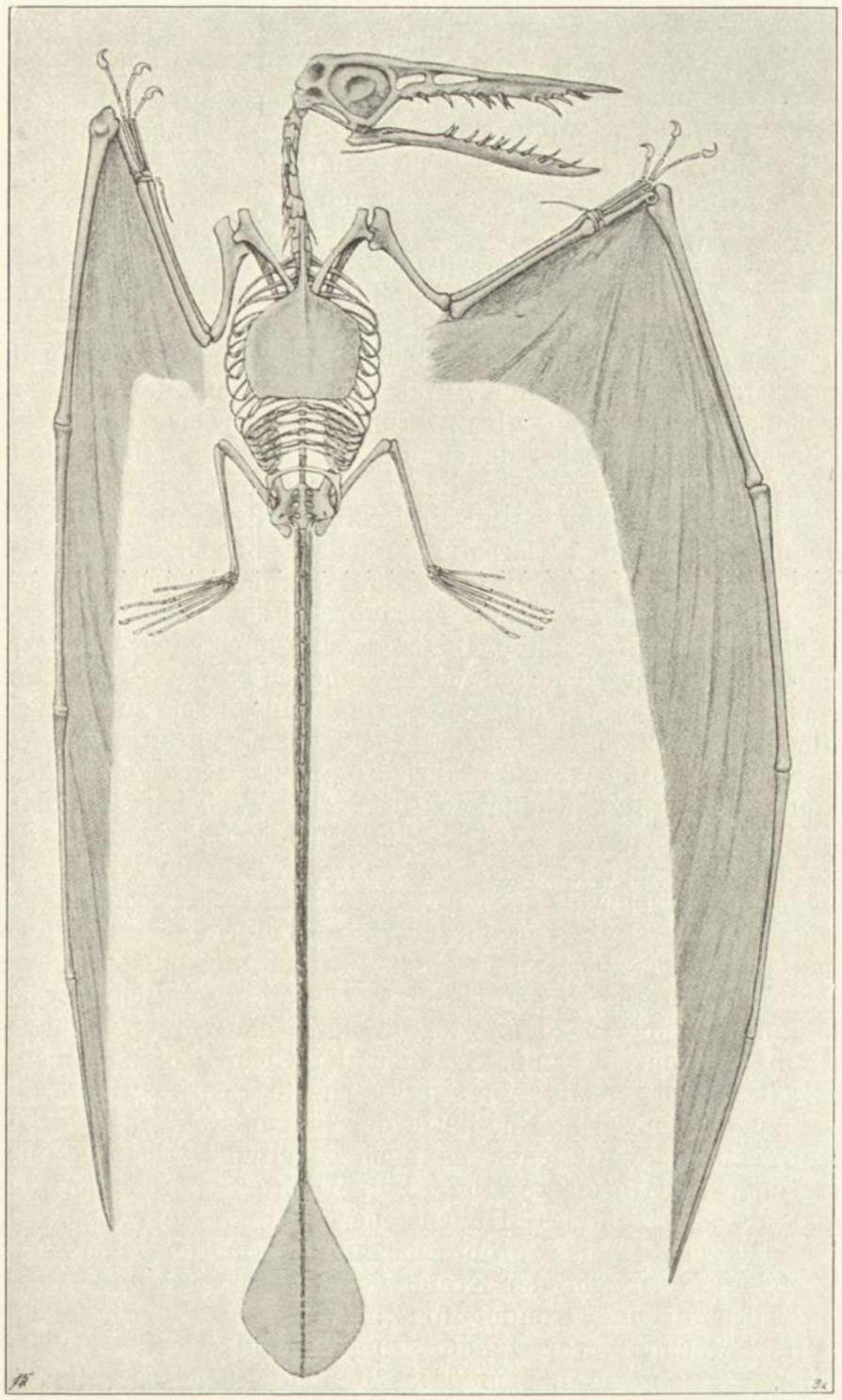


Fig. 352. Rekonstruktion des Flugsauriers *Rhamphorhynchus gemmingi* nach v. Stromer.

ohne aber benutzt zu werden, denn die Tiere klettern nur, und man kann im lamarckistischen Sinne annehmen, daß der beim Ausstrecken

der Arme ausgeübte Zug diese Falte hervorgerufen hat. Bei dem Flugbeutler *Petauroides* hat sie sich verbreitert und reicht von der Handwurzel bis zur Fußwurzel, bildet aber an Unterarm und Unterschenkel nur einen schmalen Saum. Der nahverwandte *Aerobates* zeigt zwischen beiden Extremitäten eine breite Flughaut, die aber in der Mitte etwas weniger entwickelt und schmäler ist. Bei den Fallschirmnagern hat sich die Membran als Propatagium nach vorn ausgedehnt zwischen Hals und Arm und das Patagium erhält als besondere Bildung eine stabförmige Stütze, welche bei *Pteromys* und *Sciuropterus* knöchern ist und von der Handwurzel ausgeht, während sie bei *Anomalurus* knorplig ist und dem Ellbogen aufsitzt. Alle diese Fallschirmsäuger besitzen einen langen buschigen Steuerschwanz. Auf der nächsten Stufe, bei *Galeopithecus volans* (**350**) dehnt sich die Flughaut als Uropatagium zwischen Bein und Schwanz aus, das Propatagium vergrößert sich und das Patagium umfaßt die Zehen und Finger. Eine weitere Ausdehnung der Tragfläche ist nur möglich durch Verlängerung der Hand und der Ohrmuscheln; beides sehen wir in wunderbarer Weise verwirklicht bei den Fledermäusen (**351**), bei denen nur der Daumen mit starker Kralle als Kletterhaken seine ursprünglichen Verhältnisse bewahrt, während die Metacarpalia 2—5 und ihre krallenlosen Phalangen sich sehr verlängert und bis zu den Carpalia gespalten haben, um die Flughaut zwischen sich zu nehmen, die hin und hergeschlagen, also schon als Flügel gebraucht wird. Bei den frugivoren Fledermäusen hat auch der 2. Finger noch eine Kralle. Das Uropatagium wird gestützt durch einen langen dünnen Knorpel oder Knochen, den Sporn, der dem Calcaneus aufsitzt. Der Uebergang vom Fallschirm zum Flügel wird sich allmählich vollzogen haben. Es ist sehr interessant, daß die mesozoischen Pterosaurier (**352**) ihre Flughaut nach demselben Prinzip der Fingerverlängerung, wenngleich in eigener Weise, ausgebildet haben; der 1. Finger fehlt, der 2.—4. sind unverändert und bekrallt, der 5. ist enorm verlängert und hat vier Phalangen und keine Kralle. Bei den mit langem Steuerschwanz ausgerüsteten Ramphorhynchen bleiben die Metacarpalia kurz, während sie bei den kurzschwänzigen Pterodactylen etwas verlängert sind. Es ist noch unsicher, wie breit sich die Flughaut am Körper ansetzte. Wahrscheinlich war auch ein Propatagium vorhanden, denn der an der Handwurzel sitzende kleine Knochen kann wohl nur zum Spannen derselben gedient haben. Nach seiner Stellung ist er als eine verknöcherte Sehne, nicht als Metacarpale I zu deuten. Die Endplatte des langen Schwanzes wird durch Knochen gestützt, von denen es noch zweifelhaft ist, ob sie Querfortsätze oder Dornfortsätze sind. Ich pflichte Stromer darin bei, daß sie nur als horizontales Höhensteuer verständlich ist. Zu den Pterodactylen gehört das größte bekannte Flugtier, das *Pteranodon* (*Ornithostoma*) *ingens* aus der Kreide von Kansas, welches 6 m klafterte, während Albatroß und Kondor nur höchstens halb so weit spannen. Jenes Riesengeschöpf war zahnlos und scheint wie der Albatroß von Meerestieren gelebt zu haben. Das Fehlen einer eigentlichen Crista sterni (das Brustbein zieht sich nur in einen Stachel aus) weist auf einen Segelflug hin. Uebergangsformen zu den Pterosauriern sind nicht bekannt. Sie treten unvermittelt in der oberen Trias auf. Auch bei Fledermäusen sind keine Zwischenformen zwischen ungeflügelten Insektivoren und solchen mit Flughaut gefunden. Man darf aber aus den Fallschirmsäugern schließen, daß die Vorfahren beider Gruppen

zuerst einen Fallschirm zwischen Arm und Körper ausbildeten, der dann allmählich auf die sich verlängernde Hand sich ausdehnte. So wurde aus dem Fallflug der echte Flug.

Dasselbe gilt für die Vögel. Die *Archaeopteryx lithographica* (**232**) tritt unvermittelt als rebhuhngroßer Urvogel im oberen Jura des lithographischen Sandsteins von Solnhofen (bei Eichstätt in Bayern) auf. Trotz vieler Reptilienmerkmale (Zähne, langer Schwanz, Krallen an den drei freien, wenig verlängerten Fingern, schwache Rippen ohne Processus uncinati, Bauchrippen u. a.) war er nach seiner Befiederung ein echter Vogel, der fliegen konnte. Die lange Tibia und der Laufknochen beweisen, daß das Tier sich schon biped, hüpfend bewegen konnte, wenn er auch zwischen Aesten wie ein junger *Opisthocomus* (**229**) auf allen Vieren mit Hilfe der Fingerkrallen sich bewegt haben wird. Von einem Patagium ist nichts zu sehen. Vermutlich hat er aber, wie die rezenten Vögel (**247**), ein schmales Propatagium zwischen Ober- und Unterarm besessen. Der Flug wird schlecht gewesen sein, nur ein Flattern in Verbindung mit Fallflug, denn statt der 10 bis 12 Handschwingen (**248** B) hatte der Urvogel nur 5 oder 6 proximale, es fehlten ihm also die für den Flug wichtigsten distalen, denn je weiter die Federn vom Drehpunkt abstehen, eine um so größere Exkursion beschreiben sie. Der Luftwiderstand wächst im Quadrat des Abstandes; ein doppelt so langer Flügel leistet das Vierfache. Daher haben alle guten Flieger (Libellen, Schwalben, Möven) lange schmale Flügel, schlechte Flieger (*Archaeopteryx*, Rebhuhn, Sperling) kurze, breite. Der breite Federschwanz des Urvogels weist ebenfalls auf häufigen Fallflug hin, indem das Tier von einem Ast absprang und sich eine Strecke durch die Luft auf seinem Fallschirm bewegte. Dazu kommt dann beim Urvogel der schwache Brustkorb, dessen Sternum leider nur unvollständig erhalten ist, was für seine geringe Größe spricht. Aus der opponierten ersten Zehe und den Fingerkrallen ist auf eine arborikole Lebensweise zu schließen, welche unter Verlängerung der Finger zu einem Fallschirm führte, der bei den theropodenartigen Stammformen (Dinosauriern) mit Schuppen bedeckt war. In demselben Maße, als die über den Arm- und Handknochen sitzenden Schuppen sich in Federn verwandelten (siehe S. 282), bildete sich das Patagium zurück. Die Theorie eines laufenden Urvogels (Nopsca) ist demnach abzulehnen. Die frühere Existenz eines Patagiums wird sehr gestützt durch das noch jetzt vorhandene Propatagium, denn alle Fallschirmsäuger mit Propatagium besitzen auch ein Patagium.

Die Mechanik des Vogelflugs ist uns durch Marey und seine Schule einigermaßen verständlich geworden (**353**). Die wichtigsten Ergebnisse sind die folgenden:

1. Der Niederschlag ist langsamer als der Aufschlag, welcher oft nur die halbe Zeit des ersteren beansprucht. Beim Niederschlag ist der Flügel ganz ausgestreckt, beim Aufschlag knickt er im Handgelenk zusammen.

2. Der Vogel schlägt nicht, wie man erwarten sollte, um vorwärts zu kommen, von vorn-oben nach hinten-unten, sondern von oben-hinten nach vorn-unten. Der Grund hierfür ist darin zu sehen, daß an der starren Vorderkante die Luft stärker komprimiert wird als an der elastischen Hinterkante, an der die Luft nach oben und vorn drückt. Der senkrecht nach unten geschlagene Flügel weicht daher nach vorn aus. Dieser Druck wirkt am stärksten auf die am weitesten nach

außen befindlichen Handschwingen, welche daher am stärksten nach oben und vorn gebogen werden. Auf ihnen beruht daher der Vortrieb in erster Linie.

3. Bei der Aufwärtsbewegung geht nie die Kante voran, sondern die schräg gestellte Rückenfläche, indem die Luft infolge der Vorwärtsbewegung gegen die Unterseite des Flügels drückt und nach oben drängt.

4. Beim Niederschlag erfolgt eine Hebung und Beschleunigung, beim Aufschlag ebenfalls eine Hebung infolge der Schrägstellung des Flügels und eine Verzögerung. Der Niederschlag treibt den Vogel vorwärts und der Luftdruck hebt ihn, oder er bleibt bei geringer Schrägstellung der Flügel auf derselben Höhe, wobei Fallen und Steigen sich aufheben.

Einige große und dabei kurzbeinige Vögel sind so schwer, daß sie sich aus der Ruhe nur durch volle Flügelschläge in die Luft erheben können. Diese vermögen sie nicht am Boden auszuführen, sondern müssen erst einen etwas höheren Punkt gewinnen. Der brillanteste Flieger, der Albatroß, ist nicht imstande, vom Verdeck eines Schiffes fortzufliegen. Auf dem Wasser läßt er sich entweder durch eine Welle in die Höhe heben oder er läuft erst flügelschlagend eine Strecke über die Wasseroberfläche, wie die Enten es auch vielfach tun, um sich sprungartig in die Luft zu erheben. In Iquique habe ich einen

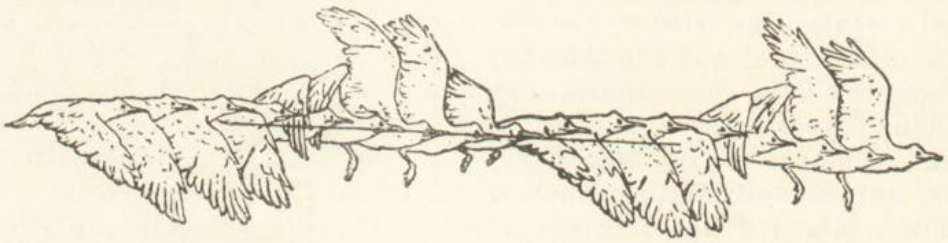


Fig. 353. Flügelschlag der Möve von der Seite gesehen nach MAREY.

Kondor in einem kleinen mit einer Holzmauer umgebenen Hof gehalten, ohne daß er fortfliegen konnte. Er muß dazu erst einen größeren Anlauf durch Hüpfen nehmen.

Die Zahl der Flügelschläge in einer Sekunde schwankt sehr (Storch 2 — Sperling 13) und ist bei guten Fliegern klein, bei schlechten groß. Erstere sind meist große, letztere kleine Tiere. Beim Schwirrflug der Kolibris und Rüttelflug der Falken wird sie noch viel größer. Für das Flug- und Segelvermögen sind sehr verschiedene Verhältnisse entscheidend, namentlich das Körpergewicht, die Ausbildung der Muskulatur, die Form, Länge und Breite der Flügel, die Größe der Segelfläche, d. h. der ganzen auf der Luft ruhenden Fläche einschließlich des Schwanzes. Da die Segelfläche F im Quadrat, das Gewicht P im Kubus wächst, so ergibt sich für das Segelvermögen $\sigma = \frac{\sqrt[3]{F}}{\sqrt{P}}$ nach MÜLLENHOFF. Je größer diese Zahl ist, desto besser das Flugvermögen. Noch genauer wird die Berechnung, wenn auch die Klafterweite und das Verhältnis von Länge zu Breite des Flügels berücksichtigt wird. Man kann leicht die folgenden Typen zunehmender Leistungsfähigkeit unterscheiden, die zugleich als phyletische Stufen gelten können:

1. Flattervögel. Flügel klein und kurz, sehr rasche Flügelschläge (10 und mehr in der Sekunde) ohne Gleiten: Hühner, Enten, Sperlinge, Finken, Spechte. Ein Gleiten zuweilen bei den mit großen Schwanzfedern versehenen Männchen: Fasan, Auerhahn.

2. Gleitvögel. Flügel mittelgroß, rasche Schläge (ca. 5) abwechselnd mit Gleitflug: Tauben, Elstern, Nachtschwalben.

3. Ruderer. Flügel lang, Brustmuskeln stark, langsame Schläge (ca. 3), mit häufigem Gleitflug: kleine Raubvögel, Eulen, Raben, Kibitze.

4. Segler. Pectoralismuskel nicht stark. Sehr langsame Flügelschläge (1—2 in der Sekunde) und viel Segelflug. Flügel breit bei großen Raubvögeln, Reihern, Störchen, schmal bei Sturmvögeln, Möven.

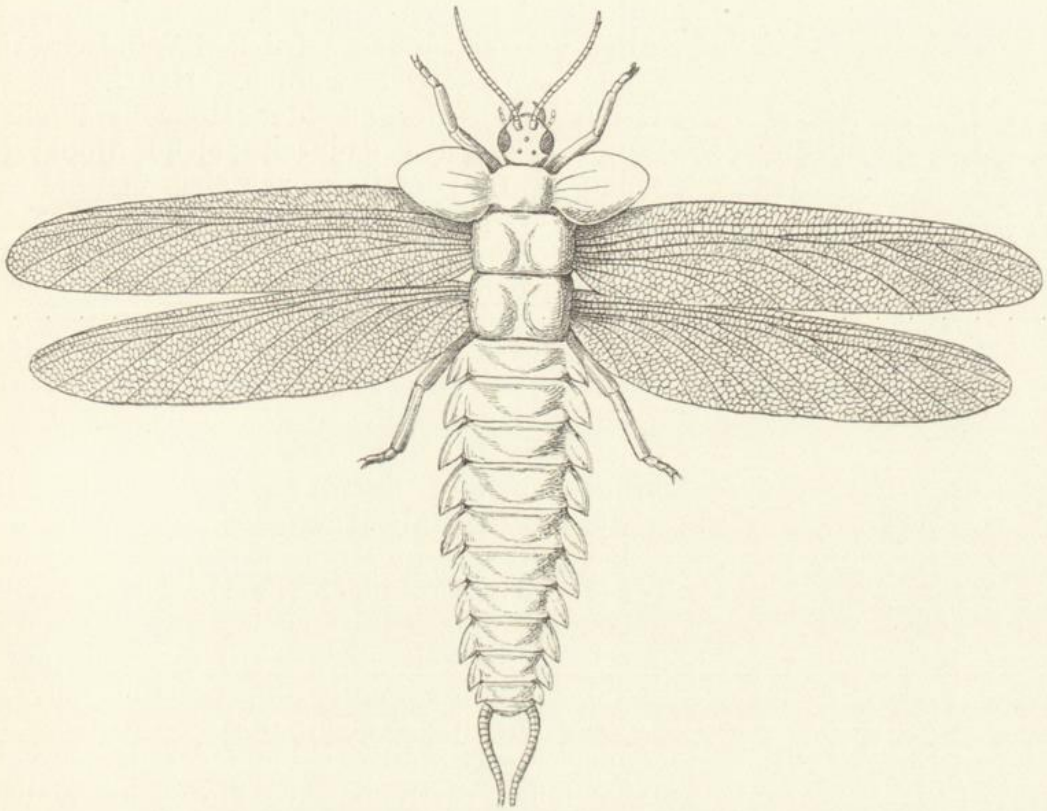


Fig. 354. *Stenodicta lobata Bronguiart*, eine Palaeodictyoptere, ein Urinsekt aus dem mittleren Obercarbon. $^3/_4$ natürl. Größe. Rekonstruiert von Handlirsch.

Eine besondere Flugart ist der Schwirrflug der Kolibris und das Rütteln der Turmfalken, wobei der Körper durch sehr rasche Schläge an derselben Stelle gehalten wird.

Während beim Gleitflug der Vogel ohne Flügelbewegung von oben herab oder eine kurze Strecke in gleicher Höhe sich bewegt, gestattet der Segel-, Kreis- oder Schraubenflug den Störchen, Reihern, Adlern, Geiern, Möven und Albatrossen, große Entfernungen auf diese Weise horizontal oder von unten nach oben zurückzulegen bis zu beträchtlicher Höhe. Adler und Geier steigen so hoch, daß das Auge sie nicht mehr zu erkennen vermag und die Gesetze der Schwere überwunden erscheinen. Auf Grund vieler eigener Beobachtungen möchte ich mich jenen Forschern anschließen, die dieses viele Minuten andauernde Schweben oder Ansteigen ohne Flügelschlag durch aufsteigende Winde erklären. An Steilküsten oder bei stark bewegter See über den Wellen

bilden sich fast immer nach oben abgelenkte Luftströmungen. Da sie meist sehr unruhig und turbulent sind, haben die großen Meeresvögel schmale lange Flügel in Anpassung an die Windstöße. Auf dem Lande finden sich überall Gebiete verschiedener Erwärmbarkeit der Luft, wo Wald neben Feldern, Wasser neben Land, Abhänge neben ebenen Flächen liegen, und aufsteigende Luftströmungen kommen hier sehr häufig vor, wie die Beobachtungen der Flieger und Ballonführer gezeigt haben. Die breiten Flügel der großen Landvögel sind sehr geeignet zu ihrer Ausnutzung. Nach Ahlborn soll in horizontalen Winden die Flugarbeit durch die Turbulenzenergie, d. h. durch die Energie der vertikalen und seitlichen Windschwankungen geleistet werden. Häufig lassen sich die Segler aus der Höhe herabfallen und bekommen dadurch solche Stoßkraft, daß sie im Gleitflug nach oben fast bis zur ursprünglichen Höhe emporsteigen. Sehr oft werden auch einige kurze Flügelschläge eingeschoben, die sich leicht der Beobachtung entziehen.

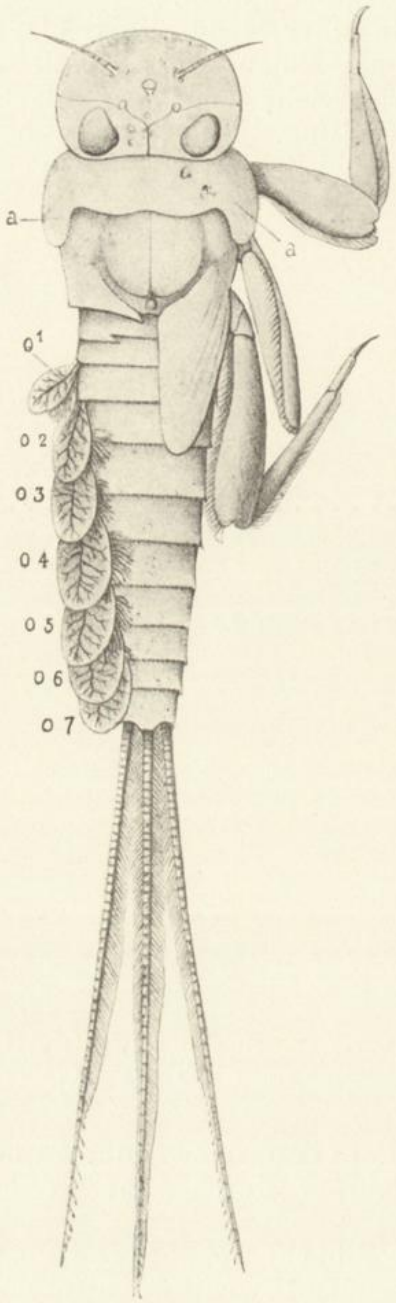


Fig. **355**. Larve der Ephemeride *Heptagenia longicauda* am Ende des 8. Larvenstadiums. 5 : 1. Nach Vayssière. Die Flügelanlagen der linken Seite abgeschnitten. *a* seitliche Verlängerungen des Prothorax. 0^1—0^7 Tracheenkiemen der linken Seite; die der rechten sind nicht dargestellt.

Ueber die phyletische Entstehung der Insektenflügel sind wir vollständig im unklaren. Die ältesten Vertreter dieser Klasse sind die *Palaeodictyopteren* des unteren und mittleren Obercarbons. Es waren verhältnismäßig große Tiere mit zwei Paar großen, in der Ruhe quer abstehenden, engmaschigen Flügeln (**354**). Dazu kamen merkwürdigerweise auch am Prothorax flügelartige Seitenlappen mit wenigen Adern, die wohl unbeweglich waren und nur zur Vergrößerung der Tragfläche dienten. In demselben Sinne wirkten die sehr oft vorhandenen Seitenlappen der sehr gleichartigen Abdominalsegmente. Es waren libellenartige Räuber mit unvollkommener Verwandlung. Ihr bester Kenner Handlirsch schreibt ihnen einen „plumpen Flug“ zu, während ich aus der schmalen langen Flügelform auf ein gutes Flugvermögen schließe. Da ganz ähnliche Flügel jetzt bei Sialiden, Ephemeriden und Odonaten angetroffen werden, deren Larven im Wasser leben, so führten wahrscheinlich auch die Urinsekten eine amphibiotische Lebensweise. Die Larven jener drei Familien besitzen sehr häufig laterale Tracheenkiemen (**355**) in Form von beweglichen Blättern, Büscheln oder

Schläuchen. Man wird daher annehmen dürfen, daß die Flügel der Insekten aus thoracalen Tracheenkiemen hervorgegangen sind. Die letzteren sind bei vielen Ephemeridenlarven tergale, tracheenreiche, blattförmige, bewegliche Hautausstülpungen, stimmen also in hohem Maße mit den Flügeln überein. Daß sie zuweilen auch ventral auftreten, ihre eigene Muskulatur besitzen, nicht den Stigmen aufsitzen und manche andere Besonderheiten aufweisen, spricht nicht gegen jene alte, von Lubbock und Gegenbaur vertretene Anschauung, sondern eher für sie, denn es beweist den großen Spielraum derartiger Bildungen. Dabei können sich die Vorfahren der Urinsekten von myriopodenartigen Landformen abgeleitet haben, deren Larven ins Wasser einwanderten und hier jene Ausstülpungen erwarben, die bei den terrestren Imagines zu Flügeln wurden. Lehnt man diese Hypothese ab, so bleibt die Entstehung der Insektenflügel vollkommen dunkel.

Während die Flügel der Pterosaurier, Vögel und Fledermäuse wenige Verschiedenheiten prinzipeller Art in jeder Klasse darbieten, sind die Flügel der Insekten (**356**) von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit in der Größe, Form, Aederung, Farbe und vielen andern Einzelheiten, so daß sie zum wichtigsten Hilfsmittel der Systematik werden. Es sind immer zwei Paare vorhanden, nur bei den Dipteren (**356**, 3) hat sich das hintere zu den Schwungkölbchen (Halteren, vgl. über ihre Funktion das Kapitel Sinnesorgane) rückgebildet, während bei den Strepsipteren (**356**, 6) die Vorderflügel zu winzigen, am Ende aufgerollten Stummeln geworden sind. Umgekehrt ist bei den Federmotten (10, 12) eine Spaltung jedes Flügels in zwei, drei oder sechs Stücke eingetreten. Die Adern sind Verdickungen der Chitincuticula und dienen zur Versteifung der Tragfläche; die stärksten verlaufen am Vorderrande und parallel mit ihm und werden von Tracheen begleitet. Die phyletisch ältesten Ordnungen (**354**; **356**, 1, 13) haben zahllose kleine Queradern, so daß ein dichtes Maschenwerk entsteht. Bei hoch differenzierten Gruppen: Schmetterlingen (8), Dipteren (3), Hymenopteren (9) ist eine Rückbildung vieler kleiner Adern eingetreten, die bei sehr kleinen Formen (6, 7) zuweilen zu einem fast vollständigem Schwund des Geäders geführt hat. Die beiden Flügelpaare waren ursprünglich (**354**) im wesentlichen gleich, wie noch jetzt bei Libellen, Netzflüglern und Köcherfliegen. Die eine überwiegende Entwicklungsrichtung führte zu einer Vergrößerung der Vorderflügel (**356**, 1, 2, 3, 5, 7, 9), die andere zu der des Hinterflügels (14). Bei den Käfern haben die Vorderflügel einen Funktionswechsel durchgemacht, indem sie zu dicken Schutzplatten (Elytren) geworden sind, welche zwar beim Fluge noch mitschlagen, aber unabhängig von den stark verlängerten Hinterflügeln und mit kleinerem Schlagwinkel als diese. Werden sie einem Maikäfer abgeschnitten, so fliegt er ebensogut wie vorher, nach Demoll sogar unter Umständen noch rascher. Vielleicht unterstützen sie aber durch ihre Wölbung den Flug nach oben. Der Goldkäfer *Cetonia* fliegt, indem er die Deckflügel ganz ausschaltet und zusammenlegt. Bei Staphylinen und Forficula sind die Elytren sehr klein geworden, was den Vorteil gewährt, daß der lange Hinterleib leichter in unregelmäßige Spalten und Ritzen eindringen kann, welche diese Tiere mit Vorliebe aufsuchen. Einen Anfang der Elytrenbildung finden wir bei den Wanzen an der verdickten Basis der Vorderflügel (**356**, 4). Die beiden Flügelpaare bewegen sich bei Libellen, Perliden, *Sialis*, *Myrmeleon*, Heuschrecken, Schaben, Termiten unabhängig voneinander,

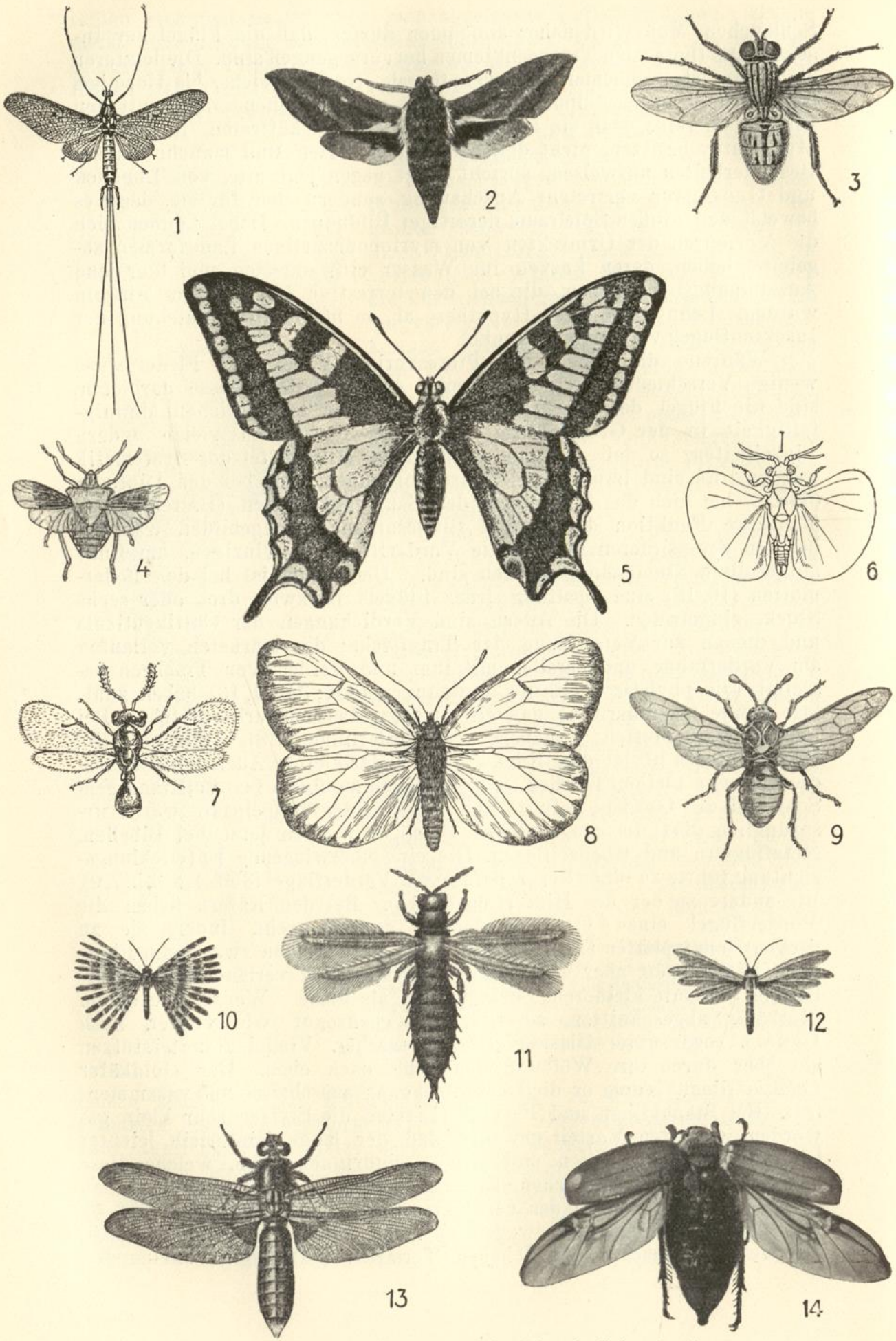


Fig. **356.** (Figurenerklärung siehe folgende Seite oben.)

Fig. **356**. Verschiedene Flügelformen der Insekten, aus SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie. 1 *Ephemera vulgata.* 2 *Deilephila elpenor.* 3 *Musca domestica.* 4 *Pentatoma*-Wanze. 5 *Papilio machaon.* 6 *Xenos vesparum* ♂, Streptsiptere. 7 *Teleas laeviusculus*, eine Chalcidide. 8 *Aperia crataegi.* 9 *Cimbex variabilis*, Blattwespe. 10 *Orneodes hübneri*, Kleinschmetterling, Vorder- und Hinterflügel in je 6 Federn zerteilt. 11 *Thrips vulgatissima* Physopode, Blasenfuß, mit wenig ausgebildeten Adern. 12 *Alucita pentadactyla*, Kleinschmetterling, Vorderflügel zwei-, Hinterflügel dreigeteilt. 13 *Libellula depressa.* 14 *Melolontha vulgaris*, Maikäfer.

was zweifellos als der primitive Modus anzusehen ist. Auf höherer Stufe arbeiten beide synchron, zuweilen mit Hilfe einer besonderen Verhakung. So besitzen die Schmetterlinge an der Basis der Hinterflügel eine oder mehrere Borsten, welche hinter ein elastisches Band

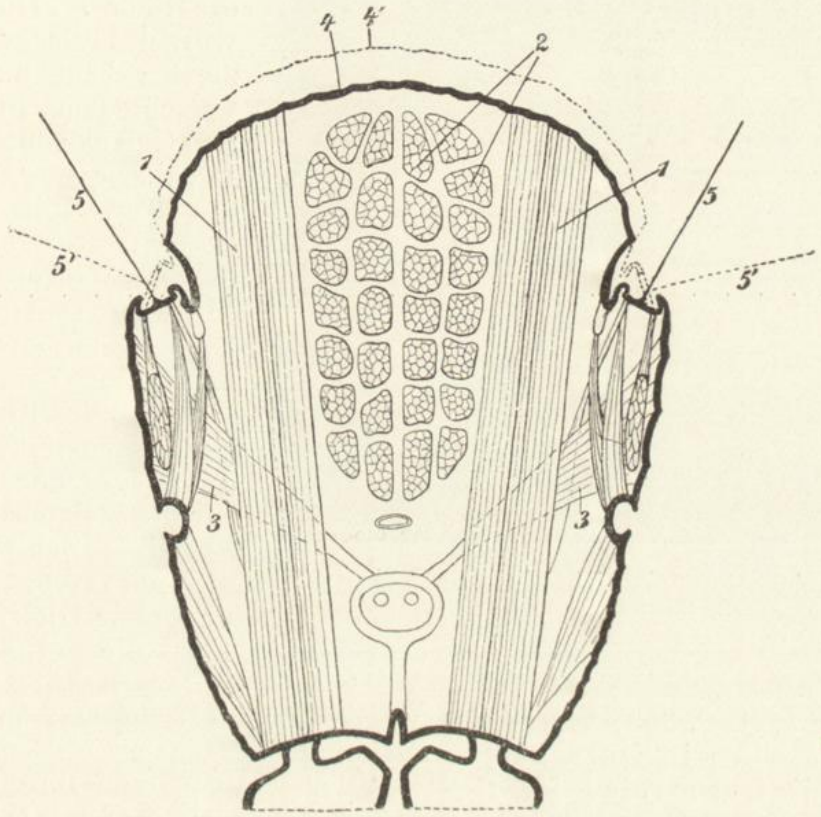


Fig. **357**. Schematischer Querschnitt durch das 2. Brustsegment einer Ameise zur Erläuterung der indirekten Flügelmuskeln, nach HESSE. *1* Dorsoventralmuskeln, kontrahiert. *2* Längsmuskeln. *3* Schrägmuskeln. *4* Tergum bei gehobenen Flügeln (5), 4' bei gesenkten (5').

der Vorderflügel greifen, und der Vorderrand der Hinterflügel trägt bei Hymenopteren eine Anzahl Häkchen, welche in den Hinterrand der Vorderflügel fassen. Zusammenfassend können wir sagen, daß die phyletische Entwicklung aus gleichartigen, ungefalteten, engmaschigen, getrennt schlagenden Flügeln zu ungleichartigen, weitmaschigen und zusammenschlagenden geführt hat, die häufig auch gefaltet werden können (Längsfalten bei Wespen, Heuschrecken, einfache oder doppelte Faltung der Hinterflügel der Käfer).

In sehr eigenartiger Weise hat sich die Muskulatur der Flügel entwickelt. Bei den Libellen finden wir die ursprünglichen Verhältnisse, nämlich eine Anzahl Muskeln, welche als Vorzieher, Rückzieher, Heber und Senker direkt an die Flügelwurzel bzw. an die Hauptradien

sich ansetzen. Bei den Orthopteren wird die Flügelarbeit von direkten und indirekten Muskeln geleistet und bei den Hymenopteren überwiegend von den letzteren. Diese indirekten Flugmuskeln setzen sich nicht an den Flügel selbst an, sondern verändern die Gestalt des Thorax und damit die Lage der Flügelwurzel. Wenn der Dorsoventralmuskel (**357**, 1) sich kontrahiert, drückt er auf diese, und der Flügel hebt sich (5); wenn hingegen die Längsmuskeln (2) und die Schrägmuskeln (3) in Tätigkeit treten, wird die Rückenplatte (4') stärker gewölbt und der Flügel senkt sich (5'). Die schnellen, auf und niedergehenden Bewegungen des Tergums bewegen also die Flügel wie die Kolbenbewegungen einer Lokomotive die Räder. Die Flügelwurzel ist sehr kompliziert gebaut und durch verschiedene Führungen und Gelenke entsteht eine Drehbewegung, so daß die Flügelspitze eine 8 (Lemniscate) beschreibt (**358**). Mehrere direkte Muskeln scheinen zum Steuern zu dienen, indem sie dem Flügel während des Fluges eine andere Stellung geben. Jene Figur (**358**) gilt wohl für die meisten Insekten, da diese Schwirrflieger mit sehr raschen Schlägen und ohne Gleitflug sind. Nur die großen Tagfalter lassen sich als Flatterer (vgl. S. 363) bezeichnen wegen der viel langsameren Schläge, die nicht selten in einen kurzen Gleitflug übergehen.

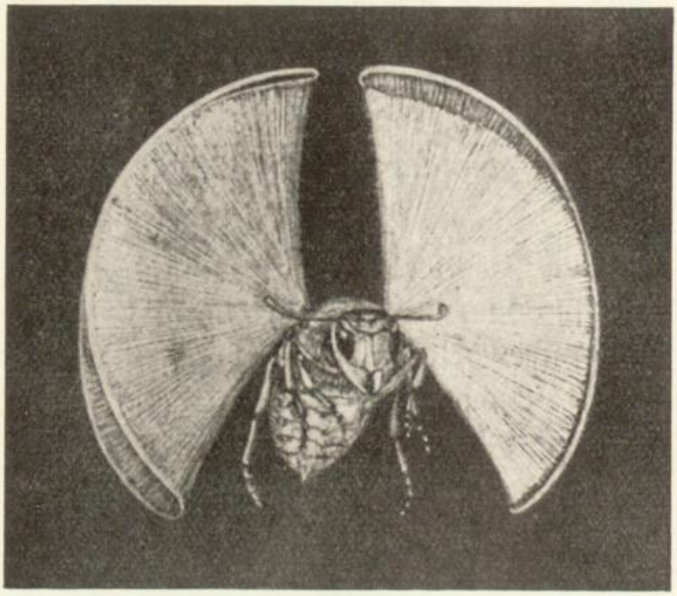


Fig. 358. Frontalansicht einer sonnenbestrahlten Wespe, deren Vorderflügelenden vergoldet sind. Nach MAREY 1869.

Es liegt nahe, die beiden besten Flieger, Vögel und Insekten, kurz zu vergleichen. Zweifellos beherrschen jene weit besser die Luft als diese. Nur der Vogel vermag die Größe seiner Segelfläche zu verändern, indem er den Flügel im Handgelenk zusammenknickt, wodurch er befähigt wird, mit dem Wind oder gegen ihn oder gegen seitliche Windstöße erfolgreich zu operieren. Insekten sind gegen stärkeren Wind hilflos, erheben sich bei solchem nur selten und werden auf ozeanischen Inseln häufig flügellos, da sie dann nicht der Gefahr ausgesetzt sind, auf das Meer hinausgetrieben zu werden. Nur der Vogel besitzt den Vorteil des Schwanzsteuers und außerdem die Möglichkeit, durch Veränderung der Größe und Stellung eines Flügels, die Richtung zu ändern. Das Insekt steuert nur durch Aenderung der Flügelstellung. Ein Insekt besitzt ein geringes Beharrungsvermögen, denn der Körper ist klein im Verhältnis zur Tragfläche und wird leicht hin- und hergeworfen; daher der gaukelnde Flug so vieler Insekten und die nur bei Tagfaltern vorhandene Fähigkeit zu gleiten. Lange Schwanzanhänge können zur Stabilisierung dienen, weshalb sie besonders bei gut gleitenden Papilioniden (Segelfalter) beobachtet werden. Der Zickzack-

flug ist übrigens nicht bedeutungslos, sondern eher eine Anpassung, die das Gefangenwerden erschwert, wie jeder Schmetterlingssammler weiß. Ueberlegen ist das Insekt dem Vogel in der Größe der Tragfläche (F) im Verhältnis zum Gewicht (P) und in der Zahl der Flügelschläge pro Sekunde. In der folgenden Liste bedeutet nach Demoll die erste Zahl wie viel qcm Tragfläche auf 1 g Gewicht kommt und die zweite Zahl in Klammer die Schlagfrequenz in einer Sekunde:

Pieris 158 (9), *Agrion* 68 (29), *Coccinella* 30 (90), *Musca* 27 (190), *Vespa* 17 (110), Biene 13 (200), *Eristalis* 7 (190).

Sperling 4,9 (13), Taube 4,1, Habicht 3,5, Storch 2,9, Geier 1,4 (2).

Trotz einer viel kleineren Tragfläche halten sich die Vögel mit wenigen Flügelschlägen in der Luft, während die Insekten schwirren müssen. Der Grund für diese auffallende Erscheinung liegt in der ganz verschiedenen Art des Fliegens (**359**). Wie Demoll an der Bewegung feinster Eulenfederchen erkannt hat, wird die Luft durch die schwirrenden Insektenflügel von vorn und oben herabgesogen und nach hinten geschoben, was eine Bewegung des Körpers nach oben und vorn zur Folge hat, indem Luft von unten und hinten nachströmt. Hubflieger (Demoll) möchte ich die Insekten nicht nennen, sondern Gegen-

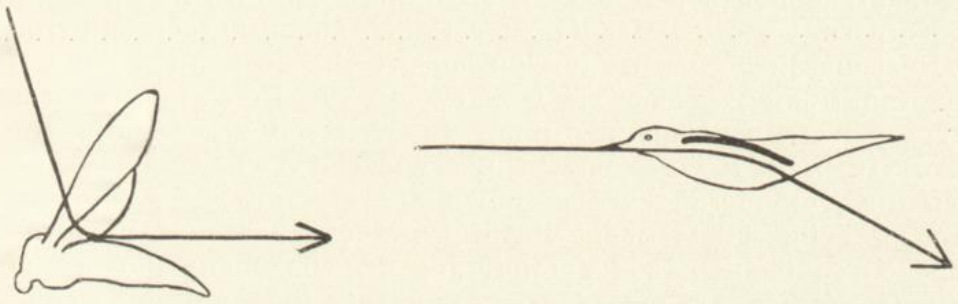


Fig. **359**. Schemata zum prinzipiellen Unterschied des Insekten- (a) und des Vogelflugs (b) nach Demoll.

druckflieger. Die Vögel hingegen arbeiten mit Druckflug, sie liegen auf der von ihnen bewegten Luft. Es liegt auf der Hand, daß die letztere Methode viel praktischer ist, denn das Insekt muß sehr viel mehr Luft verdrängen, um die nötige Gegenströmung zu erzeugen. Ich bezweifle aber, daß der Gegensatz beider Flugmodi wirklich scharf ist, denn alle Insekten mit langen oder breiten Flügeln liegen mehr oder weniger auf der Luft; er gilt wohl nur für die Arten mit hoher Schlagzahl (90 und mehr). Es wäre auch nötig, das Verhalten der Vögel vor dem Federapparat zu untersuchen. Der Gegensatz zwischen beiden Klassen kommt weiter darin zum Ausdruck, daß die Schwirrinsekten sich leicht an derselben Stelle halten können, indem sie den ganzen Luftstrom nach unten drängen (Schwebfliegen, Libellen, Macroglossa, Sphingiden u. a.), während der Vogel sich beim Flug nach vorn bewegen muß, weshalb nur wenige besonders geschickte Flieger, nämlich die Turmfalken *(Cerchneis tinnunculus* und Verwandte) und die Kolibris in schräger Stellung zu „rütteln" vermögen, wobei ihnen ein langer Schwanz zur Vergrößerung der Druckfläche zu Hilfe kommt. Aus demselben Grunde können die Vögel nicht rückwärts fliegen (wohl sich vom Winde nach hinten treiben lassen), während die Bienen, Wespen und andere Schwirrinsekten dies häufig tun. Ob die im allgemeinen

größere Geschwindigkeit der Vögel ebenfalls auf die verschiedene Art der Flügelverwendung allein zurückzuführen ist, erscheint mir zweifelhaft, denn wir sehen die Libellen und Schwärmer ebenso blitzschnell durch die Luft schießen, wie die Schwalben, Falken und Kolibris. Die Augen, die Körpergröße und die psychischen Fähigkeiten spielen hierbei eine entscheidende Rolle. Die Geschwindigkeit wird geschätzt von Demoll in Meter pro Sekunde auf: Schwalbe 18, Sperling 12—15, Schwärmer bis 15, *Libellula depressa* bis 10, Bienen, Hummeln 3—5, Stubenfliege 2, *Phryganea striata* 1,2. In der Ausdauer sind die Vögel den Insekten sicherlich weit überlegen, weil die langsameren Schläge, das Gleiten und Segeln eine Uebermüdung verhindern. Die Schwalbe ist fast den ganzen Tag in der Luft, und der amerikanische Regenpfeifer soll 5000 km ohne Unterbrechung fliegen können.

D. Das Nervensystem der Evertebraten.

1. Allgemeines.

Das Nervensystem leitet die von den Sinnesorganen oder auch direkt aufgenommenen Reize mit Hilfe der Neuronen zu solchen Stellen des Körpers, wo die Reizantwort erfolgt. Die Sinnesorgane sind Teile des Nervensystems im weiteren Sinne, denn sie können ohne Nerven nicht funktionieren, aber sie nehmen nur die Reize auf, während das Nervensystem im engeren Sinne sie weiterleitet und die Reaktion hervorruft. Die Reize kommen überwiegend von außen, werden also durch die Veränderungen der Umwelt hervorgerufen. Zu einem nicht geringen Teile entstammen die Reize aber auch den Vorgängen im eigenen Organismus. Jede Veränderung der Umgebung und des eigenen Körpers, welcher Art sie auch sei, kann als Reiz wirken, wenn sie so intensiv ist, daß sie wahrgenommen wird oder — nichtpsychologisch ausgedrückt — eine Veränderung des Organismus hervorruft. Längere Zeit andauernde oder konstante Reize (gleichmäßige Geräusche, Schwerkraft) werden nur zuerst oder bei Intensitätsschwankungen als Reize empfunden, wodurch eine Ueberreizung vermieden wird. Da die Reize der Außenwelt zunächst die ektodermalen Körperregionen treffen, so ist es naturgemäß, daß das Nervensystem immer vom Ektoderm angelegt wird. Nur bei Cölenteren und Echinodermen kommen entodermale nervöse Elemente vor, und bei *Petromyzon* sollen nach einer Angabe die Geschmacksknospen der Mundhöhle sich von dem Entoderm ableiten. Ein Nervensystem kann bei den einzelligen Protozoen noch nicht vorhanden sein. Auch bei den Spongien ist es noch nicht nachgewiesen und scheint auch tatsächlich zu fehlen, denn wird die Oberfläche eines Schwamms an einer Stelle gereizt, so ziehen sich die hier befindlichen Oscula und Dermalporen langsam zusammen, aber der Reiz wird nicht weitergeleitet. Indem das Nervensystem alle Teile eines Organismus direkt oder indirekt miteinander verbindet, bedingt es die physiologische Einheit desselben. Wird der Körper an irgendeiner Stelle von einem Reiz getroffen, so wird derselbe dorthin geleitet, wo eine zweckmäßige Reaktion erfolgen kann, z. B. eine Muskelbewegung, eine Drüsenabsonderung oder auch eine Hemmung eines Organs. Die Auslösung der Reizantwort kann unter der Herrschaft des Willens stehen oder sie kann unwillkürlich, automatisch vor sich gehen und wird dann als Reflex bezeichnet. Die Erweiterung der Pupille des

Menschen bei schwacher, ihre Verengerung bei starker Belichtung, die Absonderung des Speichels, des Pepsins, der Galle, des Harns und viele andere Vorgänge verlaufen beim Menschen reflektorisch. Während das Nervensystem ursprünglich wohl nur die Bedeutung hatte, die einzelnen Organe zu gegenseitiger Beeinflussung und Zusammenarbeit zu verbinden, ist es bei den höheren Wirbellosen und den Wirbeltieren zu einem Zentralorgan geworden, welches alle periodisch tätigen Organe und Gewebe im gewissen Sinne beherrscht, so daß deren Funktionen fast nur auf einen Nervenreiz hin erfolgen.

In manchen Organen, z. B. in den Duftschuppen der Weißlinge, haben sich keine Nerven nachweisen lassen. Es fehlt aber noch an systematischen Untersuchungen dieser Art. Daß ein Muskel auch ohne nervösen Reiz sich kontrahieren kann, beweisen Frösche, denen Gehirn, Rückenmark und Nervi ischiadici entfernt wurden und die trotzdem nach einem Induktionsschlag fortspringen. Andauernd tätige Gewebe (Flimmerepithelien, Herzmuskeln) bedürfen keines nervösen Anreizes, sondern erhalten die Impulse aus sich selbst, und die herantretenden Nerven dienen nur zur Beschleunigung oder Hemmung. Epithelien ohne Sinneszellen und solche Stützgewebe, welche nur der Raumausfüllung dienen, entbehren der Nerven. Ebenso verlaufen die Wachstumsvorgänge ohne nervöse Reize. Diese sind aber unentbehrlich für solche Gewebe, welche abwechselnd in Ruhe und in Tätigkeit sind. Während so die Abhängigkeit der Organe und meisten Gewebe von den Nerven sehr groß ist, wirken diese umgekehrt auch auf die sie versorgenden Nerven: in demselben Maße, wie ein Organ sich in der Stammesgeschichte weiter entwickelt oder sich rückbildet, verändern sich auch seine Nerven progressiv oder regressiv. Endlich ist das Nervensystem mit zunehmender morphologischer Komplikation auch der Sitz der höheren psychischen Eigenschaften (Bewußtsein, Gedächtnis, Wille, Intelligenz) geworden. Kein anderes Organ hat im Laufe der Phylogenie eine derartige Steigerung seiner Funktionen erfahren. Wir besprechen in diesem Kapitel nur die verschiedene Anordnung der reizleitenden Organe, deren Grundelement das Neuron ist, d. h. die Ganglienzelle mit ihren Ausläufern, über welche S. 120 ff. das Wichtigste angegeben wurde. Je nach der Anordnung der Neuronen kann das Nervensystem diffus oder zentralisiert sein. Bei dem ersteren (**360** d) wird der von einer Sinneszelle oder einer frei endigenden Nervenfaser aufgenommene Reiz einem Geflecht (Plexus) von Ganglienzellen zugeleitet, deren Ausläufer an den Erfolgsorganen (Muskeln, Drüsen) enden. Beim zentralisierten Nervensystem (**360** e) gelangt der von einer Sinneszelle aufgenommene Reiz zu einem Ganglion, und zwar zunächst zu einer Zelle desselben, welche als sensibles oder rezeptorisches Neuron bezeichnet wird. Von hier wird die Erregung durch die Dendriten auf das effektorische Neuron übertragen, dessen Neurit das Ganglion verläßt und an dem Muskel endet.

Zwischen dem sensiblen und dem effektorischen Neuron können mehrere „Schaltzellen“ oder „assoziatorische Neuronen“ liegen. Nach neueren Forschungen über Ermüdung scheint mindestens eine solche „übergeordnete Zelle“ immer im einfachsten Reflexbogen des Rückenmarks vorhanden zu sein (**361**). Es kommen sicherlich im Tierreich die verschiedensten Formen der Verbindung zwischen rezeptorischen und effektorischen Neuronen vor. Bei *Ascaris*, dessen Nervensystem im Vorderkörper nur 162 Ganglienzellen enthält, deren Verknüpfung

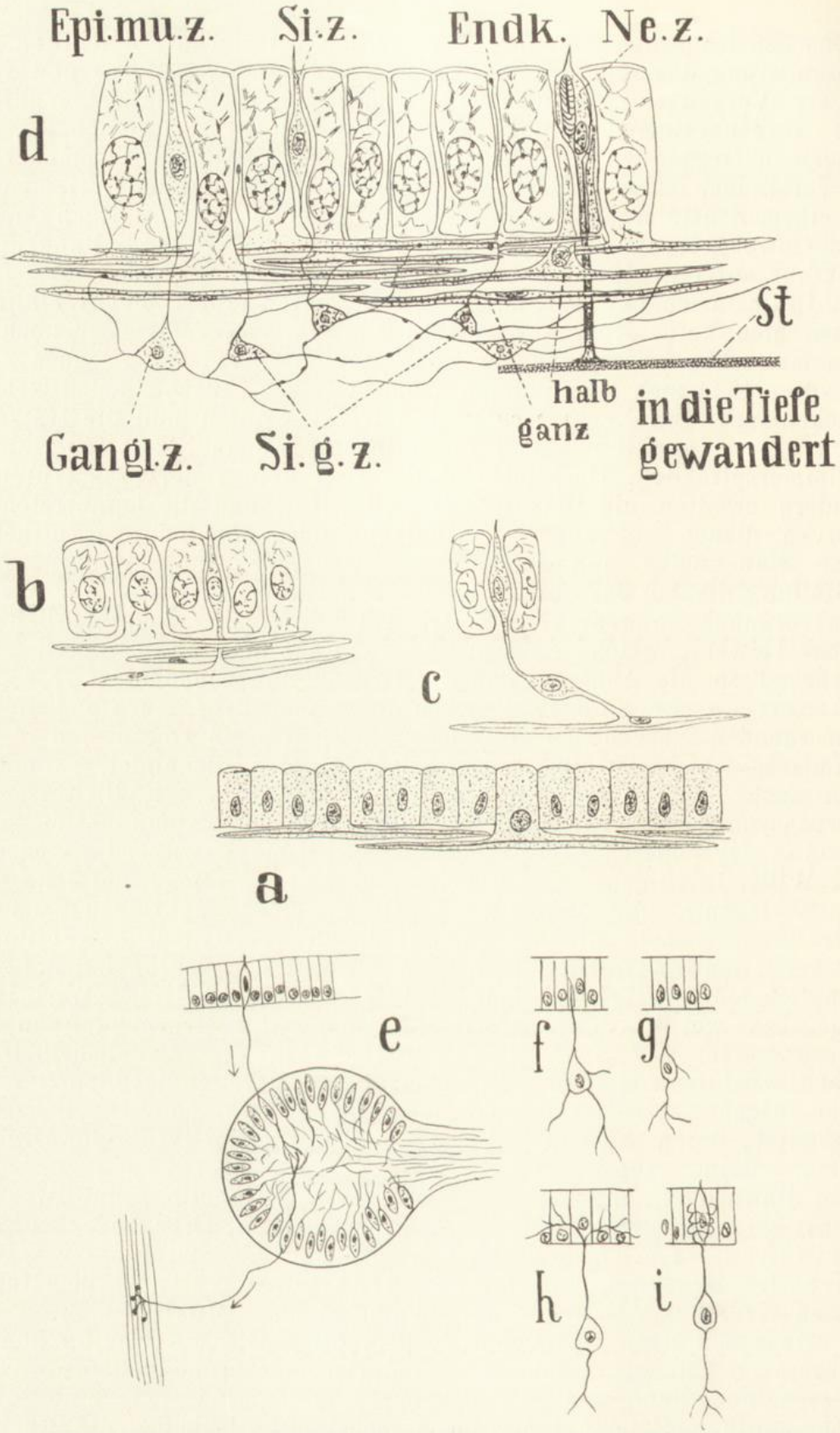


Fig. 360. Schemata zur Entstehung und Wirkungsweise des Nervensystems. Orig., d unter Benutzung von HADZIS Hydra-Arbeit. a–c zur Erläuterung der KLEINENBERGschen Theorie, d diffuses, e zentralisiertes Nervensystem, f, g Umwandlung der primären Sinneszelle in eine Ganglienzelle, h freie Nervenendigung, i sekundäre Sinneszelle. *Si.g.z* Sinnesganglienzelle, *Si.z* Sinneszelle, *Epi.mu.z* Epithelmuskelzelle, *Ne.z* Nesselzelle, *Gangl.z* Ganglienzelle. In d sind die subepithelialen Zellen auseinandergezogen dargestellt und die unter ihnen liegende Stützlamelle (*St*) ist nur rechts angedeutet

genau untersucht ist, kommt es auch vor, daß die zentripetale Faser des sensiblen Neurons direkt in die motorische Zelle übergeht oder durch einen Seitenast mit dieser zusammenhängt. Dann fehlen also Schaltzellen. Jedoch kommt es nie vor, daß die sensible Faser der Sinneszelle direkt zum Erfolgsorgan hinzieht. Immer schiebt sich ein effektorisches Neuron dazwischen, ein Beweis, daß zunächst eine gewisse Arbeit in diesem geleistet werden muß, die wohl nur in einer bestimmten Veränderung der Erregung bestehen kann, und daß beide Arten von Nervenzellen physiologisch verschieden sind, auch wenn sie keine äußeren Unterschiede erkennen lassen.

Während im zentralisierten System die Erregung immer in einer ganz bestimmten, durch die Pfeile angedeuteten Richtung das Ganglion durchläuft, kann sie den diffusen Plexus in der verschiedensten Richtung passieren. Beim Durchtritt durch die Zellen verlangsamt sich die Geschwindigkeit der Erregungsleitung und in ihnen allein können sich Ermüdungserscheinungen zeigen. Die Fortpflanzung erfolgt in den Nerven viel rascher als im diffusen Plexus [bei *Arion* (Landschnecke) viermal schneller]. Sie ist in den Nerven der höheren Tiere schneller

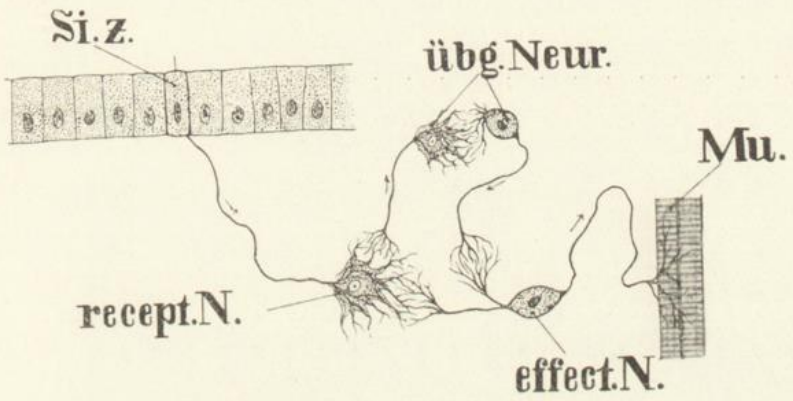


Fig. 361. Schema des Reflexbogens. *Si.z* Sinneszelle, *übg.Neur* übergeordnetes Neuron, *effect.N* effektorisches Neuron, *Mu* Muskel, *recept.N* rezeptorisches Neuron. Original.

als bei niederen (in der Sekunde bei Mensch 120 m, Frosch 30 m, Teichmuschel 10 cm, Insekt 0,1 mm). Ueber das eigentliche Wesen dieser Leitung ist nichts Sicheres bekannt. Sie ist sicherlich nicht physikalischer Natur, sondern beruht wahrscheinlich auf der Fortpflanzung dissimilatorischer Prozesse.

2. Das diffuse Nervensystem

besteht in einer zerstreuten Verteilung der Ganglienzellen, welche durch ziemlich gleichartige Fortsätze (also keine Sonderung in Neuriten und Dendriten) miteinander in Verbindung stehen. Es fehlen größere Anhäufungen von Ganglienzellen (Ganglien) mit davon ausgehenden Nerven. Ein derartiges Nervensystem findet sich besonders bei Cölenteren: die festsitzenden Polypen, Seerosen und Verwandte besitzen nur ein solches, während bei den schwimmenden Medusen (**334**) daneben noch strangartige oder gangliöse Zentren vorkommen. Bei *Hydra* (**360** d) und anderen Polypen (**362**) liegen die Ganglienzellen beiderseits der Stützlamelle zwischen den basalen Enden der Ektoderm- und Entodermzellen und ihre 2—5 zarten, vielfach sich wieder teilenden

Ausläufer (**103**) verbinden die Zellen teils miteinander, teils endigen sie frei zwischen den Epithelzellen oder an den Drüsenzellen und an den Muskelfäden, welche, wie wir früher sahen (**91**), an der Basis der Epithelien liegen. Die Ganglienzellen sind besonders zahlreich bei den Hydropolypen in der Umgebung des Mundes, bei Aktinien auf der Mundscheibe und am Mundrohr. In ihrem Innern lassen sich zuweilen die Nisslschen Tigroidschollen erkennen. Bei den Actinien stehen sie besonders dicht an der Basis der Tentakel (**363**), doch sprechen Reizversuche dagegen, in ihnen schon ein Zentrum zu sehen. Wahrscheinlich hängen der ekto- und entodermale Plexus zusammen, denn bei Actinien sind mesoglöale Fibrillen beobachtet worden. So wird es

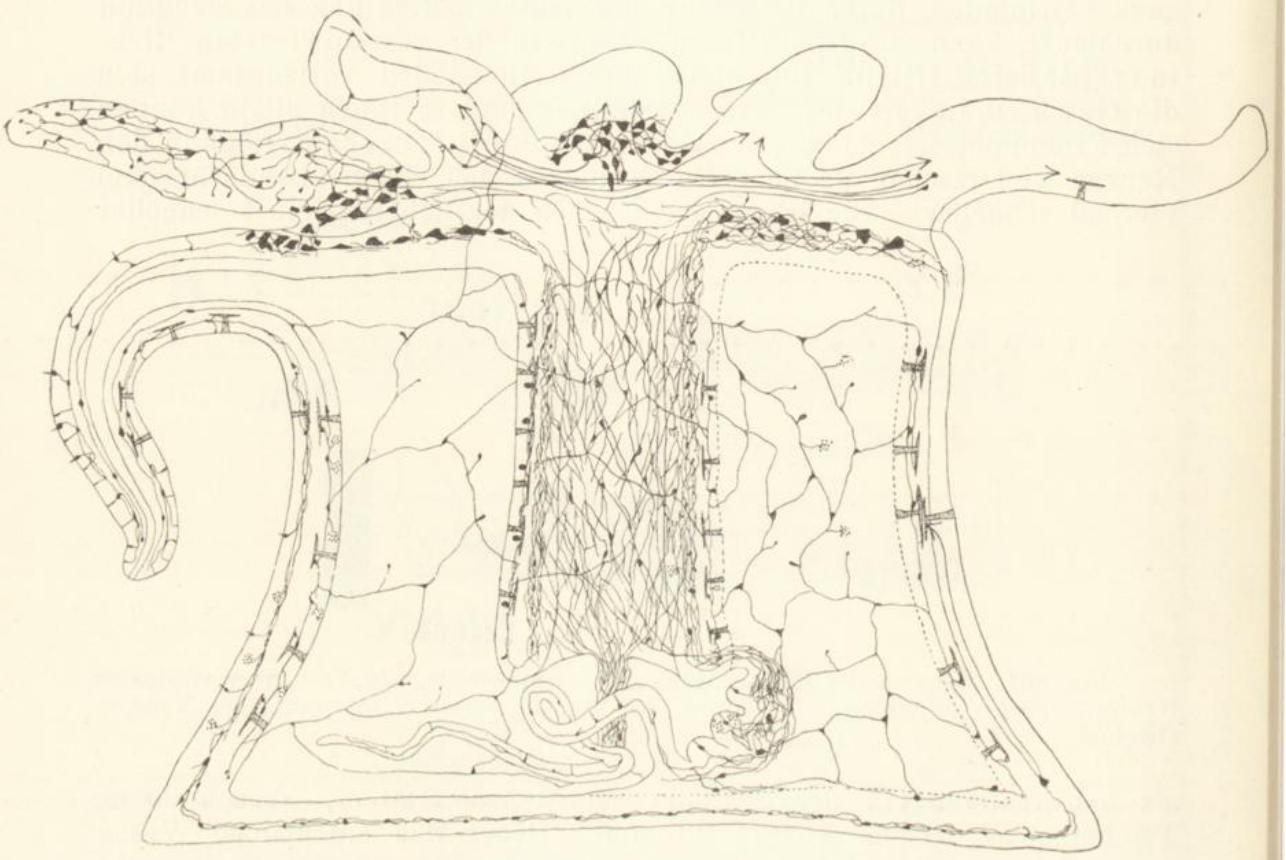


Fig. 362. Diffuses Nervensystem einer Aktinie nach Wolff.

verständlich, daß bei ihnen die Muskeln der Darmsepten sich kontrahieren nach Reizung der Seitenwand. Es bedarf noch der Aufklärung, wie weit die Polypen der kolonialen Formen durch solche Plexus verbunden sind. Bei Alcyonarien hat man sie vermißt, während sie bei Pennatuliden beobachtet wurden. Aus der Weiterleitung der Reize ist zu schließen, daß sie überall vorhanden sein werden. Die Ctenophoren besitzen ebenfalls nur ein solches diffuses Nervensystem in Form eines doppelten Plexus, eines weit- und eines engmaschigen unter der Epidermis, welches sich am Sinnespole stellenweise verdichtet.

Ein derartiges diffuses Nervensystem leitet den Reiz gleichmäßig nach allen Seiten weiter. Wird z. B. aus der Glocke einer Meduse ein langes Band vom Rande aus herausgeschnitten, so kontrahiert es sich an allen Stellen, wenn der Rand gereizt wird, aber die Kontraktionen werden um so schwächer, je weiter sie von dem Reizpunkt

abliegen. Solche netzartig angeordnete Nervenzellen kommen ferner neben einem zentralen Nervensystem bei vielen anderen wirbellosen Tieren vor, namentlich in der Haut [geköpfte Landschnecken (*Limax*) ohne Nervenzentren kriechen, weil die Fußnerven durch solche Netze verbunden sind] und finden sich auch bei Wirbeltieren in weitester Verbreitung in den Wänden des Darms, der Blutgefäße (**363**) und anderer innerer Organe.

Diese niedrigste Form des Nervensystems legt die Frage nach dem

3. Ursprung der Nervenzellen

nahe. Aus ihrer Lage und Entwicklung geht hervor, daß sie als umgewandelte, in die Tiefe gewanderte, meist ektodermale Epithelzellen angesehen werden müssen, wie schon S. 125 ausgeführt wurde. Es liegen nun zwei Möglichkeiten vor, entweder sind die drei Elemente: Sinneszelle, Ganglienzelle, innerviertes Organ (Muskel) von Anfang an untereinander in Verbindung gewesen (KLEINENBERG) oder dieser Zusammenhang hat sich erst allmählich ausgebildet (HERTWIG). Die Verbindung

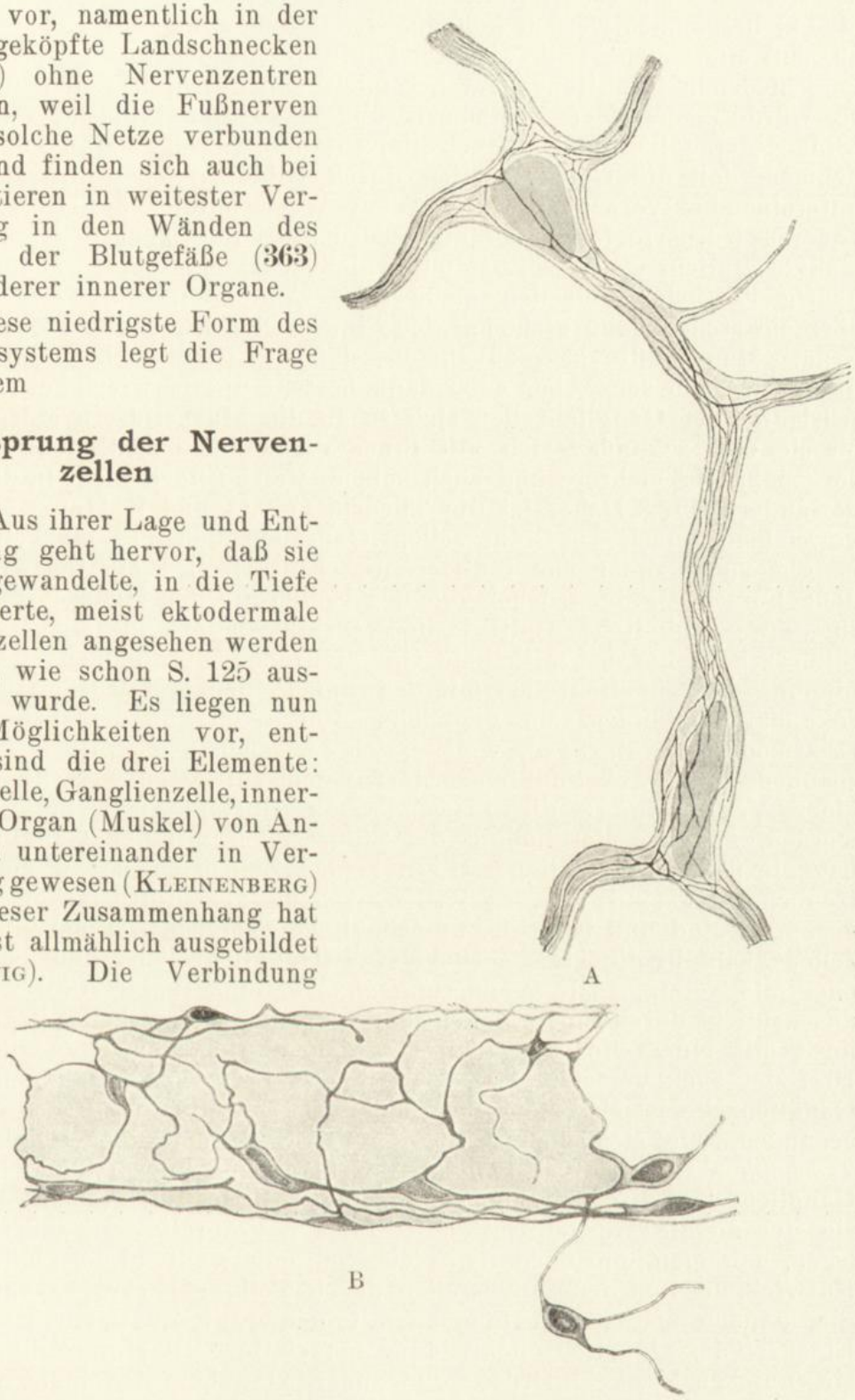


Fig. **363**. A Zwei Ganglienzellen des subepithelialen Plexus aus dem Froschgaumen. B Diffuses Nervensystem in einer Froscharterie nach BETHE.

der Nerven mit den Muskeln erklärte KLEINENBERG (1872) durch den Hinweis auf die Epithelmuskelzellen der Cölenteren, welche

nach ihm gleichzeitig sensibler, muskulöser und durch Weiterleitung der Reize auch nervöser Natur sind und daher als „Neuromuskelzellen“ (**360** a) bezeichnet werden können. Nimmt man nun mit Kleinenberg an, daß eine solche Zelle sich im Laufe der Phylogenie teilte und ihre verschiedenen Funktionen auf besondere subepitheliale Zellen übertrug, so würde zuerst der Zustand b und dann der typische Zustand c (Sinnes-, Ganglien- und Muskelzelle) entstanden sein. Man könnte annehmen, daß die Ganglienzellen durch Bildung neuer Fortsätze sich untereinander verbanden und so zur Weiterleitung des Reizes nach anderen Körperregionen befähigt wurden. Diese Theorie ist aber unwahrscheinlich, weil der Zustand b nicht vorkommt. Es wandern zwar häufig Epithelmuskelzellen mehr oder weniger in die Tiefe (**360** d), aber sie stehen dann nicht mit den Sinneszellen in direktem Zusammenhang. Man müßte also annehmen, daß das Stadium b durch c verdrängt worden sei. Aber auch dann besteht die Schwierigkeit, daß die Ausläufer der Ganglienzellen sich so an die Muskelfasern anlegen, als ob sie erst sekundär sich mit ihnen verbunden haben, denn sie versorgen häufig mehrere und auch solche, welche noch nicht in die Tiefe gewandert sind. Daher ist die Theorie von O. und R. Hertwig (1878) vorzuziehen, nach der Sinneszellen, Ganglienzellen und Muskeln unabhängig voneinander aus indifferenten Epithelzellen sich entwickelten. Jene Forscher gingen dabei von der Epidermis der Medusen (**364**) aus, in der gewöhnliche Epithelzellen (Stützzellen), Epithelmuskelzellen, Sinneszellen und subepitheliale Ganglienzellen vorkommen. Die Verbindung der Ganglienzellen mit den Sinneszellen und Muskelfasern soll sekundär entstanden sein, vielleicht unter Benutzung der zarten Fäden (Plasmodesmen, **59**, **64** a), welche sich zwischen den Epithelzellen ausspannen. In zwei Punkten bedarf jedoch die Hertwigsche Theorie einer Verbesserung: die Plasmodesmen dürfen nicht herangezogen werden, und die Verbindung der Sinneszellen mit den Ganglienzellen hat als primär zu gelten. Diese beiden Zellsorten lassen sich nicht trennen. Es sind nervöse Zellen, welche aus Epithelzellen hervorgegangen sind und bald ihre ursprüngliche Lage behalten haben (Sinneszellen), bald in die Tiefe gerückt sind (Ganglienzellen), und zwar ohne oder mit Teilung. Die Wanderung ohne Teilung (vgl. S. 125) wird veranschaulicht durch solche Zellen, welche schon basiepithelial liegen, aber noch mit einem Fortsatz zwischen den Epithelzellen enden (**360** f, h; **109**), der auch verästelt sein kann (sog. freie Nervenendigungen). Jede Ganglienzelle ist also stammesgeschichtlich aus einer Sinneszelle hervorgegangen, wie sich noch jetzt die Sinneszellen der Scheitelplatte der *Trochophora*-Larve in die späteren Gehirnzellen umwandeln. Da viele Ganglienzellen direkt zusammenhängen mit Sinneszellen (**360** d), während sie sich an die Muskeln mit einer kleinen Verbreiterung äußerlich anlegen, darf man annehmen, daß viele Neuronen während der phyletischen Entwicklung aus den Sinneszellen durch Teilung hervorgegangen sind. Sie standen also von Anfang an miteinander in Zusammenhang. Die Eigenart der Ganglienzellen, dünne verästelte Ausläufer zu bilden und sie innig an Muskeln, Drüsen und andere Gewebe anzuschmiegen, kann nicht auf die ganz anders beschaffenen Plasmodesmen zurückgeführt werden, sondern hängt mit dem amöboiden Zustand zusammen, den alle aus dem Ektoderm auswandernden Zellen (vgl. S. 128) mehr oder weniger annehmen. Die Plasmodesmen spannen sich in großer Zahl zwischen gleichartigen Zellen aus, nur selten zwischen ungleichartigen. Die

Ganglienzelle aber sendet je einen Ausläufer an eine andere Zelle. Daher nehme ich an, daß die primitiven Ganglienzellen pseudopodienartige Ausläufer bildeten. So entstand allmählich die Uebertragung der Reize auf andere Organe, welche jetzt das Hauptmerkmal des Nervengewebes darstellt. Es war ein Irrtum von Kleinenberg, der Epithelmuskelzelle eine nervöse Funktion zuzuschreiben. Sie ist ebensowenig nervös, wie eine *Vorticella* (Infusor), welche ihren Muskelfaden kontrahiert. Die nervöse Tätigkeit beginnt erst mit der Uebertragung eines Reizes auf eine andere Zelle, denn jede Zelle leitet innerhalb des eigenen Körpers. Diese Uebertragung fehlt noch den primitivsten Metazoen, den Spongien, deren muskelartige Bindegewebszellen (Myocyten) die Oscula schließen, wenn sie direkt gereizt werden. Auch bei den Actinien wird nach Parker die Tätigkeit der Hautdrüsen, Nesselzellen und Cilien durch einen direkten Reiz, ohne Vermittlung der Nerven, ausgelöst, denn sie zeigt sich auch noch an betäubten Tieren. Man wird sich also folgendes Bild der Entstehung des Nervensystems machen dürfen. Aus den indifferenten Epithelzellen entwickelten sich besondere reizempfängliche Sinneszellen. Diese primären Neuronen wanderten teils selbst in die Tiefe, teils gaben sie durch Teilung Zellen an die subepithelialen Schichten ab, und diese Ganglienzellen bildeten zahlreiche Ausläufer, welche sich mit ihren Endpunkten an andere Ganglienzellen, Muskeln und Drüsen anschmiegten und so die aufgenommenen Reize auf sie übertrugen. Ausgangspunkt des Nervensystems ist also das sensible Neuron, die Sinneszelle. Die Frage, ob die Ganglienzelle gleichzeitig oder nach der Muskelzelle entstanden ist, läßt sich wohl nicht einheitlich beantworten. Bei den Schwämmen sehen wir primitive Muskelzellen, aber noch keine Sinnes- und Ganglienzellen; jene sind hier also zuerst entstanden. Vielleicht gilt dies auch für die Cölenteren, und die Einwanderung der Sinneszellen in die Tiefe erfolgte, um die Leistung der Muskeln zu steigern. Vielleicht bildeten sich Muskeln und Ganglienzellen gleichzeitig und traten später in Verbindung.

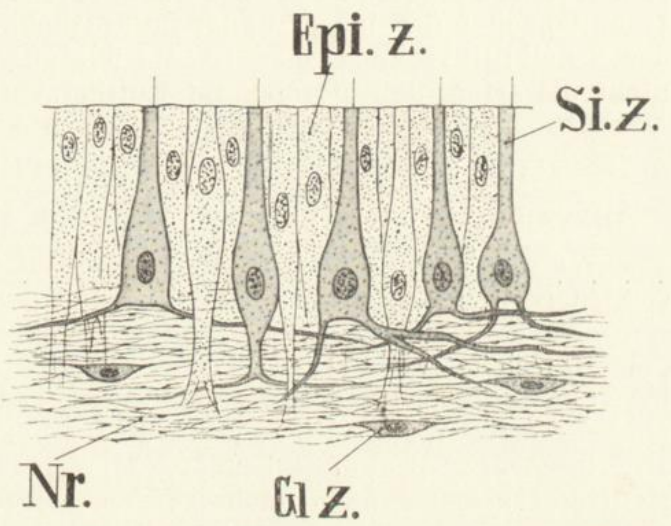


Fig. 364. Epithel und äußerer Nervenring einer Hydromeduse (*Carmarina hastata*) nach Hertwig. *Epi.z* Epithelzelle, *Si.z* Sinneszelle, *Gl.z* Ganglienzelle, *Nr* Nervenring.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, daß ich zwischen Kleinenberg und Hertwig insofern eine vermittelnde Stellung einnehme, als ich ersterem zugebe, daß durch Teilung von Sinneszellen Ganglienzellen entstehen konnten, während ich letzterem darin beipflichte, daß die Verbindung der Ganglienzelle mit dem Muskel sekundär entstanden sein muß. Die Sinneszelle steht der Nervenzelle viel näher als der Muskelzelle. So erklärt sich ungezwungen die universelle Verbreitung primärer Sinneszellen bei den Evertebraten, d. h. solcher, welche direkt in eine

Nervenfaser übergehen und daher auch als unipolare Neuronen aufgefaßt werden können. Es fragt sich nun, wie die sekundären Sinneszellen (**360** i) entstanden sind, welche von einem Neuriten umsponnen werden. Sie kommen unter den Wirbellosen nur bei Arthropoden vor und finden sich bei Wirbeltieren überall mit Ausnahme der Riech- und Sehzellen, welche primär sind. Die peripheren Ganglienzellen bilden bei Evertebraten (mit Ausnahme der Cölenteren) und Wirbeltieren sehr vielfach „freie Nervenendigungen" (h), indem der Neurit sich im Epithel verästelt und von mehreren Zellen Reize aufnimmt. Umschlingt er nur eine, so haben wir den Fall der sekundären Sinneszelle. Das Stadium h kann direkt aus f hervorgegangen sein, wahrscheinlich aber ist es nicht, denn dann würden freie Nervenendigungen wohl auch bei Cölenteren vorkommen; wahrscheinlicher ist es, daß die peripheren Ganglienzellen (g) sich sekundär im Epithel ausbreiteten zur Verstärkung der Sensibilität; von einer in die Tiefe wandernden Zelle kann man nicht erwarten, daß sie sich im Epithel verästelt.

4. Zentralisierte Nervensysteme mit peripheren Nerven. Allgemeines über Reflexe und die Funktion der Zentren.

Während beim diffusen Nervensystem die Erregung von der gereizten Körperstelle nach allen Seiten und relativ langsam weiter geleitet wird, geht sie auf einer höheren Stufe zunächst nach einem Zentralorgan (**360** e), welches viele Hunderte von Ganglienzellen in dichter Zusammenlagerung aufweist, und wird von ihm auf das reagierende Organ übertragen. Die Weiterleitung des Reizes erfolgt also nur in einer Richtung, und zwar mit bedeutender Geschwindigkeit. Die mit den Zentren zusammenhängenden Nerven werden als peripheres Nervensystem zusammengefaßt. Solche Zentralorgane haben bei den Wirbellosen entweder die Form eines meistens flachen Stranges („Markstrang, **105**), oder rundlicher, untereinander zusammenhängender Knoten („Ganglien", **104**). Bei den Wirbeltieren treten sie als Gehirn und Rückenmark in noch weit komplizierterer Zusammensetzung auf. In den Marksträngen und Ganglien der wirbellosen Tiere (**104—106**) liegen die Ganglienzellen in der Mehrzahl am Außenrande, gemischt mit Stützzellen (Gliazellen), während das Innere von einem Filzwerk von Fasern (Neuropil) eingenommen wird. Dieses besteht hauptsächlich aus den Dendriten, welche die Ganglienzellen untereinander verbinden; daneben auch aus Neuriten, welche zu anderen Ganglien oder zu Nerven hinführen. Da dieses Filzwerk auf dem Schnitt als eine Masse von Punkten, den quer getroffenen Fasern, erscheint, wurde es früher die „Punktsubstanz" genannt. Ein bindegewebiges Neurilemm begrenzt diese Zentren der Wirbellosen nach außen. Bei den Wirbeltieren (**108**) liegt die Hauptmasse der Ganglienzellen zentral um einen Hohlraum herum, in ursprünglich epithelartiger Anordnung (**105**), während die Außenschicht von Fasern gebildet wird.

Funktion der Zentren. Die nervösen Zentralorgane haben drei Hauptaufgaben zu leisten, abgesehen von den psychischen Funktionen (Empfindung, Gedächtnis, Bewußtsein, Wollen, Denken) auf die hier nicht näher eingegangen werden kann: 1. die Weiterleitung der Reize und die Auslösung von Reflexen, 2. die Summierung und 3. die Hemmung von Reizen. Sie bedingen das zweckmäßige Zusammenspiel, die Koordination der verschiedenen Organe. Aus dem Bau der Neuronen

lassen sich diese Verhältnisse bis zu einem gewissen Grade verstehen. Die Nervenfasern dienen nur als Leitungsbahnen, während in den Ganglienzellen sich spezifische Prozesse abspielen, welche die Erregungen weiterleiten, modifizieren, summieren oder abschwächen. Die eigentliche nervöse Arbeit geschieht also in diesen Zellen, welche daher auch leicht ermüden oder durch Gifte (Strychnin) in ihrer Erregbarkeit gesteigert werden. Aus dieser Auffassung folgt aber nicht, daß alle Nervenfasern sich funktionell gleich verhalten, also z. B. motorische und sensible Fasern ausgetauscht werden können. Die Fasern sind die Ausläufer der Ganglienzellen und bilden mit diesen eine Lebenseinheit. Sie werden also auch an deren Verschiedenheiten teilhaben. Immerhin werden wir später sehen, daß ein solcher Austausch experimentell möglich ist. Die Neuronen zerfallen in rezeptorische, assoziative und effektorische, welche isoliert nicht zu unterscheiden sind. Die ersteren stehen mit Sinneszellen in Verbindung und erhalten von ihnen die Erregungen, welche durch ihre Dendriten auf die zweite

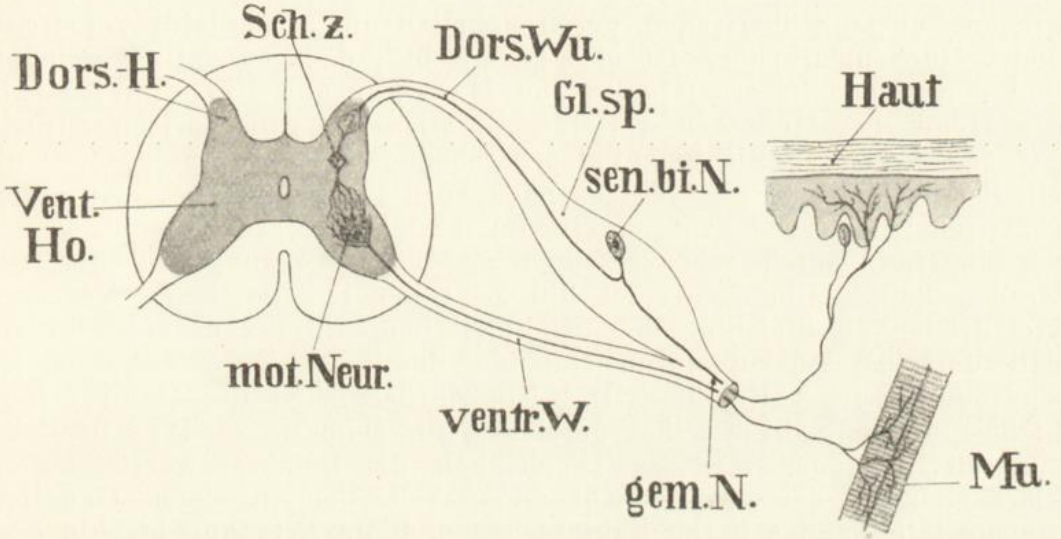


Fig. 365. Schema des einfachen Reflexbogens im Rückenmark eines Säugers. Orig. *Dors. H* dorsales Hinterhorn, *Dors. W* dorsale Wurzel, *gem. N* gemischter Nerv, *Gl. sp* Ganglion spinale, *Mu* Muskel, *Sch.z* Schaltzelle, *Ventr. Ho* Ventrales Vorderhorn, *ventr. W* ventrale Wurzel, *sen. bi. N* sensible bipolare oder unipolare Nervenzelle.

und weiter auf die dritte Gruppe übertragen werden (**365**). Von den effektorischen Ganglienzellen werden die Erregungen zu den Endorganen (Muskeln, Drüsen u. a.) weiter geleitet und rufen hier eine bestimmte Aktion (eine Kontraktion oder eine Erschlaffung eines Muskels, Sekretabsonderung u. a.) hervor. Alle auf einen bestimmten erregenden Reiz (im Gegensatz zu lähmenden Einwirkungen) zurückführbaren Veränderungen der Organe werden allgemein als **Reflexe** bezeichnet, wenn die Erregung dabei eine bestimmte Bahn durchläuft. Der von der Erregung durchlaufene Weg wird Reflexbogen (**361**) genannt. Ein solcher Reflex erfolgt unwillkürlich, rein zwangsmäßig, wie irgendeine Bewegung in einer Maschine. Die menschlichen Reflexe verlaufen vielfach unbewußt z. B. die Aktionen im Darm, in den Nieren, der Pulsschlag. Die meisten Reflexe sind nützlich, dienen der Erhaltung des Individuums oder der Art, der Entfernung von Schädlichkeiten, der Abwehr von Feinden. Einige sind indifferent, wie z. B.

das Gähnen, wieder andere sind pathologisch (Krämpfe). Die Reflexe beruhen entweder auf einmaliger Erregung, z. B. der Lidverschluß des Auges, oder auf zahlreichen, rasch aufeinanderfolgenden Reizungen. Diese können eine leichte andauernde sog. tonische Muskelverkürzung zur Folge haben (z. B. des Gesäßmuskels beim Sitzen, der Beinmuskeln beim Stehen), oder starke Dauerkontraktionen (Tetanus). Vergleiche hierüber S. 111. Viele Reflexe erfolgen durch ein koordiniertes Zusammenspiel mehrerer Muskeln, z. B. bei Abwehrbewegungen; der auf den Rücken gelegte Käfer oder Frosch dreht sich um, ein nach vorn ausgleitender Mensch streckt beide Arme aus, um den Fall zu mildern. Die bekanntesten Beispiele von Reflexen bietet das Rückenmark der Wirbeltiere (**365**) dar, mit dem die peripheren Nerven durch je eine dorsale, sensible und eine ventrale, motorische Wurzel zusammenhängen. Die aus der Haut kommenden Erregungen werden den rezeptorischen uni- oder bipolaren Ganglienzellen des Ganglion spinale der dorsalen Wurzel zugeleitet, gehen weiter zu Schaltzellen im Dorsalhorn und werden von hier auf die motorischen Neuronen im Ventralhorn der grauen Substanz übertragen, deren Neuriten die Muskulatur versorgen Jeder Rückenmarksnerv ist also „gemischt", d. h. er enthält sensible und motorische Fasern (Gesetz von Magendie und Bell). Wird z. B. die Hand des Menschen verletzt, so wird sie reflektorisch zurückgezogen. Wird im Sitzen auf das herabhängende Bein unter dem Knie ein Schlag geführt, so zuckt es nach vorn (Patellarreflex). Zu einem zentripetalen Nerven gehören fast immer mehrere zentrifugule, so daß derselbe Reiz durch sehr verschiedene Muskelbewegungen beantwortet werden kann. Umgekehrt ist die Zahl der rezeptorischen Neuronen viel größer als diejenige der effektorischen, woraus es sich erklärt, daß derselbe Muskel durch Reizung der verschiedensten sensiblen Endigungen in Tätigkeit tritt. Ein Zurückziehen der Hand erfolgt nicht nur, wenn diese selbst gereizt wird, sondern auch nach vielen anderen Reizungen. Diese Vielseitigkeit der Reizbeantwortungen erklärt sich aus der großen Zahl von Schaltzellen in einem Ganglion, welche miteinander in Kontakt stehen und die Erregung hierhin oder dorthin weiterleiten können. Der Weg des Reflexbogens ist immer genau bestimmt, trotz der verschiedenen Möglichkeiten. Welche Bewegung schließlich ausgeführt wird, hängt von der Art und Stärke des Reizes, von dem Körperzustand, von gleichzeitig auftretenden anderen Reizen, bei höheren Tieren auch von der Erfahrung ab. Denn obwohl die Reflexe auf ererbter Organisation des Nervensystems beruhen und aus diesem Grunde nicht erlernt zu werden brauchen, sondern rein mechanisch sich abspielen, sind bei den höheren Tieren viele Reflexe psychisch beeinflußbar. Wenn ein Hund Fleisch sieht, so wird reflektorisch Speichel abgesondert. Zeigt man dem Hund aber häufig Fleisch, ohne es ihm gleichzeitig zu geben, so reagiert er nicht mehr auf den Anblick mit Speichelfluß. Bei einem Kinde und einem Hunde erfolgt die Harn- und Kotentleerung rein reflektorisch; später steht sie infolge der Erziehung bis zu einem gewissen Grade unter der Herrschaft des Willens. Das Gehirn vermag also manche Reflexe zu hemmen oder zu unterdrücken. In andern Fällen vermag es sie aber auch zu unterstützen. Die höheren Tiere lernen viele zusammengesetzte Reflexe im Laufe des Lebens. Die komplizierten Muskelbewegungen, welche beim Stehen, Laufen, Fliegen ausgeführt werden müssen, werden von ihnen in der Jugend gelernt und spielen sich später unbewußt ab.

Die Grenze zwischen den unbedingten, automatischen „Reflexen" und den psychisch durch das Gehirn beeinflußbaren „Antiklisen" ist oft schwer zu ziehen. In dem Schema **361** ist dargestellt, wie man sich eine solche Abhängigkeit von übergeordneten Neuronen vorstellen kann. Man faßt sie als Zentrum des betreffenden Reflexes zusammen. Solche Zentren haben immer eine bestimmte Lage, so befindet sich z. B. das des Kniesehnenreflexes im 2.—4. Lumbalwirbel. Mehrere Reflexe treten nicht selten zusammen auf, weil die betreffenden Nerven eng zusammenhängen. Als Beispiel einer solchen Reflexassoziation nennen wir die Pupillenverengerung und die Konvergenz der Augäpfel, welche bei der Akkommodation eintreten. Wegen ihrer weiten Verbreitung und Wichtigkeit seien hier noch die Reflexketten erwähnt, bei denen der erste Reflex den zweiten auslöst usf. Bei der peristaltischen Bewegung des Darms treibt die erste Kontraktion der Ringmuskulatur den Darminhalt etwas weiter und verursacht dadurch die zweite. Die ganze Verarbeitung der Nahrung von der Aufnahme im Schlunde bis zur Ausstoßung des Kotes beruht auf einer Kette von Reflexen. Solche zeigen sich auch sehr häufig bei den Bewegungen der Tiere (Wellen des Schneckenfußes (**340**), Schlängeln der Würmer, die aufeinanderfolgenden Bewegungen beim Schwimmen, Laufen, Fliegen). Die Reflexketten sind von besonderer Bedeutung, weil sie überleiten zu den Instinkten, worunter wir solche komplizierte Reflexe verstehen, an denen die verschiedensten Organsysteme beteiligt sind und die meist zu bestimmten Lebensperioden auftreten (Nestbau, Brutpflege, Wanderungen u. a.).

Eine zweite Hauptaufgabe der Nervenzentren besteht in einer **Summation schwacher Reize.** Sie zeigt sich in doppelter Form. Einmal kann ein schwacher, an sich zu keiner Auslösung führender Reiz eine solche bewirken, wenn er rasch wiederholt wird, z. B. bewirkt eine an sich unwirksame Reizung der sensiblen Wurzeln eines Rückenmarksnerven eine Muskelkontraktion, wenn derselbe Reiz 30mal in der Sekunde erfolgt, und das Sperma der Säuger wird erst herausgespritzt, nachdem die Eichel des Penis eine gewisse Zeit gereizt worden ist. Zweitens können auch unter Umständen zwei verschiedenartige Reize, von denen jeder allein keinen Reflex hervorruft, einen solchen auslösen, wenn sie gleichzeitig auftreten. Ein Hund kratzt sich mit der Hinterpfote, wenn die Haut an zwei Stellen gleichzeitig leicht gereizt wird. Man spricht in solchen Fällen wohl von einer scheinbaren Bahnung, da der einen Reiz dem andern gleichsam den Weg bahnt. Eine große Bedeutung kommt den **Hemmungen** zu, welche die nervösen Zentren hervorrufen. So wirkt der Vagus hemmend auf die Herzbewegung der Wirbeltiere ein. Wird dieser Nerv daher am Halse durchschnitten und gereizt, so werden die Herzschläge langsamer und hören schließlich auf. Bei einer marinen Nacktschnecke (*Aplysia*) ist das Gehirn ein Hemmungszentrum für die Bewegungsmuskulatur. Entfernen wir das Gehirn, so werden die Bewegungen stärker. Wird die Operation nur auf einer Seite vorgenommen, so bewegt sich das Tier auf derselben stärker, und es erfolgt Kreisbewegung nach der normalen Seite hin. Auch bei Tintenfischen scheinen die Gehirnganglien zur Hemmung zu dienen, denn nach Exstirpation derselben sind alle Reflexe gesteigert. Ebenso tritt bei der *Aeschna*-Larve nach Entfernung des Gehirns eine andauernde Steigerung der Atemfrequenz ein, also ist auch hier das Gehirn ein Hemmungszentrum. Der Umdrehreflex des auf den Rücken

gelegten Frosches unterbleibt, wenn man ein Gummiband um den Hals legt. Wir beißen die Zähne zusammen, um bei einer kleinen Operation stillzuhalten. Auf andere cerebrale Hemmungen der psychisch beeinflußbaren Reflexe wurde schon oben hingewiesen. Wären solche Hemmungen in einem Organismus nicht vorhanden, so müßte das Tier beständig auf die Reize der Außenwelt reagieren und würde nie zur Ruhe kommen. Sie sind besonders wichtig für das Spiel der Muskeln. Indem die Erregung in einem kontrahierten Muskel gehemmt wird, erschlafft er und nimmt dabei wieder seine ursprüngliche Länge ein. Alle komplizierten Bewegungen beruhen auf dem Wechselspiel von Kontraktion und Erschlaffung der Muskeln. Durchschneiden wir einem Frosch das Rückenmark hinter dem Kopf und kneifen die linke Hinterextremität, so wird sie gebeugt. Reizen wir nun das rechte Hinterbein, so wird dieses gebeugt, während die Muskeln in dem linken erschlaffen. Man erklärt diese Erscheinung durch die Annahme, daß die zweite Reizung bis zu den Ganglienzellen ausstrahlte, deren Fasern die Kontraktion des linken Beines hervorriefen. Sie wurden durch die doppelte Reizung ermüdet, so daß keine weiteren Erregungungen von ihnen ausgingen und die Muskeln infolgedessen erschlafften. Solche Hemmungen spielen eine große Rolle bei den antagonistischen Muskeln (Beuger und Strecker einer Extremität, Schließmuskel einer Blase und Blasenmuskel zum Entleeren derselben). Der Reiz, welcher den einen kontrahiert, wird gleichzeitig durch eine Seitenbahn in abgeschwächtem Grade zu dem andern geleitet und bewirkt hier eine Erschlaffung. Das Schema **366** wird das Gesagte verständlich machen. Der bei *A* in die sensible Wurzel eintretende Reiz bewirkt die Kontraktion des Streckmuskels. Gleichzeitig wird er zum Teil zu den Ganglienzellen des Beugemuskels *B* geleitet und bringt ihn zum Erschlaffen. Wirken gleichzeitig oder in kurzer Zwischenfolge mehrere Reize ein, so tritt derjenige Reflex ein, welcher den größten biologischen Wert hat. Es zeigt sich hierin, wie in fast allen Reflexerscheinungen, daß sie ausgesprochen zweckmäßig verlaufen. Daher hemmen schädigende oder Schmerzreize alle übrigen Reflexe. Auf einen Maikäfer oder einen Menschen, der zu ersticken droht, machen alle andern Reize keinen Eindruck. Er sucht nur Luft zu bekommen. Sind die gleichzeitigen Reize nicht so eingreifender Art, so siegen im allgemeinen die höheren Sinne (Auge, Ohr) über die Rückenmarksreflexe. Wer gespannt den Worten eines Redners lauscht, fühlt nicht, daß er auf einem unbequemen Stuhl sitzt. Ein Reflex verläuft also nur dann normal, wenn er nicht beeinflußt oder gehemmt wird. Diese Beeinflussung geht häufig aus von den inneren Zuständen des Organismus: ein frisches Tier reagiert anders als ein ermüdetes,

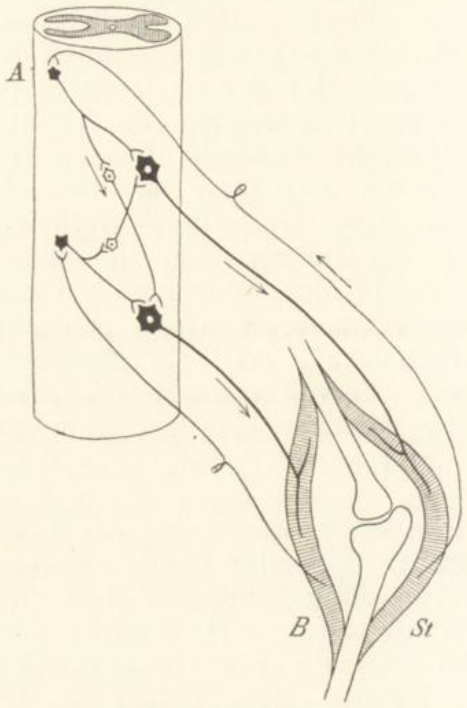


Fig. 366. Schema der nervösen Beziehungen zwischen autagonistischen Muskeln. Nach FRÖHLICH.

ein hungeriges anders als ein gesättigtes, ein gesundes anders als ein erkranktes, ein junges anders als ein altes, ein Männchen oft anders als ein Weibchen. Daher zeigt eine Anzahl scheinbar gleicher Individuen einer Art oft ein verschiedenes Benehmen, wenn sie denselben Licht-, Temperatur- oder andern Reizen ausgesetzt werden.

5. Anordnung und Lage der Zentren.

Die Ganglienknoten treten bei den Bilaterien meist paarweise als linke und rechte Organe auf, welche durch eine quere **„Kommissur"** verbunden sind. Die Verbindungsstränge ungleichartiger Ganglien werden **Konnektive** genannt; sie verlaufen meist in der Längsrichtung. Damit alle Körperregionen leicht mit Nerven versorgt werden können, richtet sich die Form des Zentralnervensystems nach der Körpergestalt derart, daß bei radial gebauten Tieren (**367**) auch das Nervensystem radial angeordnet ist; bei Bilaterien ist es bilateral, bei gegliederten Tieren (**127**) ist es segmentiert. Bei langgestreckten Tieren verläuft es zum größten Teil als Bauch- oder Rückenmark in der Körpermediane, während es bei gedrungenem Körperbau (Krabben, Milben, **417**, **408** e) eine kompakte Körperform annimmt. Entsprechend ihrer ektodermalen Herkunft liegen die Zentren und Verbindungsstränge bei primitiven Familien in oder dicht unter der Oberhaut und rücken im Laufe der phyletischen Entwicklung mehr in das Innere des Körpers. Die nervösen Zentren finden sich sehr häufig in der Nähe von Sinnesorganen. Ist z. B. nur ein Ganglienpaar vorhanden, so liegt es im Kopf, weil dieser die Augen, Fühler und andere Sinnesorgane trägt. Bei der Entstehung der Zentralorgane aus dem diffusen Zustand werden sich die Ganglienzellen an jenen Körperstellen konzentriert haben, welche den Reizen der Außenwelt besonders ausgesetzt waren und Sinnesorgane entwickelten. Noch in einer anderen Hinsicht läßt sich die phyletische Differenzierung erkennen: die Markstränge sind primitiver als die Ganglienknoten. So z. B. zeigen die Plattwürmer Markstränge (**376**), welche vielfach noch mit diffus verteilten Ganglienzellen in Verbindung stehen, während die Ringelwürmer echte Ganglien aufweisen; die niedersten Schnecken, die Chitonen (**434**), haben Markstränge, während die Prosobranchier Ganglien besitzen und nur noch vereinzelt mit Markströngen (**432**) versehen sind. Die Ganglien sind daher aus den Markströngen durch immer weiter gehende Konzentration der nervösen Zellen entstanden. Während bei den Evertebraten (mit Ausnahme der Tunicaten) die Zentren solid, ohne Hohlräume sind, werden sie bei den Wirbeltieren und den mit ihnen ver-

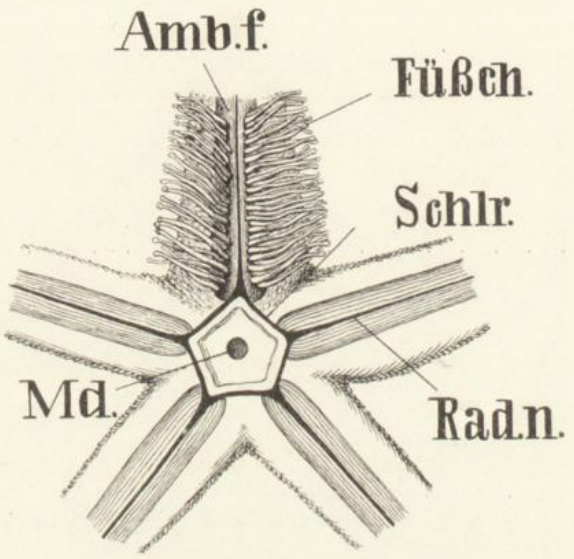


Fig. **367**. Schema des ektoneuralen Nervensystems eines Seesterns. Orig. *Amb.f* Ambulacralfurche, *Füßch* Füßchen, *Md* Mund, *Rad.n* Radiärnerv, *Schl.r* Schlundring.

wandten Tunicaten von einem Kanal durchzogen. So ergeben sich drei Formen der Nervenzentren: markstrangförmige, gangliöse und hohle.

I. Nervensysteme mit überwiegend markstrangartigen Zentren.

Zu diesen kommen in einigen Gruppen echte Ganglien und sehr häufig besteht unter der Haut ein Plexus von Ganglienzellen, d. h. eine Region mit diffus verteilten Nervenzellen. Die Stränge sind zuweilen noch locker (**368**) und wenig abgesetzt von dem Plexus, aus dem sie durch allmähliche Konzentration in bestimmter Richtung hervorgegangen sind.

a) Hydromedusen (**334**). Am Rande der Glocke verlaufen zwei Nervenringe mit eingelagerten Ganglienzellen. Der innere, subumbrellare ist zart und steht mit einem Plexus von Ganglienzellen an der Innenseite der Glocke in Verbindung, welche die hier befindlichen Muskeln zur Bewegung der Glocke versorgen. Der äußere Nervenring ist bedeutend stärker, weil er die Sinnesorgane des Mantels innerviert. Beide liegen in der Tiefe des Ektoderms (**364**).

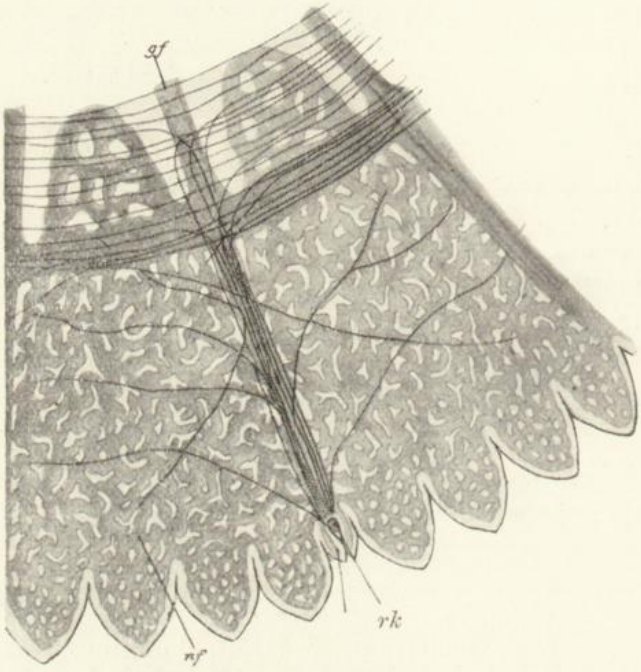


Fig. **368**. Schema der Nervenverteilung auf der Subumbrella (1 Oktant) von *Rhizostoma Cuvieri* nach Hesse. *gf* Gastralgefäß, welches sich auflöst in ein Netzwerk von grau gezeichneten Kanälen, *nf* Nervenfasern, welche einen lockeren subumbrellaren Ring bilden, *rk* Randkörper.

b) Bei einzelnen **Scyphomedusen** (*Charybdaea, Rhizostomeen*) ist ein innerer subumbrellarer Nervenring (**368**) vorhanden, welcher zwischen den basalen Enden der Ektodermzellen verläuft und durch kurze Radiärnerven zusammenhängt mit einer bei allen Quallen vorkommenden Anhäufung von Ganglienzellen an der Basis der „Randkörper“ (vgl. Schwerkraftorgane), welche verschiedene Sinnesorgane tragen. In dieser Konzentration von Ganglienzellen spricht sich ein im Vergleich mit den Hydromedusen höherer Zustand aus. Wie bei diesen, ist überall ein subumbrellarer Plexus von Ganglienzellen ausgebildet.

Bei den

c) Echinodermen

umgibt ein Nervenring (**367**) den Schlund und entsendet entsprechend der Zahl der Arme bzw. Radien, sog. Radiärnerven, deren Fasern bei Asteriden und Crinoiden zwischen den Basen der leistenförmig vorspringenden Epithelzellen in der Mitte der Ambulacralrinne (**369, 371**) verlaufen, während sie bei den übrigen Klassen mehr in der Tiefe liegen, und zwar bei Holothurien unter dem dicken Corium (**373**), bei Schlangensternen (**372**) und Seeigeln am Boden eines Kanals, welcher durch Verschluß der Ambulacralrinne entstanden ist. Die radiären

Nerven geben Seitenzweige an die Füßchen und an die Haut ab. Der Nervenring versorgt den Darm, und da seine Nerven intra- und subepithelial liegen, scheinen sie aus dem Entoderm hervorzugehen, was an die Verhältnisse der Cölenteren erinnert und wiederum beweist, daß die Ganglienzellen in die Tiefe gewanderte Epithelzellen sind. Das geschilderte Nervensystem ist wegen seiner oberflächlichen Lage als **ectoneurales** bezeichnet worden. Es wird bei den meisten Echinodermen begleitet von einem mehr in der Tiefe gelegenen **hyponeuralen** (**369**), welches die Muskeln versorgt. Es liegt zwischen den Epithelzellen eines zum Cölomsystem gehörigen einfachen oder doppelten Kanals, des Hyponeural- oder Perihämalkanals, an dessen Außenwand, ist also ebenfalls wahrscheinlich entodermalen Ursprungs. Ein Zusammenhang zwischen beiden Nervensystemen hat noch nicht nachgewiesen werden können, ist aber aus physiologischen Gründen wahrscheinlich. Dazu kommt bei Seesternen, Seeigeln, Seelilien noch ein drittes, das sog. apicale, welches den der Mundöffnung gegenüberliegenden Pol umgibt und bei den Crinoiden besonders mächtig entwickelt ist.

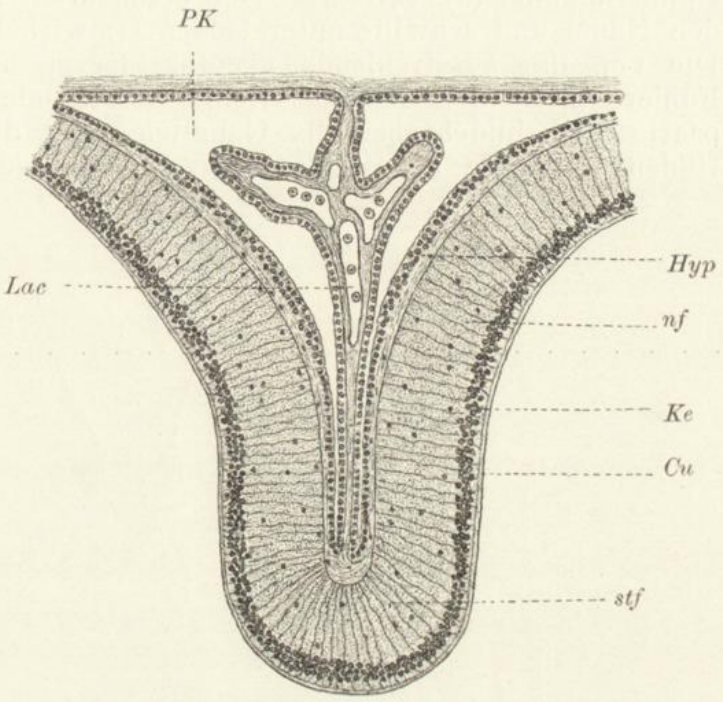


Fig. **369**. Querschnitt durch den Radiärnerven eines Seesterns, *Astropecten aurantiacus*, nach LUDWIG. Die Wimpern der Epithelzellen sind nicht eingezeichnet. *Cu* Cuticula, *Hyp* Hyponeuraler Nervenstreif, *Ke* Kerne der Stütz- und Sinneszellen, *Lak* Blutlakune, *nf* Nervenfaser, *PK* Perihämalkanal, *stf* Fasern der Stützzellen.

Dieser allgemeinen Uebersicht seien noch folgende Einzelheiten hinzugefügt.

Ecto- und hyponeurales System. Bei den Seesternen springen der äußere Ring- und Radiärnerv als dachförmige Leiste vor. Auf dem Schnitt sieht man unter der Cuticula (**369**, **370**) eine dichte Lage von Kernen der Epidermiszellen, von denen sich viele als Stützfasern durch die Nervenmasse hindurch bis zur Basalmembran fortsetzen. Diese Masse besteht überwiegend aus Längsfasern mit einzelnen eingestreuten Ganglienzellen, von denen manche auch an der Basis der (bewimperten) Epithelzellen liegen. In gleicher Weise verlaufen die Fasern der zwei hyponeuralen Radiärnerven (**369**, **375**) an der Basis der Epithelzellen, welche die Außenwand der zwei Perihämalkanäle auskleiden. Sie geben wahrscheinlich Fasern an die Muskeln des Armskeletts ab. Einen eigentlichen Schlundring scheinen sie nicht zu bilden, sondern am Munde nur interradial entwickelt zu sein. Ein Blick auf **371** zeigt, daß das ecto- und hyponeurale System der Crinoiden sich in den Armen im wesentlichen verhält wie bei den Asteriden, nur gibt das

letztere Ausläufer in die als Tentakeln fungierenden Füßchen zu deren Sinnespapillen, so daß es auch der Empfindung dient, und liegt außerhalb des Cölomepithels im Bindegewebe. Ferner fehlt den Crinoiden der ectoneurale Mundring, denn die Radiärnerven treten direkt in den Schlund ein. Da die Seelilien eine sehr alte Klasse sind, sehe ich hierin ein primitives Merkmal, welches beweist, daß der zentrale Ring später entstanden ist als die Radialnerven. Dagegen ist ein hyponeuraler Schlundring bei den Crinoiden vorhanden. Die Ophiuren besitzen eine geschlossene Ambulacralfurche, in deren ventraler Wand eine Kalkplatte, das Bauchschild (**372**, *5*), liegt, über dem ein radiärer Epineuralkanal (*6*) verläuft. Der ectoneurale Radiärnerv (*7*) begleitet den Kanal und schwillt unter jedem Armwirbel zu einem Ganglion an. Die von ihm ausstrahlenden Tentakelnerven umgreifen die Basis des Fühlers mit einem Ringganglion. Der radiale Hyponeuralnerv (*9*) ist paarig und bildet ebenfalls Ganglien. Um die Mundöffnung herum finden sich, wie bei Seesternen, zwei Schlundringe. Bei den Holothurien finden wir die dicken ectoneuralen Radiärnerven an der Innenseite der Haut (**373**), so daß man annehmen muß, daß sie durch das Corium im Laufe der Stammesgeschichte aus der Epidermis in die Tiefe gedrängt sind. Da sie aber von einem Epineuralkanal (16) begleitet werden, müssen sie wohl, wie bei den Echiniden und Schlangensternen, nach dem Verschluß einer ursprünglichen Ambulacralfurche nach innen verlagert sein. Es verlaufen also mit Ausnahme der distalen Enden die Radiärnerven bei Holothurien, Seeigeln und Ophiuren nach innen vom Kalkskelett, sind also besonders geschützt. Jene theoretische Vorstellung wird nur bei den Ophiuren und Echiniden durch die Ontogenie gestützt, aber nicht bei den Holothurien, denn deren Radiärnerven gehen nicht aus einer Hauttasche hervor, sondern sie entstehen als Auswüchse des Mundschildes und wachsen unabhängig von der Epidermis nach hinten. Dieser Vorgang wie auch die schlechte

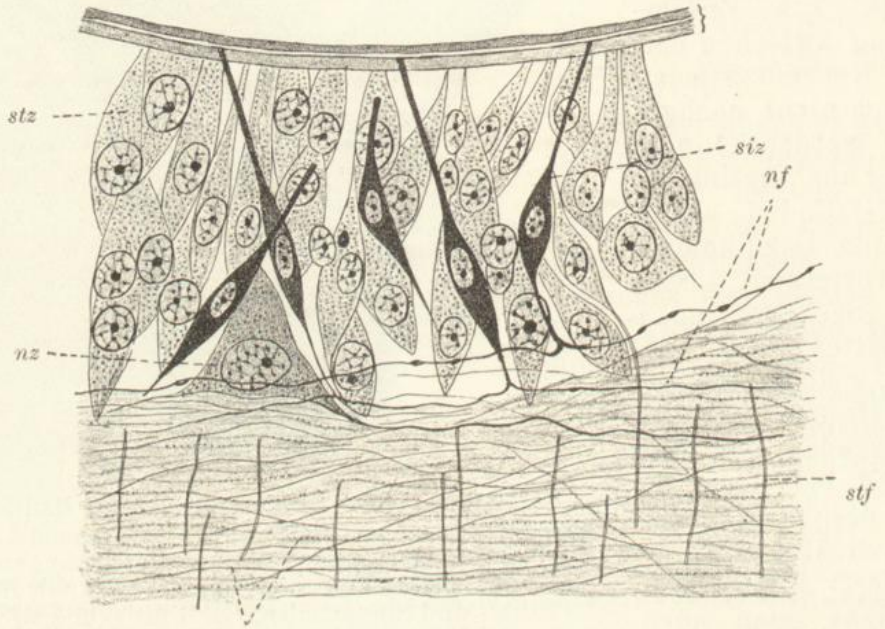


Fig. **370**. Längsschnitt durch den Radiärnerven von *Astropecten* nach Meyer. *nf* Nervenfasern, *nz* Nervenzelle, *siz* Sinneszelle, *stf* Stützfasern, *stz* Stützzelle.

Ausbildung des epineuralen Epithels sind als sekundäre Veränderungen in dieser Klasse zu deuten. (Man vergleiche hierzu die Abbildung der Statocysten von *Synapta* in dem Kapitel über die Schwerkraftorgane.) Der begleitende hyponeurale Strang (*7*) ist bei den Holothurien sehr dünn und versorgt die Ring- und Längsmuskulatur. Die Tentakel der Holothurien sind umgewandelte Füßchen, und man sollte daher erwarten, daß sie von den äußeren Radiärnerven versorgt werden. Da aber Ringnerven in sie eintreten, müssen die Tentakelnerven von dem Radiärnerv auf den Ring übergetreten sein, wenn man nicht die unwahrscheinliche Hypothese einer Uminnervierung machen will. Von dem Ringe gehen Nerven außerdem zur Haut der Mundregion, zu dem

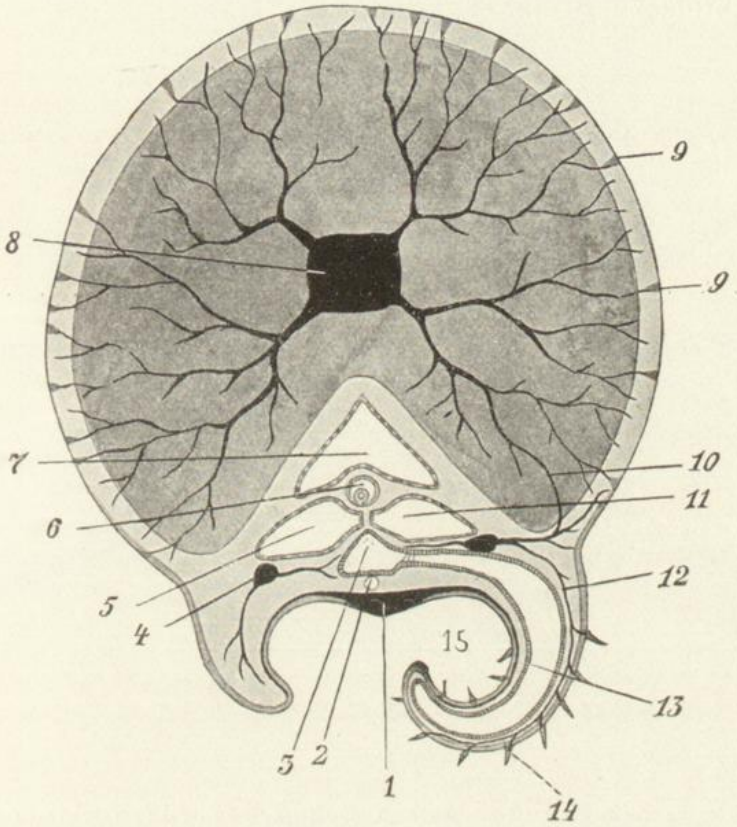


Fig. 371. Schematischer Querschnitt durch den Arm eines Crinoiden nach Lang. *1* ectoneuraler Radiärnerv, *2* Pseudohämalkanal, *3* Wassergefäßkanal, *4* paarige hyponeurale Radiärnerven, *5*, *7*, *11* Cölomsinus, *6* Genitalsinus, *8* apicaler Nervenstrang, *9* Nervenendigungen in der Haut, *10* Verbindung zwischen apicalen und hyponeuralen Nerven, *12* Tentakelnerv, *13* Tentakel(Füßchen-)kanal des Wassergefäßsystems, *14* Sinneskegel, *15* Nahrungsfurche des Arms.

Pharynx und vielleicht auch zum Magen und Darm. Bei den Holothurien bilden die Schlundnerven einen kontinuierlichen Belag. Die ectoneuralen Radiärnerven der Echinodermen versorgen die Füßchen und die Hautteile nach außen von der Muskulatur unter Plexusbildung. Der hyponeurale Nerv bildet morphologisch (mit Ausnahme der Crinoiden, s. **371**) mit dem ectoneuralen eine Einheit, da sich zwischen beide nur eine sehr zarte bindegewebige Lamelle schiebt. Von ihm gehen Ausläufer zu den Muskeln der Haut und der Füßchen (in **373** nicht eingetragen, wohl aber in **371**) und zu den Skelettmuskeln; bei Echiniden fehlt der Hyponeuralnerv, weil keine tiefliegenden Hautmuskeln vor-

handen sind. Er hat also in erster Linie motorische Funktion, während der ectoneurale vorwiegend sensibel ist. Morphologisch besteht zwischen beiden Systemen der Unterschied, daß der äußere Nerv unpaar, der innere paarig ist, weil zwei Perihämaldivertikel in jeden Arm einwachsen. Bei den Asteriden (**369**, *PC*) und Crinoiden (**371**, *5, 11*) bleiben sie beide getrennt, daher ist auch die Duplizität der Nerven unverkennbar; bei den Ophiuren (**372**, *10*) und Holothurien (**373**, *18*) verschmelzen sie und die Nerven verwachsen, so daß oft nur noch eine mediane Furche den ursprünglichen Zustand erkennen läßt. Die hyponeuralen Nerven bilden mit Ausnahme der Holothurien und Spatangiden um den Schlund herum einen Ring, welcher wahrscheinlich die Schlund- und Kaumuskulatur versorgt. Bei den Seesternen scheint er nur interradial ausgebildet zu sein.

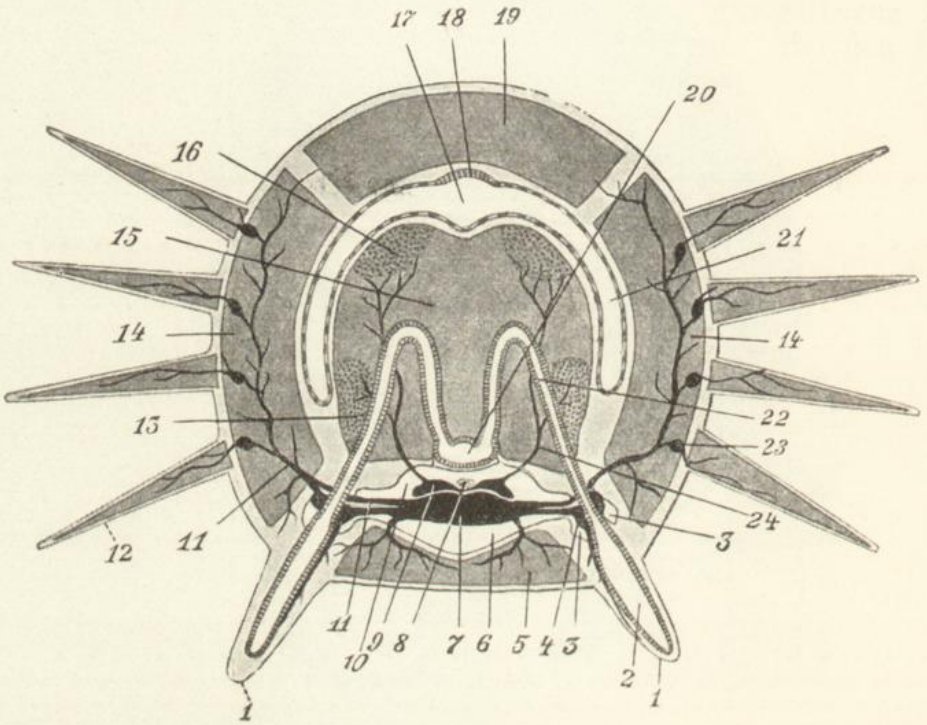


Fig. 372. Schematischer Querschnitt durch den Arm eines Schlangensterns nach LANG. *1* Ambulacraltentakel, *2* sein Wassergefäßkanal, *3* epineuraler Ringkanal an der Basis der Tentakel, *4* Ringganglion an der Basis der Tentakel, *5* Bauchschild, *6* radiärer Epineuralkanal, *7* ectoneuraler Radiärnerv, *8* Fortsetzung des Achsenorgans, *9* hyponeuraler Radiärnerv, *10* Pseudohämalkanal, *11* Seitenast von *9*, *12* Stachel, *13* unterer Zwischenwirbelmuskel, *14* Seitenschild, *15* Wirbel, *16* oberer Zwischenwirbelmuskel, *17* Cölom, *18* Wimperstreifen, *19* Rückenschild, *20* Radialkanal des Wassergefäßsystems, *21* segmentaler Ausläufer des Cöloms, *22* Tentakelkanal des Wassergefäßsytems, *23* Ganglion an der Stachelbasis, *24* hyponeuraler motorischer Nerv.

Ueber das **apicale** oder **aborale** (zuweilen auch **antiambulacrale** genannte) **Nervensystem** sind unsere Kenntnisse noch sehr mangelhaft. Es scheint, wie das hyponeurale, ein Derivat des Cölomepithels, also entodermalen Ursprungs zu sein. Es ist sehr stark ausgebildet bei den Crinoiden, wo es die beiden andern Systeme an Masse bedeutend übertrifft und sich auch durch die Skelettkanäle, in denen es lagert, am leichtesten untersuchen läßt. Um das im Centrodorsale befindliche, aus Cölomschläuchen gebildete „gekammerte Organ“ herum breitet sich

eine becherförmige Ganglienmasse aus, von der zwei Markstränge in jedem Körperabschnitt ausgehen, die bei den verschiedenen Arten in wechselnder Weise sich zu einem interradialen Strang vereinigen (**374** in *r*, c_1, c_2). Sie spalten sich mit den Armen, durchziehen diese radial als dicke Nerven im Innern der Armglieder (**371** bei *8*) und setzen sich bis in die Pinnulae fort. An jeder Spaltungsstelle der Arme findet eine merkwürdige äußerliche Ueberkreuzung von Seitennerven statt und an der Wurzel der interradialen Nerven eine pentagonale Querverbindung; bei *Pentacrinus* kommt dazu noch eine zweite, mehr zentral gelegene. Das becherförmige Zentrum setzt sich fort in die Stielglieder und Cirren, immer als Umhüllung eines axialen Cölomkanals. Die Armnerven versorgen die Muskeln und die Haut, und die ventralen Seitenäste hängen mit dem hyponeuralen System zusammen (**371**, rechts).

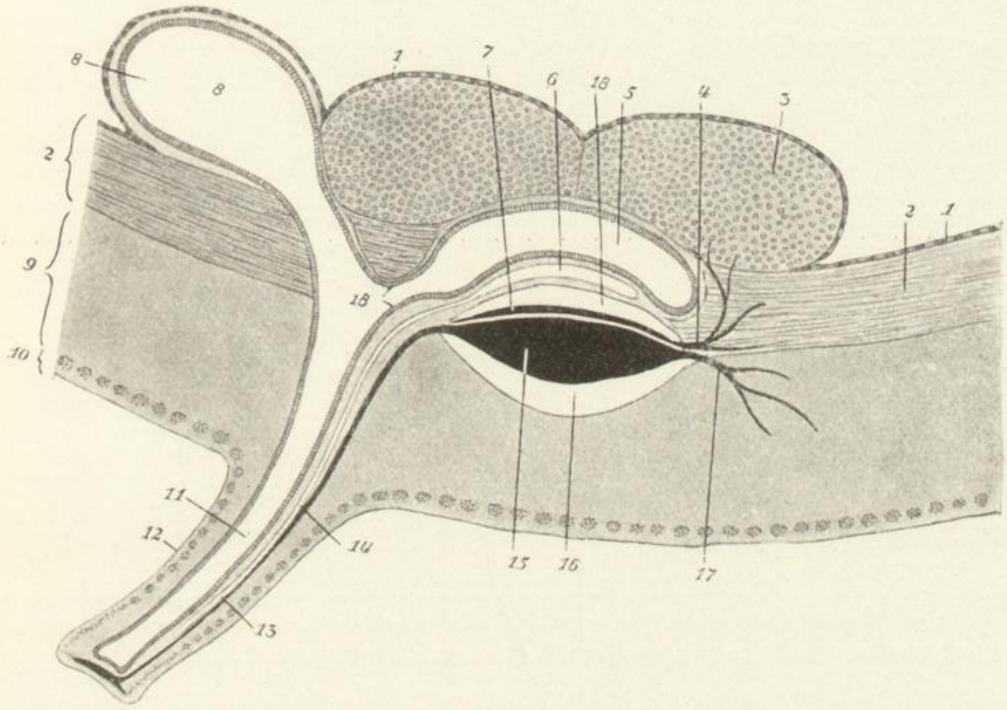


Fig. **373**. Halbschematischer Querschnitt durch die Leibeswand einer Holothurie nach Lang. *1* Peritoneum, *2* Ringmuskeln, *3* Längsmuskeln, *4* motorischer Nerv, *5* Wassergefäßkanal, *6* radiäre Blutlakune (Schizocöl), *7* hyponeuraler Radiärnerv, *8* Ampulle, *9* Cutis, *10* Epidermis, *11* Füßchenkanal, *12* Füßchen, *13* Füßchennerv, *14* Füßchengefäß, *15* ectodermaler Radiärnerv, *16* Epineuralkanal, *17* Hautnerv, *18* Pseudohämal(Cölom-)kanal.

Es bedarf noch weiterer Untersuchungen, wie weit das apicale Nervensystem in den andern Klassen verbreitet ist. Nach innen von dem dorsalen Längsmuskel der Seesterne verläuft ein Nervenstrang (**375**, *33*), welcher zum Peritonealepithel dieselben Beziehungen aufweist, wie die beiden andern Nervensysteme zu den anliegenden Epithelien. Man wird daraus schließen dürfen, daß er entodermalen Ursprungs ist. Diese Nerven vereinigen sich zu einem Knoten in der Mitte der Scheibe, so daß also in der Hauptsache dieselben Verhältnisse wie bei den Crinoiden vorliegen. Die Ophiuren besitzen einen dorsalen Ringnerven, welcher den aboralen Sinus begleitet und wie dieser in den Radien dorsal liegt und in den Interradien eine ventrale Schlinge zwischen den Bursae und Geschlechtsorganen bildet. Da die Sinus (Pseudo-

hämalkanäle) der Echinodermen sehr wahrscheinlich Cölomdivertikel sind, so kann man den dorsalen Ringnerven der Ophiuren zum apicalen System rechnen. Er versorgt vermutlich die Genitalorgane, welche ebenfalls aus dem Cölom hervorgehen. In ganz ähnlicher Weise finden wir einen aboralen Sinus bei den Echiniden, welcher um den After herum in pentagonaler Form nach innen von den Genitalöffnungen verläuft. Er wird an seinem Außenrande begleitet von einem apicalen Nervenringe, welcher an den fünf Ecken Nerven an die Genitalia abgibt.

Aus dem Vorstehenden läßt sich folgender theoretischer Schluß ziehen: Das Nervensystem der Echinodermen besteht aus zwei verschiedenen Abschnitten, einem ectodermalen und einem entodermalen. Der erstere liegt in der Haut und im Schlunde und ist hauptsächlich sensibel, nur im Pharynx motorisch; der letztere entstammt dem Cölomepithel und zerfällt in einen ventralen hyponeuralen Abschnitt, der in

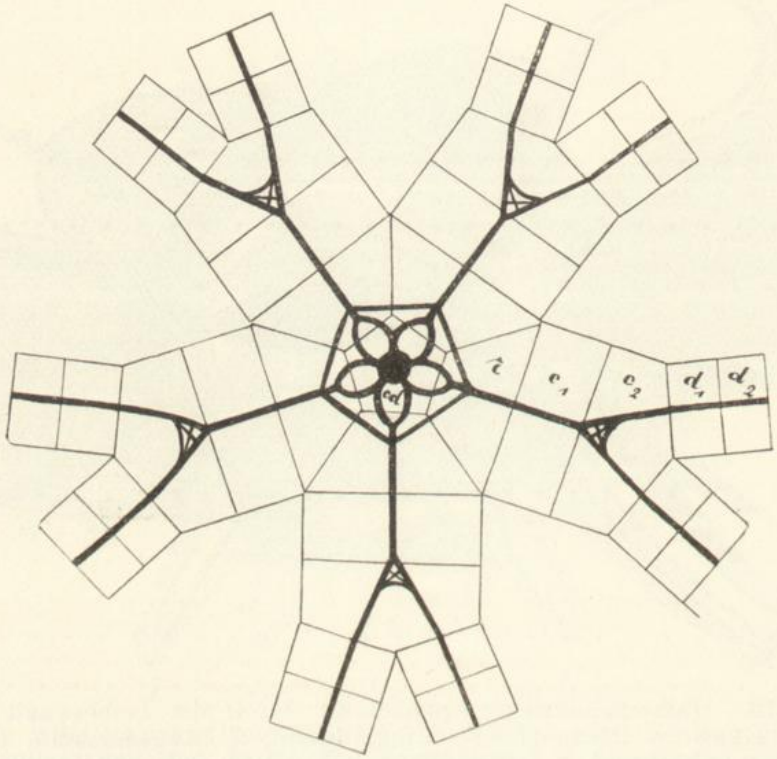


Fig. 374. Schema der Achsenkanäle von *Antedon rosaceus* nach CARPENTER. *cd* Centrodorsale, *r* Radiale, c_1, c_2 Costalia (Brachialia erster Ordnung), d_1, d_2 Distichalia (Armglieder zweiter Ordnung nach der ersten Teilung).

erster Linie die Muskulatur der Haut und des Skeletts versorgt, und in einen dorsalen apicalen für die Geschlechtsorgane. Die Herkunft der Darmnerven ist noch nicht aufgeklärt; ich vermute, daß sie zum hyponeuralen System gehören, da sie bei Holothurien sich deutlich von denen des Schlundes unterscheiden. Es ist aus physiologischen Gründen nicht anzunehmen, daß das ecto- und entodermale System voneinander getrennt, also zwei oder sogar drei unabhängige Nervaturen vorhanden sind, zumal Plexusbildungen bei Echinodermen in weiter Verbreitung vorkommen, aber zurzeit sind die Verbindungen noch nicht nachgewiesen.

Phylogenie der Echinodermen. Das Nervensystem der Echinodermen stimmt in drei fundamentalen Zügen mit demjenigen der Cölen-

teren überein, in der epithelialen Lage, in den Marksträngen und darin, daß nicht nur das Ectoderm, sondern auch das Entoderm sich am Aufbau beteiligt. Dies weist wohl darauf hin, daß beide große Tierstämme irgendwie phyletisch zusammenhängen. Die ausgesprochene radiale Symmetrie, die Urdarmdivertikel (Axocöl, Hydrocöl, Somatocöl) und die Bildung zahlreicher mesodermaler Kalkkörper sprechen dafür, daß wir die Stachelhäuter von sessilen, anthozoenartigen Vorfahren abzuleiten haben und die bilaterale Symmetrie der Larven als Folge ihrer schwimmenden Bewegungsweise ansehen müssen. Die radiale Symmetrie ist also etwas Primäres und

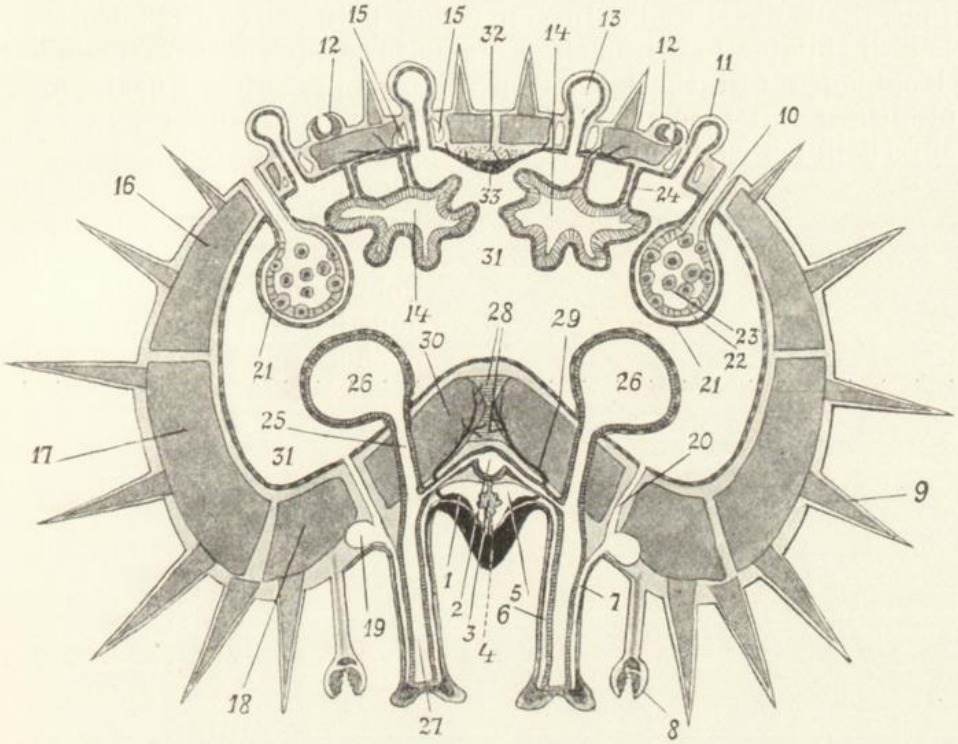


Fig. 375. Schematischer Querschnitt durch den Arm eines Seesterns nach Lang. *1* hyponeuraler Radiärnerv, *2* Radialkanal des Wassergefäßsystems, *3* Axialstrang, *4* ektoneuraler Radiärnerv, *5* Pseudohämalkanal, *6*, *7* dessen Ausläufer in die Füßchen. *8* Pedicellar, *9* Stachel, *10* Geschlechtsöffnung, *11* Kiemenbläschen, *12* sitzende Pedicellarie, *13* Fortsetzung der Leibeshöhle in die Kiemenbläschen, *14* Armdivertikel des Magens, sog. Leber, *15* Ringsinus des Schizocöls um die Kiemenbläschen herum, *16* Supramarginalplatte, *17* Inframarginalplatte, *18* Adambulacralplatte, *19* Marginalkanal des Pseudohämalsystems, *20* sein Verbindungskanal mit der Leibeshöhle, *21* Peritoneum, *22* Genitalsinus des Cöloms, *23* Gonade, *24* Mesenterium der Magendivertikel, *25* Ampullenkanal, *26* Ampulle, *27* Füßchenkanal, *28* Quermuskeln der Ambulacralplatte, *29* motorische Aeste des hyponeuralen Nervensystems, *30* Ambulacralplatte, *31* Cölomhöhle des Arms, *32* dorsaler Längsmuskel, *33* apicales Nervensystem.

Altererbtes und spricht sich daher selbst dann noch bei Seesternen und anderen auf das deutlichste aus, wenn die Tiere nicht mehr festgeheftet sind. Sie wird nur vorübergehend bei den Larven maskiert, die cänogenetisch stark verändert sind, wie schon die außerordentlichen Verschiedenheiten in der Bildung der Enterocölblasen und die Entstehung des Seesternkörpers als einer Art Knospe an der Larve beweisen. Man darf also nicht von einer „radiären Maske“ (Lang) der ausgewachsenen Formen, sondern muß von einer bilateralen Maske der Larven sprechen. Die fünfstrahlige, in fünf kurze Arme (Tentakel) auslaufende Urform

hatte einen interradialen After und Genitalporus. In jedem Radius lagen drei Cölomräume übereinander, die wir uns je drei zusammen aus einer Darmtasche einer Anthozoe hervorgegangen denken durch sukzessive Abschnürung: ein enges ovales Axocöl, ein mittleres Hydrocöl, welches zwei Reihen von Tentakelchen (die späteren Füßchen) abgab, und ein großes, zugleich als Genitalorgan dienendes Somatocöl. Das Epithel des ersteren liefert das hyponeurale, das des letzteren das apicale System. Weitere Ausführungen über die Phylogenie der Echinodermen sollen an dieser Stelle unterbleiben, da es mir nur darauf ankam, die Dreiteiligkeit des Nervensystems verständlich zu machen. Es sei nur noch hinzugefügt, daß die Semon-Bütschlische Pentactaea-Theorie, nach welcher die bilaterale wurmartige Stammform sich mit der rechten Seite des Kopfendes festgeheftet haben und dann unter Rückbildung der rechtsseitigen Enterocölblasen fünfstrahlig ausgewachsen sein soll, sehr unwahrscheinlich ist, denn, wie viele Beispiele beweisen, befestigen sich alle Tiere symmetrisch an der Unterlage, wenn sie sich mit dem vorderen oder hinteren Pole anheften. Weshalb soll nun jene Urform hiervon abgewichen sein?[1])

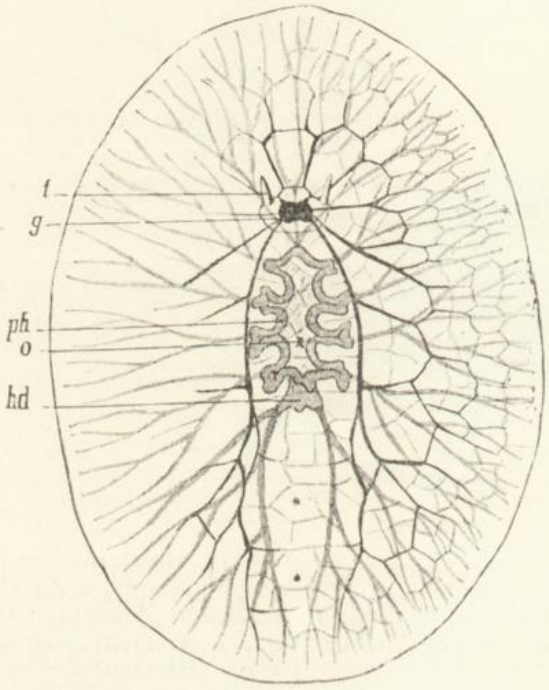


Fig. 376.

Fig. 377.

Fig. 376. Darm (grau) und Nervensystem (schwarz) der Polyclade *Planocera* nach Lang. Links sind Seitenäste des Darms, rechts der Nervenplexus eingezeichnet. *g* Gehirn, *hd* Hinterende des vom Pharynx (*ph*) verdeckten Hauptdarms, *o* Mund, *t* Tentakel.

Fig. 377. Schema des dorsalen Nervensystems der Acöle *Convoluta roscoffensis* nach v. Graff.

d) Plattwürmer.

Die Strudelwürmer (Turbellarien) besitzen zwei Hauptmarkstränge, welche sich im Kopf zu einem Paar Cerebralganglien erweitern. Diese

1) Zusatz während des Drucks. Kürzlich hat J. Boas den Gedanken wieder aufgegriffen, daß die Echinodermen von den Cölenteren abstammen in seiner beachtenswerten Schrift: Zur Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere. I. Kopenhagen, A. Bangs, 1917. Er meint zwar, eine bestimmte Cölenterengruppe als Ausgang ließe sich nicht angeben, außer daß sie polypenartig gewesen sein müsse. Wegen der Darmdivertikel und des Kalkskeletts können aber nur die Anthozoen in Betracht kommen.

Organe liegen meist nach innen vom Hautmuskelschlauch im Parenchym und haben also die primitive Lagerung in der Epidermis schon aufgegeben. Aus den zahlreichen und häufig sehr unregelmäßig angeordneten Querkommissuren (**376** u. f.) und Seitennerven der Längsstämme geht aber hervor, daß sich dieses Nervensystem aus einem diffusen durch Konzentration der Ganglienzellen entwickelt hat. Die am Kopf besonders zahlreichen Sinneszellen bewirkten die Ausbildung der Gehirnknoten, in denen sich hauptsächlich peripher gelagerte Ganglienzellen der verschiedensten Art (multi-, bi- und unipolare) erkennen lassen. Schon bei manchen Turbellarien (**380**), und besonders bei den Saug- und Bandwürmern, wird die Zahl der Längsstämme größer. Bei den Trematoden (**383**) laufen die beiden Hauptstämme ventral und dazu kommen zwei seitliche und zwei dorsale, welche alle vorn in die Gehirnganglien übergehen und durch mehr oder weniger zahlreiche tonnenreifen-ähnliche Querkommissuren in Verbindung stehen. Bei den Bandwürmern (**384**) laufen die vom Gehirn ausgehenden Hauptstämme an den Seitenkanten der Proglottiden entlang und werden je von einem oberen und unteren schwächeren Nerven begleitet. Dazu kommen zwei dorsale und zwei ventrale Mediannerven. — Auch unter den übrigen Würmern kommt eine plexusartige Anordnung der Ganglienzellen nicht selten vor. Bei den Enteropneusten z. B. liegen sie überall zwischen den basalen Enden der Epidermiszellen und verdichten sich in der Mitte der Rücken- und Bauchseite zu einem Längsstrang.

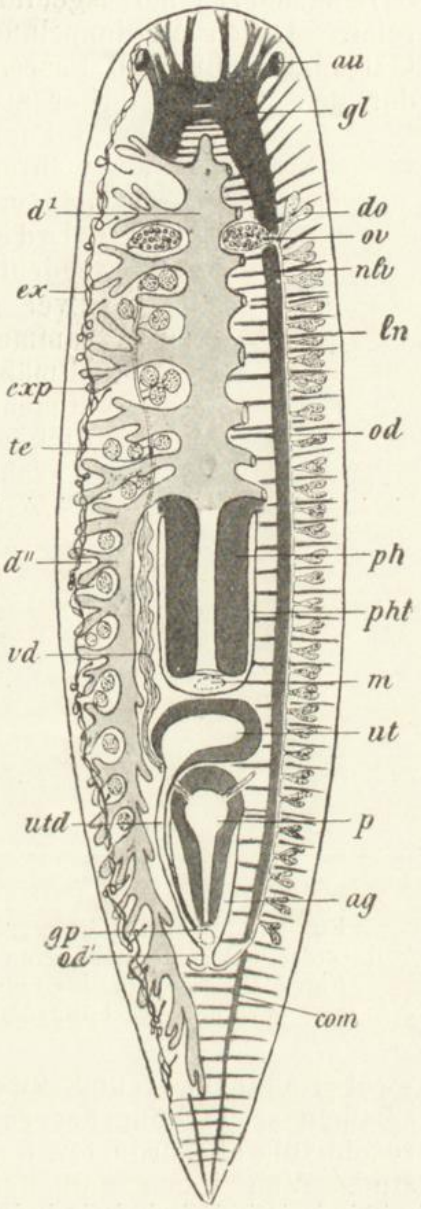


Fig. 378. Schem aeiner Süßwassertriclade nach BÖHMIG. *au* Auge, *gl* Gehirnganglion, *ln* Seitennerv, *nlv* ventraler Längsnerv, *p* Penis, *ph* Pharynx. Uebrige Bezeichnungen siehe 122.

Diesen allgemeinen Bemerkungen seien noch folgende Ausführungen hinzugefügt. Unter den **Turbellarien** sind die Polycladen (**376**) und die merkwürdigen nicht mit einem scharf abgesetzten Darm versehenen Acoela (**377**) sicherlich die primitivsten; daher finden wir bei ihnen den ventralen Nervenplexus mit unregelmäßigen Maschen am deutlichsten ausgeprägt. Ein solcher Plexus der Turbellarien steht aber schon auf einer höheren Stufe als bei den Cölenteren, denn er wird nicht nur von einzelnen Neuriten, sondern häufig von Bündeln derselben gebildet. Bei den Polycladen ist das Gehirn meist klein und liegt ziemlich weit hinter dem vorderen Körperende dicht vor dem Munde, was als ein ursprüngliches Moment anzusehen ist, da es beweist, daß die Turbellarien sich von cölenterenartigen Urformen ableiten, deren zentrale Mundöffnung besonders vielen

Tastreizen ausgesetzt war (vgl. die *Ctenoplana*-Theorie S. 134). Zwei mediane ventrale Stränge heben sich besonders ab. Sie und der ganze Plexus sind von Ganglienzellen durchsetzt. Bei den Acoela (**377**) liegt das kleine zweilappige Gehirn weit vorn. Zuweilen lassen sich an ihm noch 2 Paar ventrale Lappen, also eine Zusammensetzung jederseits aus 3 Ganglien unterscheiden. Es haben sich auf jeder Seite 3 Längsnerven herausgebildet, ein dorsaler, ein ventraler und ein lateraler. Durch Verdoppelung derselben steigt die Zahl in manchen Gattungen auf 4—6 Paare. Bei den schwimmenden Formen sind die dorsalen Nerven stärker als die ventralen (*Convoluta roscoffensis*, **377**, 3 Paar dorsale und 2 Paar schwächere ventrale), während umgekehrt bei den kriechenden Arten das ventrale Paar sich verdickt. Bei den Tricladen (**378—381**) hat die Konzentration schon bedeutende Fortschritte gemacht. Es haben sich zwei große, ventrale, aus vielen Ganglien zusammengesetzte Längsstämme entwickelt, die ganz allmählich in das aus zwei flachen Lappen bestehende Gehirn übergehen. Dieses besitzt eine dicke vordere Querkommissur und häufig eine Anzahl dünner dahinter, so z. B. die Gattung *Planaria* 3—8 je nach den Arten. Dazu kommen

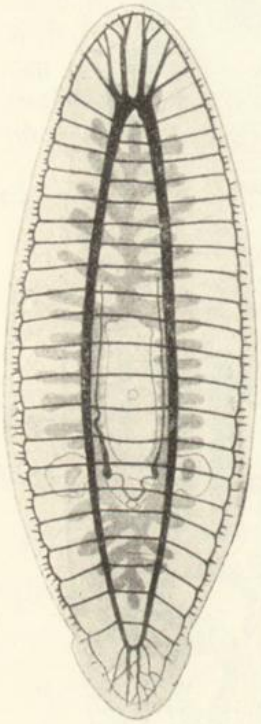


Fig. 379.

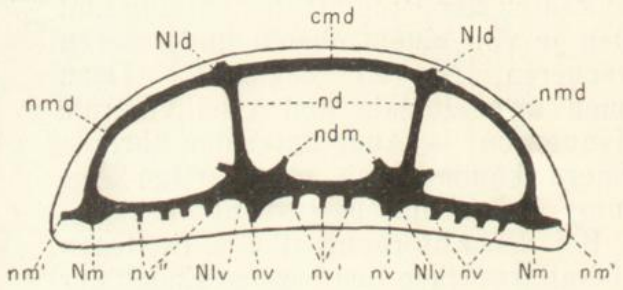


Fig. 380.

Fig. **379**. Ventrales Nervensystem der Triclade *Syncoelidium pellucidum* nach Wilhelmi. Der Darm ist grau gehalten.

Fig. **380**. Schema des Querschnitts einer Meerestriclade nach Böhmig. *Nld*, *Nlv* dorsaler, ventraler Längsnerv, *Nm* Randnerv.

zwei Randnerven und zwei dorsale Längsnerven. Es sind also zusammen sechs Längsnerven vorhanden, welche durch eine große Zahl regelmäßig angeordneter, tonnenreifenähnlicher Kommissuren verbunden sind. Von ihnen und den Längsnerven strahlen feine Aeste aus, welche dicht unter der Epidermis einen zarten Plexus bilden, so daß also die ursprünglichen Verhältnisse des diffusen Nervensystems auch hier wiederkehren. Will man, wie es gewöhnlich geschieht, die Anhäufungen von Ganglienzellen als Zentralorgane ansehen, so ist bei den Polycladen und Acölen nur das Gehirn als ein solches anzusehen, während bei den Tricladen auch die dicken ventralen Hauptstämme zu ihm gehören. Die Ganglien liegen dort, wo die Kommissuren entspringen, so daß man von einem Strickleiternervensystem sprechen kann. Die Landplanarien (**381**) müssen wohl als ein früh abgezweigter Seitenstamm angesehen werden, denn sie sind insofern einfacher als die Wasserformen, als ihnen die Rand- und Dorsalnerven

fehlen. Dafür aber sind die ventralen Stämme außerordentlich verdickt, und es haben sich mehrere schwächere Parallelstämme nach außen von ihnen gebildet, die durch sehr zahlreiche Kommissuren verbunden sind, da die Kriechsohle auf dem Lande viel mehr Arbeit zu leisten hat als im Wasser. Von einem eigentlichen Gehirn kann man hier kaum reden, aber die Kommissuren sind ganz vorn dicht zusammengedrängt, so daß eine namentlich bei Bipaliiden außerordentlich breite, zellenreiche Platte entsteht. Bei den Rhabdocölen (**382**) finden wir eine noch höhere Stufe, indem die Kommissuren meist bis auf eine hinter dem Schlunde verschwunden sind. Das Zentralorgan besteht aus einem Paar Gehirnknoten und zwei Marksträngen, von denen zahlreiche Nerven auslaufen. Im Pharynx liegt ein Ringnerv, der mit den Marksträngen oder mit dem Gehirn jederseits verbunden ist. Die Entstehung aus einem diffusen Nervensystem läßt sich noch

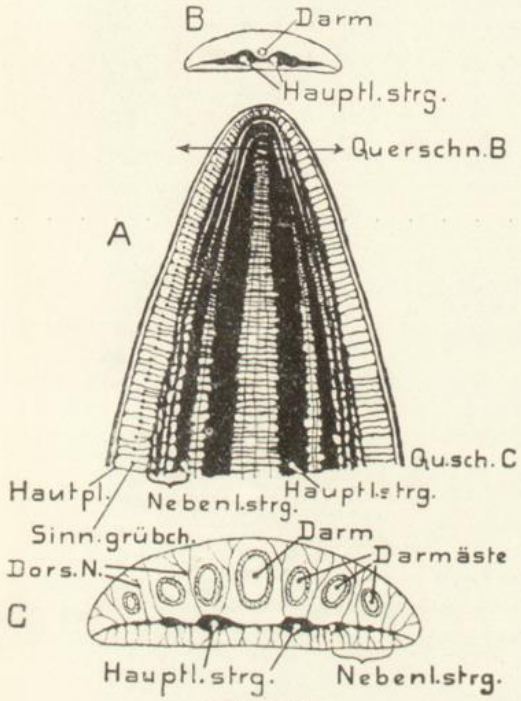


Fig. 381.

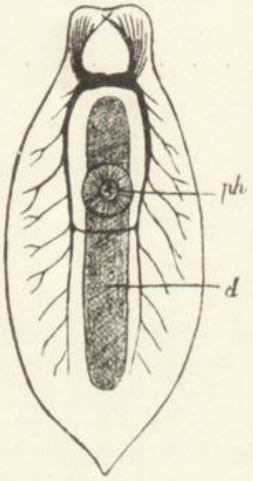


Fig. 382.

Fig. **381**. Schema des Nervensystems der Landtriclade *Geoplana pulla* nach v. Graff. A Flächenansicht des Vorderendes mit dem ventralen Nervensystem. B Querschnitt des vordersten Körperendes. C Querschnitt am Hinterende von A. Aus Bütschli.

Fig. **382**. Darm und Nervensystem der Rhabdocöle *Mesostoma* nach Lang. *ph* Pharynx, *d* Darm. Die Querkommissur hinter dem Pharynx läßt sich nach vorn neben den Längsnerven bis zum Gehirn verfolgen, so daß also dieser vordere Teil der Längsnerven aus zwei Strängen besteht.

daran erkennen, daß die Ganglienzellen im Gehirn lockere Gruppen bilden, und daß Muskeln, Drüsen und Parenchymstränge das Gehirn durchsetzen. Bei *Prorhynchus* ist jeder Längsnerv doppelt und diejenigen eines Paares sind durch viele Kommissuren verbunden, was noch an den ursprünglichen Zustand erinnert.

Das Nervensystem der **Trematoden** (**383**) schließt sich eng an das der Turbellarien an, namentlich an das der Tricladen, weil meist drei hintere Hauptlängsstämme vorhanden sind, ein dicker ventraler, ein lateraler und ein dorsaler. Dazu noch ein vierter

kleinerer zum Pharynx, der sich mit dem der Gegenseite zu einem Schlundring verbinden kann, dem bei *Distomum hepaticum* ein Ganglion eingelagert ist. Diese Längsstämme sind durch Kommissuren verbunden, deren Zahl im Laufe der phyletischen Entwicklung, wie auch bei Strudelwürmern, sich verringert und daher als ein Maßstab der Differenzierung gelten kann. Da der Mund ganz nach vorn gerückt ist, liegen die zwei Gehirnganglien ebenfalls weit vorn und ihre fasrige, oft recht lange Kommissur liegt dem Vorderrande des Pharynx auf. Sie entsenden nach vorn jederseits meist drei stärkere Nerven an die Kopfregion und den vorderen Saugnapf, zuweilen noch einige weitere. Bei den vielfach ectoparasitischen *Monogenea* können besondere Augennerven vorhanden sein. Bei *Temnocephala* finden wir fünf stärkere vordere Nerven, da der Kopf in fünf Tentakeln ausläuft. Die drei

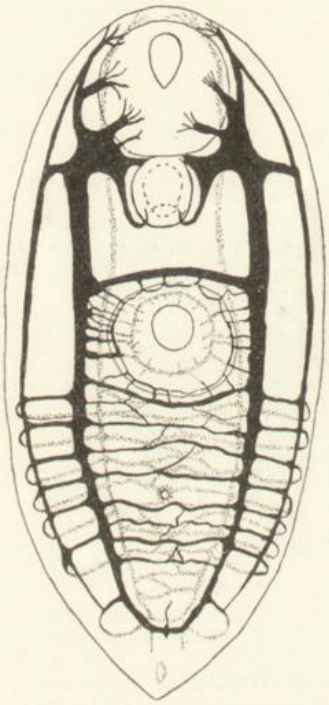


Fig. 383.

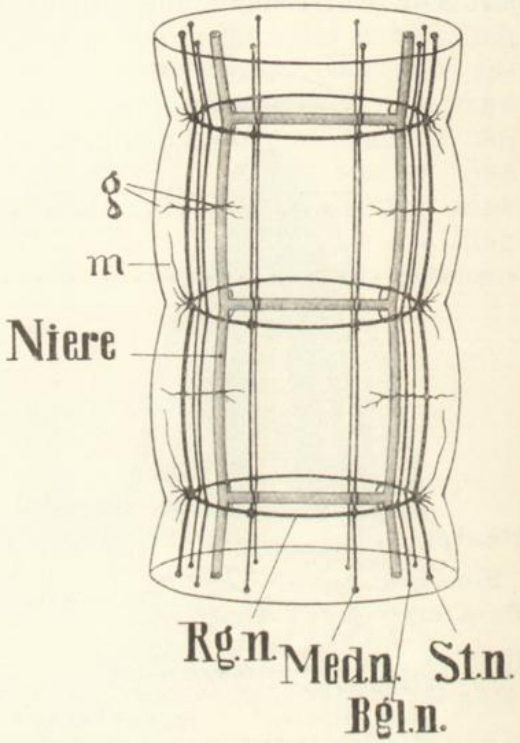


Fig. 384.

Fig. 383. Ventralansicht des Nervensystems eines jungen *Harmostomum leptosomum* nach BETTENDORF. Der dorsale Längsnerv und seine Querkommissuren schimmern grau hindurch. Hinter dem Mundsaugnapf liegt der Pharynx und verdeckt die Querkommissur der beiden Gehirnganglien. In der Mitte liegt der Bauchsaugnapf, weiter nach hinten der Genitalporus und am Hinterende der Exkretionsporus.

Fig. 384. Nervensystem von *Taenia expansa* nach TOWER. *Bgl.n* Begleitnerv, welcher aber von TOWER nicht angegeben wird, *Med.n* Mediannerv, *Rg.n* Ringnerv, *St.n* Seitennerv, *g* innerer und äußerer Genitalnerv, *m* Marginalnerv. Die Niere ist grau gehalten.

hinteren Paare von Längsnerven sind bei *T. rouxii* durch viele Kommissuren verbunden, zeigen also in dieser Hinsicht ein primitives Verhalten. Ihre Nervenzellen sind aber auf die Wurzeln der Stämme beschränkt. Die Ganglienzellen des Gehirns der Trematoden liegen locker am Außenrand und sind nicht scharf abgesondert vom Parenchym. Die nach hinten von den Gehirnknoten ausstrahlenden sechs Längsnerven sind bei dem an den Kiemen des Mondfisches lebenden *Tristomum molae* noch durch 13—15 in regelmäßigen Abständen folgende

Kommissuren verbunden. Die von den Lateralnerven nach außen ziehenden Zweige lösen sich in ein unregelmäßiges Netzwerk auf, so daß ein Bild ähnlich wie **376** entsteht. Das ursprünglich diffuse Nervensystem kommt bei den Trematoden noch darin zum Ausdruck, daß überall unter der Hautmuskulatur ein Plexus von Ganglienzellen vorhanden ist. Bei langgestreckten nicht sehr breiten Saugwürmern kommen häufig jederseits nur zwei Längsstämme vor, ein dicker ventraler und ein schwächerer dorsaler oder dorsolateraler; so bei *Temnocephala chilensis;* ferner bei *Sphyranura* unter den Monogenea, bei *Bothriogaster*, *Distomum appendiculatum* und *palliatum* unter den Digenea. Bei *Bilharzia* vereinigen sich diese beiden Nerven sogar bald zu einem Lateralnerven. Der ventrale Längsnerv strahlt bei *Temnocephala* allein in die am hinteren Körperende befindliche Haftscheibe aus, während bei den Monogenea dieser und der Seitennerv sich vereinigen und dann in diese Region übertreten. Bei den Digenea (**383**) wird der hintere Saugnapf durch mehrere Seitenäste des Ventralnerven versorgt. Auf die Abnahme der Querkommissuren im Laufe der Phylogenie ist schon hingewiesen worden. Sie hat nichts zu tun mit

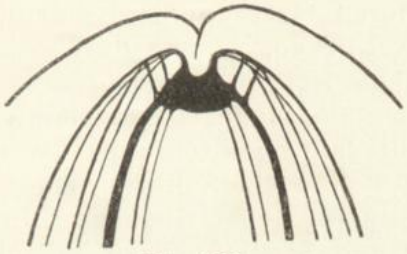


Fig. 385.

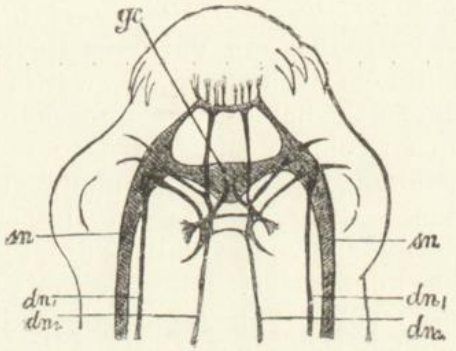


Fig. 386.

Fig. **385**. Nervensystem von *Ligula* nach NIEMIEC.
Fig. **386**. Nervensystem im Scolex von *Taenia serrata* nach NIEMIEC. *gc* Gehirnkommissur, *sn* Seitennerv, dn_1 Begleitnerv, dn_2 Mediannerv.

dem Parasitismus, sondern ist ein Zeichen der zunehmenden Konzentration und der besseren Ausbildung der Leitungsbahnen. Bei *Distomum tereticolle* sind über 40, bei *D. sanguineum* 7 reifenförmige Querkommissuren in ziemlich regelmäßigen Abständen vorhanden; bei *Harmostomum* (**383**) und *Bilharzia* verteilen sie sich hauptsächlich auf die hintere Körperhälfte. Bei *Sphyranura* sind jederseits noch zwei zwischen den ventralen und lateralen Stämmen vorhanden. Es ist leicht möglich, daß solche Kommissuren viel weiter verbreitet sind, aber vielfach übersehen wurden. Sie spannen sich bei manchen Arten auch zwischen den vorderen Gehirnnerven aus, so besonders ausgeprägt zwischen den Wurzeln der Fühler von *Temnocephala*. Die großen Längsstämme der Trematoden können nicht mehr zu den Zentren gerechnet werden, wie diejenigen der Tricladen und Rhabdocölen, denn sie sind fast rein faserig und enthalten nur spärliche Ganglienzellen. Eine Ausnahme machen die noch mit vielen Ganglienzellen besetzten Längsnerven von *Tristomum molae*.

Es ist interessant, daß sich während der Ontogenie und des Generationswechsels der Bau des Nervensystems allmählich kompliziert. Die Flimmerlarven (Miracidien) besitzen ein zweilappiges Gehirn,

welches jederseits nach hinten in einen Nerven ausläuft. Die Angabe, daß es bei den Sporocysten fehlt (Faust), ist daher unwahrscheinlich. Für die Redien von *Cercaria trisolenata* wird ein gangliöser Ring um den Pharynx angegeben, von dem nach vorn und nach hinten je ein dorsales und ein ventrales Nervenpaar ausstrahlt. Bei den Cercarien zeigt das Nervensystem schon im wesentlichen den Bau der ausgewachsenen Formen.

Da *Ligula* (**385**) unter den **Cestoden** eine primitive Form darstellt, bei der die Metamerie sich noch nicht oder kaum äußerlich, sondern nur innerlich ausprägt, kann ihr Nervensystem als ursprünglich gelten. Ein eigentlicher Scolex ist nicht vorhanden, und daher laufen nur schwache Nerven nach vorn, ohne einen vorderen Ring zu bilden. Die beiden Ganglienknoten sind vollständig verschmolzen, so daß die Ganglienzellen eine zentrale Masse bilden. Auch bei den übrigen Bandwürmern finden sich die meisten Zellen in der Mitte der Kommissur. Nach hinten zieht jederseits ein Hauptnerv, welcher von 5—6 Nebennerven begleitet wird, welche aber nur das vorderste Körperdrittel durchziehen. Dazu kommen jederseits vorn zwei kurze Kommissuren. Aehnlich ist das Gehirn gebaut bei *Schistocephalus, Bothriocephalus punctatus, Phyllobothrium* und *Acanthobothrium*, d. h. es fehlen ein vorderer Rostralring und ein polygonaler Ring nach außen vom Gehirn. Ein zweiter Gehirntypus (**386**) mit diesen Ringen findet sich bei *Taenia* und manchen anderen Gattungen. Es dringen in den Scolex vom Gehirn vier oder acht Nerven, welche durch einen Rostralring zusammenhängen, von dem aus Nerven zur Körperspitze ziehen. Dazu kommt häufig eine polygonale ringartige Kommissur nach außen vom Gehirn, die sehr verschieden gestaltet und zuweilen recht kompliziert ist. Sie hat sich aus den kleinen unregelmäßigen Kommissuren von *Ligula* (**385**) herausgebildet. Ueber die nach hinten ziehenden Seitennerven mit den Begleit- und Mediannerven ist oben schon das Wichtigste gesagt worden. Die Begleit- und Mediannerven fehlen bei manchen Arten. Der Seitennerv gibt in der Mitte jedes Gliedes nach innen und nach außen einen Genitalnerven ab und von jedem Knoten einen Randnerven. Die Seitennerven enthalten viele bi- und multipolare Ganglienzellen, gehören also zu den Zentren. Bei *Taenia* sind sie am Hinterende jeder Proglottide durch einen Ringnerven verbunden (**384**), während *Anoplocephala magna* in jedem Gliede drei Ringnerven aufweist. Die Seitenstränge geben viele kleine Nerven zu den Muskeln und zu einem subepithelialen Plexus (**140** bei *8*) mit Ganglienzellen, deren Ausläufer reich verästelt zwischen den Subcuticularzellen ausstrahlen oder unter der Cuticula mit einem Bläschen enden. Bei *Taenia polymorpha* spannen sich in jedem Glied zwischen den drei seitlichen Nerven sechs Kommissuren aus. Das Nervensystem der Bandwürmer liegt nicht frei im Parenchym, sondern grenzt sich gegen dieses durch besondere Hüllzellen ab, die leicht für Ganglienzellen gehalten werden können. Die Seitennerven wird man als homolog den Seitennerven der Trematoden und Turbellarien ansehen dürfen.

Das Nervensystem der **Nemertinen** schließen wir hier an, weil seine Längsstämme typische Markstränge sind, indem die zentralen Fasern von einem dicken Mantel von Ganglienzellen umhüllt werden. Auch die Schlundnerven, Rüsselnerven, und die medianen Rückennerven führen viele Nervenzellen. Dieses Nervensystem ist besonders inter-

essant, weil es sehr schön die allmähliche Verlagerung in die Tiefe erkennen läßt und in den Neurochord- oder Riesenzellen eine Eigentümlichkeit besitzt, die uns bei Anneliden, Krebsen und beim *Amphioxus* noch weiter beschäftigen wird. Das Gehirn liegt etwas vor der Mundöffnung (**387**), nur bei den Metanemertinen ist diese nach vorn gerückt und das Gehirn liegt hinter ihr. Als Hauptzentren sind stets vorhanden ein dorsales und ein ventrales Paar von Gehirnganglien und zwei von dem letzteren ausgehende und nicht scharf von ihnen abgesetzte Längstämme, welche an den Körperseiten entlang laufen und meist über dem After zusammenhängen. Die Gehirnganglien jeder Seite liegen eng zusammen und sind durch zwei Kommissuren mit denen der andern Seite verbunden, von denen die dorsale meist viel zarter ist als die ventrale (**388**). Durch den so gebildeten Ring tritt der Rüssel hindurch, dessen Nerven der ventralen Kommissur und bei den Metanemertinen den Dorsalganglien entstammen. Bei den primitiven Protonemertinen (**387**) pflegt das ventrale Ganglion größer zu sein als das dorsale; bei den Mesonemertinen sind beide ungefähr gleich groß und bei den am höchsten stehenden Meta- und Heteronemertinen übertreffen die oberen Knoten die unteren oft beträchtlich (bei *Drepanophorus ecrinus* sogar um das 6-fache). Diese Zunahme der oberen Ganglien hängt mit der Ausbildung der Cerebralorgane zusammen, welche von ihnen versorgt werden. Bei den pelagischen Schnurwürmern, welche den Drepanophoriden systematisch nahe stehen, verschwinden die Cerebralorgane und die dorsalen Ganglien sind kleiner oder kaum größer als die ventralen. Diese Sinnesorgane sind meist durch kurze Nerven mit den Dorsalganglien verbunden, hinter denen sie liegen; bei den Heteronemertinen sind sie aber dicht an sie herangerückt und erscheinen als ein besonderer Lappen derselben. Das Gehirn und die Seitenstränge liegen bei den Protonemertinen noch an der

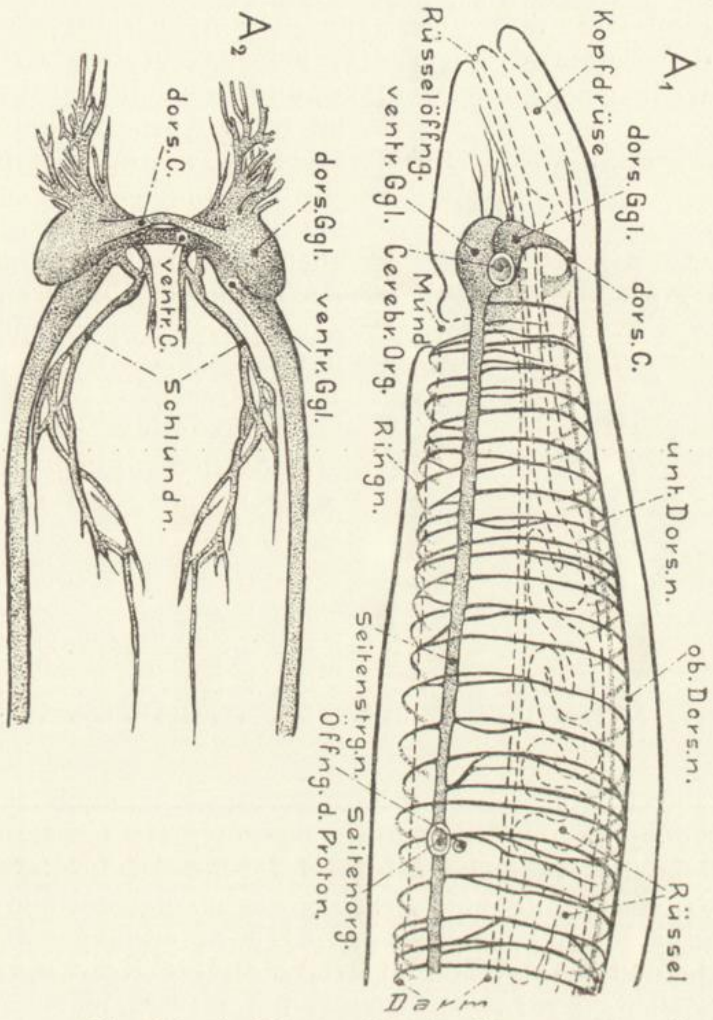


Fig. **387**. A_1 Seitenansicht des Nervensystems der Nemertine *Carinella annulata* nach BÜRGER; A_2 Gehirn derselben von oben aus BÜTSCHLI.

Basis der Epidermis (**389** A *I*), bei einigen von ihnen (*Carinella*) sind sie aber schon in die Ringmuskelschicht (*II*) gerückt. Bei den Mesonemertinen finden wir sie noch weiter innen im Bereich der Längsmuskeln (*III*), endlich bei den Metanemertinen im Parenchym (*IV*). Die Heteronemertinen nehmen insofern eine Ausnahmestellung ein, als sich unter der Epidermis eine äußere zarte Ringmuskel- und eine dicke Längsmuskelschicht entwickelt hat, wodurch die Seitenstränge zwischen die letztere und die innere Ringmuskellage gedrängt sind (**389** B). Wie der Name besagt, verlaufen diese Stämme meist an den Seiten des Körpers, bei den breiten Arten rücken sie aber auch wohl gegen die Mediane und erscheinen in ventraler Lage, weil die lateralen Körperregionen sich verbreitert haben. Die Seitenstränge sind im allgemeinen die Fortsetzungen der ventralen Gehirnganglien; bei den pelagischen Formen setzen sich aber auch die dorsalen Ganglien in sie fort, und mit Ausnahme des hinteren Körperendes lassen sich dann zwei Faserbündel in jedem Seitenstrang unterscheiden, wobei aber das dorsale immer viel schwächer ist als das ventrale. In den Gehirnganglien und in den Seitenstämmen bilden die unipolaren Ganglienzellen einen Mantel um die zentralen, stark vom Binde-

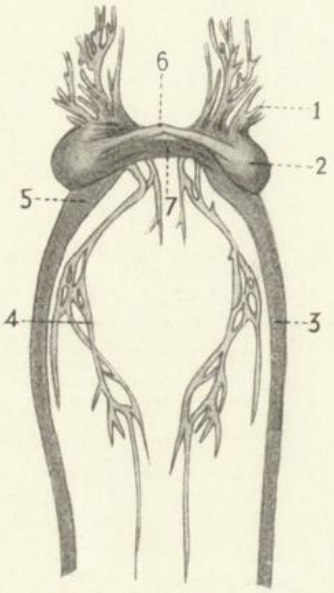


Fig. 388. Nervensystem der Nemertine *Carinella annulata* in der Ansicht von oben nach BÜRGER. Die dorsalen und die Ringnerven sind fortgelassen. *1* Kopfnerven, *2* dorsales Gehirnganglion, *3* Seitenstamm, *4* Schlundnerven, *5* Ventrales Gehirnganglion, *6* dorsale, *7* ventrale Gehirnkommissur.

gewebe durchsetzten Fasern. Man kann meist drei verschiedene Sorten von Ganglienzellen unterscheiden, die bestimmte Herde bilden. Dazu kommt bei vielen Gattungen der Hetero- und Metanemertinen eine riesige Ganglienzelle von 40:20 μ am medialen Rande der ventralen Ganglien, eine sog. Neurochordzelle, deren langer dicker Neurit (Neurochord) in den Länsstamm übertritt. Bei *Cerebratulus* finden sich drei solche Zellen, bei *Uniporus* zwei bis vier in jedem Ventralganglion. In den Seitennerven folgen sich einzelne solcher Zellen in regelmäßigen Abständen, so daß ein besonderes Bündel von Neurochorden entsteht, welches bis zur Analkommissur zu verfolgen ist. *Drepanophorus* hat keine solche Zellen in den Seitenstämmen, und diejenige im Ventralganglion sendet den Neurochord durch die Ventralkommissur nach der andern Seite, so daß also eine Kreuzung eintritt. Ueber die Bedeutung dieser Zellen sind wir noch ganz im unklaren. Es ist auffallend, daß sie sich gar nicht oder nur sehr wenig verästeln, was dafür spricht, daß sie nicht nur zur Leitung, sondern auch zur Stütze dienen (vgl. S. 414). Eine weitere Eigentümlichkeit des Zentralnervensystems ist das sog. innere Neurilemm, eine dünne bindegewebige Membran zwischen den Ganglienzellen und der Fasermasse. Nach außen werden Gehirn und Seitenstämme von dem dicken äußeren Neurilemm umhüllt. Das periphere Nervensystem besteht, abgesehen von den Nerven des Kopfes, aus einem oberen dorsalen Mediannerven (**387**), welcher bei manchen

Arten von der dorsalen Gehirnkommissur entspringt, bei andern indirekt mit ihr zusammenhängt. Von ihm zweigt sich ein zarter unterer Dorsalnerv ab. Zwischen den oberen Rückennerven und den Seitenstämmen breitet sich eine aus vielen Nervenzellen und Fasern gebildete Plexusschicht aus, zu der bei Heteronemertinen noch eine zweite weiter nach innen kommt (**389** B). In jener Schicht verlaufen die Hauptzüge parallel und in ziemlich regelmäßigen Abständen und verbinden beide Stämme auch durch ventrale Querkommissuren. Bei manchen Metanemertinen sind die letzteren so dick, daß eine Art Strickleiter entsteht. Bei pelagischen Schnurwürmern kommt neben dem dorsalen Mediannerven noch ein laterodorsaler Nerv vor. Die Plexus- oder Nervenschicht ist immer in der vorderen Körperregion am stärksten ausgebildet und kann weiter nach hinten unregelmäßig werden oder fehlen. Sie nimmt dieselbe Lage zu den Muskeln ein wie die Seitenstämme, die daher aus ihr hervorgegangen sind. Ein anderer Plexus breitet sich zwischen den Rüsselnerven aus, in dem „gepaarte" unipolare Ganglienzellen vorkommen, die sich mit ihrem fortsatzfreien Ende aneinander legen. Von dem unteren Gehirnganglion geht ein starker Schlundnerv (**388** bei *4*) zum Darm.

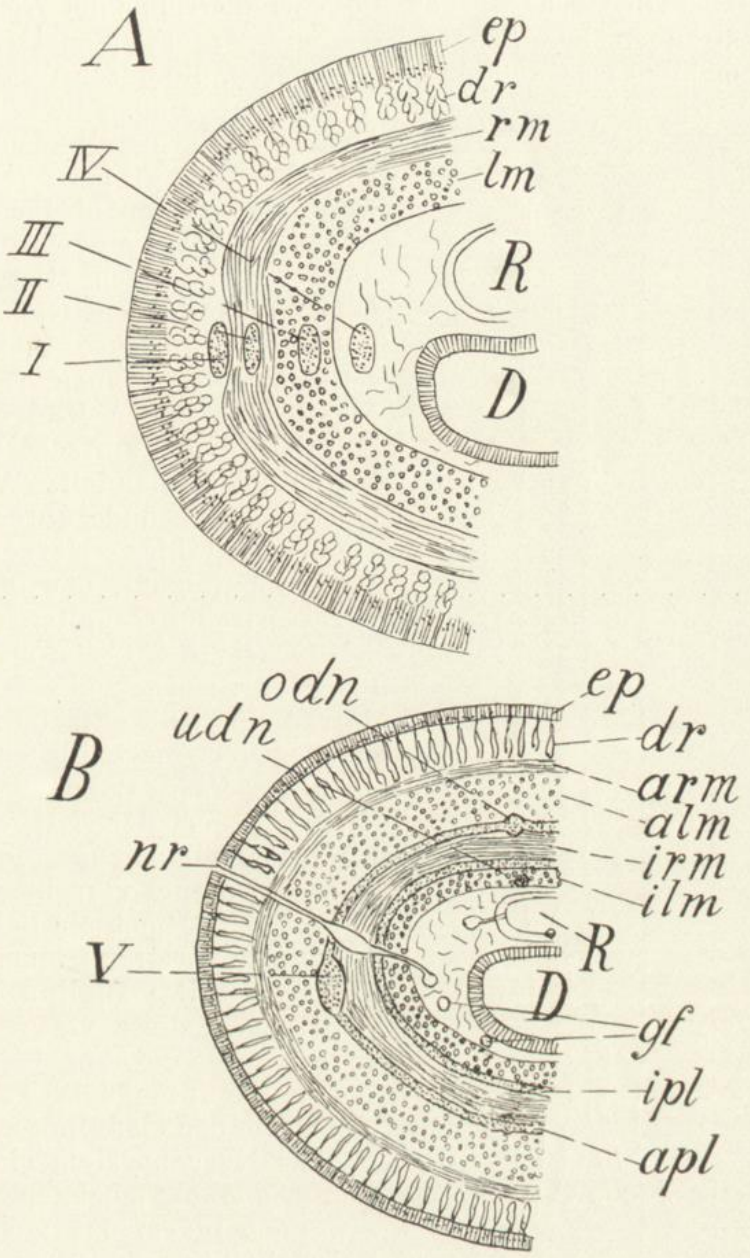


Fig. **389**. Schemata der verschiedenen Lage der Längsstämme des Nervensystems bei Nemertinen nach BÜRGER. A *I* und *II* Protonemertinen: *I Carinina*, *II Carinella*, *III* Meso-, *IV* Metanemertinen. B *V* Heteronemertine mit 3—4-schichtigem Hautmuskelschlauch (*Cerebratulus*). *ep* Epidermis, *dr* Drüsen der Cutis, *D* Darm, *R* Rhynchocölom, *lm*, *rm* Längs-, Ringmuskeln, *alm*, *ilm* äußere, innere Längsmuskeln, *arm*, *irm* äußere innere Ringsmuskeln, *gf* Blutgefäß, *odn*, *udn* oberer, unterer Dorsalnerv, *apl*, *ipl* äußerer, innerer Nervenplexus, *nr* Niere.

II. Nervensysteme mit überwiegend gangliösen Zentren.

Die Grenze gegen die vorige Gruppe der Nervensysteme mit Marksträngen ist nicht scharf, wie zu erwarten ist, wenn diese sich allmählich zu Ganglien konzentrieren, die durch rein faserige Kommissuren verbunden sind. So finden wir unter den Nemathelminthen die Gordiiden (**390**) noch im Besitz eines großen ventralen Markstranges, während bei den übrigen Familien hieraus ein reiner Bauchnerv geworden ist. Ebenso zeigen die Chitonen noch Markstränge, während alle übrigen Mollusken Ganglien haben. Daneben können sich diffuse Plexusgebiete in den verschiedensten Organen, namentlich in der Haut, erhalten. Bei den **Rädertieren** sind die Verhältnisse noch einfach, weil es sich um sehr kleine Tiere handelt. Von dem großen über dem Schlund und unter der Haut liegenden Gehirn strahlen Nerven nach vorn in den Räderapparat aus, häufig unter Bildung kleiner akzessorischer Ganglien (bei *Asplanchna* jederseits zwei; bei *Callidina* ein unpaares Rüsselganglion); ferner ein Nerv nach hinten und dorsad zum Rückentaster; weiter ein meist sehr starker Nerv nach hinten zu dem Seitentaster; dazu ein Paar Bauchnerven, welche bei *Hydatina* neben der Exkretionsblase ein kleines Ganglion bilden und im Fuß zu einem unpaaren Zentrum verschmelzen. Für *Apsilus* und *Callidina* ist noch ein Seitennerv nachgewiesen. *Hydatina* besitzt einen Schlundkopfnerven jederseits mit Ganglion und Plexus in diesem Organ. Alle diese Nerven enthalten von Strecke zu Strecke eine eingelagerte Ganglienzelle und schwellen unter den Tastapparaten meist zu einem kleinen Ganglion an. Besonders primitiv ist das Nervensystem einer in der Leibeshöhle von *Synapta* lebenden Callidinide, *Discopus synaptae,* indem das Gehirn nur Nerven nach vorn abgibt; es wird aber umgeben von einem Plexus von Nervenzellen, welche mit einem subösophagealen Ganglion zusammenhängen, und von dem ein Rücken-, Bauch- und Seitennerv ausstrahlen, die sich verbinden mit einem durch den ganzen Körper links und rechts sich ausspannenden Plexus großer Ganglienzellen. Diese Verhältnisse erinnern ganz an die Hydroidpolypen. Man wird daraus entnehmen dürfen, daß die Stammform der Würmer bzw. deren Larve einen solchen Plexus besaß, der sich im Kopf zu einem Gehirn mit davon ausstrahlenden Marksträngen oder bei kleinen Formen mit wenigen Zellen sofort zu Längsnerven ver-

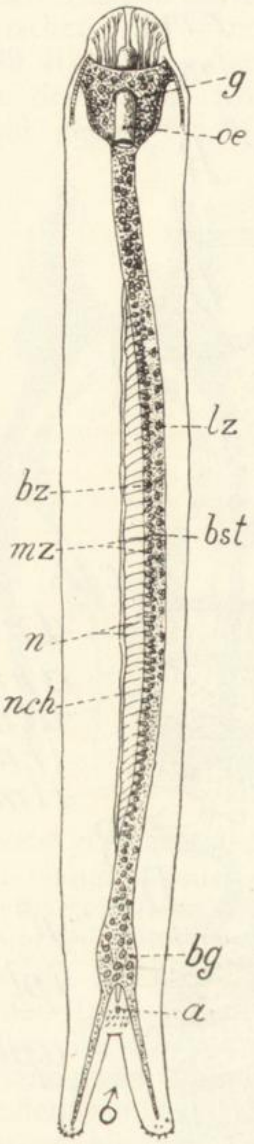


Fig. **390**. Nervensystem von *Gordius* von oben gesehen, nach BRANDES. Der Bauchstrang (*bst*) ist etwas zur Seite geklappt, so daß man die ventralen Neuriten (*n*) sieht. *a* After, *bg* Bauchmark-(Anal)ganglion, *bz* Basalzellen, *g* Gehirn, *lz* laterale Zellen, *mz* ventrale Medianzellen, *nch* Nervenfaserstrang, *oe* Oesophagus.

dichtete. Das ist derselbe Schluß, zu dem uns schon die Betrachtung der Plattwürmer geführt hat.

Nemathelminthes. Wir beginnen mit den *Nematomorpha* (*Gordius, Paragordius, Nectonema*), obwohl Rauther wohl recht hat mit der Annahme, daß sie zu den Nematoden nur entfernte Verwandtschaftsbeziehungen haben. Ihr Nervensystem zeigt aber Verhältnisse, wie sie auch den Rundwürmern wahrscheinlich als Ausgangsform gedient haben. Das Gehirn ist eine dicht unter dem Epithel liegende Masse von Ganglienzellen, welche sich jederseits durch eine den Schlund umgreifende breite Faserkommissur mit dem Bauchmark verbindet (**390**), das hinten zu einem Analganglion anschwillt. Das Gehirn von *Nectonema* weist zwei Paar dorsale und fünf Paar ventrale große Ganglienzellen auf, dazu noch viele kleine. Die zahlreichen Ganglienzellen des Bauchstranges umgeben ein zentrales Neuropil und zerfallen in laterale (*lz*), basale (*bz*) und medioventrale (*mz*), welche unter den basalen liegen. Von ihnen gehen zarte Fasern (*n*) zur Hypodermis und bilden hier einen fasrigen Längsstrang (*nch*). Es gehen also keine echten Nerven, sondern nur einzelne Nervenfasern zur Haut. Ganz hinten spaltet sich der Bauchstrang in zwei Hörner, welche sich in der Subcuticula verlieren. Die Lateralzellen lassen eine Anordnung in pseudometameren Gruppen erkennen.

Das Nervensystem der

e) Nematoden

steht auf einer viel höheren Stufe, denn für dasselbe sind folgende Verhältnisse charakteristisch: die epitheliale Lage; ein fasriger Schlundring mit einem anliegenden unpaaren großen ventralen und einem kleinen dorsalen Ganglion, und jederseits einem oder einer Gruppe von Lateralganglien; sechs Kopfnerven; vier oder sechs nach hinten laufende Nerven, von denen der Bauchnerv der stärkste ist und einen Analring bildet; die Sinneszellen liegen tief unter der Epidermis als bipolare Zellen in den Ganglien; alle diese Nerven führen nur sehr wenige Ganglienzellen, sind also keine Markstränge; bei den Männchen ist das Nervensystem wegen der Begattungsorgane reicher entwickelt als bei den Weibchen. Diese Merkmale gelten für die allein genauer untersuchten Gattungen *Ascaris, Anthraconema* und *Mermis*. Es ist wohl möglich, daß manche Arten noch primitivere Verhältnisse aufweisen. So soll bei einigen freilebenden Formen der Schlundring allseitig von peripheren Ganglienzellen gebildet werden, also den Charakter eines Ganglions haben, während sie bei jenen drei Gattungen auf die anliegenden Knoten konzentriert sind. Nach dem Gesagten wird die schematische Abbildung von *Ascaris lumbricoides* (**391**) leicht verständlich sein. Das größte Ganglion ist das zweilappige Bauchganglion, ventral von welchem der Bauchnerv verläuft. Seitlich liegen sechs kleine Ganglien, welche nicht scharf gesondert sind und daher früher als ein Lateralganglion zusammengefaßt wurden. Fünf von ihnen sind in die Zeichnung eingetragen: das innere Seitenganglion (*isg*), ein Papillenganglion (*papg*), ein äußeres Seitenganglion (*asg*) im Seitennerv und zwei kleinere. Auch die übrigen Papillennerven bilden an der Wurzel eine kleine Anschwellung. Die Zahl, Lage und Gestalt der Zellen in diesen Ganglien ist ungewöhnlich konstant, und dasselbe gilt für ihre Fasern. Sie sind meist unipolar, die sensiblen bipolar, einige wenige tripolar. Im Vorderkörper finden sich genau 162 Ganglienzellen, und sie liegen fast alle

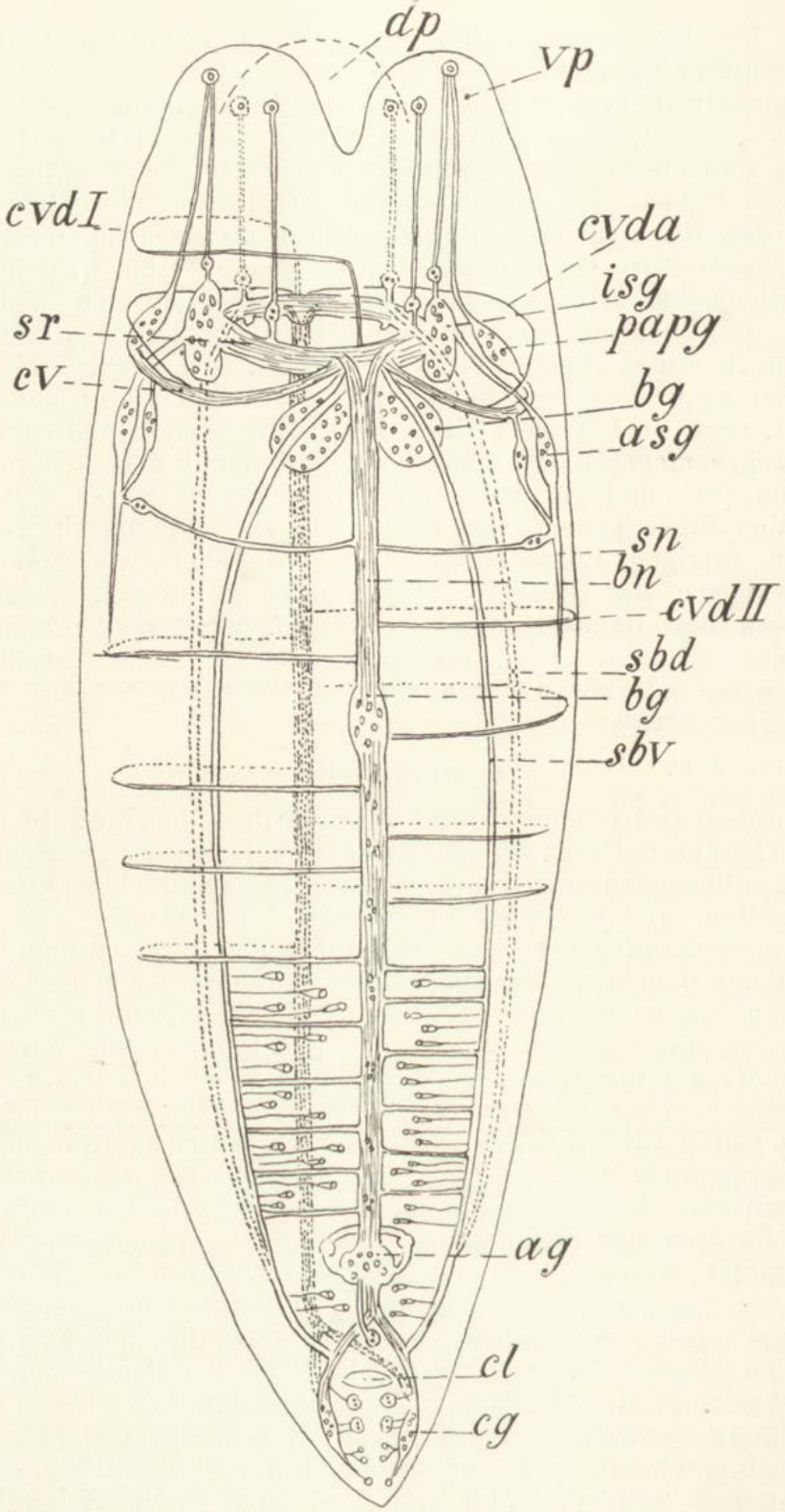


Fig. **391.** Schema des Nervensystems von *Ascaris*, kombiniert nach GOLDSCHMIDT, HESSE und VOLTZENLOGD. Die mittlere Körperregion ist sehr verkürzt, damit die Zeichnung nicht zu groß wird. *ag* Analganglion, *asg* äußeres Seitenganglion, *bg* Bauchganglion, *bg'* kleines Bauchganglion, *bn* Bauchnerv, *cg* Caudalganglion, *cl* Kloake, *cv* ventrale Kommissur, *cvd I* u. *II* ventrodorsale Kommissur, *cvda* vordere ventrodorsale Kommissur, *dp* Dorsalpapille, *isg* inneres Seitenganglion, *papg* Papillarganglion, *sr* Schlundring, *sbd* Subdorsalnerv, *sbv* Subventralnerv, *sn* Seitennerv *vp* Ventralpapille. Das Tier ist von der Bauchseite gesehen, und die dorsalen Nerven sind punktiert. Die Kommissuren sind auf beiden Seiten ungefähr gleich zahlreich eingezeichnet, obwohl sie rechts etwa dreimal so zahlreich sind wie links.

symmetrisch, nur zwei rechts und drei median. Zirka 90 sind motorisch, 50 sensibel, der Rest assoziatorisch. Bei keinem andern Tier sind die gegenseitigen Verbindungen der Ganglienzellen so genau erforscht, wie bei den *A. lumbricoides* und *megalocephala* durch Goldschmidt. Wenn dieser aber zu dem Resultat kommt, daß die Reize von jedem Punkt nach jeder Richtung geleitet werden können, so ist das nicht wahrscheinlich, denn dann wäre das Endergebnis dasselbe wie beim diffusen Plexus. Von Kommissuren im Kopfe sind zu erwähnen: eine starke ventrale (*cv*) zwischen Papillenganglion und Bauchnervwurzel, eine vordere ventrodorsale (*cvda*), welche mit *cv* zunächst eine Strecke zusammen läuft; eine solche zwischen Seitennerv und Bauchnerv; eine asymmetrische auf der rechten Seite vor dem Schlundring (*cvd I*) und

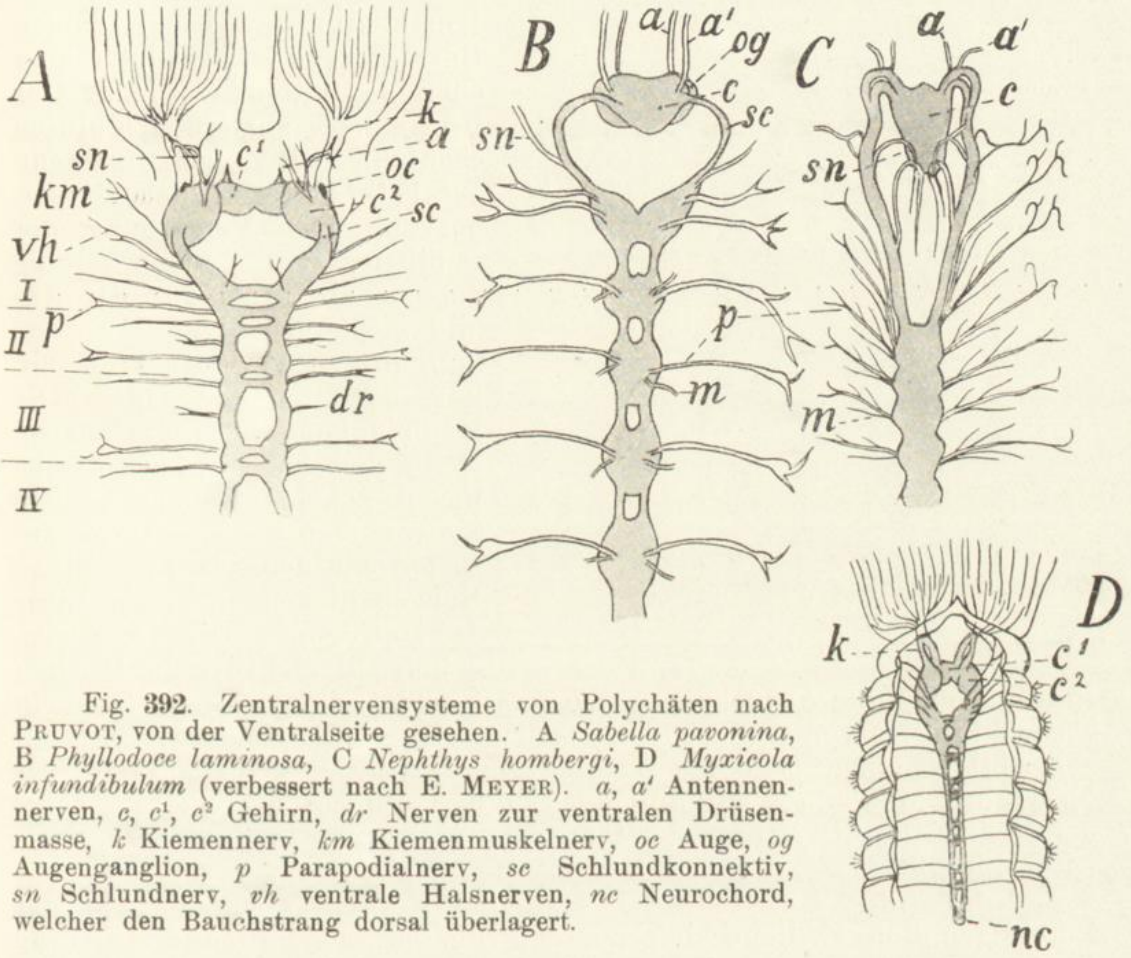


Fig. **392**. Zentralnervensysteme von Polychäten nach Pruvot, von der Ventralseite gesehen. A *Sabella pavonina*, B *Phyllodoce laminosa*, C *Nephthys hombergi*, D *Myxicola infundibulum* (verbessert nach E. Meyer). *a*, *a'* Antennennerven, *c*, c^1, c^2 Gehirn, *dr* Nerven zur ventralen Drüsenmasse, *k* Kiemennerv, *km* Kiemenmuskelnerv, *oc* Auge, *og* Augenganglion, *p* Parapodialnerv, *sc* Schlundkonnektiv, *sn* Schlundnerv, *vh* ventrale Halsnerven, *nc* Neurochord, welcher den Bauchstrang dorsal überlagert.

eine auf der linken Seite weiter hinten (*cvd II*). Diese letztere leitet über zu mehr als 40 ventrodorsalen dünnen Kommissuren, welche asymmetrisch links und rechts angeordnet sind und wie bei den Plattwürmern die letzten Reste des ursprünglichen Plexus darstellen. Merkwürdigerweise sind sie rechts viel zahlreicher als links (Männchen 17 : 32, Weibchen 12 : 30). Hinten vor dem After spannen sie sich nur zwischen Bauch- und Subventralnerv aus. Der Bauchnerv bildet etwas hinter dem Bauchganglion eine kleine Erweiterung, und weiter nach hinten finden sich in ihm einzelne kleine Gruppen von Zellen. Etwas vor dem After schwillt er zu dem Analganglion an, von dem eine Ringkommissur mit zwei kleinen Knoten den Enddarm umgreift. Von dem Analganglion geht ein kleiner Nerv nach hinten zur präanalen

Doppelpapille. Der Bauchnerv ist der wichtigste motorische Nerv, der vorn 55 Fasern umschließt und nach hinten dünner wird. Er liegt in der Bauchlinie der Subcuticula und entspringt mit paariger Wurzel vom Schlundring. Bei einem jungen *Ascaris mystax,* bei *Strongylus convolutus* und einer *Plectus*-Art soll er paarig sein, was vermuten läßt, daß dies der ursprüngliche Zustand war. Der mediane Rückennerv in der Rückenlinie ist viel schwächer. Dicht neben der Seitenlinie verläuft jederseits ein Subdorsal- und ein Subventralnerv, deren Ursprünge aus dem Schlundringe aus der Zeichnung ersichtlich sind. Sie vereinigen sich hinten. Der Bauchnerv spaltet sich hinten und umgreift den Enddarm. Jeder Gabelast vereinigt sich dann mit dem Subventralnerven zu dem sog. Bursalnerven, welcher ein kleines Caudalganglion bildet und bei der hintersten Papille endet. Eine hintere Kommissur zwischen beiden Bursalnerven ist behauptet, aber auch bestritten worden. Der Rückennerv spaltet sich hinten ebenfalls und verschmilzt dann auf jeder Seite mit dem Bursalnerven. Die Versorgung der Papillen, von denen einige doppelt sind, ist aus der Abbildung ersichtlich. In den Seitenlinien verläuft vorn ein kurzer Seitennerv (*sn*). Die Halbringkommissuren haben wohl den Zweck, motorische Fasern aus dem Bauchnerv dem schwächeren Rückennerven zuzuführen, denn diese beiden Nerven dienen in erster Linie der Bewegung. Die Nematoden nehmen hinsichtlich der Muskelinnervierung eine Ausnahmestellung ein im Tierreich, denn die Muskeln suchen ihre Nerven auf, nicht die Nerven ihre Muskeln. Jede Muskelzelle bildet einen oder mehrere protoplasmatische Querfortsätze, die bis zu den Mediannerven vordringen und mit ihnen verschmelzen, wobei der Nerv sich mit kleinen kegelförmigen Ausläufern in den Muskelfortsatz einsenkt.

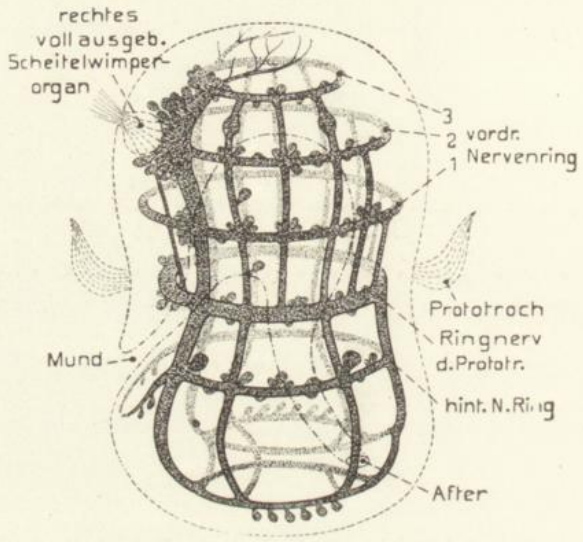


Fig. 393. Nervensystem der Trochophoralarve des Polychäten *Lopadorhynchus* nach E. Meyer aus Bütschli.

Anthraconema hat ein sehr ähnliches Nervensystem, aber an das Lateralganglion schließt sich nur ein Postlateralganglion an und an das Ventralganglion noch jederseits ein postventrales. Das Seitenganglion sendet einen Nerven zum Seitenorgan der Kopfspitze. Querkommissuren zwischen den hinteren sechs Längsnerven scheinen zu fehlen. Der Bauchnerv beginnt mit paariger Wurzel. *Mermis* besitzt jederseits nur ein Seitenganglion, und der Bauchnerv wird jederseits begleitet von einem zarten Nebenstrang. Rückennerv, Subdorsal- und Subventralnerven wie gewöhnlich. Der Bauchnerv bildet hinten ein Analganglion mit einem Ringe, dem zwei kleine Zentren eingelagert sind.

Um die phyletische Entstehung des Schlundringes zu erklären, kann man annehmen, daß bei einer plathelminthenartigen Stammform mit sechs vom Gehirn nach hinten laufenden Nerven (**380**) die beiden ventralen verschmelzen. Es entstand so ein ringförmiges Gehirn, wie bei

Gordius, aus dem später der faserige Schlundring wurde. Die vielen Querkommissuren (**390**) sind als Reste eines ursprünglichen Plexus anzusehen. Die Längsnerven waren zuerst Markstränge. Auf die *Acanthocephalen* sei hier nicht näher eingegangen, da sie von den Nematoden erheblich abweichen. Sie besitzen einen Gehirnknoten, von dem mehrere Nerven nach vorn in den Rüssel, aber nur zwei Seitennerven nach hinten laufen (ähnlich wie in **382**). Querkommissuren fehlen.

f) Anneliden.

Das Zentralnervensystem der Ringelwürmer steht dadurch auf einer höheren Stufe als dasjenige der Platt- und Fadenwürmer, daß nur zwei Hauptlängsstämme auftreten, die sich eng zu dem „Bauchmark" aneinander legen, vorn den Schlund umgreifen und sich über demselben zum Gehirn vereinigen. Die Bauchmarkstränge schwellen in jedem Segment zu einem Paar Ganglien an, die durch eine Kommissur zusammenhängen. So entsteht, wenigstens in der Theorie, das Bild einer Strickleiter, das freilich nur selten (**392**, A, D) deutlich verwirklicht ist, da die Ganglien in der Regel miteinander verschmelzen. Ontogenetisch entsteht das Gehirn als eine Verdickung des Ektoderms, welche bei der *Trochophora*-Larve (**393**) als zweiteilige sog. Scheitelplatte verschiedene Sinnesorgane versorgt, während das Bauchmark als zwei parallele, zunächst nichtgegliederte Ektodermwülste auftritt. Gehirn und Bauchmark sind also zunächst voneinander unabhängig und verwachsen erst später, was sicher als eine cänogenetische Erscheinung anzusehen ist, da sie voneinander getrennt nicht funktionieren können. Bei der *Trochophora*-Larve verlaufen eine Anzahl Längsnerven von der Scheitelplatte aus nach hinten durch den ganzen Körper, die untereinander durch ringförmige Kommissuren zusammenhängen, von denen die stärkste den präoralen Wimpersaum (Prototroch) begleitet (**393**). Alle diese Faserstränge sind dicht belegt mit Ganglienzellen. Hier tritt uns ein Zustand entgegen, wie er dauernd bei vielen Plathelminthen (**383**, **387**) vorliegt mit Gehirn, Längsstämmen und Querringen, also eine plexusartige Anordnung, wobei die Ganglienzellen den Faserströngen in unregelmäßiger Gruppierung ansitzen. Dieser Zustand hat sich auch er-

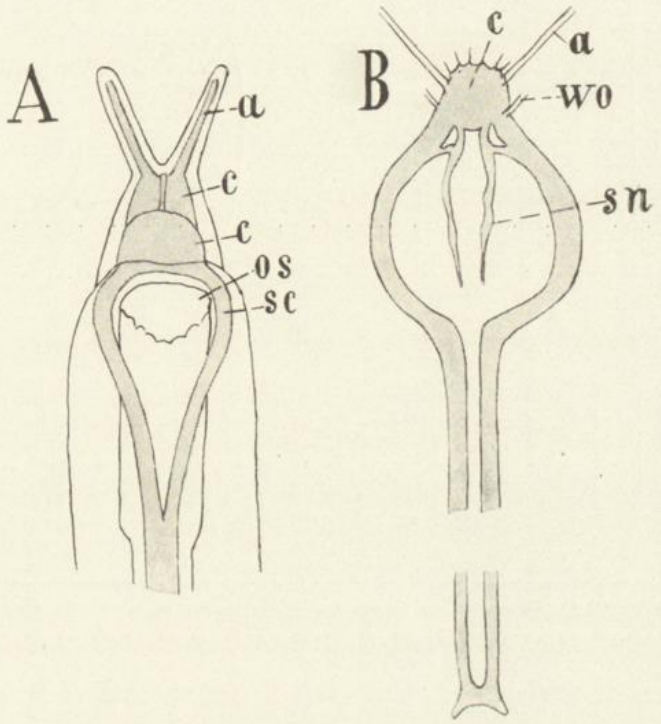


Fig. 391. Nervensystem von Aechianneliden. A *Polygordius neapolitanus* nach FRAIPONT, B *Protodrilus* nach PIERANTONI. *os* Mund, *wo* Nerv zum Wimperorgan. Sonst wie in **392**.

halten bei den Enteropneusten (*Balanoglossus*), bei denen das Gehirn noch fehlt und das ganze Nervensystem aus einem Plexus von Nervenzellen und Fasern besteht, die sich in der Tiefe der Epidermis ausbreiten und einen dorsalen und ventralen Medianstrang bilden.

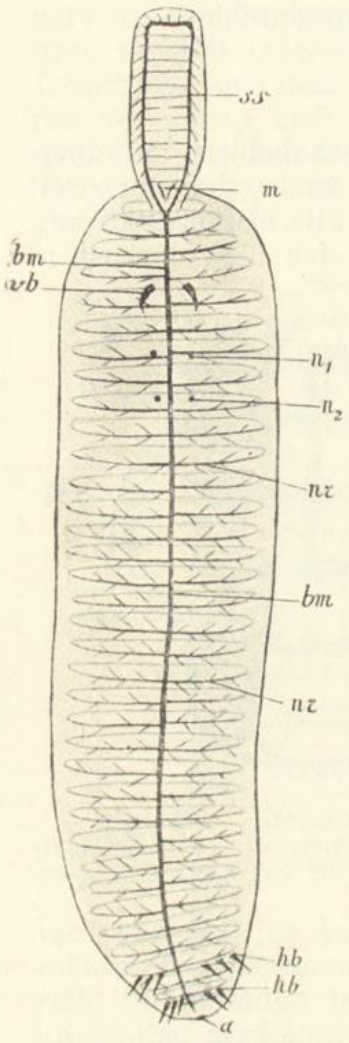


Fig. 395.

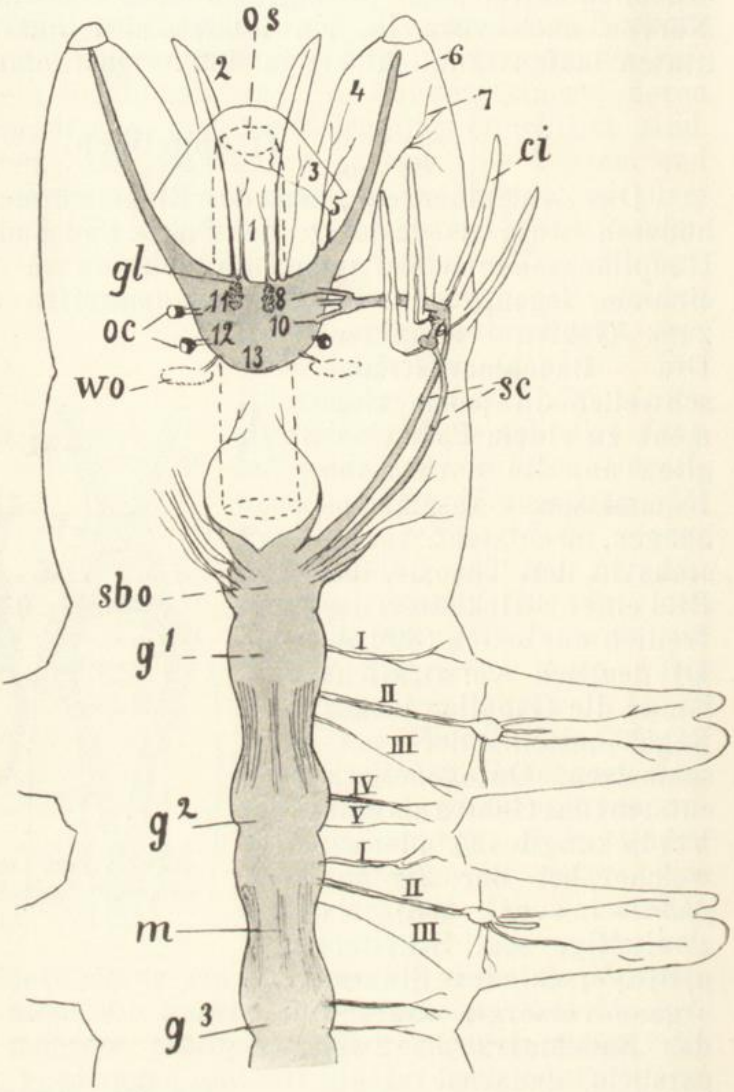


Fig. 396.

Fig. **395**. Nervensystem von *Echiurus*, schematisch nach LANG. *a* After, *bm* Bauchmark, *hb* hintere Borsten, *m* Mund, n^1, n^2 Oeffnungen der Nephridien, *ss* Schlundring, *vb* vordere Borsten.

Fig. **396**. Zentralnervensystem des Polychäten *Nereis virens* nach HAMAKER. *ci* Cirren, g^1, g^2 Bauchganglien, *gl* Gehirn, *m* Mediannerv, *oc* Auge, *os* Mund, *sbo* Subösophagealganglion, *sc* Schlundkonnektiv, *wo* Wimperorgan. Die Zahlen bezeichnen folgende Nerven: *1* und *5* zum Rüssel, *2* zur Antenne, *3*, *4*, *7* zu den Muskeln und zur Oberfläche des Kopfes, *6* zum Palpus, *8—10* die drei Wurzeln des Schlundrings, *11*, *12* zu den Augen, *13* zum Wimperorgan. Von den Bauchganglien laufen nach jeder Seite fünf Nerven (*I—V*), von denen *II* ein Ganglion bildet und der eigentliche Parapodialnerv ist. Punkthaufen in *gl* Globuli, nach HOLMGREN von *N. diversicolor* eingetragen.

Das nächste phyletische Stadium, zwei ventrale Markstränge (**394** B), die zuweilen miteinander verschmelzen (**394** A) und um die Längsfasern einen gleichmäßigen Besatz von Nervenzellen aufweisen, tritt uns bei den Archianneliden (*Polygordius, Protodrilus*) entgegen. Die Stränge

liegen in der Tiefe der Epidermis, so daß Neuronen und Epithelzellen oft schwer zu unterscheiden sind. Eigentliche Nerven fehlen, mit Ausnahme der Antennen und der Schwanzanhänge, da die Neuriten der unipolaren Zellen getrennt voneinander nach außen treten und einen Plexus zwischen den Muskeln bilden. Aehnliche Zustände kommen auch bei einigen andern Ringelwürmern vor, sind aber dann wahrscheinlich nicht als primitive, sondern als sekundäre Bildungen anzusehen, indem die Nervenzellen der Ganglien sich über die Konnektive ausbreiten; so bei der Opheliide *Polyophthalmus,* wo die ursprüngliche Gliederung noch durch zwei Paar Nerven in jedem Segment angedeutet ist. Bei den Echiuren (**395**) macht der ungegliederte Bauchmarkstrang mit den vielen durch die Seitennerven gebildeten Ringen einen ursprünglichen Eindruck und erinnert an die Nemertinen (**387**). Da aber in der Jugend deutliche Ganglien vorhanden sind, welche sich bei *Ech. abyssalis* dauernd erhalten, so müssen sekundäre Verhältnisse vorliegen. Ganz ähnlich wie bei *Echiurus* verhalten sich die Sipunculiden, unter denen *Priapulus* noch schwache Ganglien besitzt. Dabei ist der Bauchstrang der Sipunculiden mit einer Muscularis versehen, welche ihn bei Körperkontraktionen spiralig zusammendrückt.

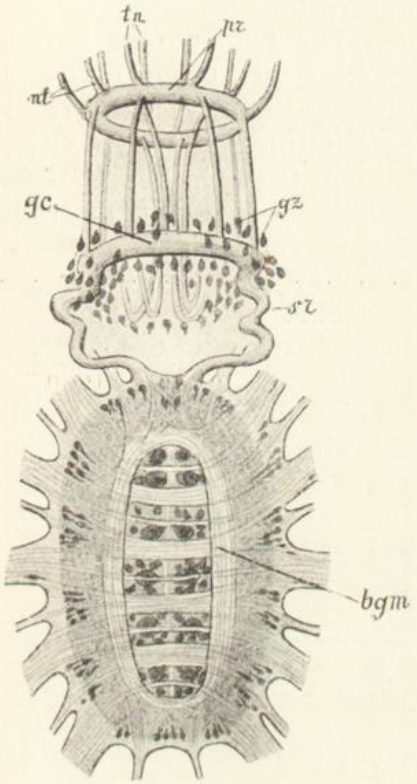


Fig. 397.

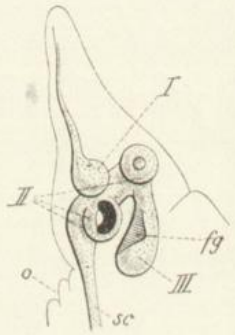


Fig. 398.

Fig. 397. Nervensystem von *Myxostoma* nach NANSEN. *gc* Gehirnkommissur, *bgm* Bauchmark, g^2 Ganglienzellen, *tn* Tentakelnerven, *pr* Pharynxnervenring, *sr* Schlundring.

Fig. 398. Vorderende des Zentralnervensystems eines Polychäten (*Cirratulus*), von der Seite gesehen, nach MEYER. *I* Vorderhirn (Palpenganglion), *II* Mittelhirn für die Augen und Tentakel, *III* Hinterhirn für die Flimmergrube (Wimperorgan) *fg*.

Im einzelnen zeigt das Zentralnervensystem der Ringelwürmer eine außerordentliche Mannigfaltigkeit oft bei nahen Verwandten, weil es namentlich abhängt von der Ausbildung der Sinnesorgane, die wieder von der Lebensweise beeinflußt werden. Bezüglich der Lage läßt sich, wie bei den Nemertinen, die allmähliche Wanderung aus der Oberhaut durch die Muskeln hindurch bis in die Leibeshöhle verfolgen. Die ursprüngliche Lage in der Tiefe der Epidermis finden wir bei Archianneliden, manchen Polychäten (*Nerine, Telepsavus*), einigen Oligochäten und unter den Gephyreen bei Priapuliden. Die Hautmuskeln der Ringel-

würmer bilden eine äußere Ring- und eine innere Längsschicht. Als Beispiele der zweiten Stufe, innerhalb der Ringmuskeln, seien *Terebella meckelii* und *Nereis virens* genannt. Noch etwas weiter nach innen, zwischen den beiden Muskelschichten, finden wir das Bauchmark bei manchen Chätopteriden und bei *Flabelligera*, während es bei vielen Serpuliden den Längsmuskeln eingelagert ist. Endlich bei den meisten Ringelwürmern hat sich das Nervensystem ganz von der Haut abgelöst und ist in die Leibeshöhle gerückt; dabei berührt aber häufig das Gehirn mit seiner Dorsalfläche und das Bauchmark mit seiner Unterseite noch die Haut, wie auch die peripheren Nerven in diese übertreten.

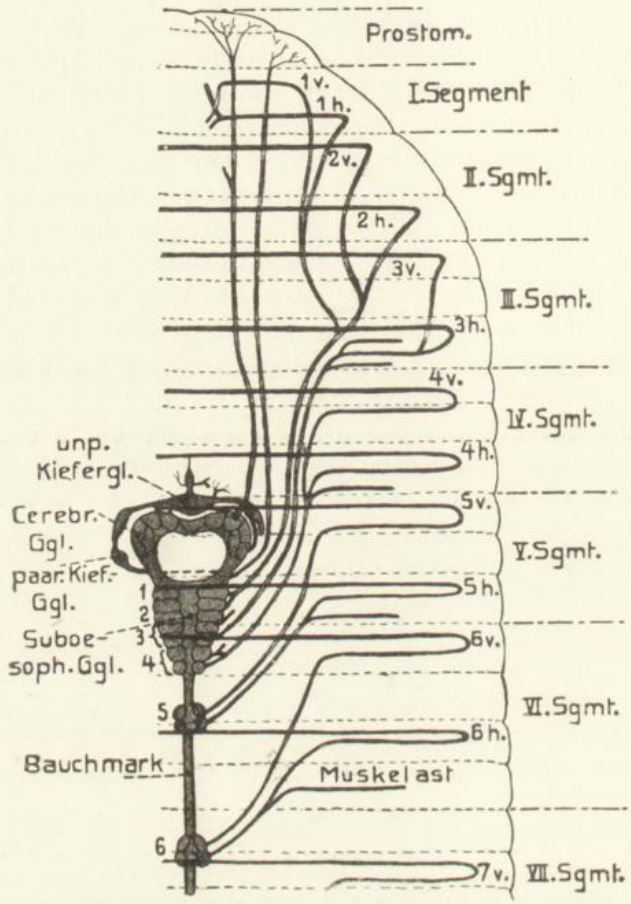


Fig. 399. Nervensystem von *Hirudo medicinalis*, von der Rückenseite, nach LIVANOW aus BÜTSCHLI. In jedem Segment verläuft ein vorderer (*1—6 v*) und ein hinterer (*1—6 h*) sensibler Ringnerv zu den Sinnesorganen der Haut. Von dem hinteren Ringnerven geht ein Ast zu den Muskeln.

Die beiden **Gehirnganglien** liegen ursprünglich so dicht zusammen, daß sie ein zweiteiliges, flaches Organ bilden (**392** C, **394** B, **396**). Wenn bei *Echiurus* (**395**) nichts von einem Gehirn zu sehen ist, sondern die langen Schenkel des Schlundrings vorn durch eine dünne Kommissur zusammenhängen, so ist dies, wie beim Bauchmark, als ein sekundärer Zustand anzusehen, der entstanden ist, indem sich die Ganglienzellen auf die Schlundringkonnektive ausbreiteten. Das Gehirn der Ringelwürmer besteht aus einer inneren Fasermasse und einem Mantel von Zellen und wird von einem Neurilemm umhüllt, so daß es gegen das umgebende Bindegewebe gut abgegrenzt ist. Nur bei *Myxostoma* (**397**) hat die Fasermasse ihre bindegewebige Hülle, und die Ganglienzellen liegen außerhalb derselben in Gruppen und sind nicht scharf von dem Parenchym abgegrenzt. Ich sehe hierin einen sekundären, durch die Beweglichkeit des Rüssels bedingten Zustand, indem die Zellen sich so leichter gegeneinander verschieben können, als wenn sie eine kompakte Masse bilden. Bei vielen Ringelwürmern gliedert sich jedes Gehirnganglion in zwei oder drei Portionen. So finden wir bei Röhrenwürmern einen kleineren inneren Abschnitt (**392** A, D, c^1) mit den Nerven für die hier reduzierten Antennen und einen sehr großen äußeren Abschnitt, welcher einen dicken Ast zu den Kiemen sendet. Bei den hochentwickelten räuberischen *Errantia* unter den Polychäten sind jederseits meist drei Knoten vorhanden (**398**, **403** A): links und rechts ein Vorderhirn für die zwei Palpen, die Geschmacksgruben und die untere

Wurzel des Schlundrings; ein Mittelhirn für die vier Augen, fünf Tentakel und die obere Wurzel; ein vom Mittelhirn nach hinten und oben ausgehendes Nacken- oder Hinterhirn, welches die Wimperorgane versorgt. Ueber die Deutung dieser Verhältnisse s. S. 416. Wenn das Hinterhirn fehlt, so besteht das Gehirn aus zusammen vier Knoten, manchmal auch nur aus drei, infolge von Verschmelzung von zweien (**392** B, **394** A). Wieder eine Gliederung anderer Art macht sich bei den Hirudineen geltend (**399**), indem die Ganglienzellen zu mehreren symmetrischen Paketen zusammenrücken, die entweder sich fast bis zur Mediane hinauf erstrecken oder mehr seitwärts bleiben (*Clepsine, Piscicola*). Das Gehirn liegt ursprünglich ganz vorn im sog. Kopflappen (Prostomium), da es aus der Scheitelplatte der Larve hervorgeht. Zuweilen wandert es weiter nach hinten. So bei *Lumbricus* in das 3. Segment hinter dem Prostomium, weil es dadurch beim Graben in der Erde weniger gedrückt wird, und ebenso bei der von den Oligochäten zu den Blutegeln überleitenden Gattung *Acanthobdella*. Bei den übrigen Hirudineen verschiebt es sich noch weiter nach hinten in das 5. Segment (**399**), was vielleicht mit der Ausbildung des vorderen Saugnapfes zusammenhängt.

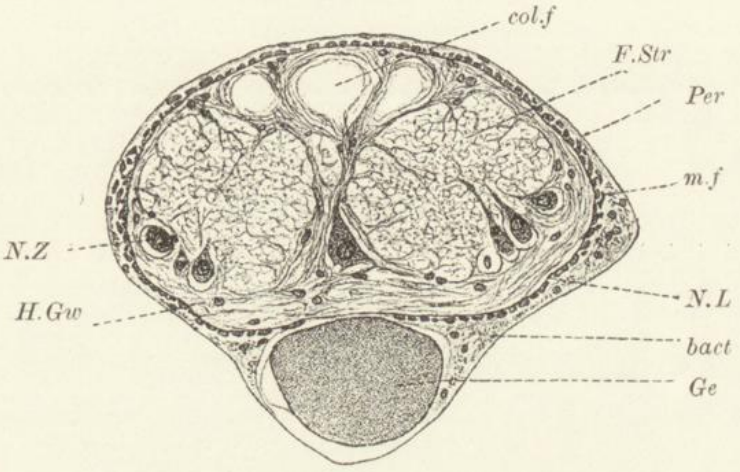


Fig. **400**. Querschnitt durch die Konnektive des Bauchmarks von *Lumbricus roseus*, nach SCHNEIDER. *F.Str* Faserstrang, *col.f* Kolossalfaser, *n.z* Nervenzelle, *H.Gw* Hüllgewebe, *N.L* Neurallamelle, *m.f* Muskelfaser, *Per* Peritoneum, *bact* Bakteroiden, *Ge* Blutgefäß. Der Mediannerv ist nicht besonders bezeichnet.

Histologisch kann das Gehirn namentlich bei den Raubanneliden schon sehr kompliziert sein mit einer großen Anzahl von Gruppen verschiedener Ganglienzellen. Diese sind überwiegend unipolar, und ihre Neuriten strahlen in das zentrale Neuropil aus oder vereinigen sich zu Bündeln, welche in die Nerven, in die Schlundkonnektive oder zur Gegenseite hinüberziehen. Bei *Nereis diversicolor* (**396**) kommen schon „Pilzkörper", Globuli oder Corpora pedunculata genannt, vor, welche bei den Insekten als übergeordnete Zentren der Instinkte gedeutet werden. Sie bestehen jederseits aus einem dreiteiligen halbkugligen Haufen von kleinsten chromatinreichen Ganglienzellen (*gl*), deren Neuriten sich zu einem Stiel vereinigen, dessen Fasern zum Schlundring, zum Neuropil oder zum Pilzkörper der Gegenseite ziehen. Es ist nicht wahrscheinlich, daß diese Globuli schon wie bei den Insekten höhere psychische Leistungen (Gedächtnis, Sammeln von Erfahrungen) bedingen; wahrscheinlich dienen sie nur der Reizumschaltung. Bei dieser Art kommen im Gehirn wenigstens sechs Querkommissuren vor, welche die Augen, die Taster, die Nackenorgane und andere Teile untereinander verbinden, und außer den Pilzkörpern noch 23 Gruppen von Ganglienzellen.

Der **Schlundring** ist überwiegend faserig und enthält nur wenige

Zellen. Er pflegt lang zu sein, wenn das Gehirn weit vorn liegt oder wenn ein vorstülpbarer Rüssel vorhanden ist (**392** B, C; **396**, **397**), während er häufig sehr kurz ist, wenn ein solcher fehlt, wie bei Röhrenwürmern (**392** A, D), Kieferegeln und Regenwürmern. Außerordentlich lang und mit sehr vielen Kommissuren versehen ist der Schlundring der Echiuren (**395**), weil das Prostomium sich in einen langen rinnenförmigen Anhang auszieht. Hand in Hand mit der Gliederung des Gehirns kann jedes Konnektiv mit einer doppelten Wurzel beginnen (**392** C), bei *Nereis virens* (**396**) sogar mit einer dreifachen, die aber bald einheitlich wird und sich dann bei der Versorgung der Cirren wieder unter Bildung je eines Ganglions in zwei Konnektive spaltet. Solche Schlundringganglien werden bei manchen

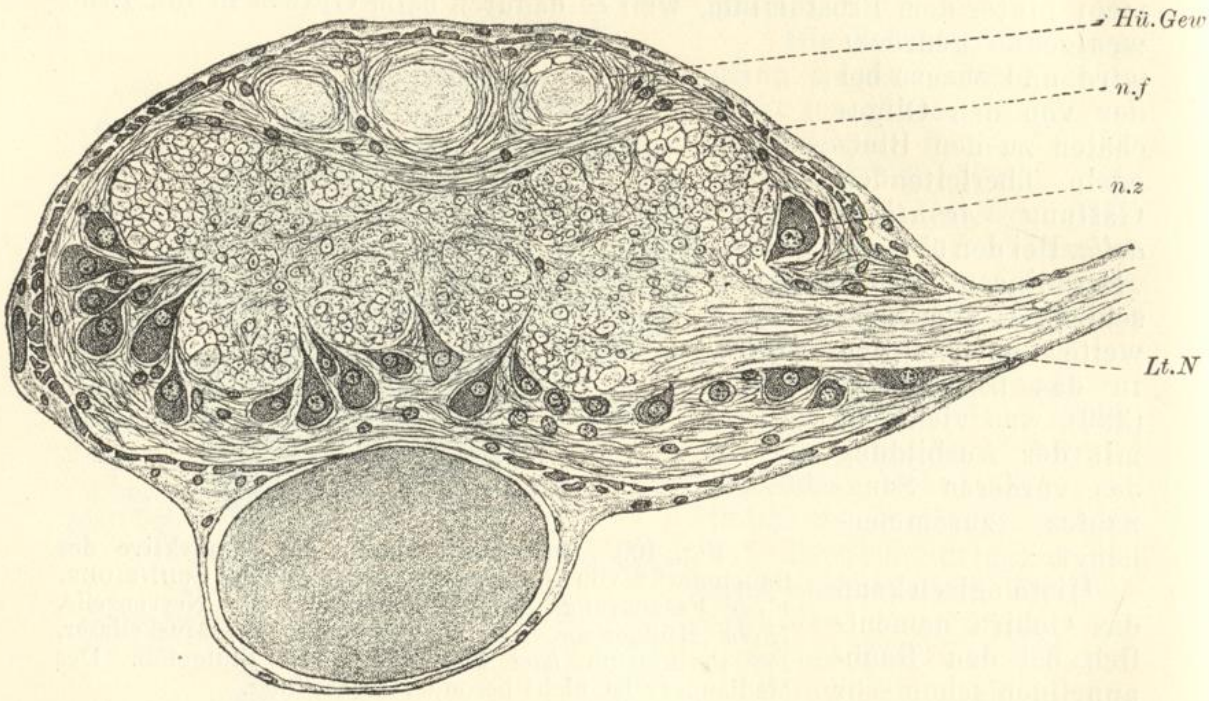


Fig. 401. Querschnitt durch ein Bauchmarksganglion eines Regenwurms (*Lumbricus roseus*), dorsal mit drei Kolossalfasern, unten mit einem großen Blutgefäß, nach SCHNEIDER. *Hü.Gw* bindegewebige Umhüllung der Kolossalfasern, *Lt.N* Lateralnerv, *n.f* Nervenfaser, *n.z* Nervenzelle.

Gattungen beobachtet und liegen meist in der Nähe des Unterschlundganglions, so z. B. bei *Branchiobdella*.

Das **Bauchmark** der Ringelwürmer macht nur selten den Eindruck einer Strickleiter, denn die beiden Konnektive (**400**) verlaufen meist dicht nebeneinander in einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle. In jedem Segment liegen ein Paar Ganglien, die zu einem Knoten verschmolzen sind und häufig auch am Außenrande nur wenig vorspringen. Die bilaterale Anordnung ist aber immer auf Querschnitten an den Ganglienzellen und Faserbündeln festzustellen, ebenso wie die Ganglien, auch wenn sie äußerlich nicht vorspringen, an den austretenden Nerven zu erkennen sind. Abweichend verhalten sich die Röhrenwürmer, indem die zwei Bauchmarkstränge die Neigung haben auseinander zu rücken, und indem sie in jedem Segment zwei Ganglienpaare bilden, ein vorderes und ein hinteres (**392** A, D). Es liegen hier aber sicher

sekundäre Verhältnisse vor, denn bei den Larven bildet sich das Bauchmark als zwei dicht zusammenliegende Längswülste mit einem Paar Ganglien in jedem Segment. Erst später weichen die Stränge auseinander, am wenigsten bei den Eriographiden, wo sie nur ganz vorn klaffen; etwas mehr bei den Sabelliden und am meisten bei den Serpuliden, bei denen man den Eindruck einer Strickleiter hat. Viel häufiger ist das enge Aneinanderrücken der aufeinander folgenden Ganglienpaare, welches nicht selten zu Verschmelzungen führt. Das erste Ganglion der Ventralkette, das sog. Unterschlundganglion, läßt sehr häufig an der Struktur und den Nerven erkennen, daß es aus mehreren Ganglienpaaren hervorgegangen ist. So bei *Lumbricus* aus drei Paar Ganglien, denn es versorgt die vordersten Segmente hinter dem Prostomium; bei Hirudineen aus vier Paar Ganglien mit vier Kommissuren (**399**), bei *Branchellion* sogar aus sieben Paar. Bei dieser Ordnung vereinigen sich auch die hintersten Knoten zu einem großen Analganglion. Bei manchen Polychäten (*Sthenelais, Sigalion, Polynoë*) rücken alle Bauchmarkganglien so aneinander, daß sie einen gemeinsamen Strang bilden, was in noch höherem Maße für *Myxostoma* (**397**) gilt. Bei *Lumbricus* sind die Knoten wenig ausgeprägt, da sich der gangliöse Belag über die ganze untere Fläche des Bauchmarks ausbreitet.

Die zwei Konnektive der Bauchganglien sind im allgemeinen frei von Zellen. Bei vielen Ringelwürmern kommt zwischen ihnen noch ein zartes medianes Bündel, der sog. **Mediannerv** (**396** *m*), vor, welcher sich zwischen den Ganglienpaaren ausspannt und in gleicher Weise auch bei Arthropoden (**428**) vorkommt. Ontogenetisch entsteht er durch Einwanderung von Ektodermzellen in die Tiefe zwischen den Neuralwülsten. Bei *Lumbricus*-Embryonen tritt ein Plexus von Nervenzellen zwischen diesen auf und vereinigt sich später mit ihnen. Dies weist darauf hin, daß wir den Mediannerven als einen Rest des ursprünglich zwischen den Längsstämmen vorhandenen Plexus (**379**, **383**) anzusehen haben. Nach einer anderen Auffassung soll der Mediannerv aus der Vereinigung der beiden medianen Bauchnerven der Plattwürmer (**380**) hervorgegangen sein, während die lateralen den Bauchmarksträngen der Ringelwürmer entsprechen sollen, was wegen der ganz anderen Lage nicht wahrscheinlich ist. Bei Blutegeln verläuft dieser Nerv ganz frei unter dem Bauchmark und entspringt aus dem Unterschlundganglion.

Um die histologischen Verhältnisse zu erläutern, sei auf den Querschnitt durch die Konnektive des Regenwurms (**400**) verwiesen, bei denen ausnahmsweise Ganglienzellen an der Ventralseite vorkommen. Der Mediannerv liegt etwas nach oben verschoben zwischen den beiden Fasersträngen. Ueber ihnen verlaufen drei Neurochorde, unter ihnen ein großes Blutgefäß. Da die Konnektive in der Leibeshöhle liegen, so werden sie von einem zarten Peritoneum bedeckt, unter dem eine Schicht von Längsmuskeln liegt. Die Faserstränge werden von einem spongiösen bindegewebigen Hüllgewebe umgeben, was nach außen mit einer zarten Membran (Neurallamelle) abschließt. In den Ganglien löst sich der mediane Nerv in das Neuropil auf (**401**). Die Ganglienzellen sind überwiegend zu einer ventralen und einer lateralen Gruppe jederseits vereinigt. Sie sind meist unipolar, und ihre Neuriten verlaufen sehr oft gekreuzt, d. h. sie treten in das Neuropil oder in die peripheren Nerven der anderen Seite über. Bei den Blutegeln finden wir die Ganglienzellen in jedem Ganglion zu mehreren symmetrischen Paketen angeordnet, ähnlich wie beim Gehirn.

Die **Kolossalfasern, Riesenfasern** oder **Neurochorde,** nach ihrem Entdecker auch wohl die Leydigschen Fasern genannt, sind riesige Gebilde (**402**), welche bei den Anneliden weit verbreitet sind, meist in Dreizahl über dem Bauchmark liegen und es in ganzer Länge begleiten. Sie werden von einem konzentrisch-spongiösen Bindegewebe umgeben, welches in seinen Maschen eine mit Osmium sich schwärzende fettartige Masse enthält, die wohl, wie das Myelin der Wirbeltiermarkscheide, zur Isolation dient. Die drei Fasern stehen bei *Lumbricus* durch kurze Brücken oder Netzverbindungen in fortwährendem Zusammenhang und geben Ausläufer an die peripheren Nerven ab. Andere Seitenzweige stehen mit ventralen Ganglienzellen oder auch mit solchen des Gehirns in Verbindung oder lösen sich im zentralen Neuropil des Bauchmarks auf. Es kann daher nicht zweifelhaft sein, daß es sich um riesige Neuriten handelt, die man bei *Lumbricus* und manchen Ringelwürmern bis zu großen Ganglienzellen des Bauchmarks verfolgt hat. Zu jeder Riesenfaser des Regenwurms gehören mehrerer solcher Zellen, deren Neuriten sich vereinigen, und zwar liegen diejenigen der Mittelfaser ganz vorn im Bauchmark, diejenigen der seitlichen Fasern in den Hintersegmenten; jene leiten also von vorn nach hinten, diese in umgekehrter Richtung. Die Neuriten sind merkwürdigerweise nicht fibrillär differenziert, sondern bestehen aus einer hellen, homogenen, sehr weichen Masse. Bei nicht sehr guter Konservierung erscheinen daher die Riesenfasern als hohle Kanäle. *Myxicola* besitzt über jedem Schlundkonnektiv eine solche Faser, die sich dann zu einem dicken Strang vereinigen, welcher das Bauchmark von oben verdeckt (**392** D *nc*). *Spirographis* hat zwei Neurochorde, welche im Gehirn enden. Bei der Aphroditide *Sthenelais* kommen viele Neurochorde vor, die teils von vorn nach hinten, teils umgekehrt verlaufen, und von denen manche

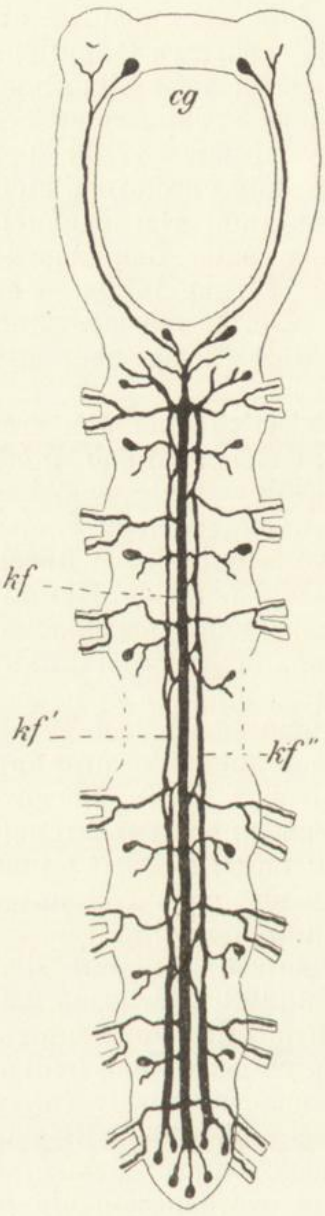


Fig. **402**. Schema der Kolossalfasern im Bauchmark von *Lumbricus*, nach Haller. *kf* mittlere, *kf'*, *kf''* seitliche Kolossalfasern, *cg* Gehirn.

in die peripheren Nerven sich fortsetzen. Das erste Paar der zugehörigen Zellen liegt am Hinterrande des Gehirns. Die Capitellide *Notomastus* zeigt in verschiedenen Regionen des Bauchmarks bald nur einen sehr dicken Neurochord, bald drei oder vier dünnere, welche durch Gabelung aus jenem hervorgehen. Bei einigen Ringelwürmern sind Uebergänge zu gewöhnlichen dicken Nervenfasern beobachtet worden. Merkwürdig ist, daß zuweilen bei nahe verwandten Arten Riesenfasern vorhanden sind oder auch fehlen. Bezüglich ihrer Bedeutung ist nichts Sicheres bekannt, doch spricht manches dafür, daß

sie die Einheitlichkeit der Bewegungen bedingen, indem sie die Reize durch den ganzen Körper leiten. Wird ein Regenwurm ganz hinten gereizt, so kriecht sofort das Kopfende nach vorn, und umgekehrt kriecht er mit dem Hinterende rückwärts, wenn er vorn gereizt wird. Er kann auch unter Umständen alle Segmente gleichzeitig in Bewegung setzen.

Die Zahl der **peripheren Nerven,** die vom Gehirn, vom Schlundring und vom Bauchmark ausstrahlen, ist bei den verschiedenen Arten sehr verschieden. Diejenige der Gehirnnerven richtet sich hauptsächlich nach der Ausbildung der Sinnesorgane des Kopfes. Während wir beim tiefstehenden *Polygordius* (**394** A) jederseits nur einen Nerven in die Antennen treten sehen, finden wir bei der räuberischen *Nereis virens* (**396**) 10 Paare und bei *Nereis diversicolor* sogar 16 Paare. Der Schlundring gibt bei manchen Ringelwürmern Nerven zur Pharynxmuskulatur. Das Unterschlundganglion versorgt Haut und Muskeln der ersten, auf den Kopf folgenden Segmente, und zwar entsprechend der Zahl der in ihm vereinigten Ganglienpaare. Von den folgenden Knoten gehen in der Regel 2—5 Paar Nerven ab, von denen der stärkste im Parapodium häufig zu einem besonderen Ganglion anschwillt (**396** *II*). Für die Oligochäten, manche Polychäten und Hirudineen (**399**) ist charakteristisch, daß die von beiden Seiten zum Rücken emporsteigenden Nerven sich ringartig vereinigen, was auch für *Echiurus* (**395**) zutrifft und vielleicht eine weit verbreitete Erscheinung ist. Bei den Blutegeln werden diese Ringe jederseits durch einen Lateralnerven verbunden. Auch für gewisse Polychäten (Amphicteniden) sind Längsanastomosen zwischen den Ringnerven nachgewiesen, die mit einem subepithelialen Plexus zusammenhängen. Sicherlich stehen die peripheren Nerven benachbarter Segmente in Zusammenhang, denn, wie S. 349 hervorgehoben wurde, überspringt die Kontraktionswelle des kriechenden Regenwurms ein herausgeschnittenes Stück des Bauchmarks.

Das sog. **sympathische Nervensystem,** welches den Rüssel, Schlund und Darm versorgt und sich an diesen Organen geflechtartig ausbreitet, entspringt ursprünglich vom Gehirn. So bei Archianneliden (**394** B *sn*), Röhrenwürmern (**392** A), Kieferegeln (**399**), bei welch' letzteren ein Ring mit fünf Ganglien den Schlund umgreift, wobei drei für die drei Kiefer bestimmt sind. Bei *Myzostoma* (**397**) sind die sechs nach vorn laufenden Tentakelnerven des Rüssels durch eine besondere Ringkommissur vereinigt. Zwischen ihnen verlaufen noch vier Schlundnerven. Das sympathische System rückt dann zuweilen auf den Schlundring über (*Nephthys*, **392** C) oder sogar bis auf das Unterschlundganglion (*Ophelia*). Bei den hochstehenden Raubanneliden können gleichzeitig cerebrale und subösophageale Schlundnerven vorhanden sein (**396**, Nerv *1* und einer vom Unterschlundganglion). Bei den Amphicteniden unter den Polychäten treten aus dem hintersten Ganglienpaar zwei Nerven auf den Enddarm über und bilden hier einen Plexus.

g) Arthropoda.

Gehirn. Das Nervensystem der Gliederfüßler schließt sich in so hohem Maße an dasjenige der Ringelwürmer an, daß kein Zweifel darüber aufkommen kann, daß jene von diesen sich ableiten. Im einzelnen zeigt sich eine Fülle der verschiedenartigsten Verhältnisse in diesem artenreichsten Tierphylum, die um so interessanter sind, als sie

wesentlich sind für die Beurteilung der Metamerie des Arthropodenkörpers. Am Gehirn der Anneliden konnten wir in vielen Fällen (**398**, **403** A) drei äußere Abschnitte unterscheiden: ein Vorderhirn für die Palpen, ein Mittelhirn (Globulusregion) für die Augen und Tentakeln und ein dorsales Hinterhirn für die Nackenorgane. Dieses Gehirn

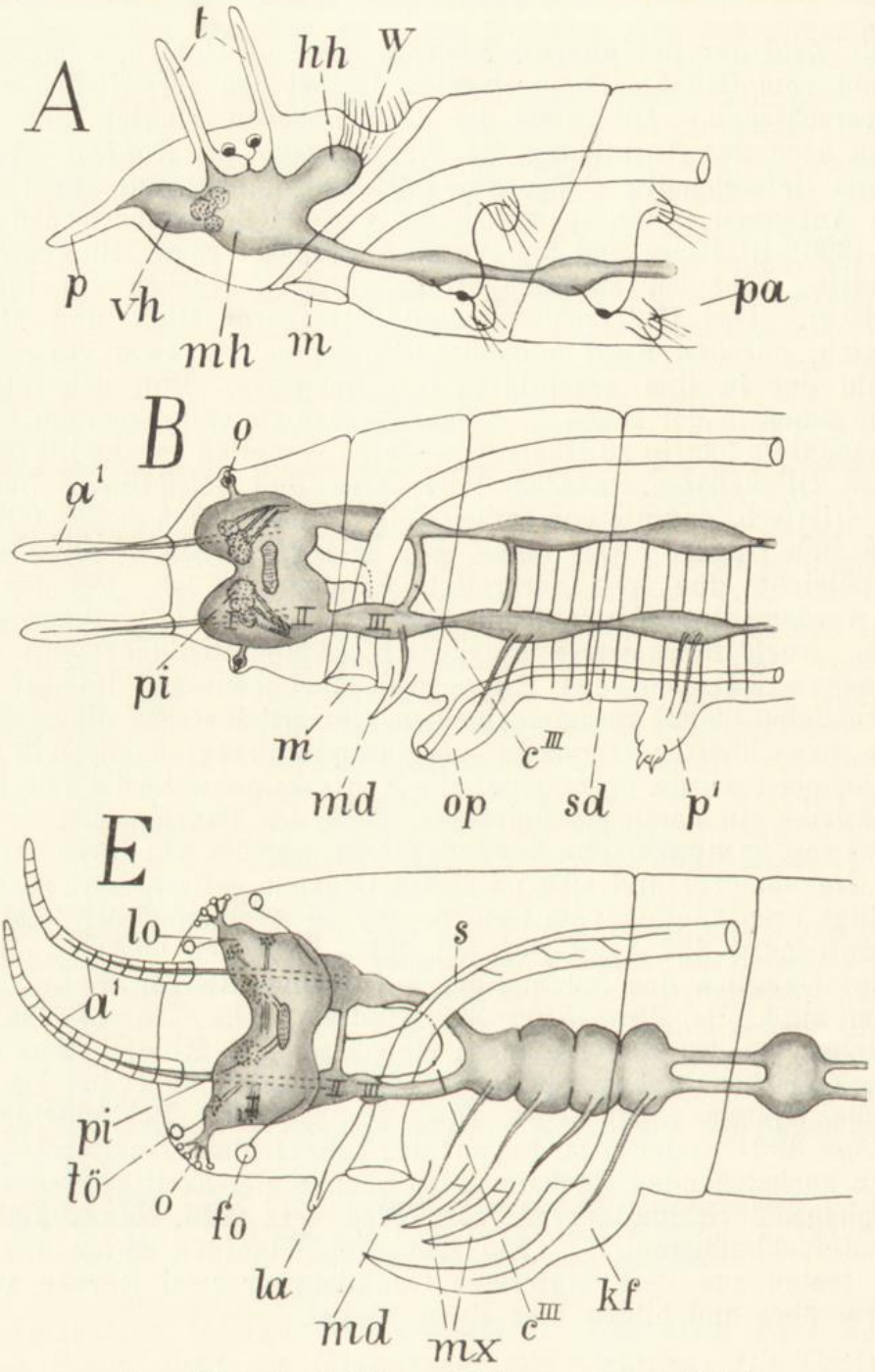


Fig. **403** A, B, E (Figurenerklärung nächste Seite).

liegt in dem präoralen extremitätenlosen Prostomium, und obwohl dieses bei der genau untersuchten *Nereis* nach seiner inneren Struktur nicht gegliedert erscheint, wird die Ansicht vertreten, daß es durch Verschmelzung von drei Segmenten entstanden ist, so daß also das Gehirn als ein Syncerebrum zu gelten hätte. Das Mittelhirn scheint

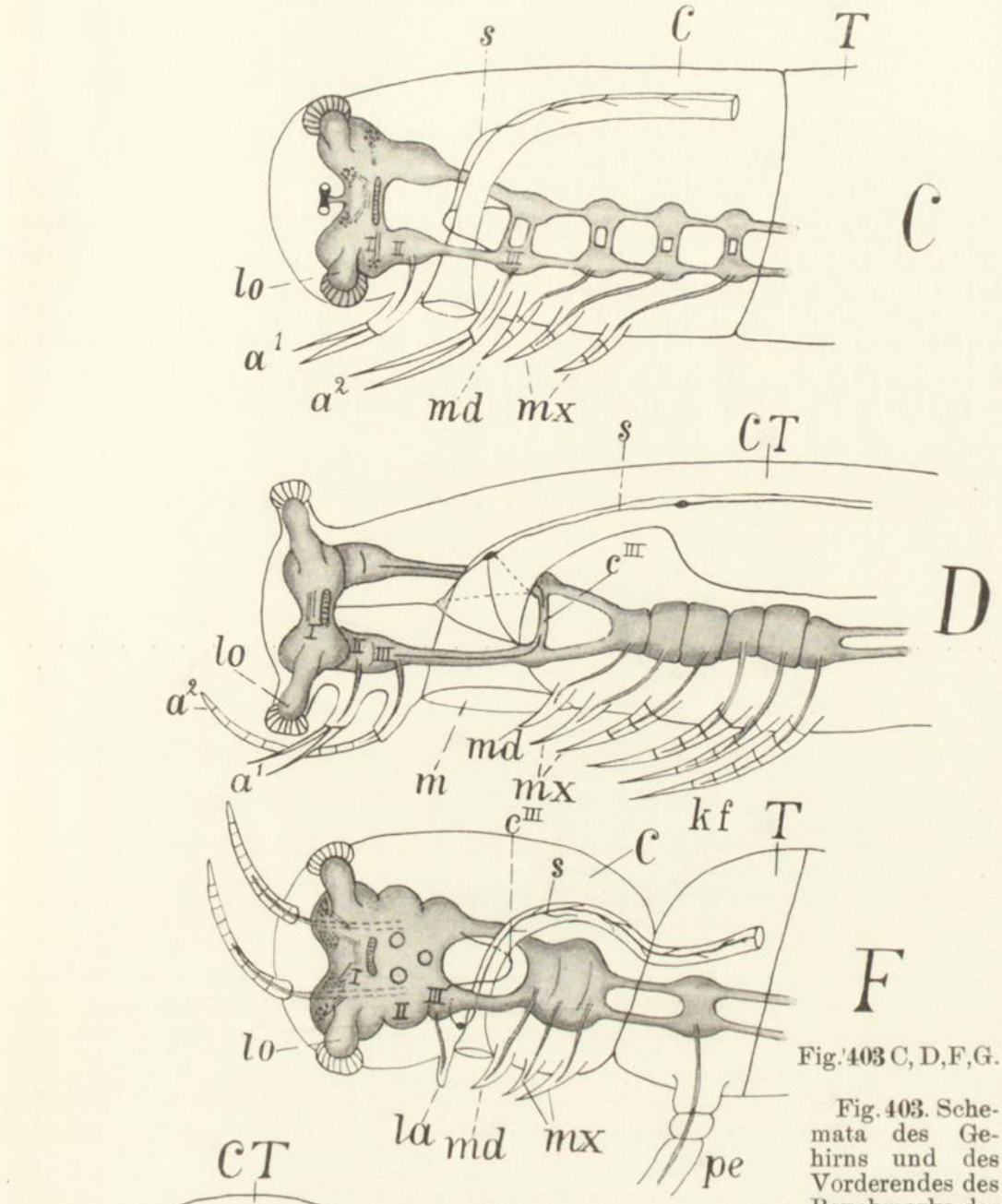


Fig. 403 C, D, F, G.

Fig. 403. Schemata des Gehirns und des Vorderendes des Bauchmarks der Arthropoden. A Annelid, B *Peripatus*, C Phyllopod, D Malacostrak, E Chilopod, F Insekt, G Aranee. *I* Ersthirn, *II* Zweithirn, *III* Dritthirn. Der Zentralkörper ist längsgestrichelt, die vor ihm liegende Brücke quergestrichelt, die Pilzkörper sind punktiert. a^1, a^2 erste und zweite Antenne, c^{III} Kommissur des Dritthirns, *C* Caput, *ch* Chelicere, *CT* Cephalothorax, *fo* Frontalorgan, *hh* Hinterhirn des Ringelwurms, *kf* Kieferfuß, *la* Labrum, *lo* Lobus opticus, *m* Mund, *md* Mandibel, *mh* Mittelhirn des Ringelwurms, *mx* Maxille, *o* Ocellen, *op* Oralpapille, *p* Palpus, *pa* Parapodium, *pe* Fuß, *pi* Pilzkörper, *pp* Pedipalpen, *s* Sympathicus, *sdr* Schleimdrüse, *t* Tentakel, *T* Thorax, *tö* Tömösvarysches Organ, *vh* Vorderhirn, *w* Wimperorgan des Ringelwurms. Orig.

das eigentliche Zentrum des Kopfes der Ringelwürmer zu sein, denn zwischen seinen beiden Hälften spannt sich die Kommissur aus, und die Konnektive entspringen hier; von ihm haben sich später durch Ausbildung der Palpen und der Wimperorgane die beiden andern Abschnitte äußerlich abgegliedert. Wir betrachten daher im Folgenden das Annelidengehirn als ursprünglich einheitlich und halten es für homolog dem Gehirn der Plattwürmer und dem vordersten Abschnitte des Arthropodengehirns (Protencephalon, **403** *I*), welches die seitlichen Augen versorgt. Nennen wir nur den präoralen Teil des Zentralnervensystems der Gliederfüßler Gehirn, so besteht dieses meistens aus zwei weiteren Teilen, dem Deuterencephalon für die erste Antenne und dem Tritencephalon für die zweite Antenne der Krebse, für die Mandibeln von *Peripatus*, für die Pedipalpen der Spinnentiere und für die Oberlippe der Myriopoden und Insekten

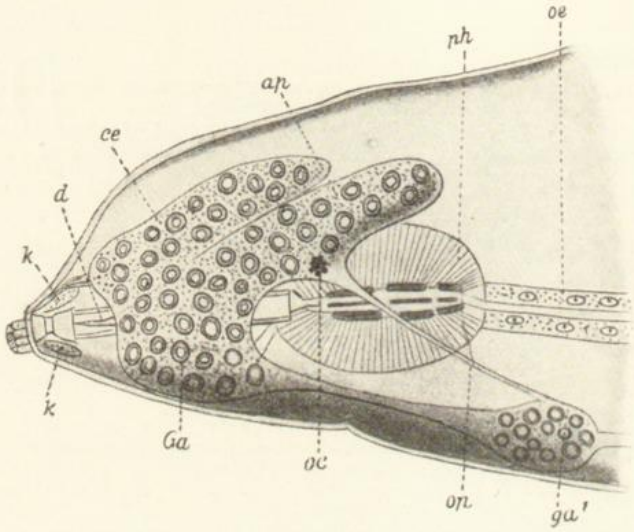


Fig. 404.

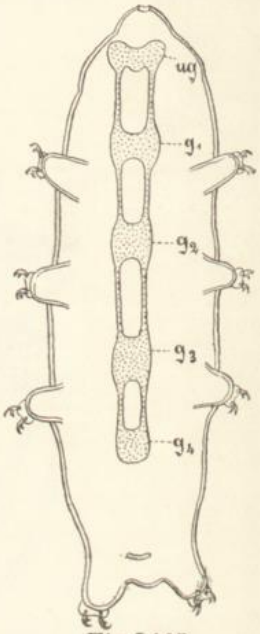


Fig. 405.

Fig. **404**. *Macrobiotus hufelandi*, ein Tardigrad, von der Seite gesehen, nach Plate. 550 : 1. *ap* Anhang des Gehirns mit Auge (*oc*), *ce* Gehirn, *d* Zahn, *Ga* Unterschlundganglion, *k* Epidermisverdickung, *oe* Oesophagus, *op* Verbindung zwischen Auge und Bauchmark, *ph* Pharynx.

Fig. **405**. *Macrobiotus hufelandi*. Unterschlundganglion (*ug*) und Bauchmark von der Ventralseite nach Plate.

(**403** B—G). Außerdem wurzeln die vorderen Eingeweidenerven im Tritencephalon. Wir bezeichnen diese drei Teile im Folgenden kurz als Erst-, Zweit- und Dritthirn. Ontogenetisch werden die drei Gehirnteile als drei Paar gesonderte Ganglien angelegt, die sich erst später vereinigen, wobei aber häufig ihre Grenzen an der Lappung zu erkennen sind (in **403** etwas übertrieben dargestellt). Man wird daraus schließen müssen, daß der zweite und dritte Abschnitt ursprünglich postorale Teile des Bauchmarks waren und allmählich nach vorn und dorsalwärts rückten, wobei ihre Kommissuren sich rückbilden mußten. Sie sind dann später als Neubildungen in der Gehirnmasse wieder aufgetreten. Diese Auffassung wird gestützt durch die wechselnde Lage der beiden hinteren Gehirnganglienpaare, ihrer Kommissuren und austretenden Nerven. Nur bei Phyllopoden, Cladoceren, Copepoden und

Spinnentieren (**403** C, G) liegt das Dritthirn weit hinter dem Zweithirn, und seine Kommissur (c^{III}) umgreift von hinten den Schlund. Bei vielen höheren Krebsen (D), *Peripatus* (B), Chilopoden (E) und Insekten (F) ist diese Kommissur noch hinter dem Schlund vorhanden, obwohl die zugehörigen Ganglien sich schon mit dem Gehirn vereinigt haben. Bei *Forficula* und *Periplaneta* ist die Dritthirnkommissur sogar noch doppelt, wie bei Phyllopoden. Die Lage der Dritthirnkommissur ist verschieden und läßt ihre Wanderung nach vorn deutlich erkennen: bei höheren Krebsen (**403** D), *Glomeris, Gryllus,* manchen Käfern spannt sie sich zwischen den Hinterenden der langen Schlundringkonnektive aus; bei *Lithobius* (**403** E), *Iulus, Mantis, Locusta,* vielen Käfern ist der Schlundring ebenfalls lang, die Wurzeln der Kommissur aber sind ins Gehirn gerückt; auf weiterer Stufe wird der Schlundring kurz, und die Kommissur liegt dicht vor dem Unterschlundganglion (*Oniscus, Libellula, Dytiscus*), um endlich bei saugenden Insekten (Schmetterlingen, Fliegen, Wanzen) mit dem letzteren zu verwachsen. Mit der echten postoralen Dritthirnkommissur darf eine häufig vorhandene präorale dieser Ganglien nicht verwechselt werden.

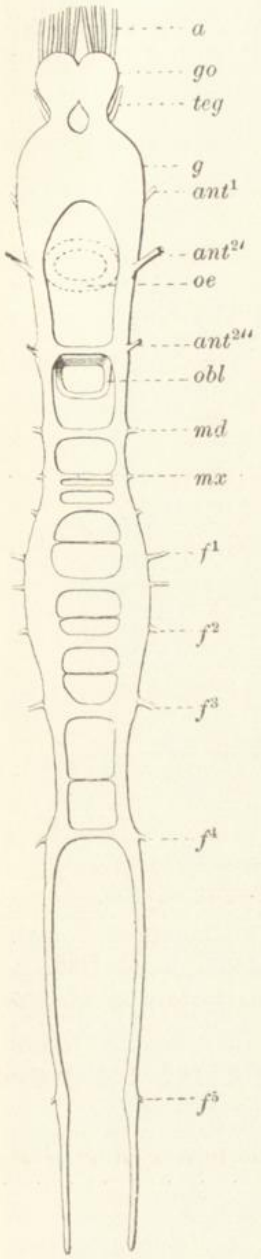


Fig. 406.

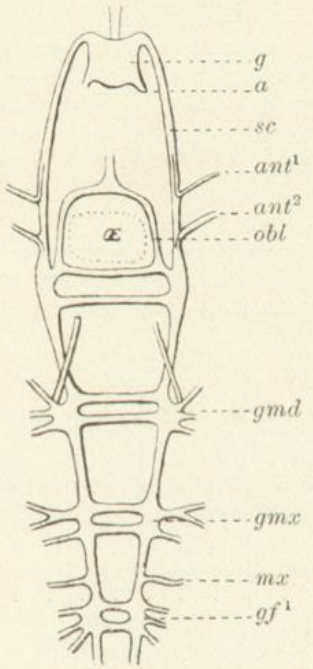


Fig. 407.

Fig. **406**. Vorderende des Nervensystems von *Apus* nach ZADDACH und LANKESTER.
Fig. **407**. Nervensystem der Daphnide *Simocephalus sima* nach CUNNINGTON. *g* Gehirn, *go* Ganglion opticum, *a* Augennerv, ant^1 Nerv der ersten Antenne, ant^{2a} und ant^{2u} die zwei Nerven (major und minor) der zweiten Antenne, f^1—f^5 Fußnerven, *md* Mandibelnerv, *mx* Maxillennerv, *teg* Hautnerv, *obl* Oberlippennerv, *oe* Oesophagus.

Bei Insekten, Chilopoden (E), *Iulus, Polyxenus,* Pauropoden und ähnlich auch bei *Limulus* (**433**) spannt sich eine Kommissur dieser

Ganglien vor dem Schlund aus, aber da der Sympathicus von ihr ausgeht, handelt es sich offenbar um eine ganz andere Bildung. Bei *Polyxenus* und den Pauropoden wandert sie sogar unter dem Gehirn nach vorn und verwächst beiderseitig mit dem Vorderrand des Ersthirns, so daß dieser von einem Loch durchbohrt wird. Eine postorale Kommissur des Zweithirns wird nie beobachtet, auch nicht bei *Limulus*.

Der Nerv der ersten Antenne entspringt bei allen Arthropoden aus dem Zweithirn; nur bei *Apus* (**406**) aus der Mitte des Schlundrings, und wenngleich er diesem nur angelagert ist und seine Ganglienzellen schon im Gehirn liegen, so spricht doch diese Tatsache für eine Verlagerung nach vorn, zumal bei einem verwandten Phyllopoden

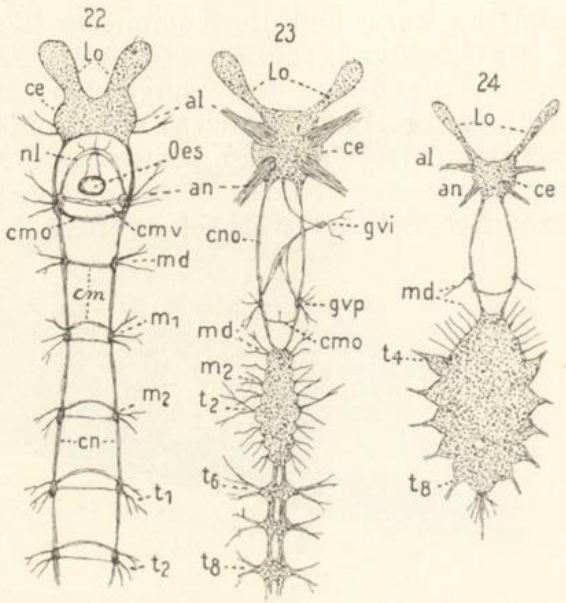


Fig. 408.

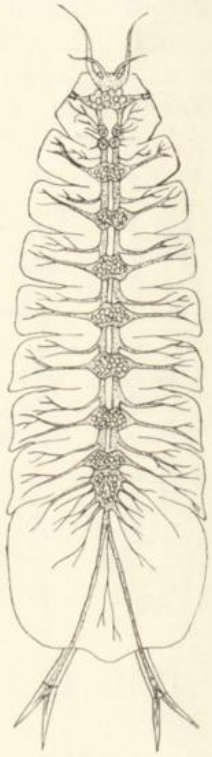


Fig. 409.

Fig. 408. Nervensystem von Krebsen nach GIESBRECHT. 22 Phyllopod (*Limnadia*). 23 *Squilla*, 24 Taschenkrebs, *al*, *an* Nerven der ersten, zweiten Antenne, *ce* Gehirn, *cm* Kommissur, *cmo* hintere Schlundkommissur, *cmv* Visceralkommissur, *cn* Konnektiv, *cno* Schlundring, *gvi*, *gvp* unpaares, paariges Visceralganglion, *Lo* Lobus opticus, m_1, m_2 Ganglion der 1. und 2. Maxille, *md* Mandibelganglion, *nl* Lippennerv, *oes* Oesophagus, t_1—t_8 Thoracalganglien. In Fig. 24 fehlt das zentrale Loch der Bauchmasse.

Fig. 409. Nervensystem von *Asellus aquaticus*. Das Unterschlundganglion zeigt eine Zusammensetzung aus zwei Ganglienpaaren. Die Abdominalganglien sind verwachsen und an die hintersten Brustganglien herangerückt. Nach SARS.

(*Limnetis*) dieser Nerv gleich hinter dem Gehirn vom Schlundring abgeht. Auch bei *Limulus* wurzelt der Chelicerennerv, welcher dem ersten Antennennerven entspricht, im vorderen Ende des Schlundrings (**433**). Der Nerv der zweiten Antenne entspringt bei den meisten Krebsen aus dem Dritthirn (**403** D). Bei *Apus* (**406**) liegt dieses Ganglion noch postoral, der Nerv der zweiten Antenne ist aber ein klein wenig nach vorn auf den Schlundring gerückt. Eine Abzweigung vom Schlundring etwas hinter dem Gehirn gilt ferner für *Branchipus*, Estheriden, manche Copepoden, *Gigantocypris* und *Phronima*. Bei der Naupliuslarve von *Estheria* liegen Ganglion und Nerv noch postoral.

Die Daphnide *Simocephalus* hat zwei Nerven für die zweite Antenne (**407**), von denen der hintere, sensibele vom postoralen Ganglion, der vordere, motorische vom Konnektiv entspringt. Nach allen diesen Tatsachen müssen die beiden Antennenpaare der Krebse und ihre Homologa ursprünglich ventrale Extremitäten gewesen sein; man kann sie daher nicht von den Palpen oder Antennen der Anneliden ableiten.

Die *Arachniden* (**403** G) sind dadureh beachtenswert, daß das dem Tritencephalon homologe Ganglienpaar breit mit dem Gehirn verwächst, dabei aber seine ventrale Lage behält und so zum Unterschlundganglion wird. Das Gehirn der *Tardigraden* hat eine breite Kommissur und jederseits zwei Lappen (**404**, *ce*, *ap*), einen inneren und einen größeren äußeren mit dem Augenfleck. Den inneren halte ich für das Ersthirn. Der äußere ist der obere Lappen des Zweithirns, dessen Hauptmasse als Unterschlundganglion unter dem Gehirn liegt. Das Deuterencephalon hat sich also gespalten in einen oberen und einen unteren Abschnitt, und diese Spaltung hat sich fortgesetzt auf das Konnektiv. Daher die sonstnie beobachtete Erscheinung eines doppelten Konnektivs auf jeder Seite zwischen Gehirn und erstem Bauchganglion.

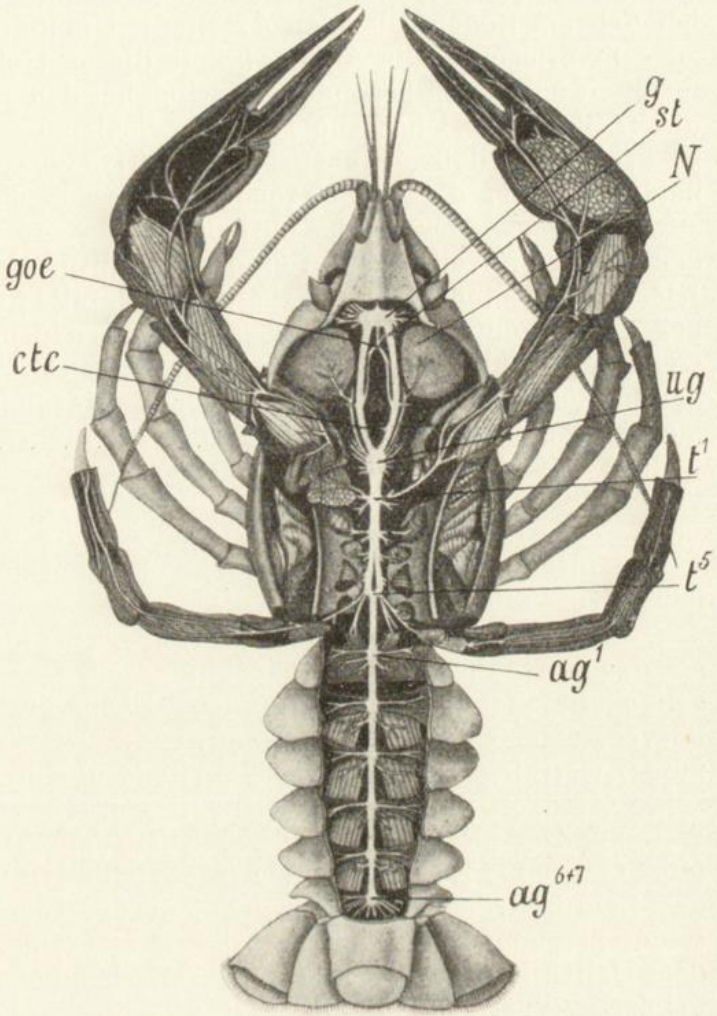


Fig. **410**. Nervensystem des Flußkrebses nach KEIM. ag^1—ag^7 1.—7. Abdominalganglien. *ctc* Kommissur des Tritencephalon, *g* Gehirn, *goe* Ganglion oesophagei, *N* Niere, *st* Magennerv, t^1—t^5 1.—5. Thoracalganglien, *ug* Unterschlundganglien.

Die Größe der drei Gehirnteile hängt ab von der Ausbildung der Sinnesorgane und von ihrer Bedeutung als übergeordnete Zentren. Das Protencephalon ist immer am größten, weil es die lateralen Sehorgane versorgt, welche meist Facettenaugen sind, und bei den Entomostracen die Stirnaugen und Frontalorgane. Dazu kommen sehr häufig als übergeordnete Zentren die Pilzkörper. Bei *Peripatus* (**412**) und den Spinnentieren (**403** G, **415**, **416**) finden wir noch keine Lobi optici, da die Augen einfache Ocellen sind, und dasselbe gilt für die Krebse mit einfachen Stirnaugen (Copepoden, Ostracoden, Cirripedien). Sobald die seitlichen

Ocellen in größerer Zahl dicht beieinander auftreten (Amphipoden, Isopoden, Myriopoden (**403** E, **414**), finden wir vorspringende **Sehlappen**, welche bei den Facettenaugen oft zu so bedeutender Größe anschwellen, daß sie das ganze Gehirn an Masse weit übertreffen (**423, 425**). Dann verjüngt sich der Lobus nicht selten an seiner Wurzel zum sog. Nervus opticus. Bei den Decapoden mit beweglichen Augenstielen kommt hierzu ein Nervus oculomotorius. Unter den Insekten sind die Sehlappen besonders groß bei den gutfliegenden Raubinsekten (Libellen), während bei den am Boden lebenden Arten die **Geruchslappen** stark ausgebildet zu sein pflegen. Die Abhängigkeit dieser Gehirnteile von der Lebenstätigkeit zeigt sich besonders deutlich bei den staatenbildenden Insekten: die Drohne (**423**) hat enorm große Sehlappen, weil ihre Facettenaugen so groß sind, daß sie oben auf der Stirn zusammenstoßen. Sie müssen befähigt sein, die beim Hochzeitsfluge rasch dahinfliegende Königin zu verfolgen. Der Lobus opticus der Arbeiter ist größer als derjenige der Königin, weil letztere eine sehr einförmige Tätigkeit ausübt. Die Riechlappen sind bei den Arbeitern ebenfalls größer als bei der Königin; bei der Drohne sind sie ebenso groß wie bei dieser, aber innerlich weniger kompliziert wegen der einseitigen Lebensweise. Aehnlich verhalten sich die Ameisen. Bei den Solitärbienen haben die Weibchen meist größere Riechlappen als die Männchen. Ueber die Pilzkörper, welche bei manchen Insekten stark über die Oberfläche des Ersthirns vorspringen (**423**), vgl. weiter unten. Bei den Myriopoden entspringt vom Vorderrande des Sehlappens der Nerv zum Tömösvaryschen Organ, vom Hinterrande ein Nerv zu einem Frontalorgan, welches öfters mit jenem verwechselt worden ist.

Vom Zweithirn entspringen die Nerven der ersten Antenne, welche an der Basis häufig verdickt sind (sog. *Lobus olfactorius*); dazu nicht selten ein Nerv zu den Antennenmuskeln und ein oder mehrere Hautnerven. Nach Janet sollen auch die Nerven der paarigen Ocellen zum Zweithirn gehören. Das Tritencephalon ist meist so klein, daß seine Grenzen nicht sicher erkannt werden können. Bei den Krebsen werden die zweiten Antennen, bei den Arachniden die Pedipalpen (**403** G), bei *Peripatus* die Kiefer (**403** B) und bei den Myriopoden das Labrum von hier versorgt. Für die Insekten lauten die Angaben widersprechend. Es scheint sicher zu sein, daß der Labralnerv aus dem Dritthirn kommt, während er nach andern Angaben zum Ersthirn gehört. Außerdem wurzeln hier die Eingeweidenerven, die sog. Labrofrontalnerven, welche sich im Ganglion frontale vereinigen (s. weiter unten). Der mediane Ocellus mit seinen zwei Nerven wird von Janet auf diesen Gehirnteil bezogen, während andere Forscher alle drei Punktaugen zum Ersthirn rechnen, wie dies auch aus manchen Abbildungen (**424**) hervorgeht.

Das Bauchmark beginnt mit dem **Unterschlundganglion,** welches bei Krebsen, Myriopoden und Insekten aus drei Paar vereinigten Ganglien sich zusammensetzt für die Mandiblen und die zwei Paar Maxillen. Da es sehr oft ganz dicht an das Oberschlundganglion heranrückt, so daß es mit diesem eine Masse zu bilden scheint (**415, (416, 419, 420, 422**) und außerdem in der Kopfkapsel liegt, so wird es von vielen Forschern mit zum Gehirn gerechnet. Vom vergleichend-anatomischen und physiologischen Standpunkt aus erscheint es richtiger, diesen Ausdruck nur auf die über und vor dem Schlunde befindlichen Teile des Zentralnervensystems zu beschränken, weil sie die Sinnes-

organe versorgen und die übergeordneten Zentren umschließen, während das Unterschlundganglion eine ganz andere Funktion hat. Bei den Phyllopoden (**403** C, **406**) und Cladoceren (**407**) sind die Ganglien der Mundwerkzeuge noch voneinander getrennt, während bei den Macruren (**410**) auch die Ganglien der Kieferfüße in das Unterschlundganglion aufgegangen sind.

Wie schon oben angedeutet wurde, ist die Metamerie der geschilderten Ganglien von großer Bedeutung für die Homologisierung der Extremitäten, die in den verschiedenen Klassen wechselnde Funktionen übernommen haben. Eine Schwierigkeit besteht darin, daß bei den Embryonen von *Scolopendra* zwischen dem Ersthirn und dem Zweithirn noch ein Ganglienpaar auftritt, welches auf ein früher vorhandenes präantennales Segment schließen läßt. Ein ähnliches Ganglienpaar wurde bei Embryonen von *Astacus* und *Jaera* an gleicher Stelle als vorübergehende Bildung beobachtet. Die hierzu gehörende Extremität tritt uns vielleicht in dem Augenstiel der Decapoden entgegen. Sieht man von diesem präantennalen Segment, welches früh mit dem Ersthirnsegment verschmolzen sein muß, ab, so sind in den sechs verschiedenen Kopfsegmenten der Arthropoden die folgenden Elemente enthalten:

Homologien der Extremitäten der Arthropoden.

Kopfsegment	Ganglienpaare	Crustacea	Peripatus	Myriopoda	Arachnoidea	Limulus	Insecta
I	Ersthirn	ohne Extremitäten					
II	Zweithirn	Antenne I	Antenne	Antenne	Cheliceren	Cheliceren	Antenne
III	Dritthirn	„ II	Kiefer	—	Pedipalpen	5 Paar Kieferfüße	—
IV	Unterschlundganglion	Mandibel	Oralpapille	Mandibel	4 Beinpaare		Mandibel
V		Maxille 1	Beine	Maxille 1			Maxille 1
VI		„ 2		„ 2			„ 2
Thorac. seg. I	Thoracalgangl. 1	Kieferfuß 1		Kieferfuß			Thoracalbein 1

Bei den Arachniden sind vielleicht alle Extremitäten um ein Segment nach hinten zu verschieben, denn wenn auch die bei der Aranee *Trochosa singoriensis* angeblich auftretenden Anlagen von Antennen vor den Cheliceren auf Irrtum beruhen, so gehören doch bei den Embryonen der Scorpione die Cheliceren zum Segmente des Dritthirns und bei mehreren Spinnen sind prächelicere Cölomhöhlen festgestellt worden. Auch über das Zentralnervensystem von *Limulus* (**433**) sind die ontogenetischen Untersuchungen noch nicht so weit vorgeschritten, daß eine sichere Deutung der Extremitäten möglich ist. Im Cephalothorax liegt eine sehr konzentrierte Ganglienmasse, welche aus dem präoralen Gehirn und dem Schlundring besteht. Das Gehirn entsteht nach Kingsley aus drei Ganglienpaaren, welche vollständig verschmelzen und wohl dem Ersthirn, den Präantennalganglien und dem Zweithirn entsprechen. Vom Ersthirn gehen drei Nerven zu den als Geruchsorgan (*ol*) gedeuteten Sinnesknospen, ein Mediannerv zum Medianauge und zwei Nerven, welche mit einer Verdickung beginnen, zu den Seitenaugen. Das Zweithirn ist äußerlich nicht abgesetzt und nur kenntlich an den Nerven zu den Cheliceren. Der sich anschließende vorderste Teil der dicken Schlundringmasse entspricht dem Dritthirn, denn zwischen ihren beiden Hälften spannt sich eine zarte sympathische Kommissur aus, von der drei Nerven zum Labrum gehen. Unmittelbar

neben ihr entspringt aus dem Dritthirn jederseits ein Sympathicus (*sa*) zum Proventrikel; außerdem gibt sie einen Nerven zur Kopfhaut (*kh*) ab und versorgt das erste der fünf Kieferfußpaare. Die postorale ventrale Masse des Schlundrings enthält vier Paar Ganglien für die Kieferfüße und zwei Paare für die Chilarien (Unterlippe) und die zum Kiemendeckel umgewandelten ersten Abdominalbeine. Daher spannen sich vier sehr breite Kommissuren zwischen jenen Ganglien aus. Das Abdominalmark besteht aus fünf Ganglienpaaren und einem hintersten dreiteiligen Knoten.

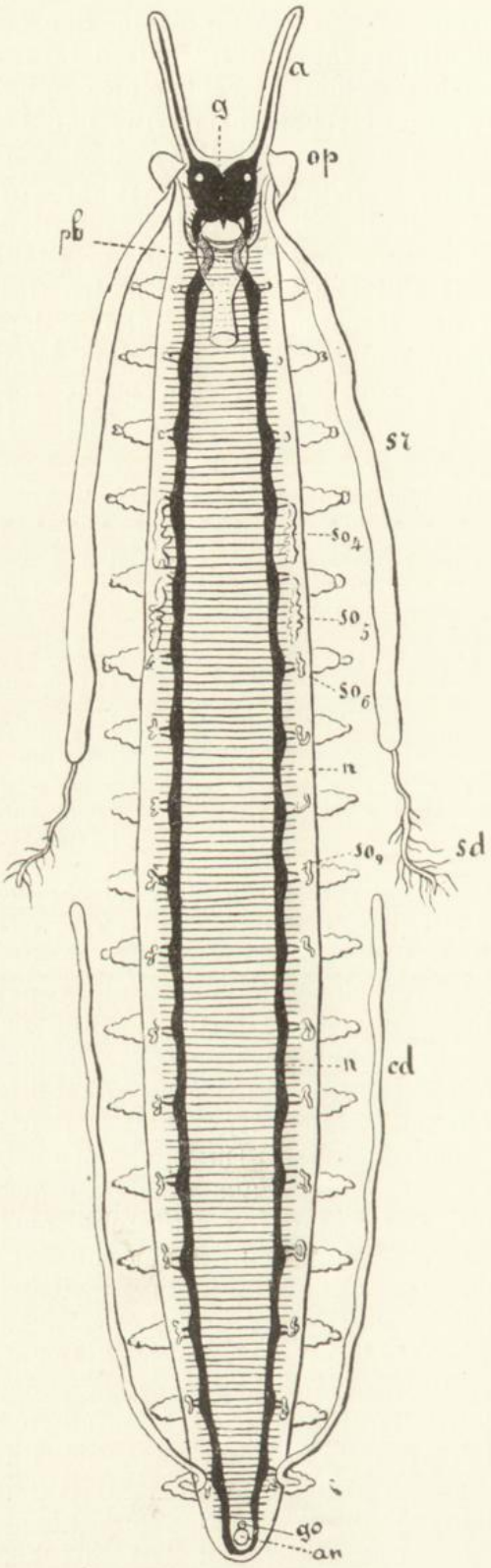


Fig. 411. Anatomie von *Peripatus capensis* nach BALFOUR. Der Darm ist hinter dem Pharynx abgeschnitten. *a* Antenne, *an* After, *cd* verlängerte Coxaldrüse des letzten Fußpaares, *g* Gehirn, *go* Geschlechtsöffnung, *n* Bauchmark, *op* Oral- oder Schleimpapille, *ph* Pharynx, *sd* Schleimdrüse, so_4—so_9 Nephridien, *sr* Schleimreservoir.

Das **Bauchmark** von *Peripatus* (**403** B, **411**, **412**) zeigt in dreifacher Hinsicht primitive Verhältnisse: die beiden Konnektive liegen weit auseinander, sind durch sehr zahlreiche, zuweilen etwas unregelmäßig verlaufende dünne Kommissuren verbunden und haben den Charakter von Marksträngen, indem sie überall ventral und lateral einen dichten Mantel von Ganglienzellen aufweisen und nicht oder nur höchst undeutlich zu segmentalen Knoten anschwellen. Sie gehen ganz hinten dorsal vom Enddarm ineinander über. Dies Verhalten gleicht in hohem Maße demjenigen der Turbellarien (**378**, **379**) und Trematoden (**383**). Man wird also *Peripatus* von einer annelidenähnlichen Stammform ableiten müssen, welche im Bau des Nervensystems noch nicht eine typische Kette von Ganglienpaaren mit Konnektiven besaß, sondern Markstränge mit plexusartigen Kommissuren aufwies. Bei den Embryonen von *Scolopendra*, der Fliege *Lucilia* und anderen Arthropoden treten die Neuralplatten ebenfalls mit weitem Zwischenraum auf und rücken erst später zusammen. Endlich zeigen die niedersten Krebse, die Phyllopoden und Cladoceren

(**406**, **407**) weit auseinanderliegende Konnektive und Doppelkommissuren in jedem Segment, und bei zwei andern in vieler Hinsicht primitiven Gattungen, bei *Gigantocypris* im Bauchmark und bei *Limulus* im Schlundring finden wir einen weiten Zwischenraum, während sich bei

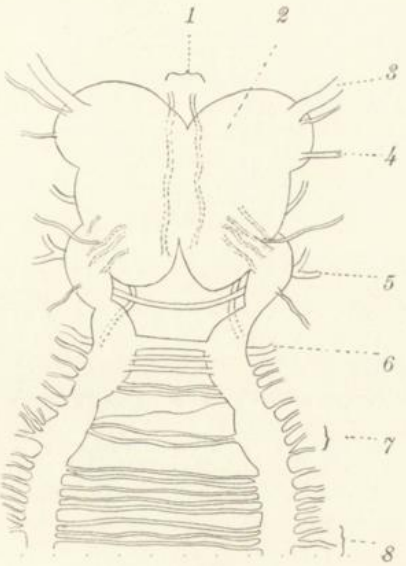


Fig. 412.

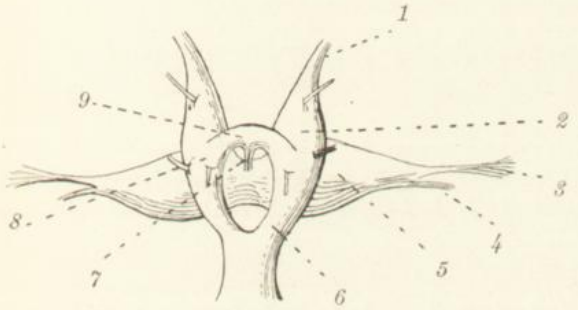


Fig. 414.

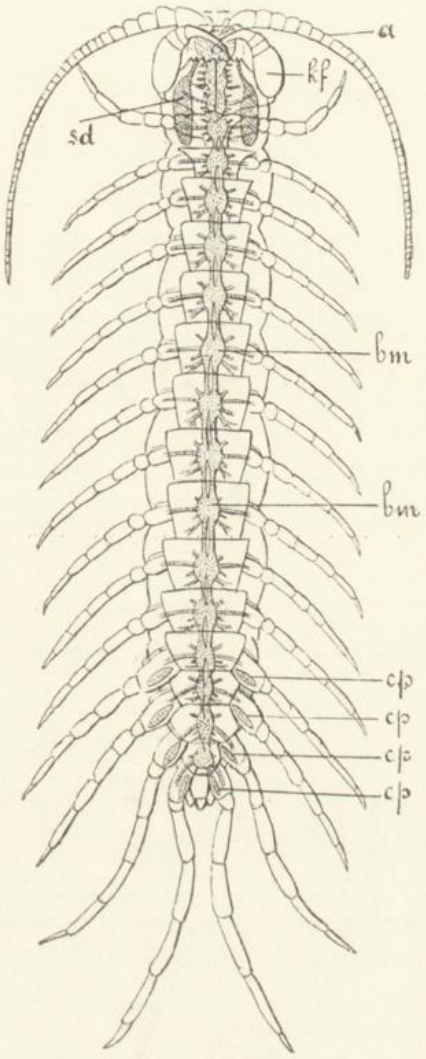


Fig. 413.

Fig. **412**. Vorderende des Nervensystems von *Peripatus jamaicensis* nach BOUVIER, von der Dorsalseite gesehen. *1* Sympathicus zum Boden der Mundhöhle, *2* Gehirn, *3* Antennennerv, *4* Opticus, *5* Mandibelnerv, *6* Nerv der Oralpapille, *7* Nerv des ersten, *8* des zweiten Beinpaars. Auf der Unterseite des Gehirns schimmern einige Nerven durch zur unteren Körperwand. Hinter dem Opticus ein Nerv ohne Zahl zur Lippe.

Fig. **413**. Nervensystem von *Lithobius forficatus*, von der Bauchseite gesehen, nach LEUCKART. *a* Antenne, *cp* Coxalpore, *Kf* Kieferfüße, *sd* Speicheldrüsen.

Fig. **414**. Gehirn von *Lithobius forficatus*, von der Unterseite, nach SAINT-REMY. *1* Antennennerv, *2* Mittelhirn, *3* Opticus, *4* zum TÖMÖSVARYschen Organ (Frontalorgan?), *5* Vorderhirn, *6* Schlundring, *7* N. recurrens (Sympathicus), *8* Hinterhirn, *9* Sympath. Kommissur vor dem Schlund.

den übrigen Arthropoden die Ganglien eines Paares bis zur Berührung nähern. Die Konnektive bleiben häufig deutlich getrennt (**405**, **409**, **413**, **418**, **419** A), während sie bei manchen Arten in gewissen Segmenten getrennt bleiben und in andern sich eng aneinanderlegen (**410**, **422**).

Dies leitet über zu einer vollständigen Aneinanderlagerung bzw. Verschmelzung beider Längsstränge (**415**, **419** B, **420**).

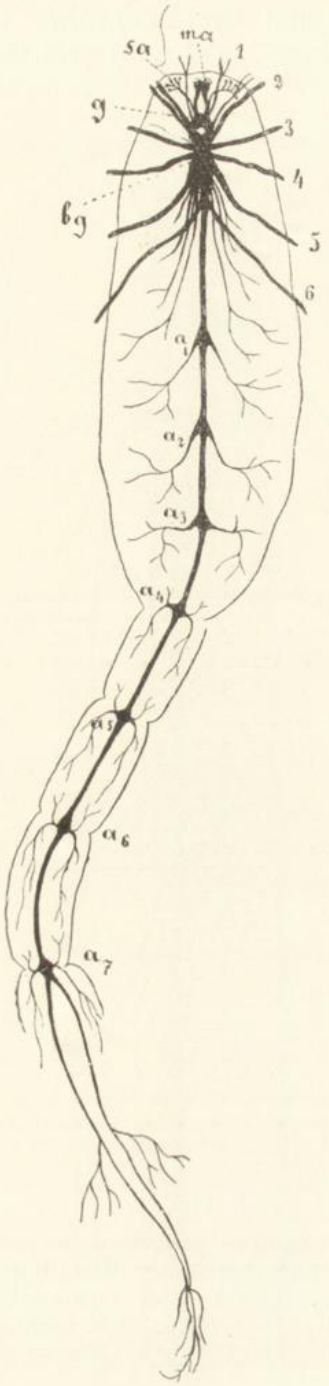


Fig. 415.

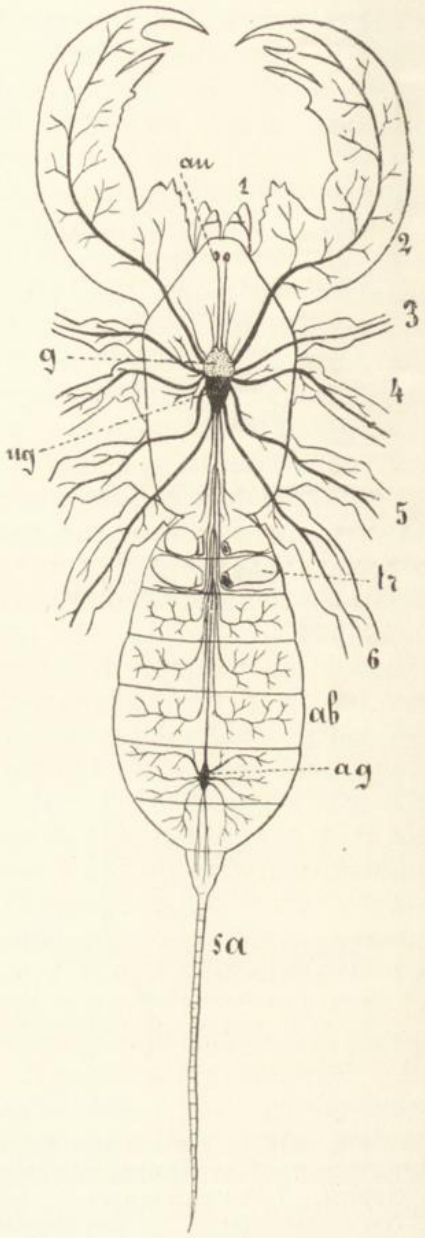


Fig. 416.

Fig. **415**. Nervensystem des Skorpions nach NEWPORT. *1—6* Nerven zu den 6 Extremitäten, a_1—a_7 Ganglien des Abdomens, *bg* verschmolzene Thoracalganglien, *g* Gehirn, *ma* mittlere Augen, *sa* Seitenaugen.

Fig. **416**. Nervensystem von *Telyphonus caudatus* nach BLANCHARD. *1—6* die 6 Extremitäten, welche von *ug*, den verschmolzenen Thoracalganglien, versorgt werden, *ab* Abdomen, *ag* Abdominalganglien, *au* Augen, *g* Gehirn, *sa* gegliederter Schwanzanhang.

Der ursprünglich beträchtliche Zwischenraum zwischen beiden Konnektiven erklärt das Auftreten eines **Mediannerven** bei einigen

Krebsen (*Gigantocypris*, Lepadiden, Asseln), Chilopoden (**418**, *s*) und bei vielen Insekten (**432**). Er ist uns früher schon bei Ringelwürmern entgegengetreten (S. 413). Er entsteht aus Ektodermzellen zwischen den Neuralplatten, die nach innen wandern und einen Nerven bilden, der sich von Ganglion zu Ganglion ausspannt, bei Insekten häufig unter Bildung eines kleinen Ganglions, von dem jederseits ein Nerv zu den Tracheen und Stigmen verläuft. Seine Seitenzweige können mit den Nerven des Bauchmarks sich plexusartig verbinden. Bei den meisten Arthropoden kommt es nicht zur Bildung eines Mediannerven, da diese Nervenzellen vom Bauchmark aufgenommen werden. Man hat diesen Nerven dem Eingeweidesystem zugerechnet, wie es scheint ohne Grund, denn er versorgt nicht den Darm.

Konzentration der Ganglien in der Längsrichtung nach vorn. Wie wir schon bei Anneliden häufig eine Konzentration benachbarter Ganglienpaare mit gleicher oder ähnlicher Funktion (Unterschlundganglion der Oligochäten und Hirudineen [**399**], Analganglion der letzteren) feststellten, so tritt uns dieselbe Erscheinung bei den Arthropoden in weit größerem Umfang entgegen. Sie ist geradezu eine der charakteristischsten Erscheinungen des Zentralnervensystems der letzteren

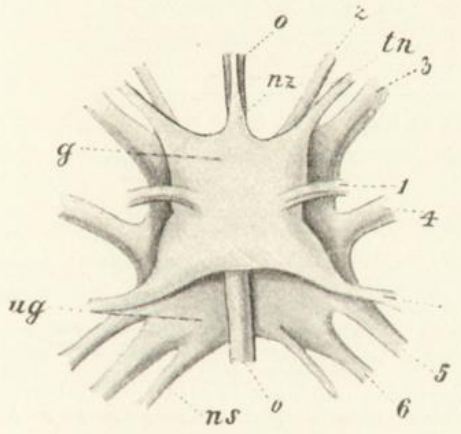


Fig. 417.

Fig. 417. Zentralnervensystem einer Milbe, *Gamasus*, nach WINKLER. *1* zu den Cheliceren, *2* zu den Pedipalpen, *3—6* zu den 4 Beinen, *g* Gehirn, *ns* Sympathicus, *nz* Zungennerv, *o* Oesophagus, *tn* Nerv des Pedipalpentasters, *ug* untere Ganglienmasse.

Fig. 418. Nervensystem von *Machilis maritima* nach OUDEMANS. *an* Antennennerv, *au* Auge, *g* Gehirn, *lo* Lobus opticus, *oe* Oesophagus, *s* Mediannerv, *usg* Unterschlundganglion, *I—III* Thoracalganglien, *1—8* Abdominalganglien, das achte aus drei Ganglienpaaren zusammengesetzt.

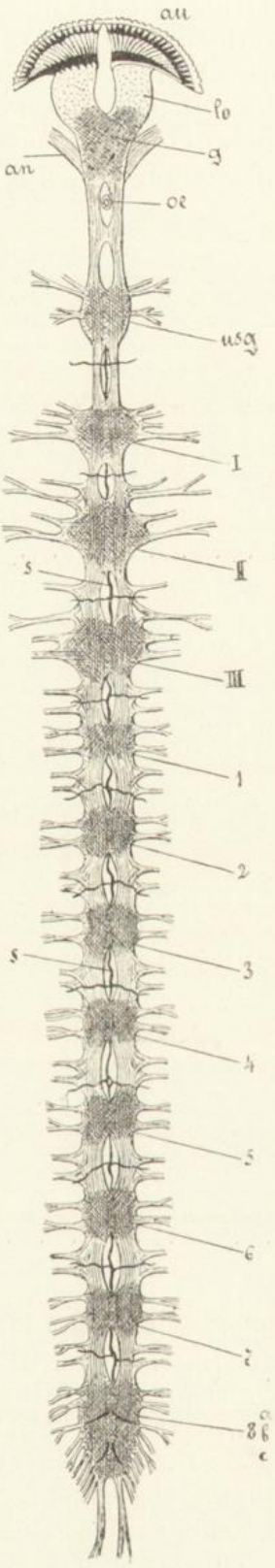
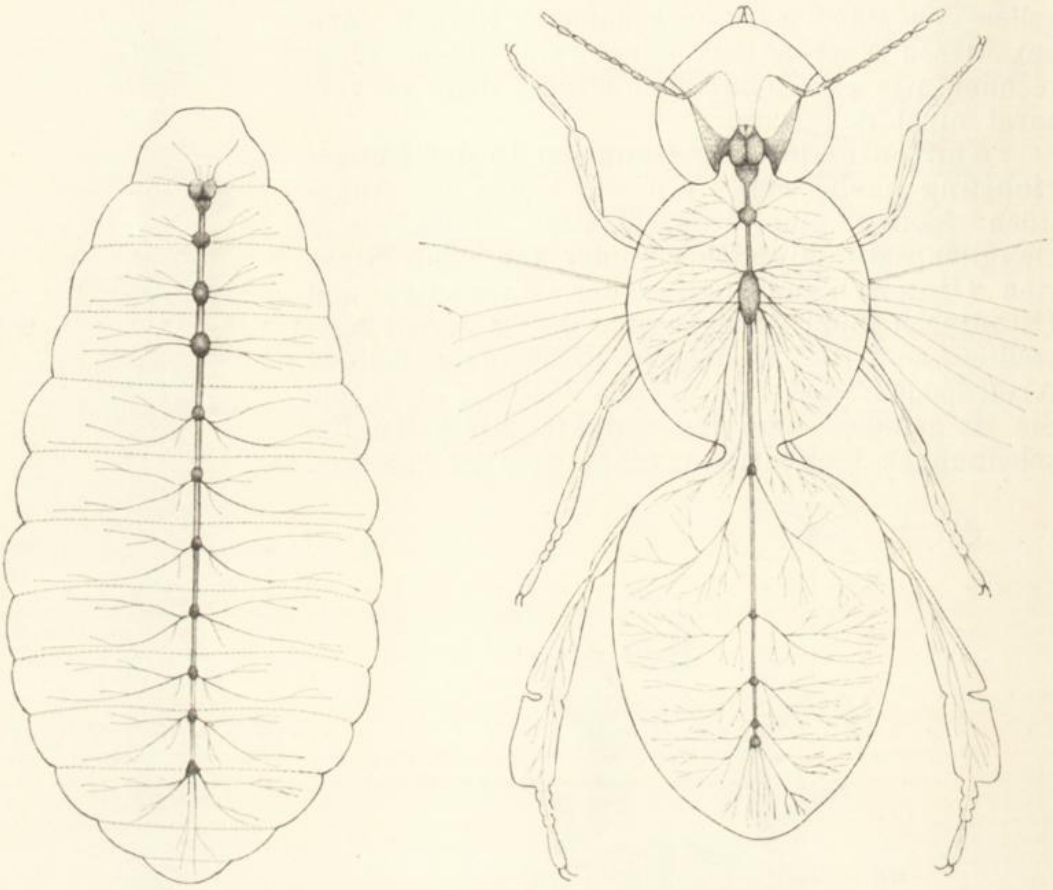


Fig. 418.

und zeigt sich in doppelter Form, als Vereinigung benachbarter Zentren und als Verkürzung der ganzen Kette nach vorn. Die erste Erscheinung wird physiologisch dadurch verständlich, daß eine solche Vereinigung die Umschaltung der Reize und damit das Zusammenspiel benachbarter Organe erleichtert. Die Konzentration tritt zuerst an denjenigen Ganglien auf, welche besonders viel gebraucht werden, also an dem Unterschlundganglion der Mundwerkzeuge (**403**, D—F) und an den Ganglien der Beine, wenn diese, wie bei Spinnentieren und Insekten, auf die Brust zusammengedrängt sind. Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung die Skorpione (**415**), deren Beinzentren zu einer Masse ver-



A B

Fig. 419. Nervensystem der Honigbiene nach BLANCHARD. A Larve. B Imago, Arbeiterin.

einigt sind, während die Abdominalganglien noch weit auseinanderliegen; oder die Honigbiene (**419**), deren drittes Brustganglion, welches die Sammelbeine versorgt, sich schon mit dem zweiten vereinigt hat, während das erste noch frei liegt; oder die geschickt fliegende *Stratiomys*-Fliege (**421**), die nur ein großes Brustzentrum aufweist.

Die Konzentration und Wanderung aller Zentren nach vorn hängt damit zusammen, daß das Gehirn dem Bauchmark übergeordnet ist. Je mehr also alle Ganglienzellen an das Gehirn heranrücken, um so leichter können sie von diesem beherrscht werden. Daher finden wir in allen Klassen der Arthropoden bei den phyletischen Endformen

(parasitischen Copepoden, Balaniden, Brachyuren, Milben, gewissen Insekten: *Hydrometra*) das ganze Bauchmark zu einem Knoten zusammengedrängt. Hand in Hand geht damit eine Konzentration der Segmente, welche zu einem gedrungenen, wenig oder gar nicht gegliederten Körper verschmelzen. Beide Erscheinungen können voneinander unabhängig sein. So sehen wir bei manchen Fliegenmaden (**421** A) die Ganglien ganz vorn zusammengedrängt, während die Segmentierung des Körpers nicht beeinträchtigt ist, und dasselbe zeigt in geringerem Maße der Ameisenlöwe (**422**). Wird aber der Körper zur Erhöhung der Beweglichkeit gedrungen durch Verschmelzung der Segmente (Milben) oder durch Verkürzung des Abdomens (*Argulus,* Amphipoden, Brachyuren), so muß die Konzentration der Ganglien eintreten (**408**, 24, **409**, **417**). In allen Klassen und größeren Abteilungen lassen sich Reihen aufstellen

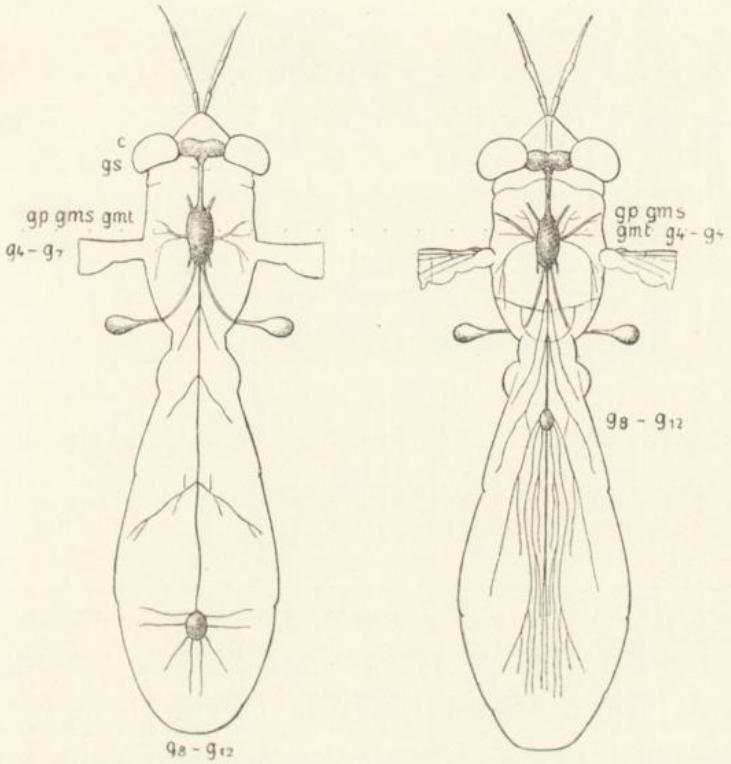


Fig. 420. Nervensystem der Fliege *Conops rufipes* nach KÜNCKEL D'HERCULAIS. *c* Gehirn, *gs* Unterschlundganglion, *gp*, *gms*, *gmt* Ganglien des Pro-, Meso- und Metathorax. Damit verwachsen g_4—g_7 die ersten 4 Abdominalganglien, g_8—g_{12} Knoten der vereinigten 5 hinteren Ganglien.

von langgestreckten, mehr oder weniger homonom segmentierten Formen bis zu gedrungenen Gestalten. Dabei zeigt sich häufig die Erscheinung, daß die Ganglien ihre scharfe Abgrenzung verlieren, indem die Nervenzellen zum Teil auf die Konnektive übertreten. Solche Reihen sind z. B. die folgenden:

I. *Branchipus, Apus* (**406**): lange regelmäßige Kette mit Doppelkommissuren. *Limnadia, Limnetis, Estheria*: Bauchmark bedeutend kürzer, Ganglien schwach ausgeprägt, Doppelkommissuren ungleich, dünnere und dickere (**408**, 22). Cladoceren außer *Sida*: Ventralkette noch kürzer, Ganglien äußerlich kaum ausgeprägt (**407**), Konnektive mit Ganglienzellen belegt. Polyphemiden, *Leptodora,* also hochdifferen-

zierte Formen: Bauchmark eine stark verkürzte, mehr oder weniger einheitliche Masse zwischen den Beinen.

II. Cirripedien. Lepadiden: Bauchmarkganglien durch deutliche Konnektive getrennt. Balaniden: dicht aneinander gerückt. *Cryptophialus*: zwei weit auseinander liegende ventrale Ganglienknoten; *Alcippe*: nur noch einer.

III. Macruren (**410**): Ganglien weit auseinander, nur diejenigen der Mundwerkzeuge (**403** D) vereinigt. Brachyuren (**408**, 24) sehr starke Konzentration. Es erhält sich aber noch ein zentrales Loch in der Bauchmasse, welches in jener Zeichnung nicht angegeben ist.

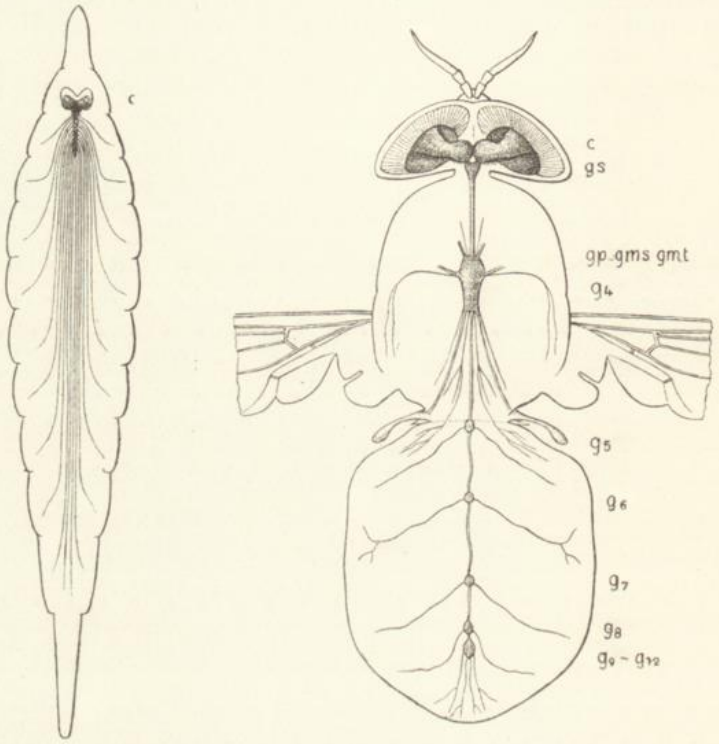


Fig. **421**. Nervensystem der Fliege *Stratiomys longicornis* nach Künckel d'Herculais. A Larve. B Imago, ♀. Bezeichnungen wie in **420**. g_4—g_{12} Abdominalganglien.

IV. Skorpione (**415**): getrennte Abdominalzentren. *Telyphonus* (**416**) nur noch ein Paar, das merkwürdigerweise weit hinten liegt, was wohl durch den Schwanzanhang bedingt ist. Araneen (**403** G): alle Ventralganglien zu einer gegliederten Masse zusammengedrängt. Phalangiden, Acariden (**417**): die Gliederung derselben verschwindet.

V. Bei den Myriopoden ist wegen der gleichmäßigen Segmentierung von einer Konzentration nicht viel zu bemerken. Nur bei Pauropoden und Symphylen sind die Ganglien so zusammengedrängt, daß die Konnektive fehlen.

VI. Bei den Imagines der Insekten lassen sich alle Uebergänge feststellen, wobei, abgesehen von Embryonen, die Zahl der Ganglienpaare immer kleiner ist als diejenige der Segmente. In der folgenden Uebersicht bedeutet die erste Ziffer die Anzahl der Knoten im Kopf, die zweite in der Brust, die dritte im Hinterleib. Dabei ist zu beachten, daß häufig (*Lepisma*, Ameisenlöwe [**422**], Biene [**423**]) das Unter-

schlundganglion so dicht an das Gehirn heranrückt, daß eine scharfe Grenze zwischen ihnen nicht existiert.

2 + 3 + im Abdomen: 8 bei dem Weichkäfer *Dictyoptera sanguinea*, 7 *Tenthredo viridis*, 6 *Dytiscus*, 5 *Hepialus*, 4 *Cossus* . . . . . 1 *Coccinella*, 0 *Geotrupes*.

2 + 2 + im Abdomen: 10 *Myrmeleon*, 6 *Culex*, 5 Biene, Arbeiter (**419**, B), 4 die meisten Schmetterlinge . . . . . 0 *Cetonia aurata*.

2 + 1 + im Abdomen: 6 Fliege *Pangonia depressa*, 5 *Stratiomys* (**421**) . . . . . 1 *Conops* (**420**), 0 *Musca domestica*. Also bei Fliegen alle Uebergänge von 6—0 Abdominalknoten.

1 + 1 + 1: *Stylops melittae*.

1 + 1: *Hydrometra lacustris* (Wasserlaufwanze), *Rhizotrogus solstitialis*, Junikäfer. Viele gedrungen gebaute Rhynchoten (Aphiden, Cocciden), Pediculiden, Mallophagen.

Je konzentrierter das Nervensystem ist, desto mehr rücken die Bauchganglien nach vorn. So liegen bei *Dytiscus* die 6 Paar Ventralganglien im Metathorax. Zuweilen unterscheiden sich die Geschlechter in dieser Hinsicht, und dann pflegen die Männchen, wie ja auch meist in anderen Organen, die Vorgeschritteneren zu sein: *Megachile* und *Mutilla europaea*: ♀ 5, ♂ 4 Bauchmarkknoten. Biene: Arbeiter 5, ♀ und ♂ 4; Wespe: Arbeiter 5, ♀ und ♂ 6.

Die Larven der Insekten sind in ihrem Bauchmark im allgemeinen weniger konzentriert als die Imagines und entsprechen demnach der biogenetischen Regel (**419**). So haben die Raupen fast immer 2 + 3 + 7, die fertigen Schmetterlinge 2 + 2 + 4 Knoten. Einige Käferlarven besitzen noch 9 Abdominalknoten. Es kommt aber auch vor, daß die Larven konzentrierter im Nervensystem gebaut sind als die ausgewachsenen Individuen. Bei der Larve von *Oryctes nasicornis* sind z. B. alle Ventralganglien dicht aneinander gereiht und das hinterste liegt ungefähr auf der Grenze zwischen dem 2. und 3. Brustring. Bei der Puppe und dem Imago hingegen sind die drei ersten Knoten durch zwei ziemlich lange Konnektive voneinander geschieden. Aehnliches zeigen andere Lamellicornier und einige Rüsselkäfer. Sehr auffallend verhalten sich in dieser Hinsicht die Fliegen und Wanzen, deren Larven meist nur eine große und ganz vorn liegende Ventralmasse besitzen, während die Imagines eine lange Bauchmarkkette haben (**421**). Ich vermute, daß dies damit zusammenhängt, daß die Fliegenmaden sich viel umher bewegen durch Ausdehnen und Zusammenziehen der beinlosen Segmente, was eine starke Koordination der Hautmuskeln voraussetzt. Die ebenfalls beinlosen, aber ruhig im Futtersaft liegenden Bienenmaden (**419** A) haben noch das primitive Nervensystem.

Histologische Verhältnisse. Das Gehirn und die Ventralganglien der Arthropoden (**425**) werden, wie allgemein bei den wirbellosen Tieren, von einer äußeren Lage von überwiegend unipolaren Ganglienzellen und einer inneren Markschicht (Neuropil, Punktsubstanz) gebildet und außen von Bindegewebe eingehüllt. Dazu kommen Neuritenbündel, die teils als Kommissuren von einer Seite zur andern ziehen, teils auf derselben Seite bleiben. Die Markschicht zerfällt dadurch in Markfelder oder Neuropileme, in denen sich die Dendriten verschiedener Neurone verflechten, wobei sie häufig rundliche Ballen (sog. Glomeruli) bilden. Wenn alle drei Gehirnteile miteinander verwachsen sind, sollte man mindestens drei Kommissuren erwarten. Die Zahl derselben erweist sich aber in der Regel als viel größer, wenn die Gehirne mit Methylenblau oder nach der Golgi-Methode untersucht werden. Bei der Assel *Porcellio scaber* fand Holmgren nicht weniger als 17 Kom-

missuren. Bei *Astacus* wurden jederseits 7, bei *Carcinus* 8 Neuropileme nachgewiesen, die durch komplizierte Leitungsbahnen untereinander zusammenhängen. Die Gehirne der Krebse sind also schon recht ver-

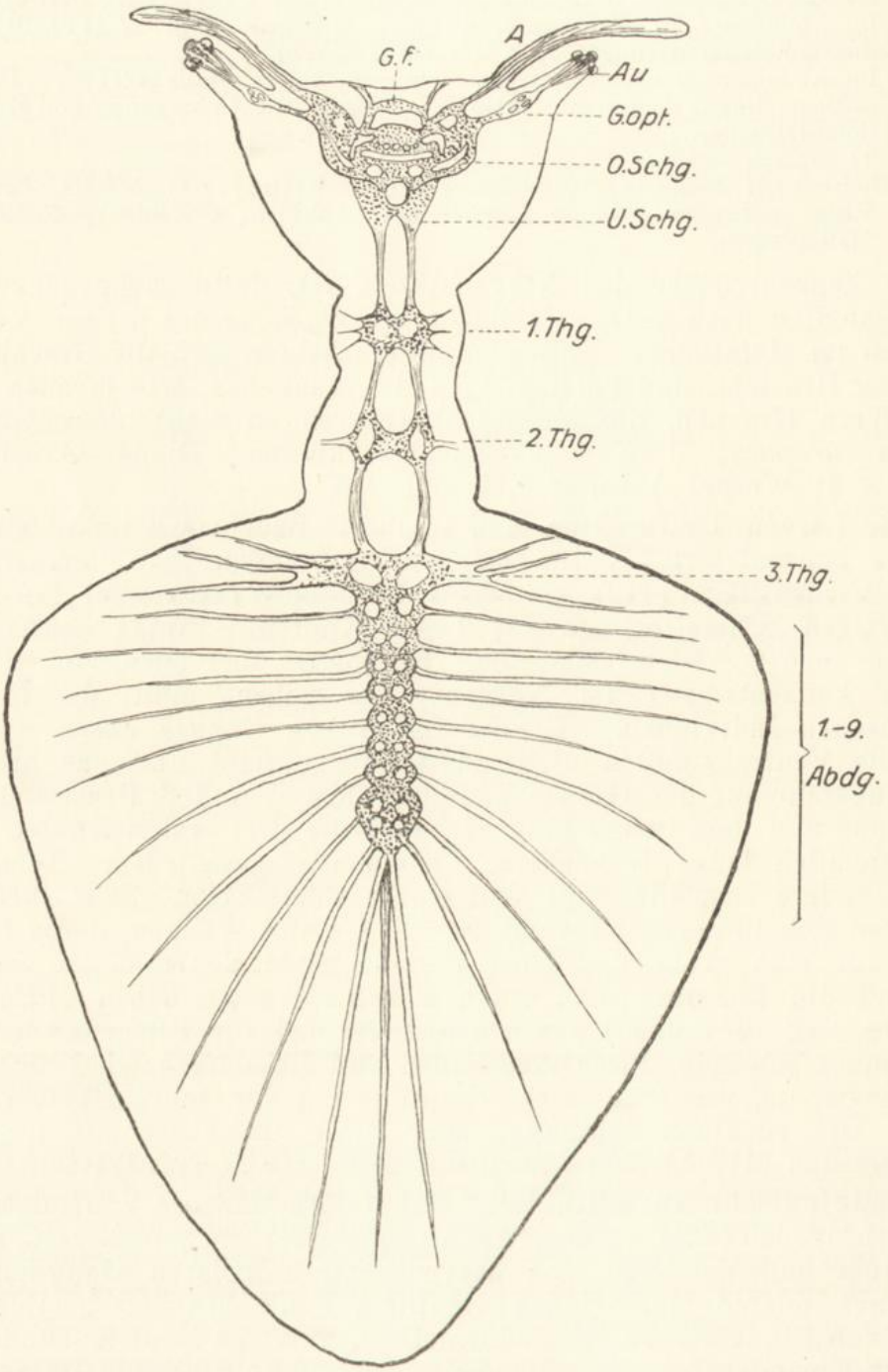


Fig. **422**. Nervensystem des Ameisenlöwen nach DOFLEIN. 20 : 1. *A* Antenne, *Au* Auge, *G.F* Ganglion frontale des Sympathicus, *G.opt* Ganglion opticum, *O.Schg*, *U.Schg* oberes, unteres Schlundganglion, *1.—3. Thg* Thoracalganglien, *1.—9. Abdg* Abdominalganglien.

wickelte Organe, obwohl sie noch keine Pilzkörper besitzen, und ähnliches gilt für die Bauchganglien. In dem Bauchmark der Decapoden und von *Squilla* sind Neurochorde nachgewiesen worden, und es scheint sich tatsächlich um diese Kolossalfasern zu handeln — nicht um Blut-

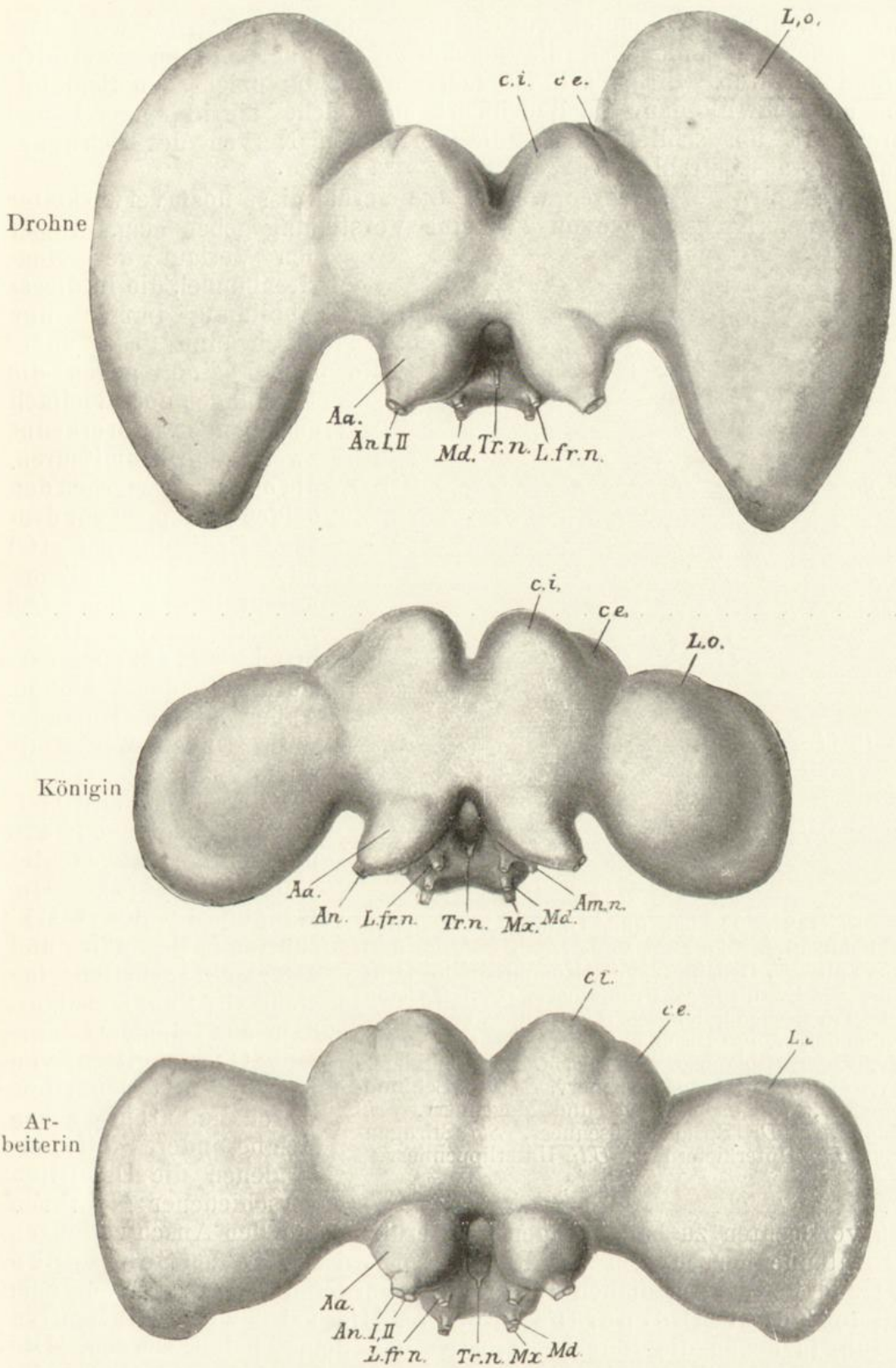


Fig. **423**. Gehirn der Biene nach Wachsmodellen, von oben gesehen, nach JONESCU. *Aa* Anschwellung des Antennennerven, *Amn* motorischer Antennennerv, *An* Antennennerv, *Lfrn* Labrofrontalnerv, *Md* Mandibelnerv, *Mx* Maxillarnerv, *Trn* Tritocerebralnerv; er ist unpaar, entspringt aber mit paariger Wurzel und versorgt einen Dilatatormuskel des Pharynx. Das Dritthirn ist nicht deutlich abgesetzt und geht ohne scharfe Grenze in das Unterschlundganglion über.

gefäße, wie auch behauptet worden ist — da bei *Homarus,* wo jederseits einer vorhanden ist, die zugehörige Ganglienzelle im Zweithirn gefunden wurde. Ihr Neurit ist zuerst dünn, durchzieht den Schlundring und schwillt dann im Bauchmark an, welches sie in ganzer Länge durchzieht, um schließlich in die peripheren Nerven des Schwanzganglions auszustrahlen.

Im Gehirn der Insekten werden die Verhältnisse noch verwickelter als bei den Krebsen, wovon **428** eine Vorstellung geben mag. Ueber den Verlauf der Neuritenbündel, die in dieser Abbildung immer nur durch eine Faser angedeutet sind, gehen die Meinungen noch vielfach auseinander. Man erkennt zwei Hauptkommissuren, die optische zwischen den beiden Sehlappen vor dem sog. Zentralkörper (*C*) und eine Antennalkommissur hinter ihm. Die Kommissur des Dritthirns (**403, 424** c^{III}) verläuft hinter dem Schlunde. Außer diesen Kommissuren finden wir zahlreiche Faserzüge, welche auf derselben Seite bleiben und von denen in **428** nur einige angedeutet sind (*1, 4, 14*). Die Hauptmasse der Marksubstanz (in **425** und **428** weiß gehalten) besteht aus Punktsubstanz, d. h. aus feinsten Längs- und Querschnitten von Neuriten und Dendriten. Durch die Färbung heben sich besondere Stellen ab, in denen die Dendriten verschiedener Neuronen sich verflechten zu ballenartigen Glomeruli; so in den Anschwellungen der Antennennerven, den sog. Riechlappen (*G*), in den Sehlappen (*M*) und in zwei medianen Feldern, der vorderen Brücke (*B*) und dem hinteren Zentralkörper (Fächerorgan). Hier haben wir es mit Zentren zu tun, in denen die Reize verarbeitet und umgeschaltet werden. Die Brücke der Insekten scheint ein übergeordnetes Sehzentrum zu sein, welches die Eindrücke der Ocellen (*1*) und Facettenaugen (*6*) verarbeitet und auf die Antennen (*13*) und ventralen Extremitäten (*7*) überträgt. Sie findet sich auch bei Arachnoiden und Krebsen, fehlt aber noch *Peripatus* (**403** B), während der Zentralkörper allen Arthropoden zukommt. Er gilt als ein allgemeines Reflexzentrum, denn zu ihm gelangen

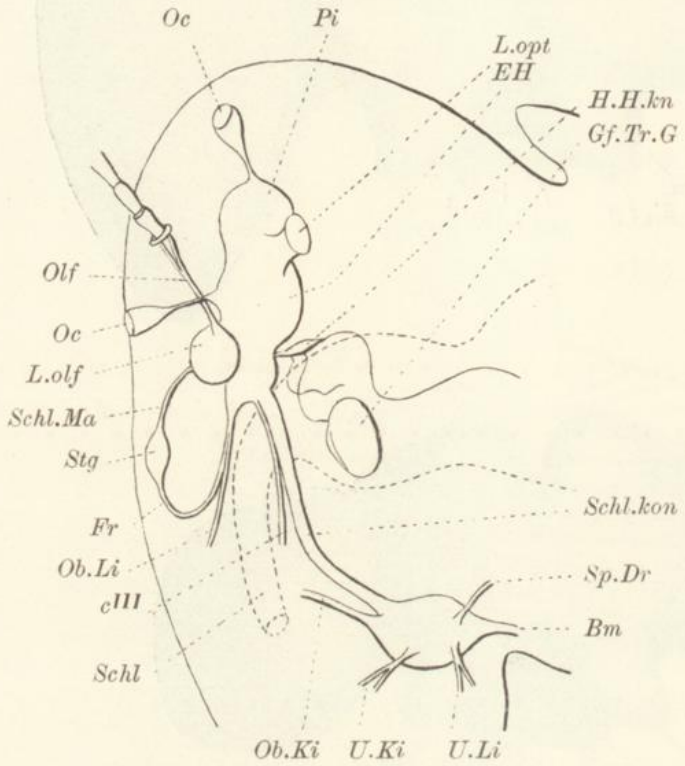


Fig. **424.** Gehirn und Unterschlundganglion der Feldheuschrecke *Caloptenus femur rubrum* nach PACKARD. *Bm* Bauchmark, c^{III} Kommissur des Dritthirns, *EH* Ersthirn, *Fr* Frontalnerv, *Gf.Tr.G* Gefäß- und Tracheenganglion, *H.H.kn* unpaarer Hinterhirnknoten, *L.olf* Riechlappen, *Ob.Li* Oberlippennerv, *L.opt* Sehlappen, *Pi* Pilz, *Ob.Ki* Oberkiefernerv, *Oc* Punktauge, *Olf* Riechnerv, *Schl.kon* Schlundkonnektiv, *Schl.Ma* Schlund- und Magennerv, *Schl* Schlund, *Sp.Dr* Speicheldrüsennerv, *Stg* Stirnganglion, *U.ki* Unterkiefernerv, *U.li* Unterlippennerv.

die von den Sehorganen und Fühlern aufgenommenen Reize und werden nach den verschiedensten Richtungen weitergeleitet. Wird einer *Aeschna*-Larve das Gehirn exstirpiert, so ändern sich die tonischen Verhältnisse der Muskulatur und die Reflexerregbarkeit ist erhöht.

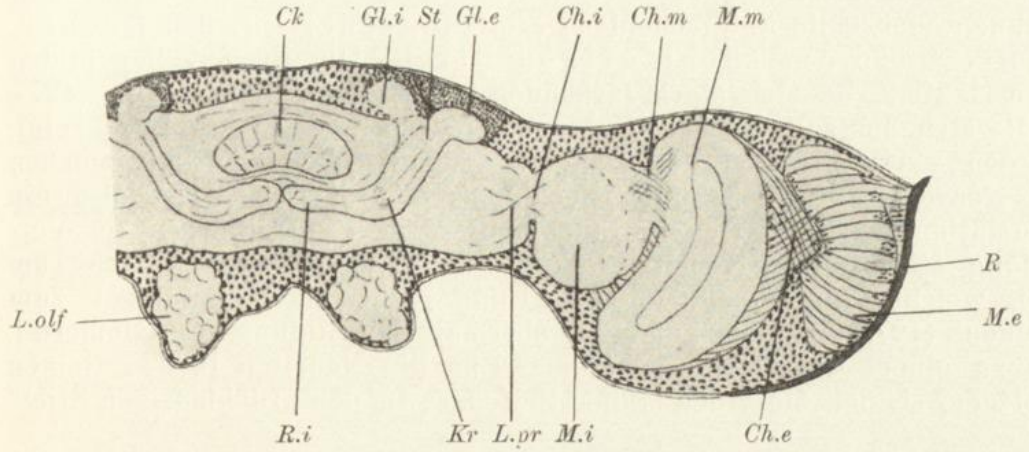


Fig. **425**. Frontalschnitt durch das Gehirn einer Blattwespe, *Tenthredo flava* ♀, nach V. ALTEN. *Ch.e, Ch.m, Ch.i* äußeres, mittleres, inneres Chiasma, *Ck* Zentralkörper, *Gl.i., Gl.e* innerer, äußerer Globulus (Becher), *L.olf* Lobus olfactorius, *L.pr* Lobus protocerebralis, *Kr* Kreuzung, *M.e, M.m, M.i* äußere, mittlere, innere Markmasse, *R* Retina, *R.i* innere Wurzel (Balken) des Stiels, *St* Stiel des Pilzkörpers.

Die Kopfganglien sind also Hemmungszentren. Dasselbe gilt für das Unterschlundganglion der Raupen und Falter. Endlich besitzen die meisten Tracheaten noch in dem frontalen Belag von Ganglienzellen

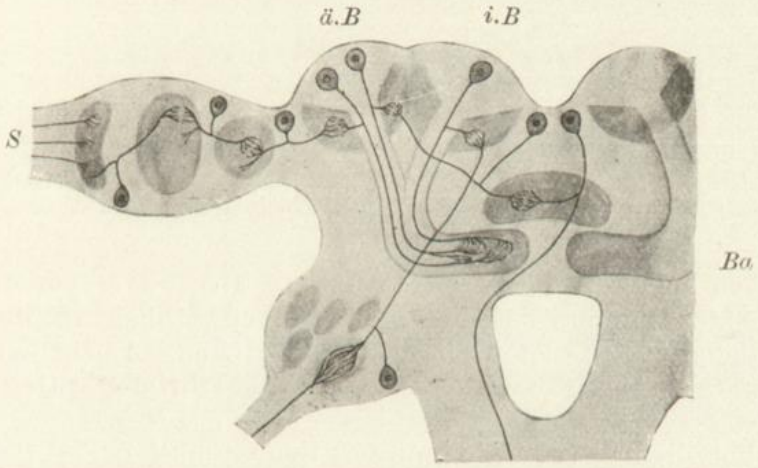


Fig. **426**. Neuronen im Gehirn der Küchenschabe (*Periplaneta*) nach ZIEGLER. Links von der Mediane der innere und äußere Pilzkörper und das Ganglion opticum. Die drei Filzmassen des letzteren und die zwei Becher (*ä.B, i.B*) der Pilzkörper sind auf der linken Seite grau gehalten. Die beiden Stiele der Pilzkörper vereinigen sich und laufen zentral in den Balken (*Ba*) aus und geben einen Seitenzweig an den nicht gezeichneten rückläufigen Stiel. Unten links der Lobus olfactorius, in der Mitte unten der Schlundring. *S* Sehnerv.

mächtige Anschwellungen, welche als Pilz- oder Stielkörper, Corpora pedunculata oder Globuli bezeichnet werden, die um so mehr ausgebildet sind, als komplizierte Instinkte und Verstandesäußerungen bei den betreffenden Arten beobachtet werden. So erklärt es sich, daß enthirnte *Lymantria dispar* keinen Kopulationsinstinkt

haben und die Eier ohne Wolle absetzen. Manche Reflexe haben aber im Bauchmark ihren Sitz, so das Sichtotstellen in den Thoracalganglien. Schon Dujardin hat die Pilze 1850 als Organe des Verstandes bezeichnet, weil sie auf ihrer Oberfläche zuweilen Windungen erkennen lassen und dadurch an das Großhirn der Säuger erinnern. Man kann an ihnen vier Teile unterscheiden: die Becherzellen, den Becher, den Stiel und den rückläufigen Stiel. Die Becherzellen bilden einen Haufen von sich stark färbenden kleinen Ganglienzellen (*Bz* **427**), an die sich der sog. Becher (*Bg*) anschließt. Er besteht, wie **426** zeigt, aus den Verflechtungen der Dendriten der Becherzellen mit solchen von Neuronen des Seh- und Riechlappens. Der Becher ist also ein Assoziationszentrum, welches auch mit dem Zentralkörper in Verbindung steht. Die Neuriten der Becherzellen vereinigen sich zum Stiel, welcher an seinem unteren Ende rechtwinkelig umbiegt zum „Balken" (**427**, *Ba*). Hier kommt es abermals zur Bildung von Glomeruli, also zu einem Assoziationszentrum. Ehe die Neuriten in den Balken einbiegen, senden sie einen langen Seitenast in den „rückläufigen Stiel"

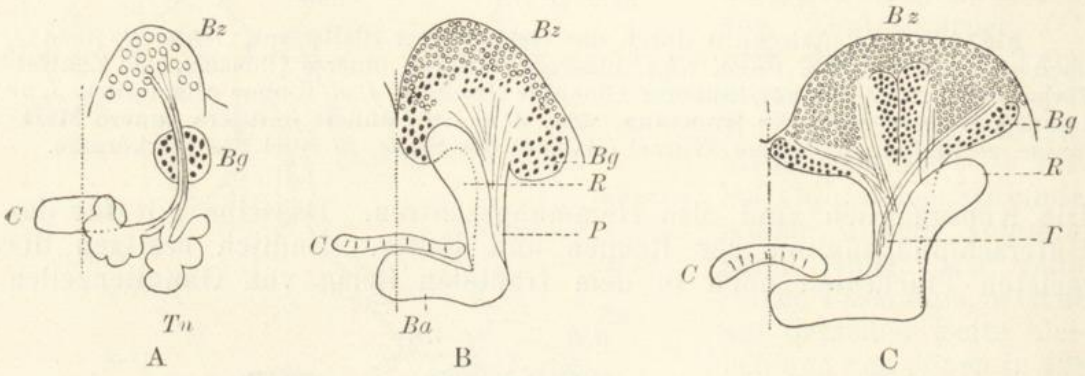


Fig. 427. Die Entwicklung der Pilzkörper bei Insekten nach Bretschneider. A von *Lepisma saccharina*, B von *Tenebrio molitor*, C von *Periplaneta orientalis*. *Bz* Becherzellen, *Bg* Becherglomerulen, *Ba* Balken, *P* Pilzstiel, *R* rückläufiger Stiel, welcher in B etwas nach innen, in C etwas nach außen verschoben gezeichnet ist, um die Fasern des Pilzstiels sichtbar zu machen. *Tu* sog. Trauben am untern Ende des Stiels von *Lepisma* von unbekannter Bedeutung (Glomeruli?).

(*R*), indem es ebenfalls zu Verflechtungen, also zu einem dritten Umschaltungsgebiet kommt. Die beiden Balken stoßen in der Mediane fast zusammen, ohne aber Fasern auszutauschen. Ebensowenig findet ein solcher Austausch zwischen dem rückläufigen Stiel und dem Becher statt.

Die allmähliche Vervollkommnung der Globuli oder Pilzkörper läßt sich bei den Arthropoden gut beobachten. Sie finden sich schon bei *Nereis* (Annelid, **403** A) jederseits in Dreizahl, und *Peripatus* (B) und *Limulus* besitzen sie in derselben Zahl. Unter den Arachnoiden haben die Phalangiden (G) jederseits drei, die übrigen Ordnungen nur einen. Die Phyllopoden (C) besitzen zwei, während sie bei Malacostracen fehlen, was auf eine Rückbildung hinweist. Was Bethe bei *Carcinus* als Globulus beschrieb, sind ähnliche Zellen des Zweithirns, welche ein Ganglion der ersten Antenne bilden. Unter den Myriopoden haben *Iulus* und *Scutigera* jederseits drei (E), *Lithobius* nur einen. Unter den Apterygoten finden wir bei *Lepisma* und *Campodea* zwei, *Iapyx* drei, bei *Tomocerus* wohl infolge von Rückbildung keinen. Die Pterygoten scheinen ursprünglich zwei gehabt zu haben. Bei *Lepisma*

(**427** A) ist die Zahl der Becherzellen gering, und die Glomeruli sind wenig ausgebildet, finden sich aber vielleicht auch in den sog. Trauben (*Tn*). In diesem Falle könnte man die eine Traube dem Balken, die andere dem rückläufigen Stiel der höheren Formen homolog setzen, da ein solcher bei *Lepisma* noch fehlt. Bei *Tenebrio* (**427** B) ordnen sich Glomeruli zu einem flachen Becher. Einen solchen besitzen auch *Oedipoda, Dixippus* und niedrige Hymenopteren (*Tenthredo,* **425**). Bei *Periplaneta* (**426, 427** C), Schmetterlingen, Ichneumoniden, Bienen, Wespen und vielen anderen Insekten finden wir jederseits zwei Pilze, die bei den sozialen Arten eine gewaltige Größe erreichen und weit über die Oberfläche des Ersthirns als glatte (**423**) oder mit Furchen versehene Höcker vorragen. *Forficula* hat sogar jederseits drei Pilze, obwohl keine Beweise von komplizierten Instinkten oder von Verstand von dieser Gattung bekannt sind. Trotzdem ist der Zusammenhang der

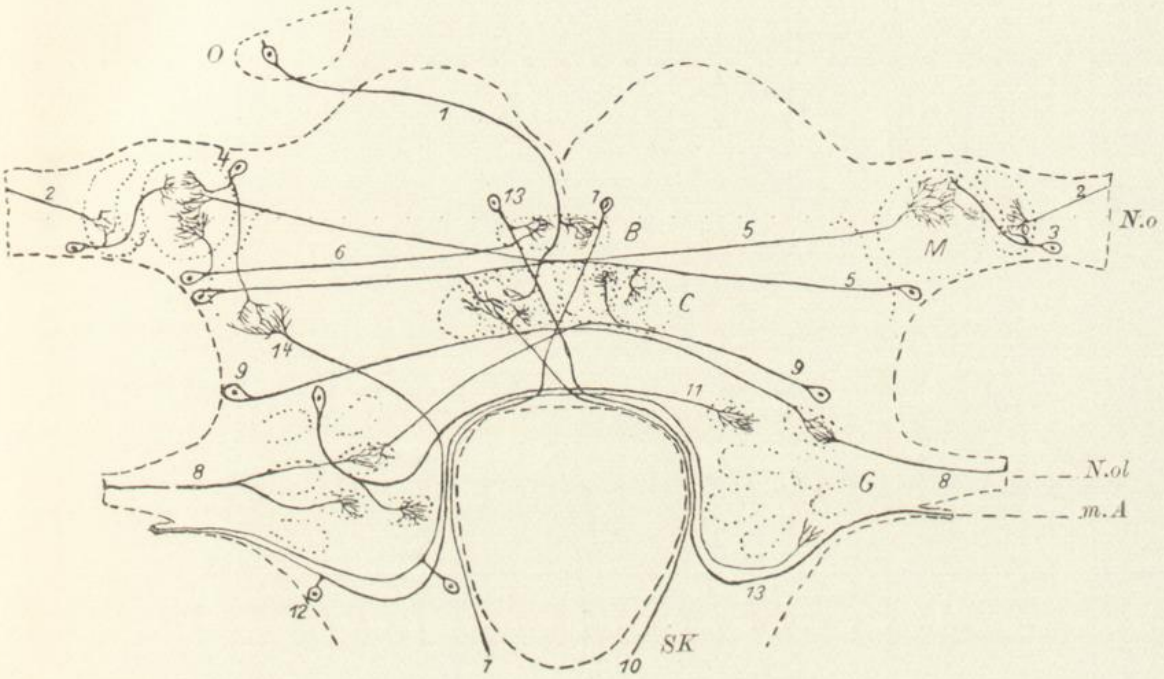


Fig. 428. Schema des Neuronenverlaufs im Zentralkörper (*C*), in der Brücke (*B*), in den Glomeruli (*G*) des Riechlappens und im Lobus opticus von *Periplaneta* nach BRETSCHNEIDER. Der Zentralkörper ist vergrößert. *O* Ocellus, *N.o* Opticus, *N.ol* Olfactorius (Antennennerv), *m.A* motorischer Antennennerv, *SK* Schlundkommissur.

Pilze mit höheren psychischen Leistungen klar. Sie sind am kleinsten bei der Drohne, etwas größer bei der Königin und am größten bei der vielbeschäftigten Arbeiterin (**423**). Dasselbe gilt für die Ameisen. Bei den Hummeln und Wespen sind die Organe bei der Königin größer als bei den Arbeitern, denn erstere müssen bei der Neugründung einer Kolonie im Frühjahr alle Geschäfte zunächst allein besorgen. Unter den Solitärbienen sind sie bei den Weibchen größer als bei den Männchen. Die Pilzkörper sind also Assoziationszentren, auf denen einerseits viele Instinkte, andererseits auch Verstandesleistungen (Gedächtnis, Sammeln von Erfahrungen) beruhen. So wird es verständlich, daß der Zentralkörper, der ja auch ein solches Zentrum ist, im allgemeinen um so kleiner wird, je mehr die Pilze sich vergrößern (**427**).

Eine besondere Besprechung erfordern die **Lobi optici** der

Facettenaugen mit ihrer an die Retina der Tintenfische und Wirbeltiere erinnernden Komplikation. Die aus den Retinulae austretenden Nervenfasern vereinigen sich zu Bündeln, welche sich in einer äußeren Fibrillenmasse, Lamina ganglionaris genannt (**429** *ä.F*), auflösen.

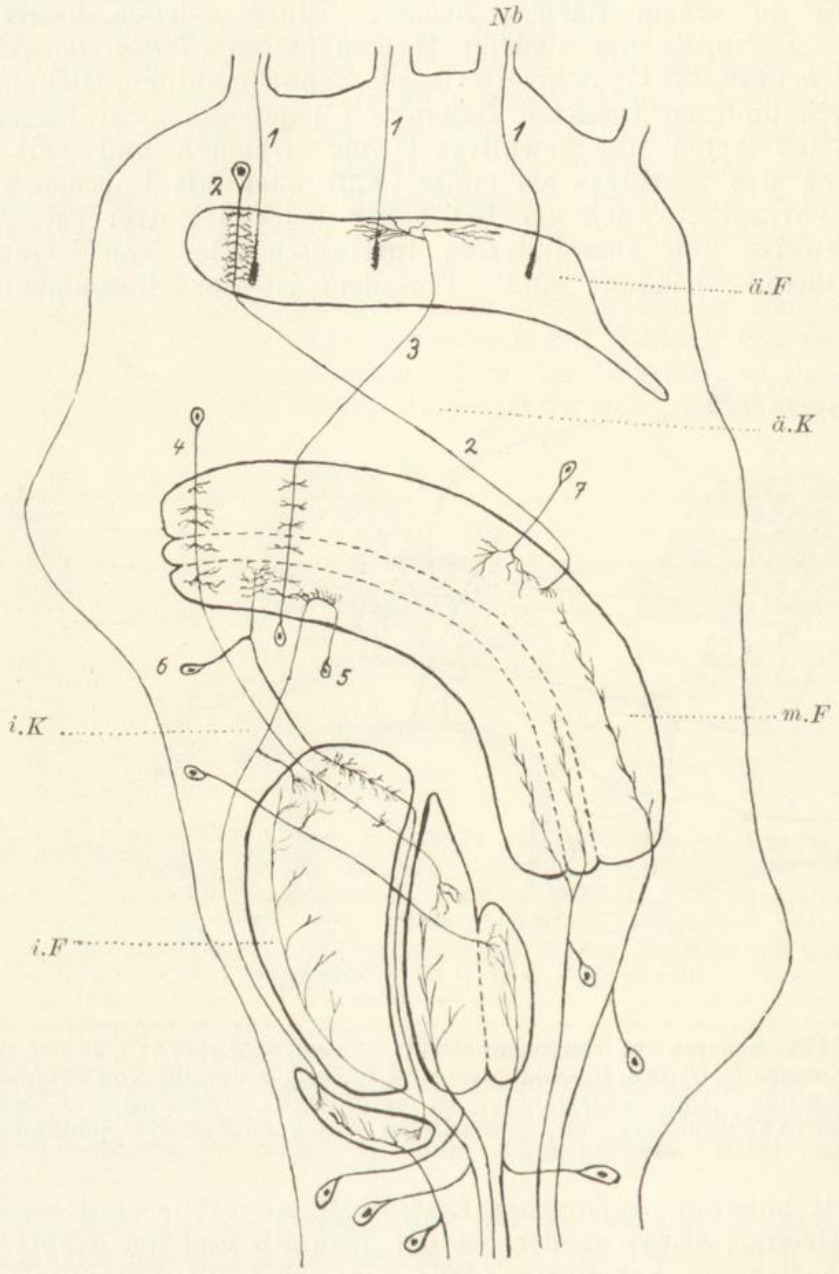


Fig. **429.** Schema des Neuronenverlaufs im Sehlappen der Libellenlarve nach Zawarzin. *Nb* Nervenbündelschicht aus den Retinulae, *ä.F*, *m.F*, *i.F* äußere, mittlere, innere Fibrillenmasse, *ä.K*, *i.K* äußere, innere Kreuzung.

Es folgen noch zwei weitere Markmassen, die mittlere und die innere (Medulla externa, interna), bei Krebsen sogar noch eine vierte (Medulla terminalis). Zwischen diesen drei Markmassen der Insekten kommt es zu zwei Kreuzungen der Neuriten (Chiasma externum, internum), was wohl nur den Zweck haben kann, die Bahnen der Neuriten zu verlängern, um auf diese Weise mehr Kol-

lateralen abgeben zu können. In der äußeren und mittleren Fasermasse der Insekten kommt es zu schichtartiger Ausbreitung der Dendriten.

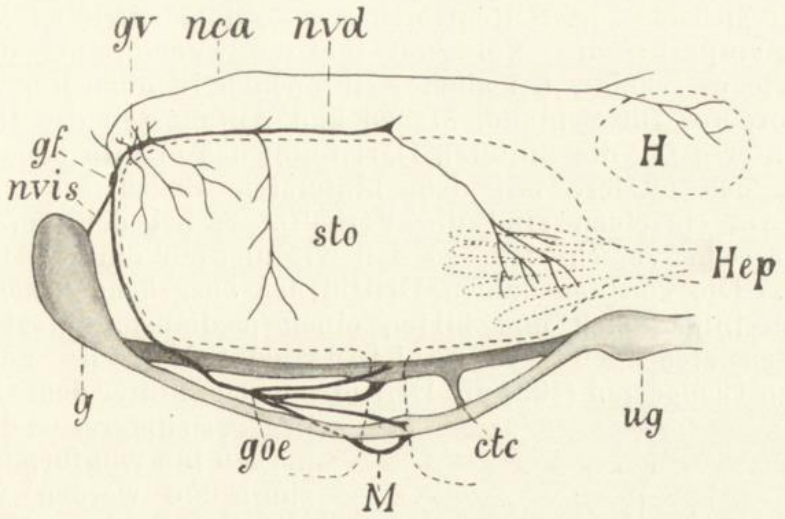


Fig. **430**. Magen- und Herznerven des Flußkrebses nach KEIM. *ctc* Kommissur des Tritencephalon, *g* Gehirn, *gf* Ganglion frontale, *goe* Ganglion oesophagi, *gv* Ganglion ventriculi, *H* Herz, *Hep* Leber, *m* Mund, *nca* Nervus cardiacus, *nvd* dorsaler Magennerv, *sto* Magen, *ug* Unterschlundganglion.

Das sehr hoch entwickelte Libellenauge zeigt sogar 18 Schichten in der mittleren Masse. **429** gibt eine ungefähre Vorstellung von dem

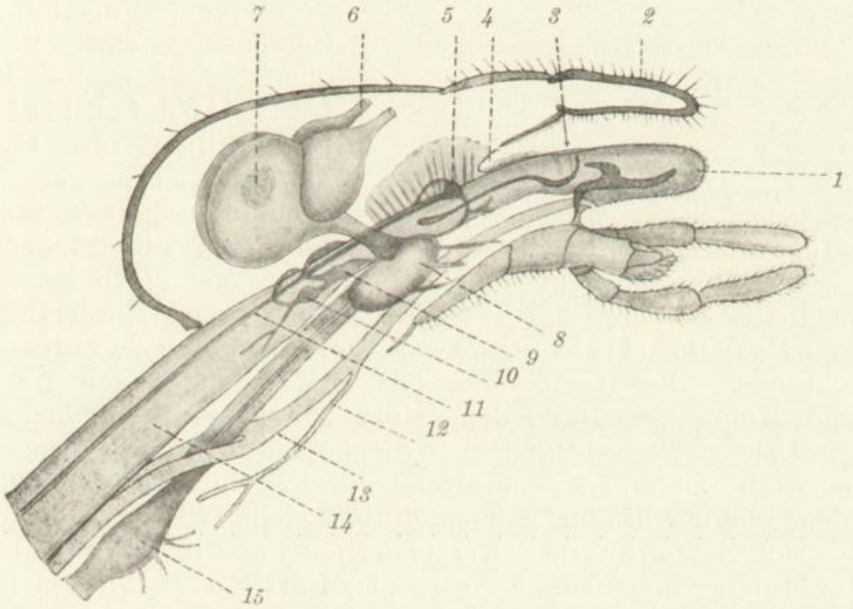


Fig. **431**. Sympathisches Nervensystem von *Blatta americana*, von der Seite gesehen, 9:1, nach BUGNION. *1* Lingua, *2* Labrum, *3* Eingang zum Pharynx, *4* Sinus labropharyngeus, *5* Ganglion frontale, *6* Antennalnerv, *7* durchschnittener Opticus, *8* Unterschlundganglion, *9*, *10* sympathische Ganglien, *11* N. recurrens, *12* Gang der Speicheldrüse, *13* Gang der Speichelampulle, *14* Oesophagus, *15* Ganglion des Prothorax.

komplizierten Verlauf der Neuronen. Die in **425** (*Ch.i*) bei *Tenthredo* als innere Kreuzung bezeichnete Struktur ist nicht als ein echtes Chiasma

gleichwertiger Zellen anzusehen, während den Decapoden ein solches zukommt. Die innere Fasermasse ist bei Insekten mehrteilig. Bei Schmetterlingen und bei *Cetonia* rückt eine Portion weiter distalwärts und nähert sich als sog. Seitenfibrillarmasse dem mittleren Marke.

Ein **sympathisches Nervensystem** zur Versorgung des Darms kommt, wie es scheint, bei allen Arthropoden in doppelter Form vor, als ein vorderes für Schlund, Magen und Anfangsteil des Darms, und als ein hinteres für die hinteren Darmteile; das erstere hängt mit dem Dritthirn, das letztere mit dem hintersten Bauchmarkganglion zusammen. Im einzelnen sind die Verhältnisse bei den verschiedenen Ordnungen sehr verschieden, so daß wir uns auf einige Angaben beschränken. Die von den beiden Dritthirnen ausgehenden sog. Frontalnerven vereinigen sich und bilden einen medianen, dorsal am Darm nach hinten ziehenden Sympathicus oder Nervus recurrens. Da bei den Cladoceren (**406**) die Dritthirne noch hinter dem Oesophagus liegen, so umgreifen die Frontalnerven ihn ringförmig (Lippenring) und werden wegen der schiefen Stellung Nervi obliqui genannt. Bei den Decapoden sind die Verhältnisse viel komplizierter, wie aus **430** hervorgeht. Es entspringen vom Schlundring des Flußkrebses vier Nerven, welche sich zu einem Ganglion oesophagi vereinigen. Von ihm steigt der Sympathicus an der Vorderwand des Magens empor, bildet ein Ganglion frontale, weiter nach hinten ein Ganglion ventriculi, von dem ein Mediannerv nach hinten läuft und sich zum Magen und zur Leber verfolgen läßt. Ein vorderer medianer Seitenzweig versorgt das Herz. Am Hinterrande des Gehirns von *Peripatus* (**412**) treten zwei Nerven aus und vereinigen sich auf dem Schlunde. Die Myriopoden (**403** E, **414** bei *9*) zeigen eine sympathische Kommissur mit dem Nervus recurrens vor dem Schlund. Bei den Insekten vereinigen sich die beiden Frontalnerven des Dritthirns ebenfalls zu einem Ganglion frontale, von dem der Sympathicus unter dem Gehirn hindurch nach hinten zieht (**431**). Jederseits liegen ihm auf der Schlundwand zwei Ganglien an, die mit ihm und untereinander durch verschiedene Aeste plexusartig verbunden sein können. Das erste Paar ist für das Rückengefäß, das zweite für die Tracheen bestimmt. Bei Bacillus rossii fehlt das zweite Paar, und man findet hier jederseits ein geschlossenes Epithelbläschen mit geschichteter Sekretkugel, die sog. Corpora allata, die aber natürlich nicht als umgewandelte Ganglien, sondern als selbständige Bildungen anzusehen sind. Die Frontalnerven enthalten auch motorische Fasern für die Oberlippe, weshalb sie richtiger Labrofrontalnerven genannt werden. Der N. recurrens schwillt weiter nach hinten zu einem Ganglion ventri-

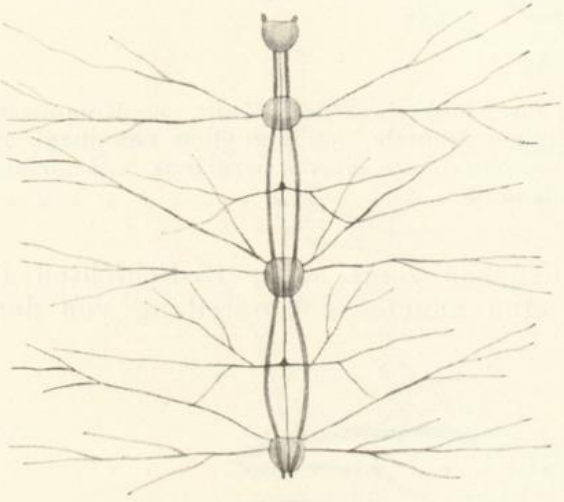


Fig. **432**. Bauchkette mit anliegendem Mediannerv (fälschlich als Sympathicus bezeichnet) der Raupe von *Bombyx mori* nach BLANCHARD.

culi an. Enddarm und Mitteldarm erhalten ein Nervengeflecht vom letzten Abdominalganglion.

Entsprechend seiner Organisationshöhe ist das sympathische System von *Limulus* ungewöhnlich kompliziert (**433**) in seinem hinteren Abschnitte. Der vordere zeigt keine besonderen Abweichungen. Wir finden hier eine zwischen den Dritthirnhälften (*III*) sich ausspannende Kommissur mit drei Nerven zum Labrum und zwei starke Nerven (*s.a*), welche den Proventrikel versorgen, ohne sich aber zu einem Ganglion frontale zu vereinigen. Zu dem hinteren Abschnitt rechne ich die Nerven (*dn*), welche von den Abdominalganglien dorsalwärts ziehen und mit dem Sympathicus posterior (*s.p*) zusammenhängen, welcher neben Magen und Darm verläuft. Diese Nerven (*dn*) geben Aeste an den Darm ab und stehen in Verbindung mit den paarigen Pericardnerven (*per*), wie auch mit dem medianen Herznerven (*mh*). Dieser

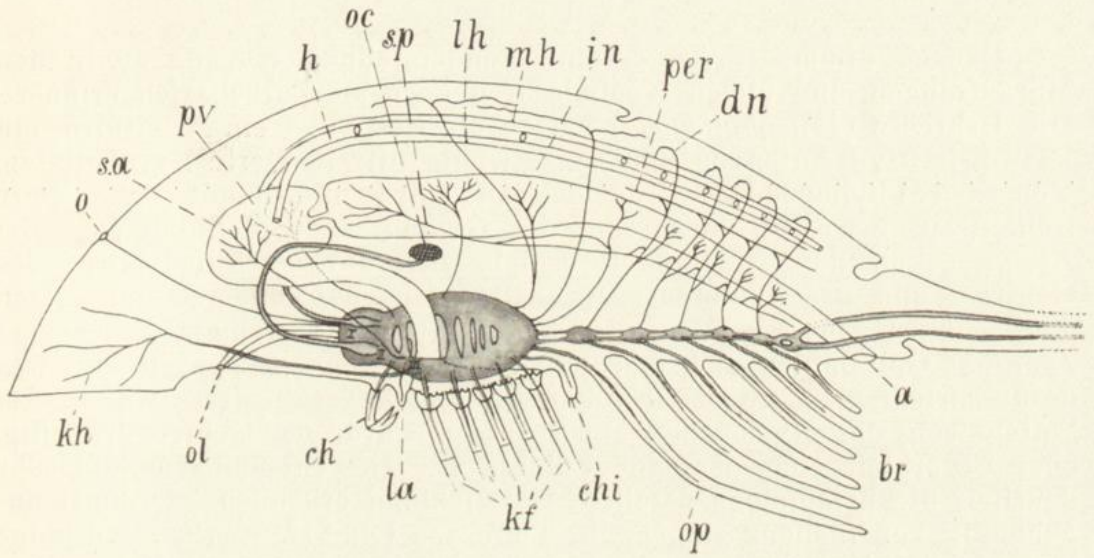
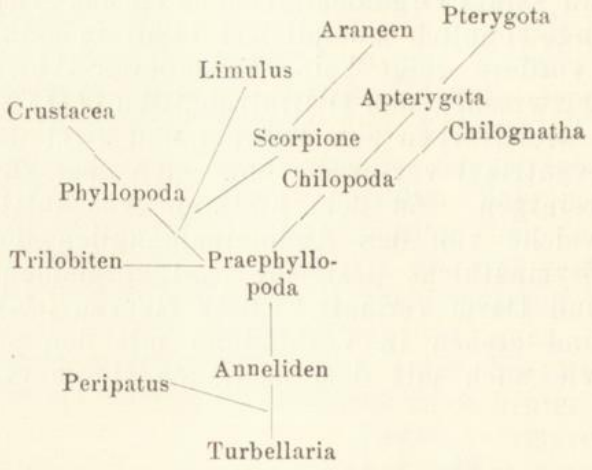


Fig. **433**. Nervensystem von *Limulus*, nach Figuren von PATTEN und REDENBAUGH vereinfacht dargestellt. Die zahlreichen Hautnerven sind fortgelassen, mit Ausnahme von *kh*. Gehirn und Schlundring sind zu groß gezeichnet. *a* After, *br* 5 Paar Kiemenfüße, *ch* Chelicere, *chi* Chilarium (zwei bewegliche eingliedrige Extremitäten, welche als Unterlippe dienen), *dn* Dorsalnerv, *h* Herz, *in* Intestinalnerv, *kf* 5 Paar Kieferfüße, *kh* Kopfhautnerv, *la* Labrum, *lh* lateraler Herznerv, *mh* medianer Herznerv, *o* medianer Ocellus, *oc* seitliches Facettenauge, *ol* Geruchsorgan, *op* Kiemendeckel, *per* Pericardialnerv, *pv* Proventrikel, *s.a* Sympathicus anterior, *s.p* Sympathicus posterior.

Abschnitt greift auch, wie die Abbildung zeigt, mit vier Nerven jederseits auf den Schlundring über. Zu jedem Bauchmarkganglienpaar von *Limulus* gehört also im allgemeinen jederseits ein ventraler Nerv zur Extremität und ein dorsaler sympathischer zum Darm und Herzen. Bei den übrigen Arthropoden finden wir solche Darmnerven nur ganz hinten.

Phylogenie der Arthropoden auf Grund des Nervensystems. Da das Nervensystem verhältnismäßig langsam und schwer durch die Umwelt beeinflußt wird, so eignet es sich ganz besonders zu deszendenztheoretischen Betrachtungen. Ich gelange dabei zu folgendem

Stammbaum, der in der Hauptsache auch durch andere Organe in den folgenden Kapiteln gestützt werden wird:



Danach nimmt *Peripatus* eine Sonderstellung ein, da er in den Marksträngen und vielen Kommissuren noch an Turbellarien erinnert. Die Urkrebse (*Praephyllopoda*) hatten ein Erst- und ein Zweithirn, ein Paar primitive Antennen und sonst wenig differenzierte Extremitäten. Von den Phyllopoden wurde das Dritthirn und damit das zweite Fühlerpaar erworben, während die Globuli sich rückbildeten. Bei *Limulus* und den Arachniden erhielt sich die Zweigliedrigkeit des Gehirns, und das Fühlerpaar wandelte sich in Cheliceren um. Nach den schönen Untersuchungen von Nils Holmgren kommen aber bei *Limulus*, Opilioniden und Skorpionen noch Antennarglomeruli vor, was dafür spricht, daß die Cheliceren ursprünglich Tastapparate waren. Im Seitenzweig der Myriopoden und Insekten wurde das Gehirn dreiteilig, aber es erhielt sich das eine Fühlerpaar. Der Stammbaum läßt sehr deutlich die homoiologe parallele Entwicklung erkennen. Dreimal unabhängig voneinander gingen die Tiere ans Land (*Peripatus*, Skorpione und Myriopoden), weil ihnen hier 30mal so viel Sauerstoff zur Verfügung steht wie im Wasser, und erwarben ähnliche, aber doch deutlich verschiedene Atmungsorgane (Büscheltracheen, Tracheenlungen, echte Tracheen), und dreimal entstand ein Facettenauge (*Limulus*, Krebse, Insekten). In allen Hauptlinien zeigt sich die Tendenz zur Konzentration der Ganglien nach vorn gegen das übergeordnete Gehirn, die Beschränkung der Lokomotionsorgane auf den Thorax u. a.

Das Nervensystem der Mollusken.

Auch bei den Weichtieren läßt sich die Tendenz, das Nervensystem im Laufe der Stammesgeschichte immer mehr zu konzentrieren, sehr schön verfolgen.

Bei den **Amphineuren**, welche an der Wurzel des Stammes der Schnecken stehen, kommen ähnliche Verhältnisse wie bei den Plattwürmern (**379**, **387**) vor. Fig. **434** gibt eine Uebersicht des Nervensystems eines *Chiton*. Alle Teile liegen mit Ausnahme des Gehirns in der Körperwand und bestehen aus Marksträngen, nur die kleinen Buccal- und Subradularganglien stehen schon auf einer höheren Stufe der Konzentration. Das Gehirn umgreift in Form eines Ringes den Schlund und gibt nach hinten jederseits zwei dicke Stränge ab, welche

durch plexusartige Fasern sich verbinden. Die sog. Subcerebralkommissur ist als die vorderste der Pedalkommissuren anzusehen, führt daher, wie diese, nur wenige Ganglienzellen. Der laterale Pleural- oder Palliovisceralstrang (*lat.Mstr.*) liegt über der Mantelrinne in der Seitenwand des Körpers, versorgt den Mantel, die Aestheten der Schale, die Nieren, Gonaden und die Kiemen und vereinigt sich mit dem der andern Seite über dem Enddarm; der innere, mehr ventrale Pedalstrang verläuft in der Fußmuskulatur. Die auf der Zeichnung hell gehaltenen vorderen Partien der Markstränge sind mehr in die Tiefe gerückt und liegen in der Kopfhöhle. Die sog. Buccalganglien entsprechen den Labial-

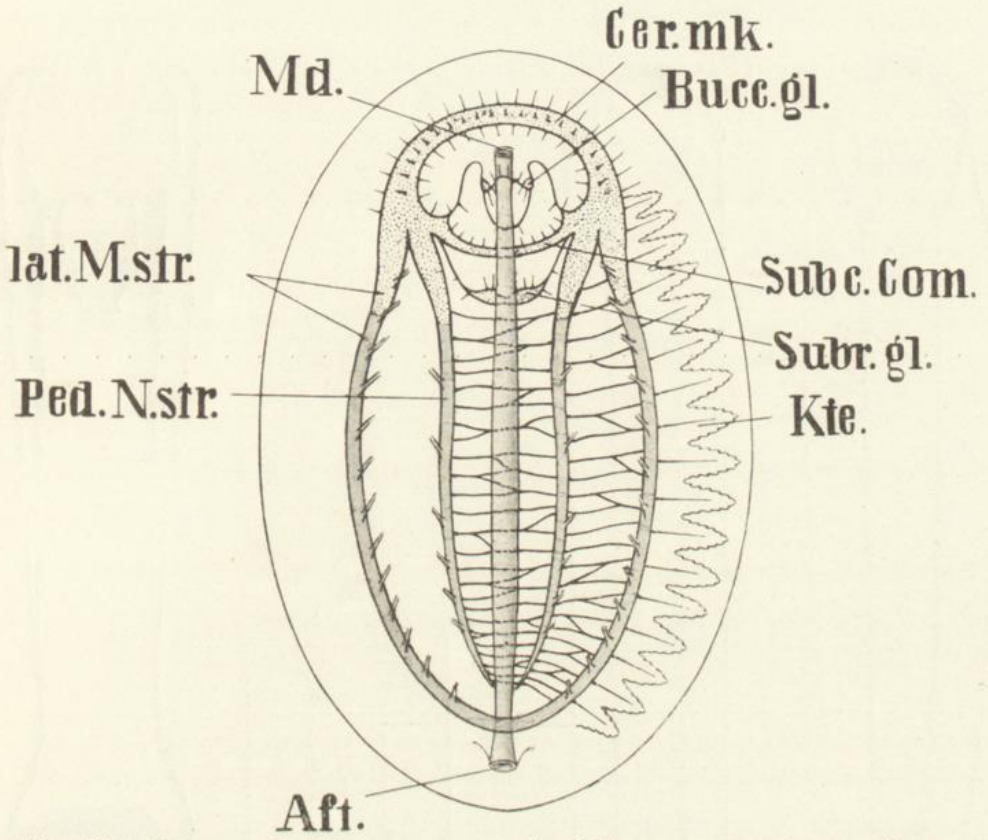


Fig. 434. Schema des Nervensystems der Chitonen, von oben gesehen. Orig. *Aft* After, *Bucc.gl* Buccalganglien, *Cer.mk* Cerebralmark, *Kie* Kieme, *lat.M.str* lateraler Markstrang, *Ped.N.str* pedaler Markstrang, *Md* Mund, *Subc.Com* Subcerebralkommissur, *Subr.gl* Subradularganglion. Die Pleuropedalkommissuren sind nur rechts eingetragen. Die heller gehaltenen vorderen Partien sind aus der Haut in die Leibeshöhle gerückt.

ganglien der primitiven Schnecken (**436**), da sie durch eine dorsale und eine ventrale Kommissur zusammenhängen; sie versorgen den Schlundkopf und Magen und wahrscheinlich auch die vorderen Darmschlingen, während die Subradularzentren für eine sensible Anhangstasche der Mundhöhle bestimmt sind. Bei manchen Chitonen sind die Pleuropedalkommissuren ebenso zahlreich wie die pedalen Querkommissuren (**434**); bei andern verschwinden sie bis auf wenige Reste, ein Anzeichen der Tendenz zur Rückbildung des ursprünglichen Plexus. Eine Visceralkommissur fehlt.

Das Nervensystem der **Solenogastres** (**435**) erinnert so auffallend an die Chitonen, daß die Klasse der Amphineuren wohl begründet erscheint, obwohl die wurmartige Gestalt und das Fehlen einer Mantel-

höhle, von Kiemen (außer *Chaetoderma*), eines Fußes, einer Schale und einer Leber dafür sprechen, daß sie als ein Seitenzweig der von Turbellarien sich ableitenden Stammform der Chitonen anzusehen sind, und nicht als degenerierte Chitonen. So wird es verständlich, daß sie im Nervensystem sogar weiter differenziert sind als die letzteren durch die Bildung eines gut abgegrenzten Gehirns und anderer Ganglien (die Bütschlische Bezeichnung Ganglioneura für alle Mollusken außer den Amphineura ist deshalb unrichtig und durch Conchifera zu ersetzen) und bei *Chaetoderma* in der hinteren Vereinigung der Markstränge. Für die Verwandtschaft mit den Chitonen

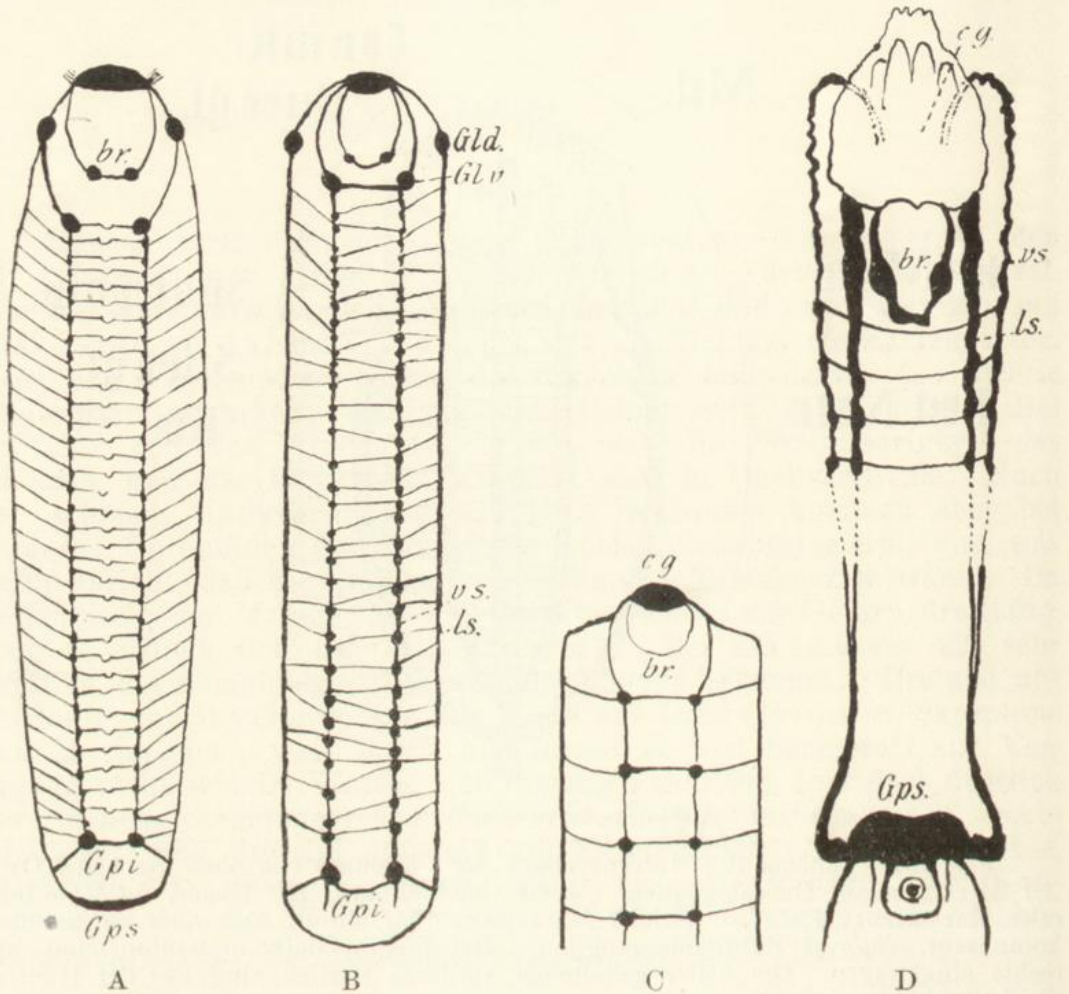


Fig. 435. Schemata der Nervensysteme der Solenogastres, nach Simroth. A *Neomenia*, B *Proneomenia*, C *Dondersia*, D *Chaetoderma*. *br* Buccalring, *cg* Cerebralganglion, *Gld*, *Glv* Ganglion laterodorsale, lateroventrale, *Gpi*, *Gps* Ganglion posterius inferius, superius, *ls* Lateralstrang.

spricht auch das Schlundnervensystem (436, 2) mit zwei Buccalganglien, die durch eine dorsale und eine ventrale Kommissur zusammenhängen und mit zwei Subradularganglien verbunden sind, zumal das Subradularorgan unter den Mollusken sonst nur noch bei Dentalien und Patellen vorkommt.

Von einer *Chiton*-ähnlichen symmetrischen Urform, dem sog. *Praerhipidoglossum*, haben sich in drei Hauptstämmen die Muscheln, die Tintenfische und die Schnecken entwickelt. Bei ersteren beiden blieb die Symmetrie erhalten, bei letzteren erfuhr sie eine sehr erhebliche

Störung, indem der Rumpf sich aufrollte. Für jene hypothetische Stammform nehmen wir ein Nervensystem an (**437**), welches sich leicht auf das der Chitonen (**434**) zurückführen läßt: nur die Fußzentren besitzen noch den Charakter von Marksträngen. Im übrigen haben sich die Nervenzellen auf Ganglien zusammengezogen, von

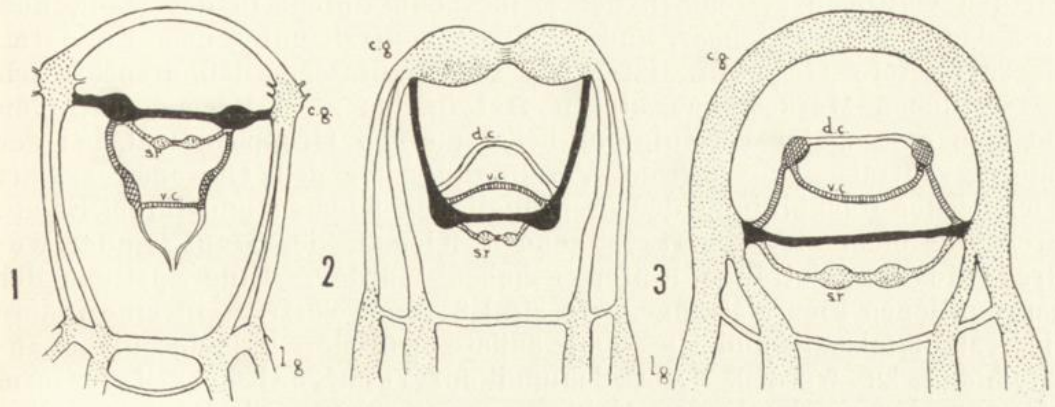


Fig. **436**. Vorderende des Nervensystems, 1 von der Patellide *Lottia* mit vorderen Labial- und hinteren Buccalganglien, 2 von *Proneomenia*, 3 von *Chiton*, nach HEATH. *cg* Cerebralganglion, *dc*, *vc* dorsale, ventrale Buccalkommissur, *lg* Pleuralstrang, *sr* Subradularganglion. Die hier von HEATH vertretene Auffassung, daß die dick gezeichnete Subcerebralkommissur der Chitonen der Labialkommissur von *Lottia* homolog ist, läßt sich nicht aufrecht erhalten, denn die Subcerebralkommissur ist die erste Kommissur der Pedalstränge. Abgesehen von der Subradularkommissur hat Chiton eine, die beiden anderen Gattungen haben zwei ventrale Buccalkommissuren.

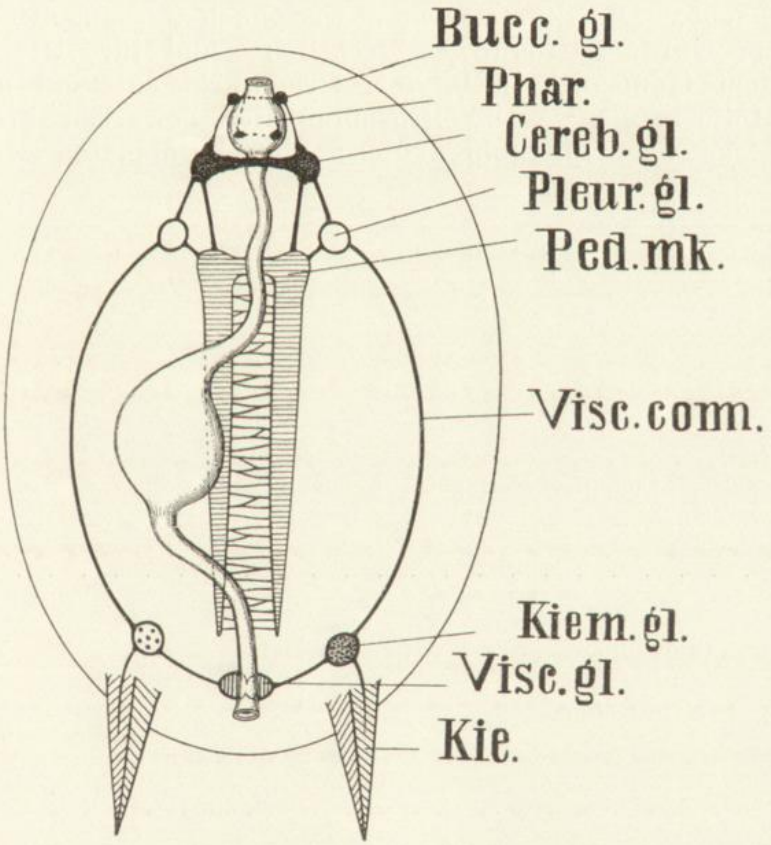
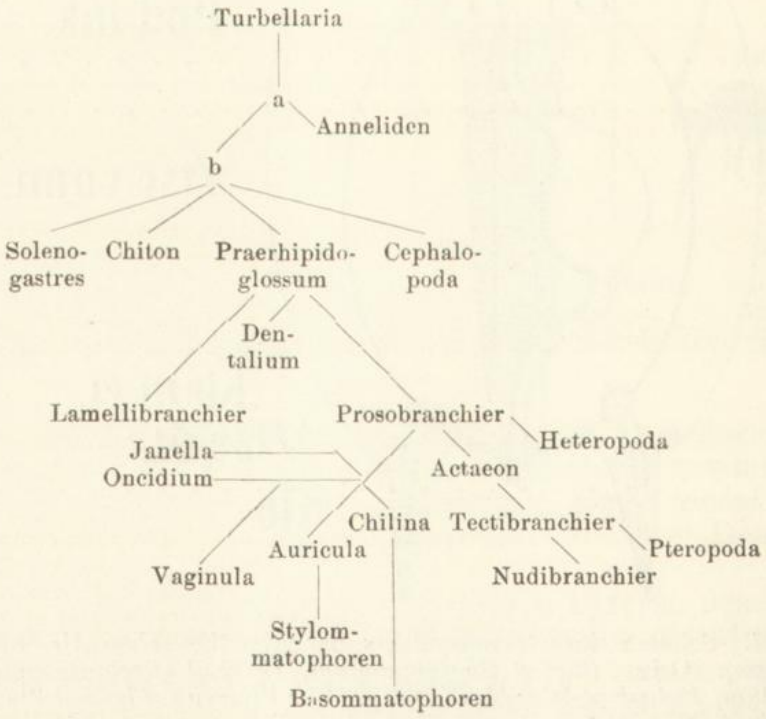


Fig. **437**. Schema des Nervensystems der hypothetischen Urschnecke (*Praerhipidoglossum*). Orig. *Bucc.gl* Buccalganglion, *Cereb.gl* Cerebralganglion, *Kiem.gl* Kiemenganglion, *Ped.mk* pedaler Markstrang, *Phar* Pharynx, *Pleur.gl* Pleuralganglion, *Visc.conn* Visceralkonnektiv, *Visc.gl* Visceralganglion.

denen ein Paar cerebrale und ein Paar pleurale (diese auch schon bei *Neomenia*) vorn liegen, während das Visceralkonnektiv am hinteren Körperende ein mediales Paar Visceralganglien und links und rechts davon ein Zentrum für die Kiemen aufweist. Dieses Konnektiv, häufig auch Visceralkommissur genannt, verläuft aber zum Unterschied von den Chitonen erstens in der Leibeshöhle, nicht in der Haut, und wird dadurch verschiebbar, und zweitens ventral, unter dem Enddarm. Dieser letztere Gegensatz ist wohl so aufzufassen, daß ursprünglich die seitlichen Markstränge hinten frei in den zwei Kiemen ausliefen und sich erst später vereinigten, bei der einen Gruppe dorsal, bei der andern ventral. Die dorsale Vereinigung bei den Chitonen erklärt sich aus der Rückbildung der ursprünglichen Kiemen und ihrem Ersatz durch die mehr dorsalwärts sitzenden Kiemen der Mantelrinne, wodurch die Pleuralstränge hinten gehoben wurden. Eine Spaltung der ursprünglichen Pleuralstränge, wie sie Bütschli vertritt, in eine innere Visceralkommissur und in eine äußere palliale, braucht nicht angenommen zu werden. Am Schlundkopf (Pharynx) der Stammform befanden sich zwei mit dem Gehirn zusammenhängende Buccalganglien mit ventraler Kommissur, denen zwei Labialganglien mit ventraler, zuweilen auch mit dorsaler Kommissur vorgelagert sein können. Die mehr untergeordnete Subradularkommissur der Chitonen wird nur bei einigen primitiven Schnecken angetroffen.

Ich lasse hier den hypothetischen Stammbaum der Molluskenklassen folgen, welcher die Umwandlungen des Nervensystems verständlich macht: Die Stammform a war noch unsegmentiert, erwarb einen After, wurde getrennt-geschlechtlich, und ihre Niere verband sich mit dem Gonocöl. In b, dem Urmollusk, entstand die Radula und das Molluskenherz. Die Prosobranchier erwarben die Chiastoneurie, welche bei Opisthobranchiern und Pulmonaten wieder verloren ging.



Das Nervensystem der **Lamellibranchier** (**438—446**) ist ein schönes Beispiel dafür, daß durch phylogenetische Spekulation sehr verschiedenartige Ergebnisse der vergleichenden Anatomie verständlich werden. Denkt man sich die pedalen Markstränge der angenommenen Stammform (**437**) auf ein Paar Ganglien konzentriert und die vier hintersten Ganglien zu einem Paar Viscerobranchialknoten verschmolzen, so muß ein Nervensystem entstehen, wie es primitiven Muscheln eigen ist: bei *Nucula* (**438**), *Solemya* und bei der viel höher differenzierten Gattung *Mactra* (**441**) lassen sich die cerebralen und pleuralen Ganglien noch deutlich nebeneinander nachweisen, und dasselbe gilt für die jugendliche, eben fest geheftete Larve von *Teredo* (**443**). Auch *Dreissensia* zeigt noch eine selbständige ontogenetische Anlage des Pleuralganglions. Bei allen übrigen Muscheln sind beide Zentren vereinigt zu einem Cerebropleuralganglion. Bei *Nucula nucleus* scheint diese Verschmelzung an gewissen Lokalitäten ebenfalls eingetreten zu sein, denn sie wird von Burne behauptet, und bei *N. delphinodonta* ist sie gleichfalls erfolgt. Bei *N. nucleus* beginnen die Konnektive zu den Fußganglien mit einer cerebralen und einer pleuralen Wurzel, welche bei *Solemya* sich dicht aneinander legen. Die nahe verwandte Gattung *Yoldia* zeigt beide Ganglien und Konnektive jederseits vereinigt, wie dies auch für alle andern Muscheln gilt. Als ein primitiver Zustand ist es weiter anzusehen, wenn bei *Nucula* (**438**), *Yoldia*, dem ganz jungen *Teredo* (**443**) und bei *Mactra* (**441**)

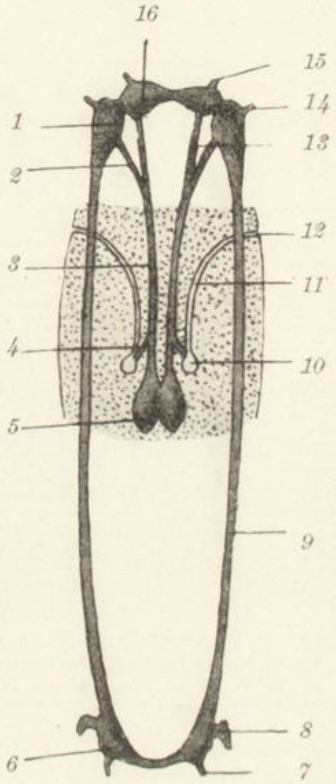


Fig. 438. Nervensystem von *Nucula nucleus* nach Pelseneer. Die mittlere Partie des Fußes ist punktiert. *1* Pleuralganglion, *2* Pleuropedalkonnektiv, *3* gemeinsamer Stamm der beiden Konnektive zum Fuß, *4* Statocystennerv, *5* Pedalganglion *6* Viscerobranchialganglion, *7* hinterer Mantelnerv, *8* Osphradium, *9* Pleurovisceralkonnektiv, *10* Statocyste, *11* Kanal, *12* Mündung derselben, *13* Cerebropedalkonnektiv, *14* Vorderer Mantelnerv, *15* Mundlappennerv, *16* Cerebralganlion.

die beiden Gehirnhälften durch eine kurze, dicke Kommissur verbunden sind. Auf höherer phyletischer Stufe rücken sie auseinander, weil der Schlund breiter und dadurch für die Strudelernährung geeigneter wird. Die Folge ist eine lange, dünne Cerebralkommissur (**439, 440, 442, 444**).

Die Pedalganglien sitzen immer dicht beieinander. Bei *Nucula*, welche ihre Fußsohle schneckenartig verbreitern kann, liegen sie noch in der Muskelmasse, und die Konnektive zum Gehirn sind daher lang. Wenn ich die Abbildung von *Yoldia* von Drew recht deute, sind sie bei dieser Gattung schon zwischen die Eingeweide der Leibeshöhle gerückt, wie dies für alle übrigen Muscheln gilt. Die Fußzentren haben die Tendenz, immer mehr an das Gehirn heranzurücken. *Anodonta*, *Dreissensia* (**442**), *Cardium* (**439**) und viele andere haben mittellange Konnektive. *Cyamium* und *Solen* zeigen sie schon recht verkürzt. Endlich bei einigen sehr hoch differenzierten Formen *(Pecten, Lima, Jouannetia, Pholadidea)* sind sie dem Gehirn dicht angelagert. Auffallenderweise kommt dieser Zustand auch dem jugendlichen *Teredo*

zu (**443**), während sich später (**444**) ein deutliches Cerebropedalkonnektiv entwickelt. Bei *Pecten* (**445**) hat sich die Asymmetrie der Schalen auch auf das Gehirn, die Fußganglien und die Statocysten ausgedehnt. Alle diese Organe sind auf der linken, nach oben gekehrten Seite stärker ausgebildet als auf der rechten. Bei *Lima lima, excavata* und *squamosa* sind die Cerebralganglien mitsamt den ihnen dicht anliegenden Fußzentren dicht an die Visceralknoten herangerückt, so daß alle drei Ganglienpaare eng beieinander liegen, wobei der ganze Komplex durch ungewöhnliche Verlängerung der Cerebralkommissur weit nach hinten

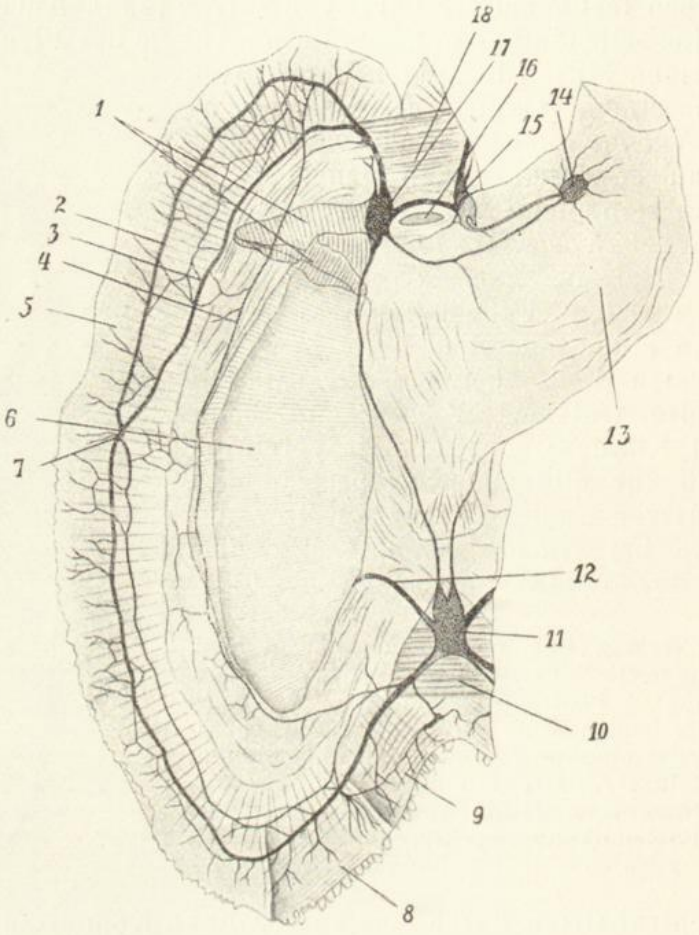


Fig. **439**. Nervensystem von *Cardium edule* nach DROST. Das Tier von der Bauchseite gesehen, der linke Mantel abgeschnitten, der Fuß hinübergeschlagen. *1* Mundlappen, *2—4* Mantelnerven, welche annähernd dem Mantelrande parallel verlaufen, *5* Mantel, *6* Kieme, *7* Knotenpunkt der Hauptnerven, *8* Mantelrand der Respirationsöffnung, *9* der Analöffnung, *10* hinterer Schließmuskel, *11* Viszerobranchialganglion, *12* Kiemennerv, *13* Fuß, *14* Pedalganglion, *16* Mund, *15*, *17* Cerebropleuralganglion, *18* vorderer Schließmuskel.

an den hinteren Schließmuskel verlagert ist. *Lima inflata* hingegen besitzt noch ziemlich lange Konnektive zwischen dem Gehirn und dem hinteren Zentrum. Für *Nucula* und andere Protobranchier wird im Innern der verwachsenen Fußganglien eine doppelte Kommissur angegeben, was noch ein wenig an die Amphineuren erinnert. Nach einer nicht unbestrittenen Angabe soll sich *Unio* ebenso verhalten. Die Pedalganglien finden sich auch in der austernartig festgewachsenen, südamerikanischen Flußmuschel *Mülleria,* obwohl diese keinen Fuß mehr besitzt.

Das hinterste Ganglienpaar ist meist viel größer als die beiden vorderen. Bei *Nucula, Solemya, Mytilus, Montacuta,* dem jungen *Teredo* (**443**) sind noch zwei, durch eine kurze, dicke Kommissur verbundene Zentren vorhanden, was als ein primitiver Zustand anzusehen ist. Bei den meisten Muscheln haben sie sich zu einem, häufig noch zweilappigen Knoten vereinigt. Da die Kiemenganglien bei der Stammform auch den Mantel versorgten, werden sie Abdominal-, Viscerobranchial-, Visceroparietal- oder kurz Visceralganglien genannt. Sie liegen kurz vor (*Nucula, Yoldia, Thracia,* junger *Teredo*) oder bei den meisten Muscheln unter dem hinteren Adductor (**439**), wenn ein solcher vorhanden ist. Bei *Solemya* sind sie sehr weit nach vorn, beim erwachsenen *Teredo* sehr weit nach hinten von diesem Muskel gewandert. Dieses Zentrum gibt die Nerven an den After, das Herz, die Kiemen, die Osphradien, die hintere Mantelhälfte, die Siphonen, die Nieren und die Geschlechtsorgane, hat also einen sehr großen Wirkungskreis. Daher zeigt es manchmal Nebenlappen oder Nebenganglien. So sehr oft ein jederseits anliegendes Osphradialganglion (**442**), bei *Pholas* und *Teredo* (**444**) ein vorgelagertes akzessorisches Ganglion, von dem Nerven an die Gonade und die Nieren gehen. Dazu kommt bei *Teredo* noch ein Seitenlappen (**444** *rg*), von dem drei Nerven in die Kiemen ziehen. *Pecten* zeigt jederseits mehrere Lappen wohl infolge

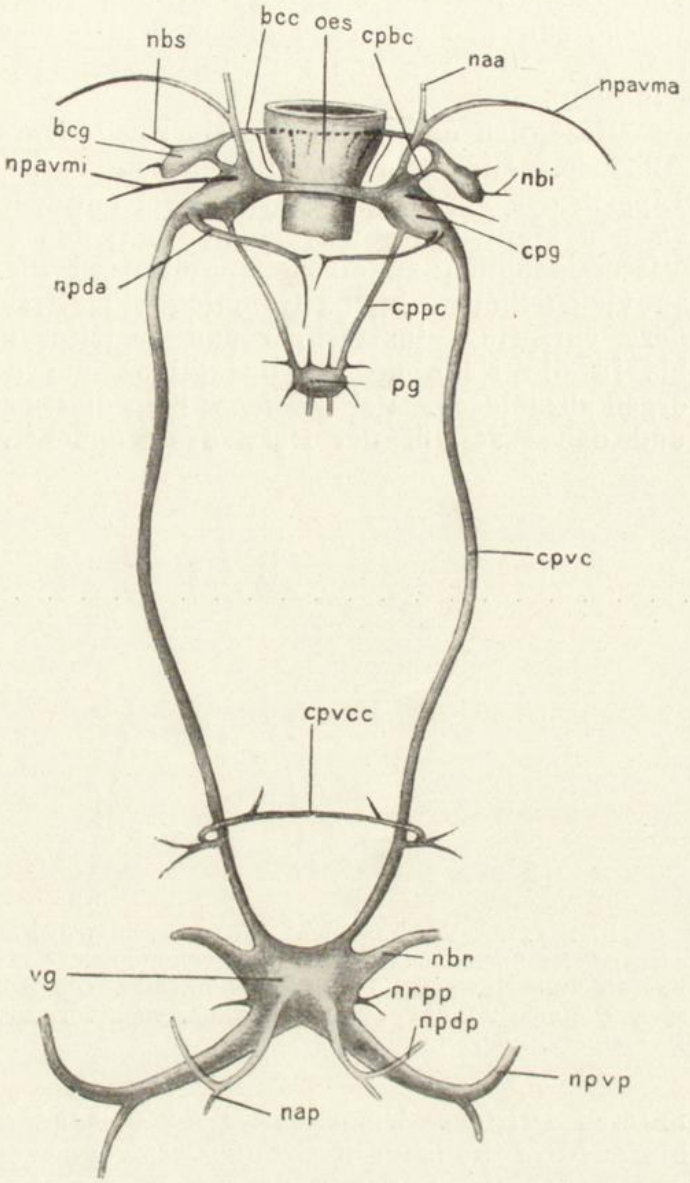


Fig. 440. Dorsalansicht des Nervensystems von *Chama pellucida*, leicht schematisch, nach Grieser. *beg* Buccalganglion, *bcc* Kommissur der Buccalganglien, *epbc* Cerebropleuralvisceralkonnektiv, *epg* Cerebropleuralganglion, *eppc* Cerebropleuralpedalkonnektiv, *epvc* Cerebropleuralvisceralkonnektiv, *epvcc* Kommissur zwischen diesen beiden Konnektiven, *naa*, *nap* vord. und hint. Adductornerv, *nbi* N. bucc. inf., *nbr* N. branchialis, *nbs* N. bucc. sup., *npavma*, *npavmi*, N. pall. ant. ventralis major und minor, *npda*, *npdp* N. pall. dors. anterior und post., *npvp* N. pall. ventr. post., *nrpp* N. retractoris pedis posterioris, *oes* Oesophagus, *pg* Pedalganglion, *vg* Visceralganglion.

der vielen Tentakeln und Augen des Mantels. Für eine sekundäre Bildung, die mit den Parietalganglien der Schnecken nichts zu tun hat, sehe ich die beiden Ganglien in den Cerebrovisceralkonnektiven von *Dreissensia* (**442** bei *4*) an und ebenso auch eine Kommissur, welche zuweilen zwischen diesen beiden Konnektiven beobachtet wird (*Chama*, **440** *cpvcc*, und bei *Dreissensia*, **442**, zwischen den Osphradialganglien).

Bezüglich der peripheren Nerven beschränke ich mich auf folgende Angaben. Die Gehirnganglien geben Nerven an die Mundlappen, die Lippen, den vorderen Schließmuskel und jederseits einen oder mehrere an den Mantelrand, wo sie sich mit den entsprechenden Nerven der Visceralganglien zu einem ringförmigen Plexus vereinigen (**439**), dem an vielen Stellen kleine Ganglien eingestreut sind. Der Statocystennerv entspringt im Gehirn und begleitet das Cerebropedalkonnektiv bis in die Nähe des Pedalganglions, um dann zum Gleichgewichtsorgan abzubiegen. Bei *Anodonta* liegt dieses etwas vor dem Fußzentrum, und daher verläßt der Nerv das Konnektiv schon am Anfange des

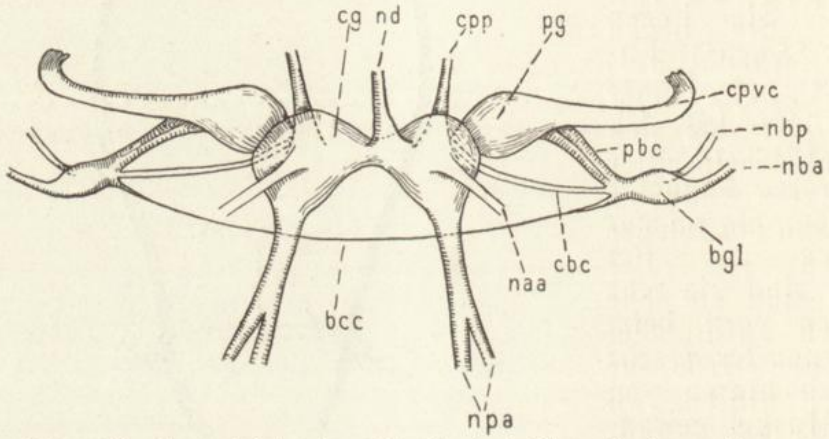


Fig. 441. Vorderansicht der Cerebro(*cg*)-Pleural(*pg*)-ganglien von *Mactra coquimbana* nach FISCHER. *bgl* Buccalganglien, *bcc* Buccalkommissur, *cbc* Cerebrobuccalkonnektiv, *pbc* Pleurobuccalkonnektiv, *cpp* Konnektiv zu den Pedalganglien, *cpvc* Konnektiv zum Visceralganglion, *naa* vorderer Adductornerv, *nbp* hinterer Buccalnerv, *nd* Dorsalnerv.

unteren Drittels. Umgekehrt liegt es bei *Cuspidaria rostrata* ein Stück hinter dem Fußganglion, und der Nerv verläßt kurz vor demselben das Konnektiv und verläuft neben dem Ganglion nach hinten. Wie **445** erkennen läßt, begleitet dieser Nerv bei *Pecten* den Vorderrand des Fußganglions und mündet in etwas variabeler Weise ungefähr dort in das Gehirn, wo beide Ganglien zusammenstoßen.

Wie bei allen Gastropoden (**436**, 1), so stehen auch bei den primitiven Muscheln zwei Buccalganglien mit dem Gehirn in Verbindung. Sie liegen dem Schlund an und umgreifen ihn mit einer ventralen Kommissur. Ihr allmähliches Aufgehen in die Gehirnknoten läßt sich, wie bei den Pleuralganglien, vergleichend-anatomisch sehr schön verfolgen. Auffallend ist freilich, daß gerade der primitive Zustand mit deutlichen Cerebrobuccalkonnektiven nicht bei den Protobranchiern beobachtet wird, sondern bei Arten, die in andern Organen sich als höher differenziert erweisen: *Chama* (**440**), *Mactra* (**441**), *Modiolarca* (hier auch mit dorsaler Kommissur), *Cyamium*, *Lutraria*. Die zweite Stufe, auf der die kleinen Buccalganglien dem Gehirn ohne Konnektive

direkt anliegen, finden wir bei *Phaseolicama, Tagelus.* Auf der dritten sind die Zentren ganz ins Gehirn aufgegangen, aber eine ventrale Kommissur zeigt noch an, daß sie ursprünglich vorhanden gewesen sein müssen; hierher *Leda, Solemya, Mytilus.* Wegen dieser Ventralkommissur erscheint es mir ausgeschlossen, daß sich das buccale Nervensystem erst anfängt progressiv bei den Muscheln zu entwickeln, denn die Kommissur macht das frühere Vorhandensein von Ganglien wahrscheinlich. Auf der vierten Stufe stehen die meisten Muscheln, bei denen eine Kommissur fehlt und nur noch Nerven vom Gehirn und dem Anfangsteil des Cerebrovisceralkonnektivs an den Schlund abgegeben werden. Die hier vertretene Auffassung schließt nicht aus, daß in einzelnen Fällen sich neue Buccalkommissuren gebildet haben. So finden wir bei *Margaritifera vulgaris* (**446**) nicht nur zwei Buccalganglien (*bg*) mit Ventralkommissur (*bc*), sondern dahinter noch zwei neue Ventralkommissuren; außerdem zwei sekundäre Dorsalganglien (*gd*) mit Kommissur. Mehrere seitliche Nerven gehen von hier in die Mundlappen. Für eine sekundäre Bildung halte ich auch das Konnektiv, welches sich bei *Mactra* (**441** *pbc*) zwischen Buccal- und Pleuralganglion ausspannt.

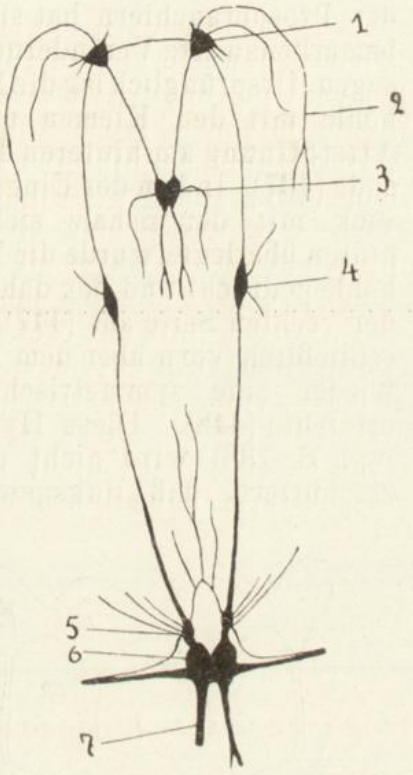


Fig. **442.** Nervensystem von *Dreissensia polymorpha* nach Babor. *1* Cerebropleuralganglion, *2* vorderer Mantelnerv, *3* Pedalganglion, *4* Konnektivalganglion, *5* Osphradialganglion, *6* Visceralganglion, *7* hinterer Mantelnerv.

Die Nerven der Pedalganglien strahlen in den Fuß aus und versorgen dessen Muskeln. Dasselbe gilt auch für Seitenzweige der Cerebropedalkonnektive. Da der Fuß sehr empfindlich ist, müssen einzelne Fasern dieser Nerven wohl an die Haut treten und sensibel sein. Ein Nachweis derselben fehlt bis jetzt. Diese sensiblen Fasern endigen im Gehirn, denn wenn bei *Ensis directus* die Cerebropedalkonnektive durchschnitten werden, so wird der Fuß schlaff und Hautreize bewirken keine Kontraktionen des ganzen Fußes. Bei *Anodonta* existiert eine zarte visceropedale Verbindung, indem ein hinterer Fußnerv sich mit einem Ausläufer bis zum Eingeweidezentrum verfolgen läßt. Von dem Cerebrovisceralkonnektiv treten vorn Nerven an den Schlund und Magen, welche sich vielleicht auf den Darm fortsetzen, dessen Innervierung noch nicht sicher erkannt ist, und weiter nach hinten solche an die Nieren und Geschlechtsorgane, die aber auch Nerven vom Visceralganglion erhalten.

Die **Solenoconchen** (*Dentalium*) stehen, wie der obige Stammbaum erkennen läßt, dem *Praerhipidoglossum* nahe und sind noch nicht spezialisiert an das Herbeistrudeln von Nahrung wie die Muscheln. Sie besitzen noch einen Kopf mit Mundrohr, einen Pharynx mit Radula und Kiefer, eine einheitliche Schale, eine unpaare Gonade mit einem Ausführgang und ein sehr entwickeltes buccales Nervensystem. Es ist aber nicht auffällig, daß das Nervensystem der Dentalien außer-

ordentlich ähnlich ist demjenigen von *Nucula* (**438**) und sich von ihm nur durch das buccale System unterscheidet. Es hat also eine homoiologe Differenzierung bei dieser Gattung und bei primitiven Muscheln stattgefunden. Die beiden Buccalganglien sind durch eine ventrale Kommissur verbunden, welcher vier Ganglien eingelagert sind, und durch eine dorsale, von der zwei Konnektive zu den zwei Subradularganglien abgehen. Es sind also acht Buccalzentren vorhanden. Die Dentalien haben sich in dieser Hinsicht progressiv weiter entwickelt, ähnlich wie *Margaritifera*.

Unter den **Gastropoden** haben die Vorderkiemer (**Prosobranchier**) als die primitivsten zu gelten, von denen die Opisthobranchier, die Pulmonaten und andere Ordnungen sich abgezweigt haben. An den Prosobranchiern hat sich eine bemerkenswerte Veränderung vollzogen. Ursprünglich lag die Mantelhöhle mit den Kiemen und der Afteröffnung am hinteren Körperende (**437**). Indem der Eingeweidesack mit der Schale sich nach hinten überlegte, wurde die Mantelhöhle gedrückt und bog daher nach der rechten Seite aus (**447**), bis sie schließlich vorn über dem Nacken wieder eine symmetrische Lage erreichte (**448**). Diese Hypothese (vgl. S. 138) wird nicht dadurch erschüttert, daß linksgewundene

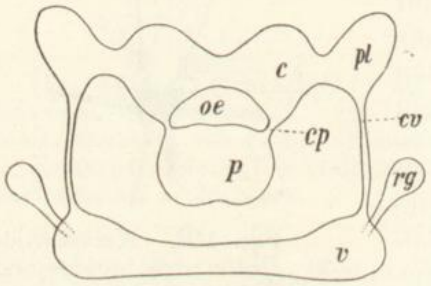


Fig. 443.

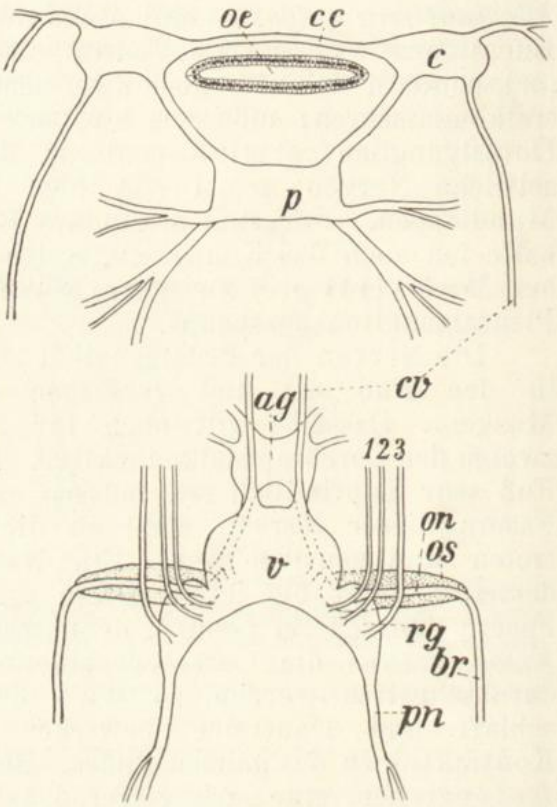


Fig. 444.

Fig. **443**. Nervensystem der eben angehefteten Larve von *Xylotrypa (Teredo) gouldi*. 430 : 1.

Fig. **444**. Nervensystem des erwachsenen Tiers. Nach SIGERFOOS. *ag* akzessorisches Ganglion, *bn* Branchialnerv, *c* Cerebralgl., *cc* Cerebralkommissur, *cp* Cerebropedalkonnektiv, *cv* Cerebrovisceralkonnektiv, *oe* Oesophagus, *on* Osphraldialnerv, *os* Osphradium, *p* Pedalgl., *pl* Pleuralgl., *pn* Pallialnerv, *vg* respiratorisches Ganglion, *v* Visceralgl.

Ampullarien dieselbe rechtsseitige Lage von After, Kieme etc. haben wie die rechtsgewundenen, denn sie sind als durchgedrückte rechtsseitige anzusehen. Auf Grund dieser Hypothese wird der eigentümlich gekreuzte („chiastoneure“ oder „streptoneure“) Verlauf des Visceralkonnektivs verständlich: es läuft vom rechten Pleuralganglion über den Darm zum Ganglion der linken vorderständigen Kieme, welches Supraintestinalganglion (*sp*) genannt wird, zieht darauf nach hinten zum Visceralzentrum, dann unter dem Darm zum Subintestinal-

ganglion (*sb*) der rechten Kieme und von hier unter dem Darm zum linken Pleuralganglion. Fast immer finden sich, namentlich auf der rechten Seite, Verbindungsnerven („Zygoneurie") zwischen dem Kiemenganglion und dem Pleuralganglion einer Seite (in **448** punktiert gezeichnet) oder auch zwischen dem Kiemennerven und einem Mantelnerven des Pleuralganglions (**449**). Der letztere Zustand wird als „Dialyneurie" bezeichnet. Er ist als der ursprünglichere anzusehen, da Anastomosen zwischen benachbarten Nerven überall vorkommen. Im weiteren Verlauf der phyletischen Entwicklung verschwindet die rechte vorderständige Kieme und die Ganglien rücken immer dichter zusammen, bis sie bei *Cypraea, Concholepas, Trochita* (**453**), *Buccinum* (**450**) und andern Arten eine fast einheitliche, den Schlund umgreifende Nervenmasse bilden. Auch das Ganglion der rechten Kieme kann verloren gehen (**449**). Die Fußzentren bewahren nicht selten den ursprünglichen Charakter zweier Markstränge, welche durch viele Kommissuren verbunden sind: so unter den zweikiemigen Diotocardiern bei *Haliotis, Fissurella* (hier ohne Kommissuren), *Pleurotomaria*, unter den einkiemigen Monotocardiern bei *Trochus* (**451**),

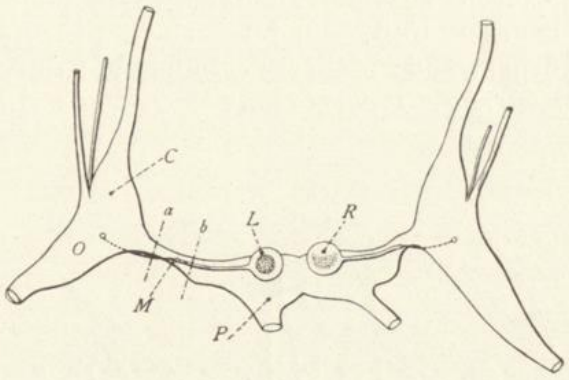


Fig. **445**. Cerebral- (*C*) und Pedalganglion (*P*) von *Pecten inflexus*. nach v. Buddenbrock. *L*, *R* linke, rechte Statocyste, *O* Oeffnung des Ausführgangs derselben nach außen, *M* Mündungsstelle des Nervus staticus in das Zentralnervensystem. Dieselbe kann zwischen den Linien *a* und *b* variieren.

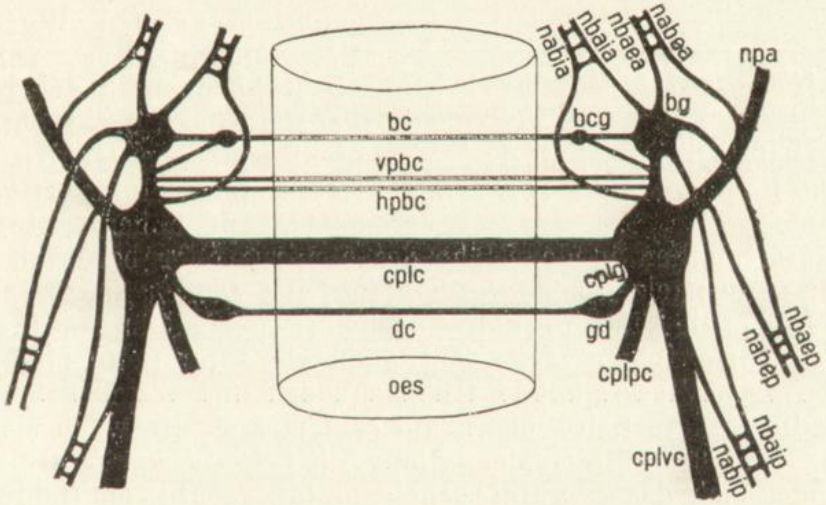


Fig. **446**. Vereinfachtes Schema des vorderen Nervensystems von *Margaritifera vulgaris* von dorsalwärts gesehen, nach Clasing. Erklärung im Text. *npa* vorderer Mantelnerv, *cplpc* Cerebropedalkonnektiv, *cplvc* Cerebrovisceralkonnektiv.

Neritina, aber auch noch bei der sonst hochdifferenzierten *Cypraea* und sogar bei den kiemenlosen, auf dem Lande lebenden Helicinen und Cyclophoriden. Die allmähliche Rückbildung dieser Kommissuren läßt sich in manchen Familien schön verfolgen. Bei den Docoglossen

(**452**) haben die zwei Fußstränge noch den Charakter von Marksträngen und werden durch drei Kommissuren verbunden, aber ihre nach innen laufenden Nerven liegen sich so gegenüber, daß sie ursprünglich Querverbindungen gewesen sein müssen. *Paludina* (**449**) besitzt schon echte Pedalganglien, deren zwei Hauptnerven aber noch durch drei Kommissuren zusammenhängen. Die pedalen Markstränge versorgen nicht nur den Fuß, sondern auch die Falten (Epipodien) der seitlichen Körperwand; daher zerfallen sie durch eine Längsfurche bei *Haliotis, Fissurella, Pleurotomaria, Trochus* in eine obere sensible und eine untere motorische Portion. Die Pleuralganglien liegen ursprünglich dicht neben den Pedalzentren (**437**), da sie aus dem Vorderrande der lateralen Markstränge der Chitoniden (**434**) hervorgehen: so bei Diotocardiern (**448**), Docoglossen (**452**), Trochiden (**451**), Cyclophoriden, Helicinen, also bei fast allen Formen mit strickleiterförmigen Fußzentren; ferner bei Ampullarien. Der Schlund wird dann von zwei langen Konnektiven jederseits umgriffen. Bei der weiteren Differenzierung rücken die Pleuralganglien an die Gehirnknoten hinan. *Pleurotomaria* zeigt die erste Stufe dieser Wanderung: eigentliche Pleuralganglien fehlen zwar, ihre Stellen sind aber kenntlich an den Wurzeln des Visceralkonnektivs, von denen die linke noch in der Nähe des Pedalstrangs, die rechte schon nicht weit vom Gehirn von den Cerebropleuralkonnektiven abgeht. Auf höherer Stufe liegen beide Pleuralganglien in der Nähe des Gehirns oder berühren dasselbe (**450**, **453**), verschmelzen bei *Ianthina* (**455**) und *Dolium* sogar vollständig mit ihm. Indem die Kiemenganglien nach vorn rücken, können sie entweder ihrer Zygoneurie folgen (**448**) und dann auf ihrer Seite bleiben, oder sie wandern am Visceralkonnektiv nach vorn und treten dabei schließlich auf die andere Seite über. So erklärt sich die wechselnde Lage des Supra- und Subintestinalganglions: bei *Buccinum* (**450**) und *Bythinia* findet sich das Supraintestinalganglion rechts vom Subintestinalganglion, also in vertauschter Lage, und bei *Trochita* (**453**) sind beide dem rechten Pleuralganglion angelagert; *Conus* zeigt das Supraintestinalganglion dem linken Pleuralganglion unmittelbar anliegend, während das Subintestinalganglion seine ursprüngliche Lage rechts behalten hat. Die Visceralkonnektive sind meist sehr lang, da das Visceralganglion, welches zuweilen in zwei oder drei zerfallen ist, im hinteren Winkel der Leibeshöhle liegt. Stark verkürzt ist die 8-förmige Schlinge bei Calypträen (**453**) und Patellen (**452**). Endlich bei *Lamellaria* (**454**) ist

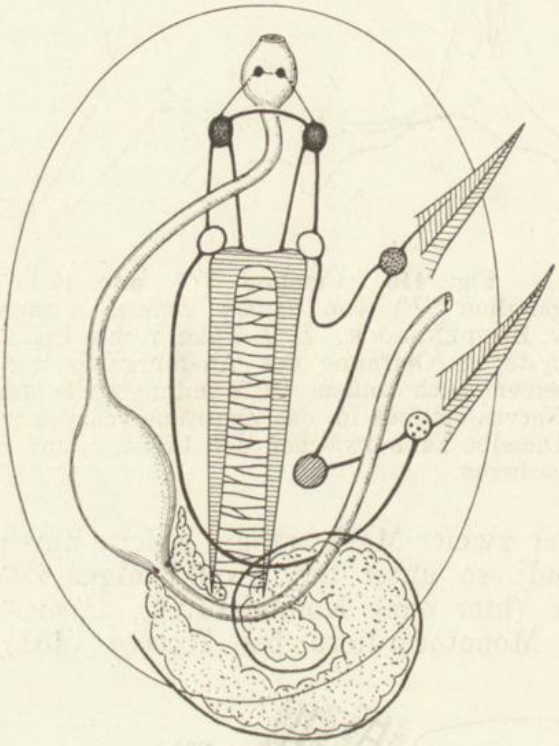


Fig. **447** Nervensystem der hypothetischen Urschnecke (*Praerhipidoglossum*) auf dem Stadium, auf dem durch die stark vergrößerte linke Leber der Pallialkomplex auf die rechte Körperseite gedrückt ist. Orig.

sie unmittelbar an den Ganglienkomplex herangerückt, wie es scheint, unter Einbuße des vom Subintestinalganglion zum linken Pleuralganglion führenden Teils. Den größten Gegensatz zu *Lamellaria* bildet das Nervensystem der pelagischen Gattung *Ianthina* (**456**), bei der zwar die Gehirn- und Pleuralganglien verschmolzen sind, alle übrigen Zentren aber weit auseinander liegen. Die Zygoneurie ist rechts vollkommen, links eine den Ganglien sehr genäherte Dialyneurie. Das *Praerhipidoglossum* (**437**) muß eine lange breite ganglienzellenreiche Cerebralkommissur gehabt haben, die noch an den präoralen Markstrang der Chitonen (**434**) erinnerte. Daher zeigen die primitiven Prosobranchier, Docoglossen (**452**), *Haliotis, Fissurella, Pleurotomaria,*

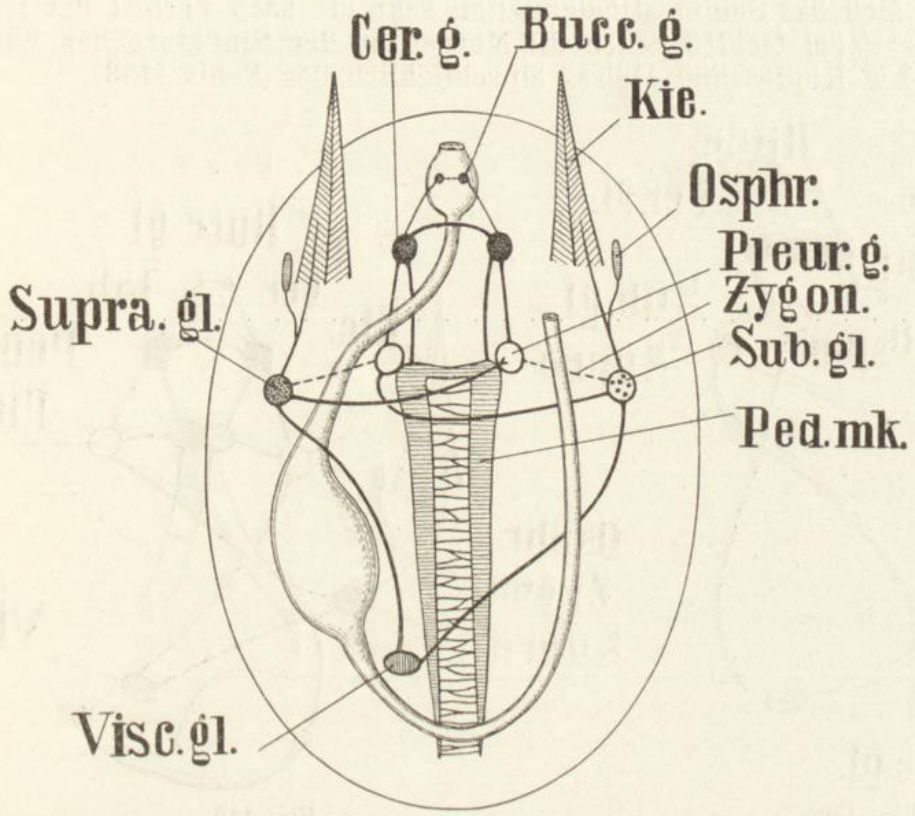


Fig. 448. Schema des chiastoneuren Nervensystems eines Diotocardiers mit zwei Kiemen. Orig. *Bucc.g* Buccalganglion, *Cer.g* Cerebralganglion, *Kie* Kieme, *Osphr* Osphradium, *Ped.mk* pedaler Markstrang, *Pleur.g* Pleuralganglion, *Sub.gl. Supra.gl* Subintestinal-, Supraintestinalganglion, *Visc.gl* Visceralganglion, *Zygon* Zygoneurie.

Trochiden denselben Befund, auch bei *Nerita, Helicina, Ampullaria* liegen die Gehirnknoten weit auseinander, wenngleich sie durch eine fibrilläre Kommissur verbunden sind. Dies hängt damit zusammen, daß bei den Diotocardiern die Cerebralkommissur vor dem Pharynx liegt. Die Gehirnknoten müssen weit auseinander liegen, damit sie mit ihren Konnektiven nicht die Beweglichkeit der Radula hemmen. Bei den Monotocardiern liegen sie hinter dem Pharynx und können aneinander rücken, da jede Rücksicht auf die Radula fortfällt. Ein anderer primitiver Zug ist die Labialkommissur der eben genannten Gruppen: jedes Cerebralganglion springt nach innen kegelförmig vor, und zwischen beide Kegel spannt sich ventral vom Schlunde eine zarte, bei *Patella* (**436** bei *1*) und *Fissurella* noch mit Ganglien versehene

Kommissur. Von ihr oder jenen Kegeln gehen die Konnektive zu zu den Buccalganglien, welche meist am Pharynx neben der Wurzel des Oesophagus liegen und durch eine ventral von diesem verlaufende Kommissur zusammenhängen. Bei den Pectinibranchiern fehlt die Labialkommissur, abgesehen von einigen Gruppen (*Paludina* (**449**), *Cyclophorus, Ampullaria*), die auch in andern Verhältnissen ursprüngliche Züge bewahrt haben, und es erhalten sich nur die Buccalzentren für Pharynx, Oesophagus und Magen, während der Darm aller Gastropoden vom Visceralganglion versorgt wird. Die Pleuralganglien innervieren den Mantel und seine Organe, die Instestinal- oder Kiemenganglien die Kiemen, das Osphradium und Teile des Mantels. Daher erhält sich das Subintestinalganglion sehr oft nach Verlust der rechten Kieme. Vom Gehirn gehen die Nerven zu den Sinnesorganen und zur Haut des Kopfes und Halses einschließlich des Penis (**453**).

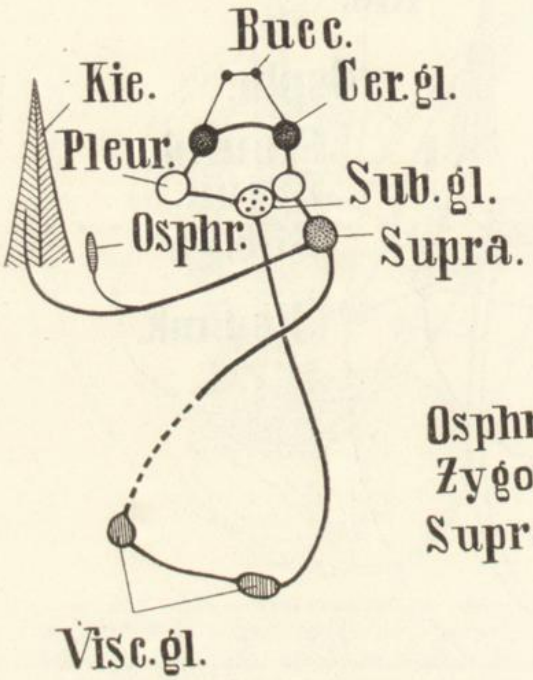


Fig. 450.

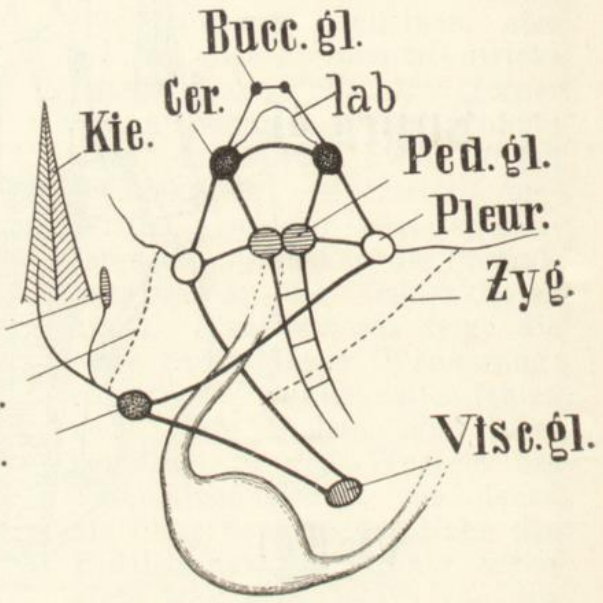


Fig. 449.

Fig. **449**. Schema des Nervensystems von *Paludina vivipara*, **450** von *Buccinum undatum*, dessen Pedalganglien fortgelassen sind. Orig. Bezeichnungen wie **448**. *lab* Labialkommissur. Die Zygoneurie in **449** ist eine Dialyneurie.

Das Nervensystem der **Heteropoden** (**341**), die als pelagische Tänioglossen anzusehen sind, hat dem Verständnis zuerst große Schwierigkeiten bereitet, weil die Pedalganglien jederseits durch einen Nerven mit den Intestinalganglien bei *Carinaria* und *Pterotrachea* (**456** *acc*) zusammenhängen. Bei den mehr ursprünglichen, noch mit großer gedrehter Schale versehenen Gattungen *Oxygyrus* und *Atlanta* fehlt aber diese Verbindung, die somit als eine akzessorische anzusehen ist. Cerebral- und Pleuralzentren sind bei *Oxygyrus* noch deutlich gesondert, bei den übrigen verschmolzen. Die Chiastoneurie ist bei drei Gattungen deutlich, bei *Pterotrachea* dadurch verschleiert, daß sich der vordere Teil der Visceralschlinge den Cerebropleuropedalkonnektiven anschmiegt, während die hinteren Strecken sich untereinander eng zusammenlegen. *Firoloida* verhält sich ähnlich wie *Pterotrachea*, aber

die vier hinter den Pedalganglien liegenden Konnektive (**456**, *4*) verschmelzen in der individuell verschiedenartigsten Weise.

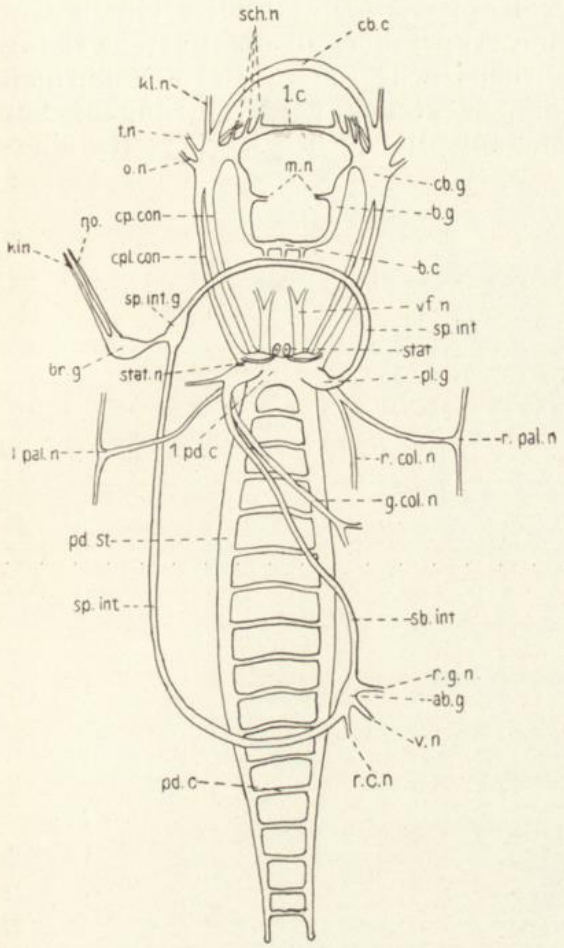


Fig. 451.

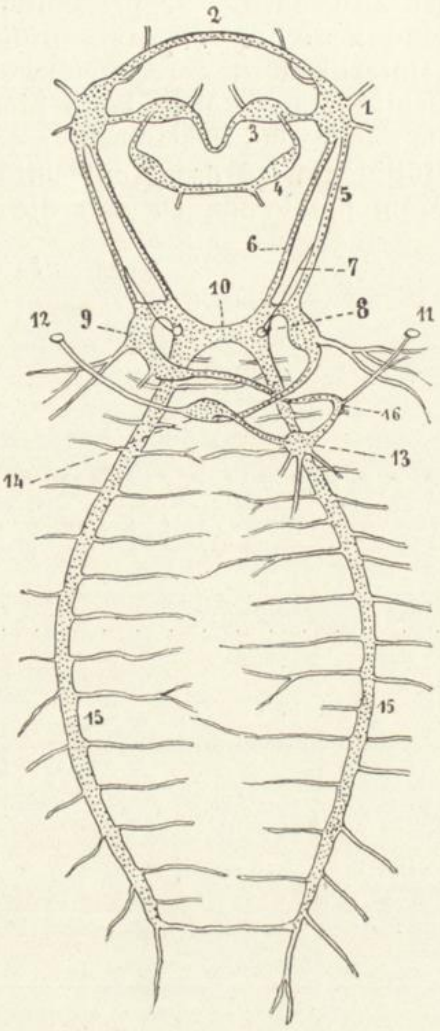


Fig. 452.

Fig. **451**. Nervensystem der Trochide *Photinula taeniata*, nach FRANK. Dasselbe ist dadurch beachtenswert, daß ein Subintestinalganglion fehlt und ebenso eine 8-förmige Visceralschlinge, da das Konnektiv zum Supraintestinalganglion (*sp.int.g*) nach vorn übergebogen ist. *ab.g* Abdominalganglion, *b.c* Buccalkommissur, *b.g* Buccalganglion, *br.g* Kiemenganglion, *cb.c* Cerebralkommissur, *cb.g* Cerebralganglion, *cp.con* Cerebropedalkonnektiv, *cpl.con* Cerebropleuralkonnektiv, *g.col.n* großer Columellarnerv, *kin* Kiemennerv, *kl.n* Kopflappennerv, *l.pal.n* linker Mantelnerv, *m.n* Mundnerv, *o.n* Augennerv, *pd.c* Pedalkommissur, *pd.st* Pedalstrang, *pl.g* Pleuralganglion, *r.c.n* Renocardialnerv, *r.col.n* rechter Columellarnerv, *r.g.n* Rectogenitalnerv, *r.pal.n* rechter Mantelnerv, *sb.int* Subintestinalnerv, *schn.n* Schnauzennerv, *sp.int* Supraintestinalnerv, *stat* Statocyste, *stat.n* Statocystennerv, *t.n* Tentakelnerv, *v.n* Visceralnerv.

Fig. **452**. Nervensystem von *Patella*, kombiniert aus PELSENEER und BOUVIER von HESCHELER. *1* Cerebralganglion, *2* Cerebralkommissur, *3* Labialganglion, *4* Buccalganglion, *5* Cerebropleuralkonnektiv, *6* Cerebropedalkonnektiv, *7* N. staticus, *8* Statocyste, *9* Pleuralganglion, *10* Pedalkommissur, *11*, *12* Osphradium, *13* Visceralganglion, *14* Supraintestinalganglion, *15* Pedalstrang, *16* Andeutung des Subintestinalganglion.

Das Nervensystem der **Opisthobranchier** ist von größtem Interesse, weil es uns den Schlüssel bietet zum Verständnis des Palleal-komplexes. Bei *Actaeon* (**457**) finden wir noch eine äußere gedrehte Schale mit Deckel und eine vorderständige Mantelhöhle mit großer

etwas nach rechts gerückter Kieme. Diese Höhle und ihre Oeffnung greift aber schon weit auf die rechte Körperseite über. Diese Gattung ist also noch sehr prosobranchierähnlich und besitzt dementsprechend eine gedrehte Visceralschlinge (**458**). Sie wird aber schon zu den Hinterkiemern gerechnet, weil der Kopf statt der Fühler ein breites Schild trägt. Man kann hierin eine Anpassung an die Fortbewegung im Sande und Schlamm bei der Nahrungssuche sehen. Bei den übrigen Bulliden wird das Kopfschild größer, deckt den vorderen Eingang zur Mantelhöhle zu, so daß die Kieme auf die rechte Körperseite über-

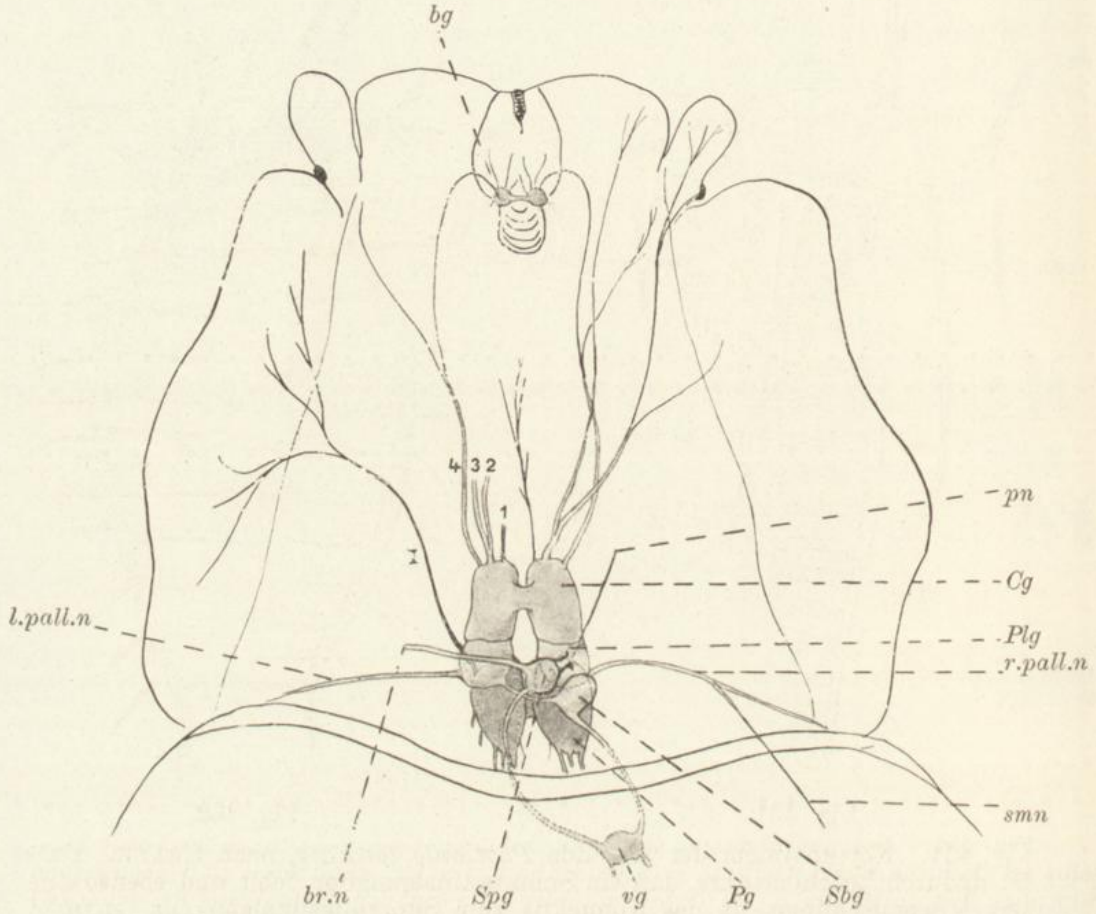


Fig. **453**. Nervensystem der Calypträide *Trochita radians*, nach KLEINSTEUBER. Die Pedalganglien (*Pg*) sind etwas dunkler gehalten. *bg* Buccalganglion, *br.n* Kiemennerv, *Cg* Cerebralganglion, *l.pall.n*, *r.pall.n* linker, rechter Pallialnerv, *Plg* Pleuralganglion, *pn* Penisnerv, *Sbg*, *Spg* Sub-, Supraintestinalganglion, *smn* Schalenmuskelnerv, *vg* Visceralganglion, *I* Nerv zur Halsfalte. Von den Gehirnnerven gehen *1* zum Nacken, *2* zum Rüssel, *3* zum Fühler und Auge, *4* zum Buccalganglion und zur Halsfalte.

treten muß und, nur wenig vom Mantel überdeckt, immer weiter nach hinten wandert, so daß sie schließlich bei *Philine* rechtsseitig am hinteren Körperende liegt. Der Pallialkomplex macht also die umgekehrte Wanderung wie bei den Vorfahren der Prosobranchier. Um die Kieme zu schützen, bildet der Fuß jederseits einen großen Seitenlappen (Parapodium), der nach oben geschlagen wird. Gleichzeitig spricht ein zweites Moment mit, die Rückbildung der Schale, welche beim Kriechen im Sande sehr hinderlich war. Diese Rückbildung kommt, wie immer bei den Mollusken, dadurch zustande, daß der

Mantel die Schale umwächst und zu einer inneren macht. Vergrößerung an einer Stelle ist sehr häufig verbunden mit Reduktion an einer benachbarten Region, in diesem Falle an dem Dache der vorderständigen Mantelhöhle, so daß die Kieme auch aus diesem Grunde zur Wanderung nach rechts gezwungen wurde. Die „Detorsion" ist also eine Folge der arenicolen Lebensweise. Sie hat sich dann auch erhalten bei den Nachkommen der Bulliden, die zu anderer Lebensweise übergegangen sind, bei den zwischen Algen lebenden Aplysien und Nudibranchiern und bei den pelagischen Pteropoden. Es ist nicht immer leicht zu entscheiden, ob ein Hinterkiemer noch oder nicht mehr streptoneur ist. Denkt man sich in **459** den Kropf etwas um seine Achse nach links gedreht, so würde eine Kreuzung der Schlinge eintreten. Je nach der Kontraktion kann Chiasteneurie vorhanden sein oder fehlen. Dabei bleibt aber zunächst das Kiemenganglion noch „supraintestinal", also in höherer Lage als das subintestinale. Sieht man hierin das entscheidende Moment, so sind *Scaphander* und *Acera* ebenfalls chiastoneur, obwohl die Kreuzung der Konnektive undeutlich ist oder fehlt. Zygoneurie kommt nie vor bei Hinterkiemern. Sehr charakteristisch für diese ist die Neigung zur Konzentration der Ganglien und zur Bildung sekundärer Ganglien und Kommissuren. So sind die Gehirnganglien häufig noch durch eine zarte, den Schlund umfassende subcerebrale Kommissur (**461** bei *13*) verbunden und die Pedalganglien durch eine zweite parapedale (bei *6*). Da hierzu noch die visceralen und buccalen Konnektive kommen, so liegen bei starker Konzentration fünf Schlingen in einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle. **460** zeigt bei *10* eine Anastomosenbildung zwischen Pleural- und Pedalnerven. *Tethys* besitzt sogar eine lange sekundäre Anastomose zwischen linkem Pedal- und linkem Visceralganglion, und bei einigen Arten setzt sie sich in eine zweite Verbindung mit dem rechten Visceralganglion fort. Von akzessorischen Ganglien finden wir ein Paar unter den Rhinophoren der Nudibranchier, ein Paar gastroösophagale (**461** bei *11*) vor den Buccalzentren der Nudibranchier, ferner ein Ganglion des Osphradiums (**458—460**), wo ein solches Geruchsorgan vorhanden ist, und endlich in den verschiedensten Familien ein sog. Parietalganglion vor dem Supra- bzw. vor dem Subintestinalzentrum (**458** bei *7* und *12*). Die Konzentration erfolgt, wie bei Prosobranchiern, einmal in der Weise, daß benachbarte Ganglien verschmelzen, und zweitens durch immer weitergehende Annäherung an die übergeordneten Cerebralknoten.

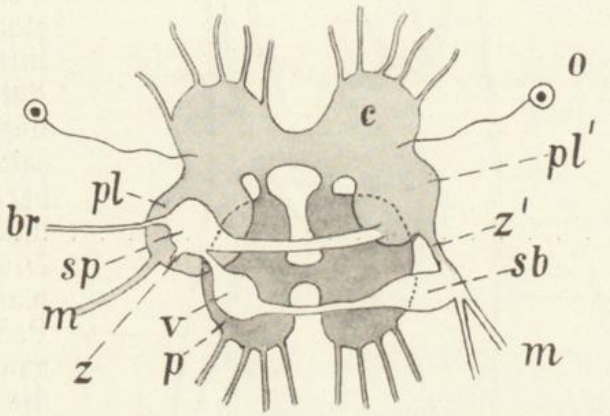


Fig. **454**. Nervensystem von *Lamellaria*, nach Bouvier. *sb* Subintestinalganglion, *sp* Supraintestinalganglion. Andere Bezeichnungen wie in **455**.

Bei *Actaeon* (**458**), *Scaphander*, *Bulla* (**459**) u. a. liegen die Gehirnzentren weit auseinander, auf höherer phyletischer Stufe [*Acera*, *Aplysia* (**460**), Nudibranchier (**461**)] rücken sie eng zusammen. Hand

in Hand damit geht eine Verlagerung hinter den Pharynx. **459** (bei *6*) zeigt eine Verwachsung des Visceral- und Subintestinalganglions. Nahe Verwandte zeigen oft große Unterschiede in der Länge der Visceralschlinge: bei *Aplysia* ist sie noch sehr lang, bei *Aplysiella* (**460**) schon sehr kurz. Die Natur der Ganglien bleibt zuweilen unsicher. Das Ganglion *4* in **460** ist sicher supraintestinal, denn es entsendet den Kiemen- und Osphradialnerven; vielleicht enthält es aber auch ein rechtes Parietalganglion. Das daneben liegende Zentrum *9* ist sicher visceral wegen des Genitalnerven, wahrscheinlich steckt aber darin auch das Subintestinal- und vielleicht auch ein Parietalganglion, denn bei *Aplysia* liegen diese drei oft dicht zusammen. Sehr häufig verschmelzen bei den Hinterkiemern die Cerebral- und Pleuralganglien (**458**, **461**). Die stärkste Konzentration zeigen manche Nudibranchier mit zwei Pedal- und zwei Cerebropleuralganglien, in welch' letztere auch die Knoten der Visceralschlinge sämtlich aufgehen können. Bei solchen hochdifferenzierten Formen (*Hexabranchus*, Pleurobranchiden) kann die Oberfläche der Ganglien viele rundliche Höcker mit Nervenzellen aufweisen. Versuche an Aplysien haben gezeigt, daß das Gehirn tatsächlich ein übergeordnetes Zentrum ist, und zwar ist es ein Hemmungszentrum für das Pedalganglion. Werden die Cerebralganglien exstirpiert, so laufen andauernd Wellen über den Fuß und die Parapodien, vorausgesetzt, daß der Muskeltonus gering ist. Bei einseitiger Exstirpation tritt kreisende Bewegung um die normale Seite ein. Das Gehirn reguliert und hemmt die vom Pedalzentrum ausgelösten automatischen Bewegungen.

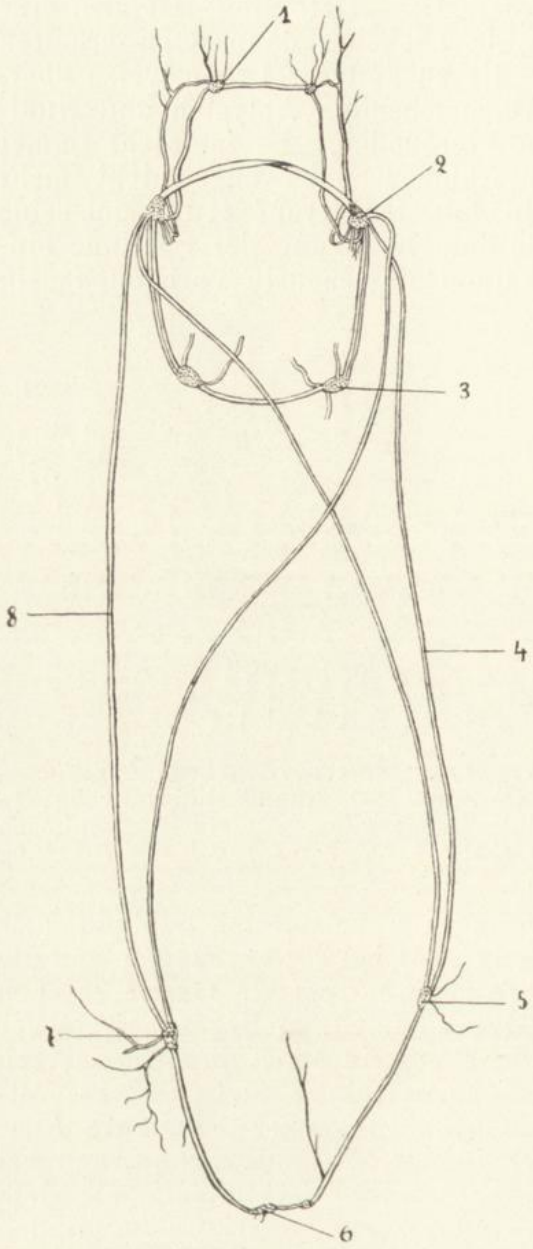


Fig. **455**. Nervensystem von *Ianthina*, schematisch, nach HALLER. *1* Buccalganglion, *2* Cerebropleuralganglion, *3* Pedalganglion, *4* rechtsseitige Zygoneurie, *5* Subintestinalganglion, *6* Visceralganglion, *7* Supraintestinalganglion, *8* linksseitige Zygoneurie, welche eigentlich eine den Ganglien stark genäherte Dialyneurie ist.

Die **Pulmonaten** müssen wie die Hinterkiemer, von Prosobranchiern (s. den Stammbaum S. 446) abgeleitet werden, da die in Chile nach Art unserer Limnaeen lebende Gattung *Chilina* (**462**) noch deutlich streptoneur ist, wenngleich die Kreuzung so unbedeutend ist, daß sie an kon-

trahierten Individuen zuweilen fehlt. Das Supraint.-Gl., welches das Osphradium versorgt, liegt aber immer über dem Subint.-Gl, von dem ein Nerv zur rechten Mantelhälfte geht, und die Visceralschlinge hat eine beträchtliche Länge. Als eine für fast alle Lungenschnecken

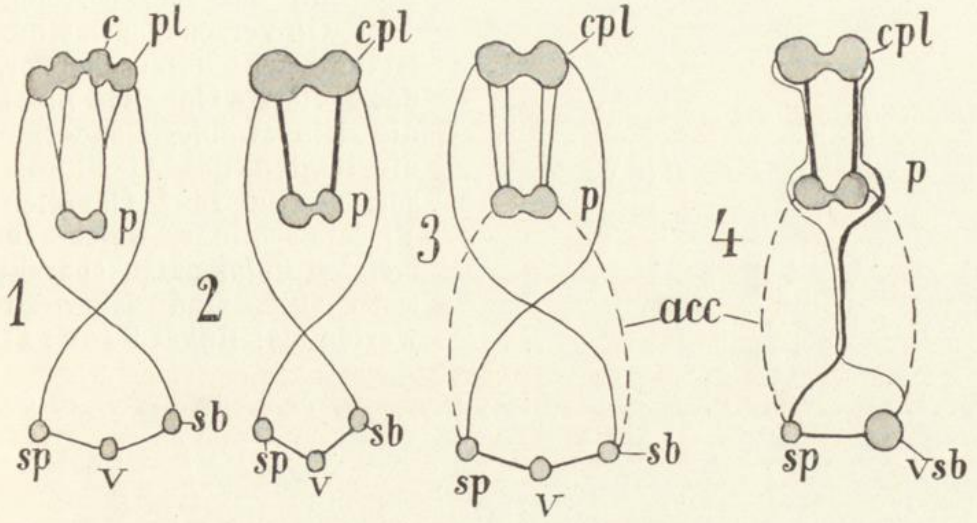


Fig. 456. Schemata des Nervensystems von Heteropoden, unter Benutzung von Figuren von TESCH und BRÜEL. *acc* akzessorische Verbindung, *c* Gehirn, *pl* Pleuralganglion, *cpl* Cerebropleuralganglion, *p* Pedalganglion, *sb* Subintestinalganglion, *sp* Supraintestinalganglion für die Kieme, *v* Visceralganglion. 1 Oxygyrus, 2 Atlanta, 3 Carinaria, 4 Pterotrachea.

charakteristische Neubildung ist in dem Subint.-Konnektiv ein „Parietalganglion" (**462** bei *16*) aufgetreten. Als primitiv kann die lange Cerebralkommissur gelten, welche bei *Auricula*, *Gadinia*, *Oncidium* (**468**) u. a. wiederkehrt, und die Parapedalkommissur, welche auch bei *Pythia* (**463**), *Siphonaria*, *Gadinia*, *Oncidium* (**468**), *Vaginula*, *Limnaea* (**464**) (hier sogar noch eine dritte) u. a. beobachtet wird. Die Pleuralganglien von *Chilina* geben keine Nerven ab, was für alle Pulmonaten (und auch für die Tectibranchier) gilt. Sie sind also nur Durchgangs- und Umschaltestationen. Als Ursache der beginnenden Detorsion möchte ich, wie bei Tectibranchiern, das Leben auf dem Boden schlammiger Gewässer ansehen. Um das Eindringen von Schmutz zu verhindern, verwuchs der Mantel vorn mit dem Nacken; es erhielt sich eine große, rechtsseitliche, bei *Chilina* nicht-kontraktile Oeffnung der Mantelhöhle und in ihrer Nähe ein Osphradium (**462** bei *5*), während die Kieme verschwand und durch Lungenatmung ersetzt wurde. Das Osphradium hat bei seiner Wanderung nach rechts

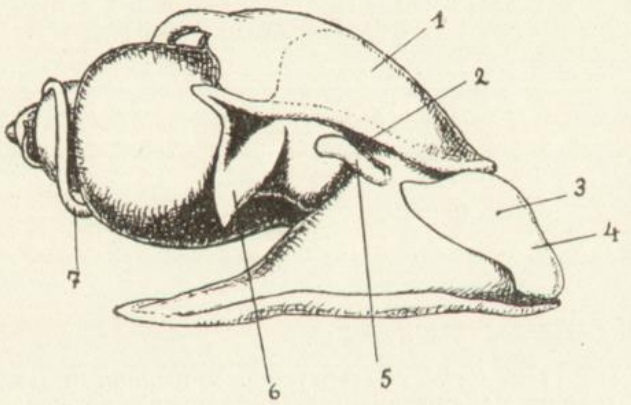


Fig. 457. *Actaeon tornatilis*, ein primitiver, noch sehr prosobranchierähnlicher Opisthobranchier (Tectibranchier), dessen äußere Schale und Fußdeckel fortgelassen sind. Nach PELSENEER. *1* Gegend der Mantelhöhle, *2* Oeffnung derselben, *3* Auge, *4* Kopfschild, *5* Penis, *6* unterer Mantellappen, *7* Spiralanhang des Mantels.

das Supra-Gl. mit sich gezogen und die Detorsion veranlaßt. Die nächste phyletische Stufe einer allmählichen Konzentration zeigt die Auriculide *Pythia scarabeus* (**463**), bei der das Supra-Gl. der nicht mehr gekreuzten Schlinge sich dem rechten Pleural-Gl. stark genähert hat und das Sub.-Gl. und das Visc.-Gl. verschmolzen sind. Das letztere geht daraus hervor, daß das hinterste Ganglion nicht bloß die Eingeweide, sondern auch die Region des Atemlochs versorgt. Die fünf Ganglien der Visceralschlinge, welche für die meisten Pulmonaten charakteristisch sind, sind daher zu bewerten als: linkes Pleural-Gl.

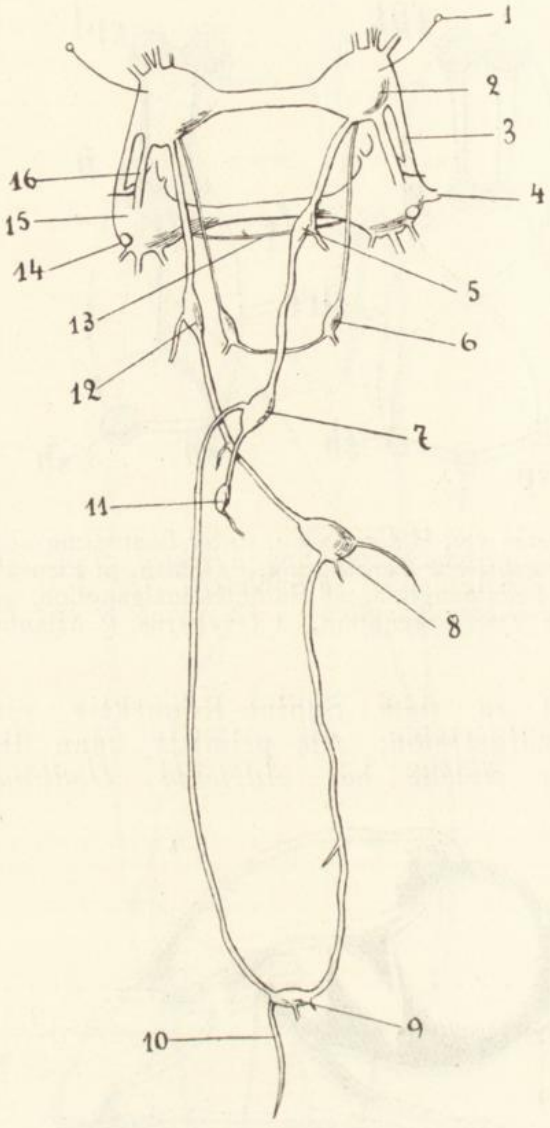


Fig. 458.

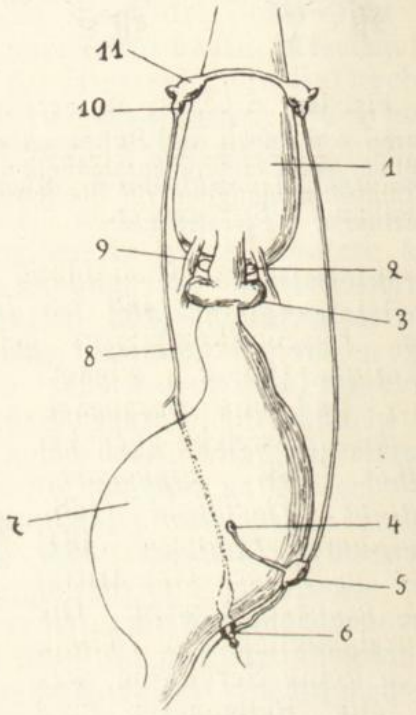


Fig. 459.

Fig. **458**. Nervensystem von *Actaeon tornatilis* von oben, nach PELSENEER. *1* Auge, *2* Cerebropleuralganglion, *3* Cerebropedalkonnektiv, *4* Penisnerv, *5*, *12* rechtes und linkes akzessorisches Pallialganglion, *6* Buccalganglion, *7* Supraintestinalganglion *8* Subintestinalganglion, *9* Visceralganglion, *10* Genitalnerv, *11* Osphradialganglion, *13* Parapedalkommissur, *14* Statocyste, *15* Pedalganglion, *16* Pleuropedalkonnektiv.

Fig. **459**. Nervensystem und Darmkanal von *Bulla striata*, von oben, nach PELSENEER. *1* Pharynx, *2* Buccalganglion, *3* Oesophagustasche, *4* Osphradialganglion, *5* Supraintestinalganglion, *6* Visceralganglion mit davorliegendem Subintestinalganglion, *7* Kropf, *8* Pleurovisceralkonnektiv, *9* Speicheldrüsengang, *10* Pleuralganglion, *11* Cerebralganglion.

(ohne Nerven), Parietal-Gl. (versorgt die linke Körperwand), Viscero-Subintestinal-Gl. (für Darm, Niere, Herz, Genitalia und Atemloch), Supraintestinal-Gl. für Osphradium und Mantel und rechtes Pleural-Gl. (ohne Nerven). Bei linksgedrehten Formen

(*Clausilia, Planorbis,* **465**) ist die Lagerung umgekehrt. Am größten pflegt das Visc.-Gl. zu sein, darauf folgt das meist nur wenig kleinere Supra-Gl. Ausnahmsweise besitzen *Chilina patagonica* und *fluctuosa* dicht vor dem Supra-Gl. noch ein kleines rechtes Parietalganglion. Bei *Auricula, Amphibola* und merkwürdigerweise auch bei den Clausilien ist noch eine deutliche Visc.-Schlinge vorhanden, indem die fünf Ganglien durch ziemlich lange Konnektive voneinander getrennt sind. Bei den meisten Pulmonaten werden diese ganz kurz oder fehlen; die Ganglien rücken dicht aneinander (**464**, **465**, **466**), lassen sich aber

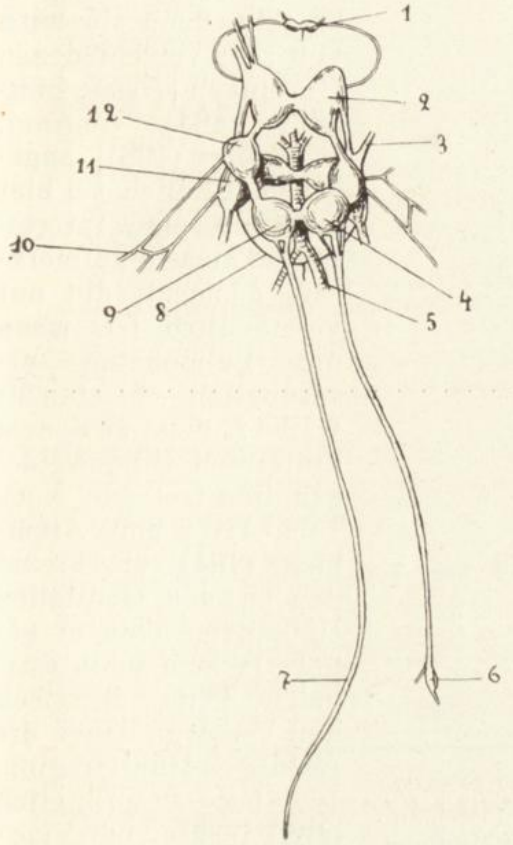


Fig. 460.

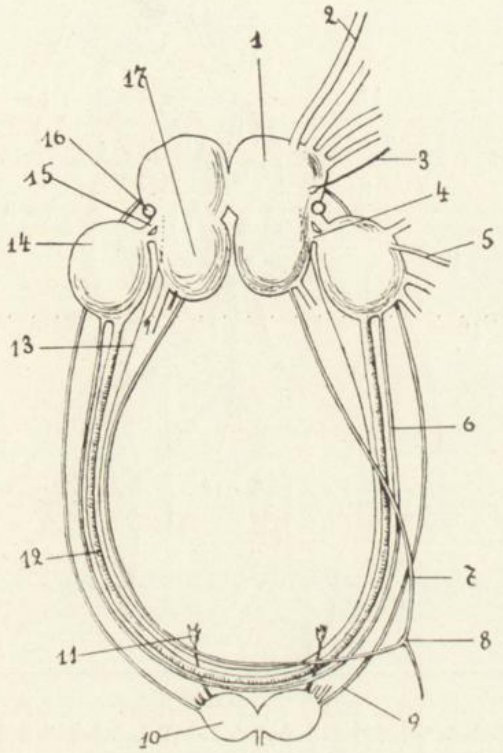


Fig. 461.

Fig. **460**. Nervensystem des Tectibranchiers *Aplysiella petalifera*, nach PELSENEER. *1* Buccalganglion, *2* Cerebralganglion, *3* Penisnerv, *4* Supraintestinalganglion, *5* Aorta, *6* Osphradialnerv, *7* Genitalnerv, *8* Parapedalkommissur, *9* Subintestinal- + Visceralganglion, *10* Plexus pleuropedalis, *11* Pedalganglion, *12* linkes Pleuralganglion.

Fig. **461**. Nervensystem des Nudibranchiers *Tritonia hombergi*, nach PELSENEER. *1* Cerebralganglion, *2* Tentakelnerv, *3* Augennerv, *4* Pleuropedalkonnektiv, *5* Penisnerv, *6* Parapedalkommissur, *7* Pleurovisceralkonnektiv, *8* Visceralganglion, *9* Buccalkonnektiv, *10* Buccalganglion, *11* Gastroösophagealganglion, *12* Pedalkommissur, *13* Subcerebralkommissur, *14* Pedalganglion, *15* Cerebropedalkonnektiv, *16* Statocyste, *17* Pleuralganglion.

noch abgrenzen, um endlich bei *Helix pomatia* fast vollständig zu verschmelzen. An dem Austritt der Nerven und der Anordnung der Ganglienzellen sind die fünf Zentren aber leicht festzustellen. Zuweilen sind nur vier Ganglien vorhanden, und zwar hat bei *Helix pisana* sich das Visc.-Gl. mit dem Parietal-Gl., bei *Daudebardia rufa* (**467**) mit dem Supra-Gl. vereinigt. Endlich gibt es eine Anzahl Gattungen, die meist eigenartig differenziert sind, die nur drei Ganglien in der Visceralschlinge aufweisen, indem die Pleuralzentren sich mit den be-

nachbarten Knoten vereinigt haben und daher nun auch Nerven abgeben: *Oncidium* (**468**), *Gadinia, Siphonaria, Ancylus, Arion, Janella.* Die Cerebralganglien der Pulmonaten sind sehr oft dreilappig (**464**), so daß man ein Pro-, Meso- und Metacerebrum unterschieden hat. Das Procerebrum ist, wie mir scheint, ohne zwingenden Grund, mit den Pilzkörpern der Insekten als „Intelligenzsphäre" verglichen worden, und Haller hat solche Globuli auch für einige Prosobranchier behauptet. Die Kommissur entspringt von dem Metacerebrum, erhält aber auch Fasern aus dem mittleren Abschnitt. Eine Subcerebral-(Labial-)kommissur scheint weit verbreitet zu sein, denn sie wird von sehr verschiedenen Gattungen [*Helix, Limnaea* (**464**) *Gadinia, Oncidium* (**468**)] angegeben. Endlich sei hier noch auf eine interessante Tatsache aufmerksam gemacht, die nur verständlich ist, wenn die Pulmonaten ursprünglich chiastoneur waren: der aus dem hintersten Eingeweideganglion tretende Nerv zum After und Atemloch (**464**) überkreuzt den zu den Genitalien tretenden, denn er gehört ja zum subintestinalen Teile desselben und versorgt daher die rechte Mantelregion. Er lag ursprünglich (**462**) rechts vom Visc.-Gl. und kam erst durch die Detorsion links von ihm zu liegen. Dieselbe Kreuzung zeigen die Nerven zur Haut und Aorta. Bei manchen Nervensystemen (*Helix pomatia*, auch schon bei *Pythia* (**463**), wo *at* rechts von *ge* entspringt) hat sich die Kreuzung ausgeglichen, indem die Wurzeln beider Nerven aneinander vorbeigewandert sind.

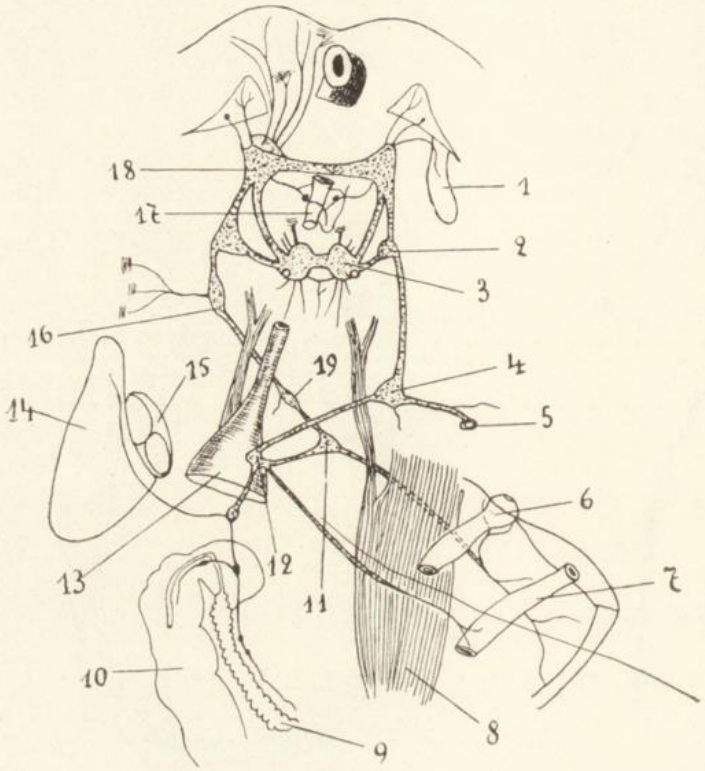


Fig. **462**. Nervensystem von *Chilina dombeiana*, nach Plate. *1* Penis, *2* Pleuralganglion, *3* Pedalganglion, *4* Supraintestinalganglion, *5* Osphradium, *6* Vagina, *7* Rectum, *8* Columellarmuskel. *9* Zwittergang, *10* Spermovidukt, *11* Subintestinalganglion, *12* Visceralganglion, *13* Magen, *14* Niere, *15* Pericardium, *16*, *19* akzessorische Ganglien, *17* Pharynx, *18* Cerebralganglien.

Das Nervensystem der **Cephalopoden** ist, entsprechend der hohen Organisation, sehr stark konzentriert. Bei *Nautilus* (**469, 470**) lassen sich noch Anklänge an *Chiton* (**434**) feststellen, indem alle Hauptzentren den Charakter von Marksträngen bewahrt haben, während sich bei den Dibranchiaten deutliche Ganglien unterscheiden lassen. Bei den letzteren wird das Zentralnervensystem fast allseitig von Knorpel umhüllt (**321**), liegt also in einer Art von Schädel, während es bei *Nautilus* nur ventral von Knorpel gestützt wird, der sich jederseits mit einer Spange in den Trichter fortsetzt. Das Gehirn

(*c*) des letzteren bildet einen breiten Streifen über dem Hinterende des Pharynx. Von seinem Vorderrande laufen Nerven zur Lippenregion, während seitlich ein großer Lobus opticus, ein Nervus staticus und ein Olfactorius entspringen. Schräg nach unten und vorn verlaufen jederseits zwei Konnektive zum Labialganglion. Wie bei primitiven Schnecken (**436**), sind die beiden Labialganglien durch eine vordere dorsale und eine hintere ventrale Kommissur verbunden, und in der letzteren liegen die zwei Buccalzentren, die sich vermutlich mit den weiter hinten gelegenen zwei Gastralganglien verbinden. Dagegen fehlen bei *Nautilus* anscheinend Subradularganglien und eine Subcerebralkommissur. Vom Gehirn gehen zwei Markstrangringe aus, ein vorderer pedaler und ein hinterer pleurovisceraler. Der erstere gibt zunächst zwei Nerven an die Augententakeln, welche vermutlich

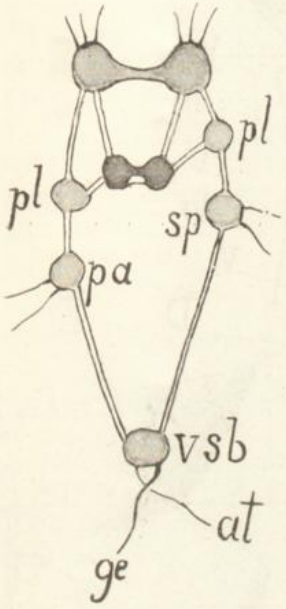


Fig. **463**.

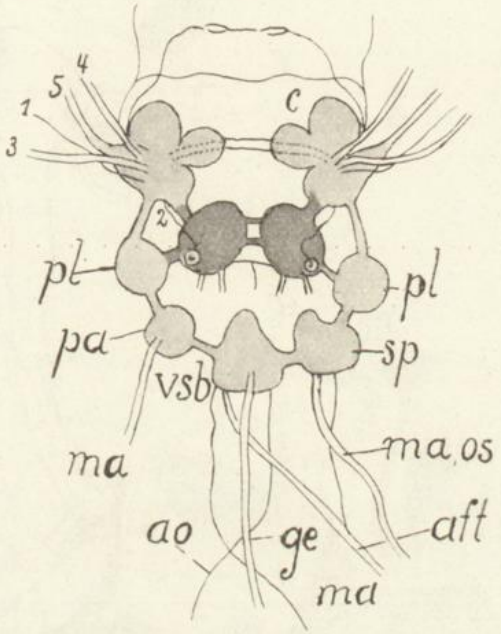


Fig. **464**.

Fig. **463**. Schema des Nervensystems von *Pythia scarabeus* nach PLATE. *at* Atemlochnerv, *ge* Genitalnerv, *pl* Pleuralgl., *pa* Parietalgl., *sp* Supraintestinalgl., *vsb* Viscerosubintestinalgl.

Fig. **464**. Schema des Nervensystems von *Limnaea* nach den Figuren von LACAZE-DUTHIERS und MERKER. *aft* Afternerv, *ao* Aortennerv, *c* Gehirn, *ma* Mantelnerv, rechts auch zum Osphradium. Von den Gehirnnerven gehen *1* zum Auge, *2* zur Statocyste, *3* zum Tentakel, *4*, *5* zu den Lippen. Sonst wie in **463**.

außer zum Tasten auch zum Riechen dienen und die obersten der äußeren Tentakeln sind, dann zahlreiche Nerven an die inneren und äußeren Tentakeln mit Ausnahme der zwei vorderen Gruppen (*itv*) der inneren zu beiden Seiten des lamellösen Organs (*lam*). Dieses letzere und die vorderen der Innententakel erhalten ihre Nerven von einem präpedalen Ringnerven (*pp*). Das lamellöse Organ trägt kleine Spitzchen und deutet dadurch an, daß es durch Verschmelzung der vordersten Innententakel entstanden ist. Bei den ♂ kann es als sog. VAN DER HOEVENSches Organ in eine Hauttasche zurückgezogen werden. Die verschiedene Ausbildung bei den Geschlechtern läßt vermuten, daß es im Dienst der Fortpflanzung steht. Beim ♀ liegt unter ihm und über dem Trichter noch ein anderes zweilappiges, ebenfalls

längsfaltiges flaches Gebilde, das sog. Valenciennessche Organ, welches vom präpedalen Ringnerven versorgt wird und, wie es scheint, zum Festhalten der Spermatophoren dient Ein oder zwei starke Nerven

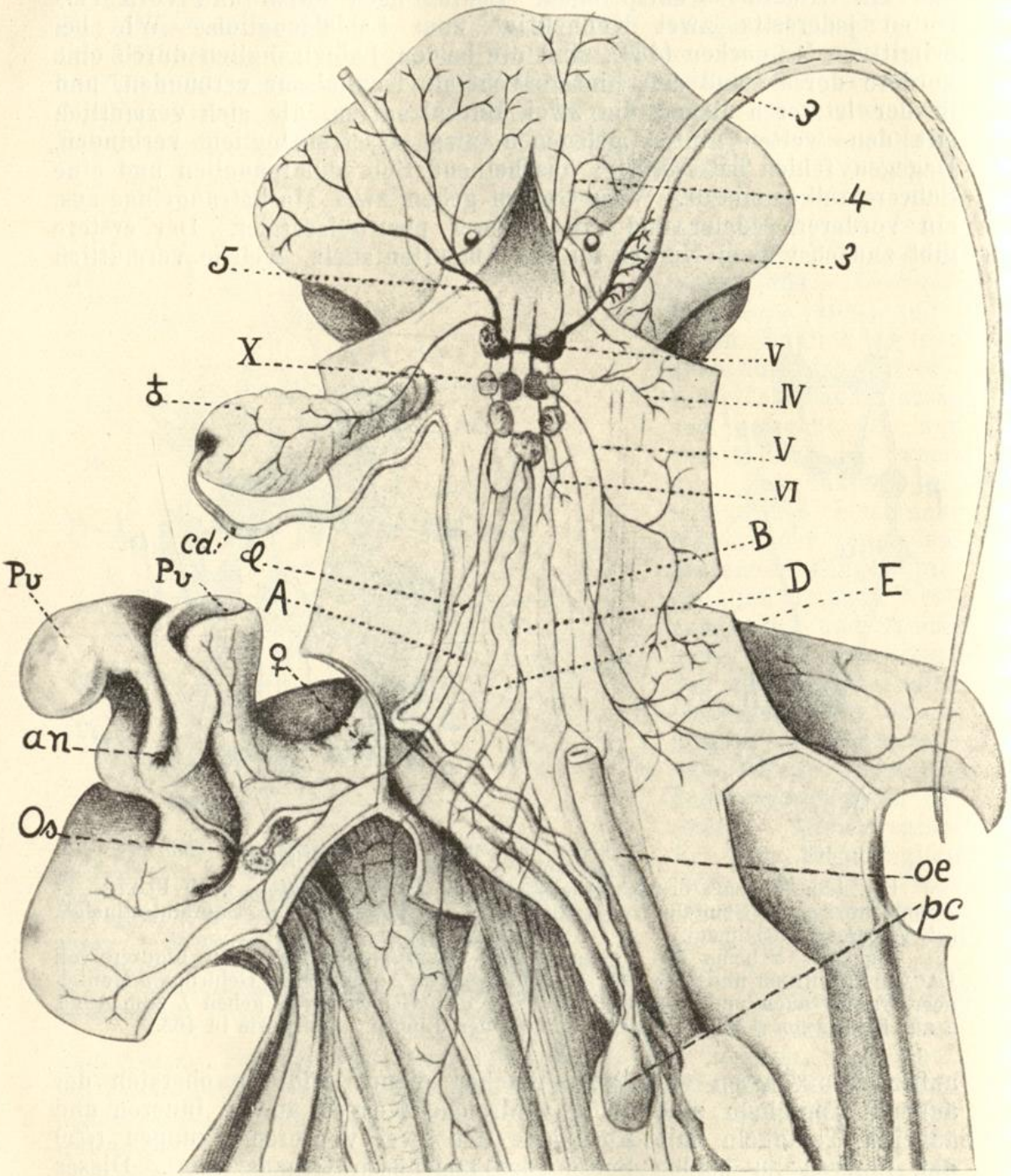


Fig. 465. Nervensystem des linksgedrehten *Planorbis corneus* nach Lacaze-Duthiers. *3, 3'* Tentakelnerv, *4, 5* Lippennerven, *V* Cerebralgl., *X* Pedalgl., *A* Nerv zum Atemloch und Osphradium (*Os*), *B, C* Mantelnerven, *D* Genitalnerv, *E* zur Aorta. *IV, V, VI* Fußnerven, *an* Anus, *ed* Vas deferens, *oe* Oesophagus, *pc* Begattungstasche, *Pv* Erhebung am Atemloch.

ziehen vom Pedalring jederseits in den Trichter und deuten dadurch an, daß dieses Organ zusammen mit den inneren und äußeren Tentakeln dem Fuße der übrigen Mollusken homolog ist. Der Pleurovisceral-

ring gibt außer zahlreichen feineren Nerven für den Mantel und die Körperwand zwei starke Nerven ab, welche hinten in ein Abdominalganglion für die Kiemen und Eingeweide auslaufen.

Bei den dibranchiaten Cephalopoden (**471**) liegt ein Paar Cerebralganglien (*1*) über dem Schlunde und die zwei Pedal- und zwei Visceralganglien (*2* und *3*) unter demselben. Alle drei Paare sind zu einer Masse verschmolzen, an der die Zentren nur durch seichte Furchen abzugrenzen sind. Das viscerale Zentrum erscheint äußerlich einheitlich, gibt aber paarige Nerven ab. Für die Arme haben sich zwei besondere Brachialganglien (*4*) gebildet, welche bei den mehr ursprünglichen Decapoden (A) ziemlich weit vor den Pedalganglien liegen und dadurch andeuten, daß sie als Neubildungen an der Basis der Arme in den zwei Hauptpedalnerven entstanden sind. Bei *Sepiola* (B) und *Loligo* (C) haben sich die Pedobrachialkonnektive schon etwas verkürzt und bei *Sepia* (D) sind die Pedal- und Brachialganglien aneinander gelagert, um bei den Octopoden (E, F) zu einer Einheit zu verschmelzen. Daß diese Auffassung, nicht etwa die umgekehrte, die richtige ist, geht einmal aus der im allgemeinen niedrigeren Organisation der Decapoden im Vergleich mit den Octopoden bevor, ferner aus der überall bei Mollusken sich zeigenden Tendenz der Konzentration der Ganglien, und drittens daraus, daß derselbe Prozeß auch bei den Lippenganglien (*5*) beobachtet wird. Diese sind miteinander zu dem sog. Ganglion buccale superius verwachsen, von dem die Konnektive zu den Buccalia inferiora (**472**), den eigentlichen Buccalzentren, abgehen. Wie bei so hochstehenden Geschöpfen zu erwarten ist, haben sich sekundäre Konnektive gebildet zwischen den Lippen- und den Brachialganglien, zwischen diesen und den Gehirnknoten und zwischen den an der Basis der Arme liegenden Zentren (**472**). Indem nun die Labialganglien mit dem Gehirn verwachsen (E, F) kommt es zu einer eigentümlichen Fensterbildung, welche ebenfalls beweist, daß der Vorgang sich in dieser Richtung, von den Decapoden zu den Octopoden abgespielt hat, denn im umgekehrten Falle wären die Konnektivfasern

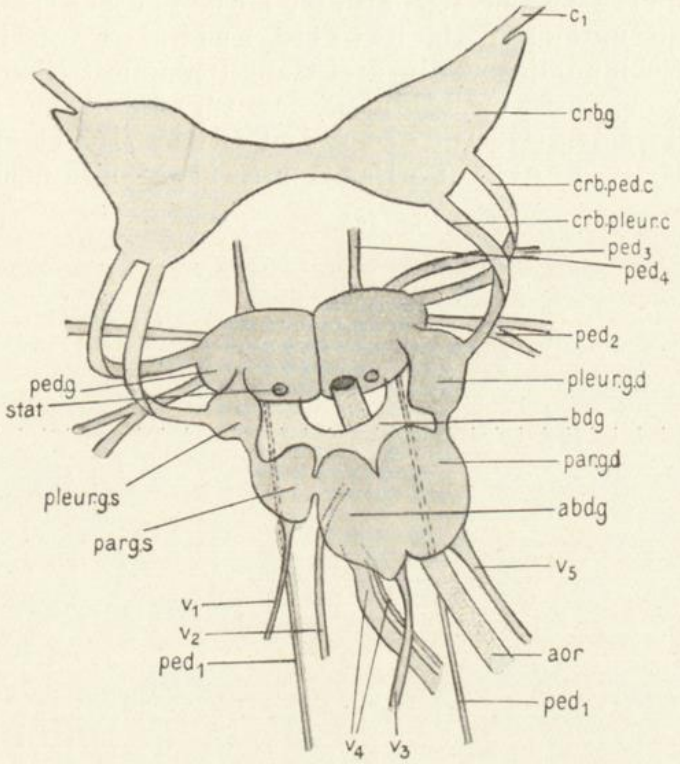


Fig. **466**. Nervensystem von *Stenogyra decollata* nach Wille. *bdg* Bindegewebe, c_1 Gehirnnerv, *crbg* Cerebralgl. (noch in bindegew. Umhüllung), *crbpedc* Cerebropedalkonnektiv, *crbpleurc* Cerebropleuralkonnektiv. *pedg* Pedalgl., ped_{1-4} Fußnerven, *pleurgd*, *pleurgs* rechtes, linkes Pleuralgl., *pargs* linkes Parietalgl., *pargd* rechtes Parietalgl. (= Supraintestinalgl), *abdg* Abdominalgl. (= Viscerosubintestinalgl), v_{1-5} Visceralnerven, *stat* Statocyste der Aorta.

innnerhalb der Ganglienmasse geblieben, da dieser Verlauf wegen der Möglichkeit kollateraler Verbindungen viel zweckmäßiger ist als ein abgetrenntes Konnektiv.

Da der Verlauf der Nerven keine erheblichen Unterschiede bei den verschiedenen Gattungen der Tintenfische aufweist, beschränken wir uns auf eine Schilderung derselben bei *Sepia* (**472**, **473**).

Die beiden Cerebralganglien über dem Schlund sind breit und miteinander verwachsen und zerfallen in mehrere Lappen (Lobus verticalis zu oberst; darunter Lob. frontalis superior et inferior, zu unterst Lob. basalis anterior et posterior). Unter dem Schlund liegen die drei Ganglien unmittelbar hintereinander, und zwar von vorn nach hinten das für die Arme (G. brachiale), für den Trichter (G. pedale s. infundibulare) und das für die Eingeweide (G. viscerale). Das Gehirn hängt mit dem Visceral- und dem Pedal-

Fig. 467. Fig. 468.

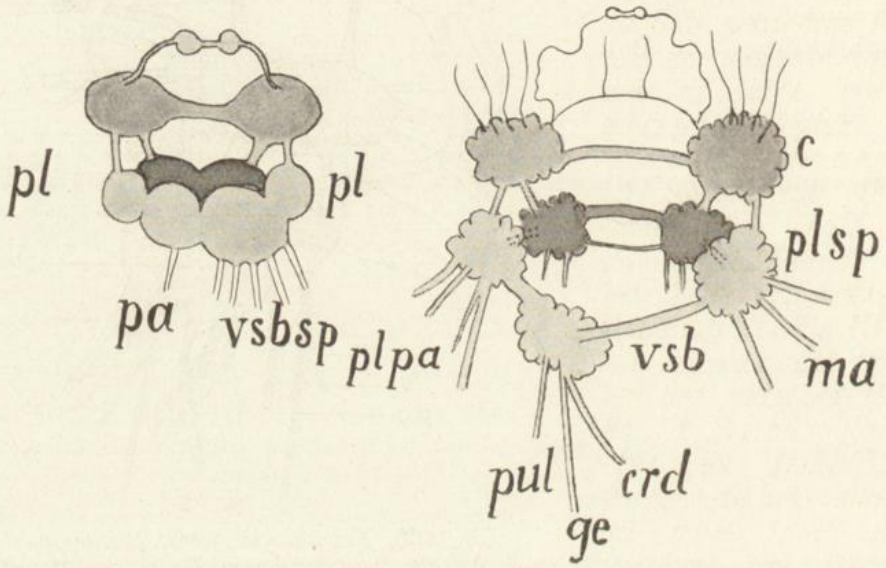


Fig. **467**. Nervensystem von *Daudebardia rufa* nach PLATE. *pa* Parietalgl., *pl* Pleuralgl. *vsbsp* vereinigte Visceral-, Subintestinal- und Supraintestinalganglien.
Fig. **468**. Nervensystem von *Oncidium* nach PLATE. *c* Gehirn, *crd* Herznerv, *ge* Genitalnerv, *ma* Mantelnerv, *plpa* Pleuroparietalgl., *plsp* Pleurosupraintestinalgl., *pul* Lungennerv, *Vsb* Viscerosubintestinalgl.

zentrum breit zusammen durch die sog. Seitenkommissur, während es mit dem Armganglion durch einen schmalen Strang verbunden ist, wodurch das schon erwähnte Loch zwischen beiden gebildet wird. Vom Gehirn geht ferner bei *Sepia* eine kurze Kommissur zu dem dorsal auf dem Hinterrande des Pharynx liegenden G. buccale superius, welches wiederum mit dem ventralen unteren Schlundganglion zusammenhängt. Bei *Octopus* (**471** E) ist das obere Schlundganglion so dicht an das Gehirn gerückt, daß es als ein vorderer Lappen desselben erscheint und bei Philonexiden noch mehr mit ihm verschmilzt. Da das Brachialganglion nur eine vordere Ergänzung des Fußzentrums ist, von dem ein starker Nerv (Inf. an.) an den Trichter zieht, so werden dieser und die Arme als Homologa des Molluskenfußes angesehen, wofür außer ontogenetischen Gründen auch physiologische angeführt werden können. Beide Organe dienen der Bewegung, der Trichter durch Ausspritzen des Wassers aus der Mantelhöhle (vgl. S. 346, **336**), die Arme

dadurch, daß sie eine Art Kriechscheibe um den Mund herum bilden. Die hintere Hälfte des Trichters und der Schließknorpel werden von einem Nerven (Infund. post.) versorgt, der aus dem Visceralganglion entspringt, ein Beweis der hochgradigen Verschmelzung des Fuß- und des Eingeweidezentrums. Vom Gehirn gehen ab der Opticus, der Olfactorius und einige Nerven zur Nackenhaut. Der Sehnerv ist ein kurzer dicker Strang, welcher von der äußeren Seitenfläche abgeht und sofort zu dem riesigen Augenganglion anschwillt, welches schalenförmig die Hinterfläche des Bulbus umgreift und vor und hinter dem Nerven

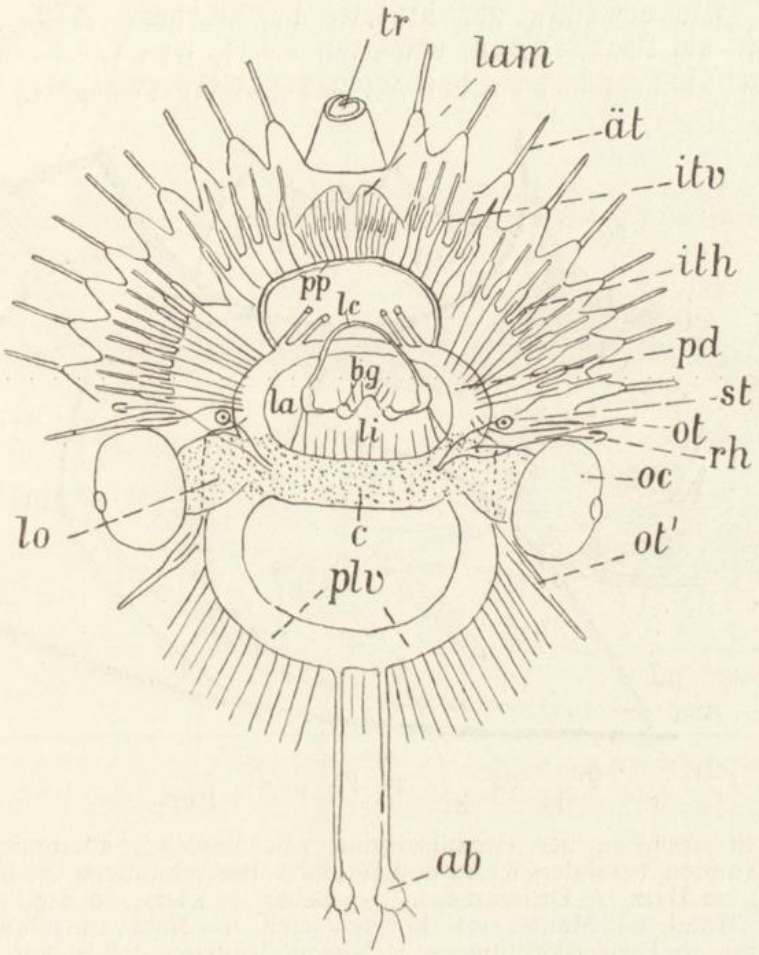


Fig. 469. Nervensystem von *Nautilus pompilius*, kombiniert nach verschiedenen Autoren. *ab* Abdominalganglion, *ät* äußere Tentakeln, *bg* Buccalganglion, *c* Gehirn (punktiert), *it* innere Tentakeln, *lam* lamellöses Organ, *la* Labialgl., *lc* Labialkommissur, *li* Lippennerv, *lo* Lobus opticus, *oc* Auge, *ot*, *ot'* vorderer und hinterer Augententakel, *pd* pedaler Markstrang, *plv* Pleurovisceralstrang, *pp* präpedaler Nervenring, *st* Statocyste, *tr* Trichter, *rh* Rhinophor.

sich halbkugelig erhebt. Die Augenganglien übertreffen alle übrigen Zentren zusammen an Masse und zeigen einen durch verschiedene Schichten von Ganglienzellen komplizierten Bau. Der Olfactorius geht an die hinter dem Auge befindliche sog. Geruchsgrube. Nach dem Verhalten der übrigen Mollusken sollte man erwarten, daß auch der Statocystennerv aus dem Gehirn entspringt. Er tritt aber bei den Dibranchien vom Pedalganglion ab, so daß anzunehmen ist, daß seine Fasern sich innerlich bis zum Gehirn fortsetzen.

Das Visceralganglion ist im Vergleich mit den übrigen Mollusken anzusehen als eine Verschmelzung der Pleuralganglien und der Visceralkommissur mit dem Visceralganglion. Daher entspringen von ihm sowohl die Mantelnerven, als die Nerven für Enddarm, Tintenbeutel, Niere, Geschlechtsorgane, Herz und Kiemen. Der paarige Mantelnerv (**473**) bildet ein großes peripheres Ganglion, das G. stellare, an der Innenfläche des Mantels, von dem zahlreiche Nerven in die Muskulatur ausstrahlen, und endigt mit vielen Ausläufern in der Flosse. Die beiden G. stellaria sind bei Oegopsiden und *Loligo* durch eine quere Kommissur verbunden. Etwas nach außen und ventral vom Mantelnerv entspringt, wie erwähnt, der hintere Trichternerv (**472**), dessen Ursprung man am Pedalzentrum erwarten sollte, was für *Eledone* zutrifft. Dieser Nerv hat sich also bei *Sepia* sekundär verlagert. Die beiden

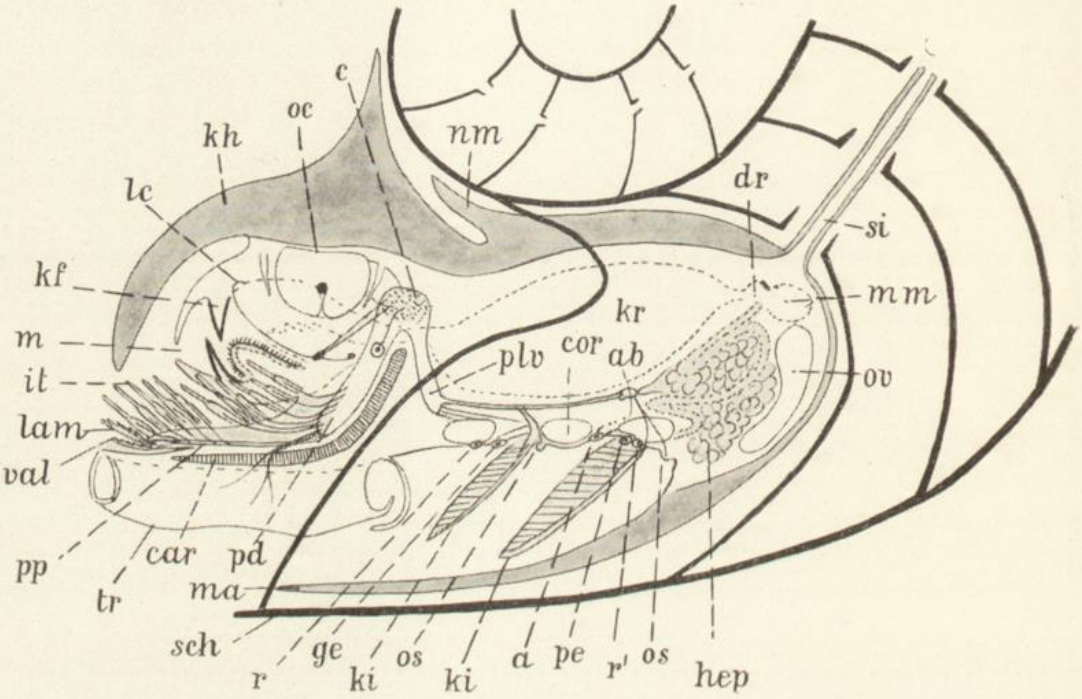


Fig. **470**. Schema der Organlagerung von *Nautilus*, kombiniert nach verschiedenen Autoren, besonders KERR und WILLEY. Bezeichnungen wie **469**, außerdem: *car* Knorpel, *cor* Herz, *dr* Drüsenmagen, *hep* Leber, *ki* Kieme, *kh* Kopfhaut, *kf* Kiefer, *kr* Kropf, *m* Mund, *ma* Mantel, *mm* Muskelmagen, *nm* Nackenmembran, *os* Osphradium, *ov* Ovar, *pe* Pericardöffnung, *r*, *r'* Nierenöffnungen, *sch* Schale, *si* Sipho.

Visceralnerven verlaufen zunächst dicht nebeneinander und bilden hinten zwei „Herzganglien", welche durch eine dicke Kommissur verbunden sind. Von hier laufen die Nerven an Herz, Nieren, Kiemen und Geschlechtsorgane. Man darf diese gangliöse Partie, welche bei *Eledone* fehlt, nicht als das Homologon des Visceralganglions der übrigen Mollusken deuten, denn sonst bleibt der unpaare Bau des Visceralganglions von *Sepia* unverständlich. Sie muß vielmehr aus einer sekundären Vereinigung hervorgegangen sein, wie sie auch am Anfange der Visceralnerven bei *Ommastrephes* eingetreten ist. Ebenso ist das Kiemenganglion als eine Neubildung anzusehen, welche nichts zu tun hat mit dem gleichnamigen Zentrum der Visceralkommissur (**439**) der Gastropoden. Zum sympathischen Nervensystem gehören die zu einem Knoten verwachsenen oberen Schlundganglien (G. bucc. sup.), von dem die

Lippennerven ausgehen, und die unteren (G. bucc. inf.), von denen die zwei langen Nervi sympathici entspringen. Sie treten mit dem Oesophagus durch den Schlundring hindurch und bilden auf dem Magen ein G. gastricum (**473**), von dem Aeste an Magen, Blinddarm, Darm, Leber, Pankreas abgehen.

Von den Pedalganglien aus verlaufen zwei Augenmuskelnerven (Oc.-mot.), der Statocysten- und der vordere Trichternerv, der einen Ast zu Hautmuskeln hinter dem Auge abgibt (Ophthalmicus inferior posterior). Ihm entspricht vor dem Auge ein Ophth. inf. ant., welcher von der Wurzel des Fangarmnerven kommt. Die Fußnerven strahlen also bei den Tintenfischen bis zum Auge aus. Das G. brachiale ver-

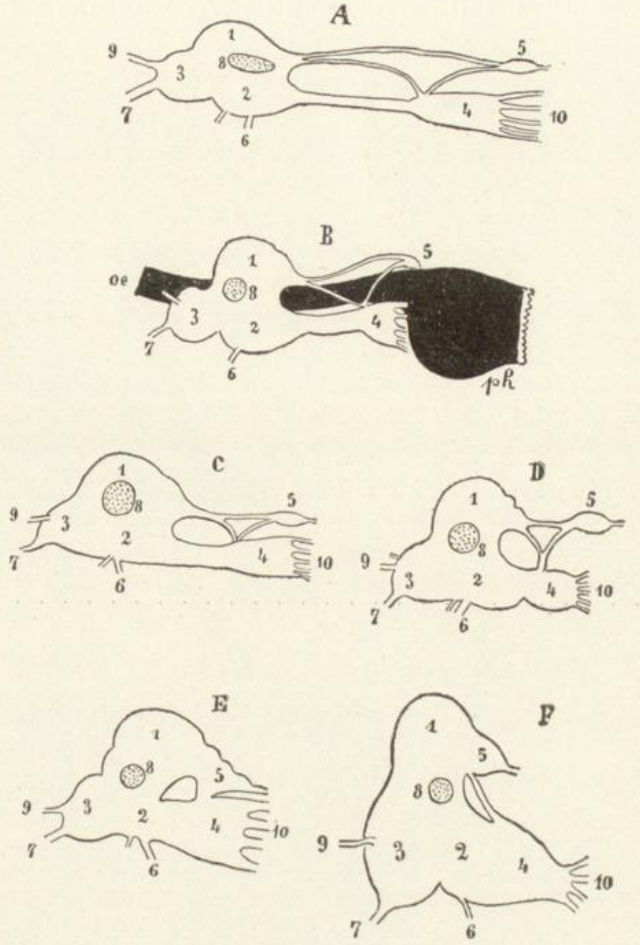


Fig. **471**. Zentralnervensystem verschiedener dibranchiater Cephalopoden nach PELSENEER. A—D Decapoda: A *Ommastrephes*, B *Sepiola*, C *Loligo*, D *Sepia*. E, F Octopoda: E Octopus, F Argonauta. *1* Cerebralgl., *2* Pedalgl., *3* Visceralgl., *4* Brachialgl., *5* oberes Buccalgl. = Lippengl., *6* Trichternerv, *7* Visceralnerv, *8* durchschnittener Opticus, *9* Mantelnerv, *10* Armnerven. In B ist der Pharynx (*ph*) und der Oesophagus (*oe*) schwarz eingetragen.

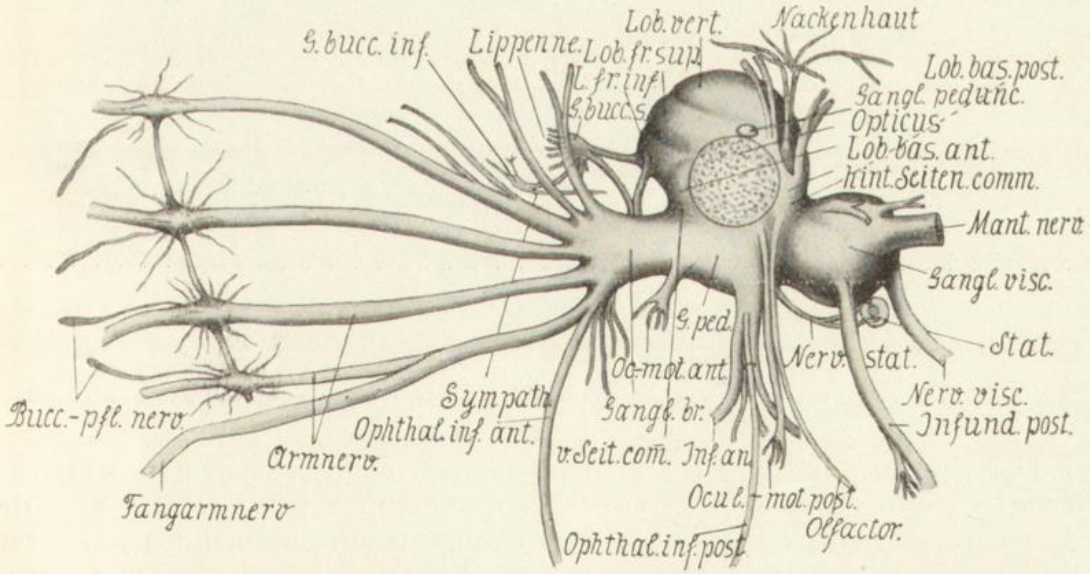


Fig. **472**. Die großen Ganglien von *Sepia officinalis* nach HILLIG, von der linken Seite gesehen, etwas verändert.

sorgt die Arme mit dicken, an der Basis zu Ganglien erweiterten Marksträngen, welche mit Ausnahme der Fangarme durch eine Ringkommissur verbunden sind. Bei *Octopus* sind diese Armnerven perlschnurförmig zu Ganglien verdickt. Physiologische Untersuchungen

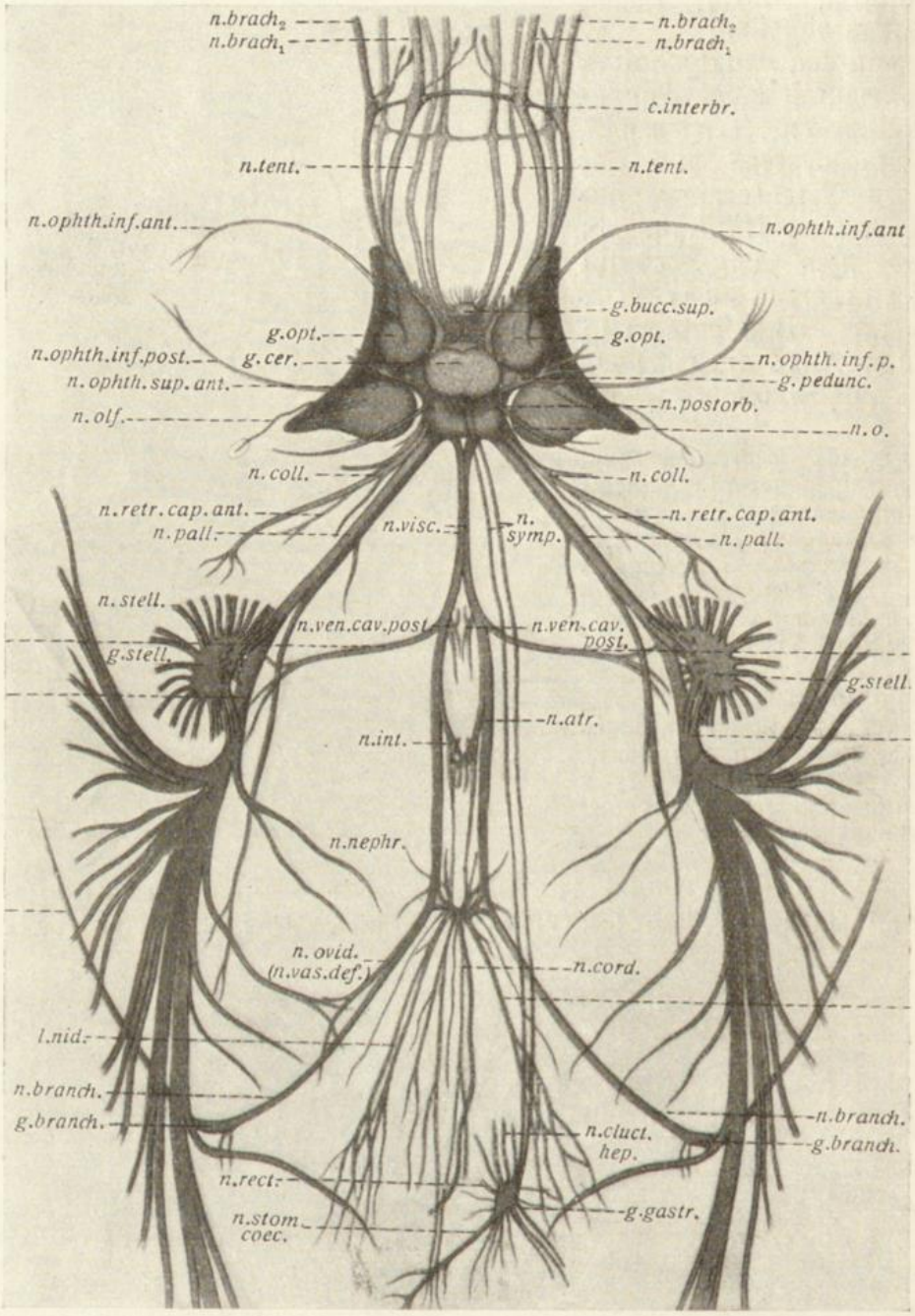


Fig. 473. Nervensystem von *Sepia officinalis*, von oben gesehen, nach Hillig.

haben gezeigt, daß wie bei den Wirbeltieren die wichtigsten Verrichtungen an besondere Zentren in den Ganglien gebunden sind. Die Cerebralganglien scheinen zur Hemmung zu dienen, denn nach ihrer Entfernung sind alle Reflexe gesteigert. Die Zentren für das Chromatophorenspiel liegen im Lobus basalis. Wahrscheinlich kreuzen sich

die Nerven in den Pedalganglien, denn Zerstörung eines derselben bewirkt Lähmung der Chromatophoren auf der andern Seite. Das winzige G. pedunculi am Rücken des Opticus wird als Kolorationszentrum bezeichnet, denn seine Reizung hat Braunfärbung der betreffenden Seite zur Folge. Das Visceralganglion reguliert unter anderem die Atembewegungen des Mantels. Die Stellarganglien sind rein motorisch. Durch die Augen erfolgt reflektorisch Anpassung der Hautfärbung an den Untergrund; sie hört auf nach Durchschneidung des Opticus.

E. Rückblick auf die phyletische Entwicklung des Nervensystems der Wirbellosen.

Wir haben schon früher (S. 124, 375) hervorgehoben, daß die Nervenzellen aus ektodermalen, in die Tiefe gerückten Sinneszellen hervorgegangen sind. Sie haben sich in einer ganz bestimmten, bei den verschiedensten Klassen und Ordnungen gleichen Weise hinsichtlich ihrer Lagerung im Laufe der Jahrmillionen verändert: aus der ursprünglich diffusen Anordnung der Ganglienzellen ist eine immer konzentriertere geworden, offenbar weil hierdurch die wechselseitige Verbindung der Zellen und damit die Umschaltung der Reize nach den verschiedensten Richtungen erleichtert wird. Diese phyletischen Veränderungen des Nervensystems bedeuten also eine Erhöhung der Leistungsfähigkeit. Dazu kommt ein weiteres Moment: die Zahl der Sinnesorgane wird allmählich größer, indem zu den ursprünglich allein vorhandenen chemischen und taktilen Organen statische Organe, Temperatur-, Seh- und Gehörorgane hinzutreten und sich vervollkommnen. Das setzt gleichzeitig eine Differenzierung in den Zentren voraus, so daß diese komplizierter werden in demselben Maße, wie die Sinnesorgane sich verbessern. Tritt unter eigenartigen Lebensverhältnissen (Parasitismus, Sessilität, Tiefsee, Höhlenleben u. a.) eine Rückbildung der Sinnesorgane ein, so greift sie später auch auf das zentrale Nervensystem über. Folgende Stufen der Phylogenie des Nervensystems lassen sich bei den Evertebraten unterscheiden, von denen aber häufig gleichzeitig mehrere an verschiedenen Körperstellen desselben Individuums angetroffen werden.

I. Die Ganglienzellen bilden einen epithelialen oder subepithelialen Plexus; ihre mehr oder weniger gleichartigen Ausläufer bleiben vielfach im Zusammenhang mit den Epithelzellen, treten aber auch schon an Muskeln oder andere Erfolgsorgane. Nerven, d. h. Bündel von Neuriten, fehlen. So bei Polypen (**360** d, **362**).

II. Plexus von Neuritenbündeln mit eingestreuten und anliegenden Nervenzellen: Cölenteren (**368**), Enteropneusten.

III. Die Ganglienzellen werden viel zahlreicher und konzentrieren sich zu Marksträngen. Daneben erhalten sich in manchen Körperregionen die Stufen I oder II.

A. Bei radiärem Körperbau ordnen sich die Markstränge radial oder ringförmig an ohne Ausbildung eines Gehirns: Medusen (**334**), Echinodermen (**367**).

B. Bei Bilaterien vereinigen sich die Markstränge in der Regel vorn im Kopf in einem unter dem Einfluß der Kopfsinnesorgane entstandenen Gehirn. Der Plexus zwischen den Marksträngen besteht zuerst aus unregelmäßigen Maschen, später aus strickleiterartig angeordneten Kommissuren. Beispiele: Polycladen

(**376**), Acölen (**377**), Tricladen (**378**, **379**), Nemertinen (**387**, **389** B), Trochophora (**393**), *Peripatus* (**411**, **412**), *Chiton* (**434**), *Nautilus* (**469**).

IV. Aus den Marksträngen werden Ganglien durch lokale Konzentration der Nervenzellen, die durch zellenarme Konnektive (längs) oder Kommissuren (quer) verbunden werden. Stufe I—III können bei gewissen Gruppen in einzelnen Organen sich erhalten. Beispiele: Die Längsstämme der Trematoden (**383**), Temnocephalen, Nematoden (**391**), Solenogastres (**435**) sind trotz vielfacher Plexusbildung arm an Nervenzellen, also schon Konnektive. Anneliden, Mollusken im allgemeinen nur mit Ganglien; Markstränge nur ausnahmsweise erhalten (**452**).

V. Die Bauchstränge liegen ursprünglich weit auseinander: *Protodrilus* (**394**), *Peripatus* (**411**), Phyllopoden (**406**, **407**); ihre Kommissuren sind dann weit. Bei den meisten Anneliden und Arthropoden rücken die Bauchstränge in der Mediane dicht zusammen.

VI. Die Cerebralganglien gliedern sich unter dem Einfluß der Sinnesorgane in mehrere Portionen: oberes Ganglion der Nemertinen durch die Cerebralorgane (**387**), Dreigliederung bei Anneliden (**398**) durch die Palpen, Tentakeln, Nackenorgane. Bei Arthropoden wird das Gehirn zweiteilig (*Peripatus*, *Limulus*, Arachniden) oder dreiteilig (Krebse, Myriopoden, Insekten, **403**) durch Angliederung von einem oder zwei ventralen Ganglienpaaren mit ihren zu Tastern werdenden Extremitäten.

VII. Das zentrale Nervensystem liegt ursprünglich in der Epidermis oder direkt unter ihr: Cölenteren (**364**), Echinodermen (**369**), Protonemertinen (**389**), Nematoden, Archianneliden, Priapuliden, Enteropneusten, Chitonen. Es wandert dann durch die Körperwand hindurch allmählich (**389**) in die Leibeshöhle, wo es bei den meisten Anneliden, Arthropoden und Mollusken liegt.

VIII. Verschmelzung benachbarter Ganglien mit ähnlicher Funktion oder derjenigen eines Paares: Analganglion der Blutegel, Unterschlundganglion der Oligochäten und Hirudineen, Vereinigung der Ganglien der Mundwerkzeuge oder der Thoracalbeine bei Arthropoden (**403** D, F), der Cerebralganglien der Mollusken (**452**, **461**), der Ganglien desselben Segments.

IX. Wanderung aller Ganglien nach vorn zum übergeordneten Gehirn, so daß bei allen phyletischen Endformen der Arthropoden und Mollusken eine konzentrierte Ganglienmasse den Schlund umgibt: *Limulus* (**433**), Taschenkrebse (**408**, 24), Milben (**417**), hochdifferenzierte Schnecken (**454**, **461**), Cephalopoden (**471**).

Verschmelzung der Cerebral- und Pleuralganglien bei Muscheln (**438**, **439**, **443**, **444**), *Ianthina* (**455**), Nudibranchiern (**461**), Heteropoden (**456**) und der Buccalganglien mit dem Gehirn bei Muscheln (**440**, **441**) und Cephalopoden (**471** bei *5*). Die Ueberordnung des Gehirns besteht darin, daß es sich zu einem Hemmungszentrum der Lokomotion (*Aplysia*, Cephalopoden, Raupen usw.) oder zu einem solchen der Koordination der Bewegungen, der Instinkte oder gar der Intelligenz entwickelt.

X. Ausbildung sekundärer Ganglien (8 Buccalganglien bei *Dentalium*, Parietalganglion bei Hinterkiemern und Pulmonaten, Rhinophor- und Osphradialganglion u. a.) und Anastomosen: ringförmige Verbindungen bei *Echiurus* (**395**), *Hirudo* (**399**), *Myxostoma* (**397**, zwischen Tentakelnerven), Cephalopoden (**472**, zwischen Armnerven), subcerebrale und parapedale Kommissuren bei Opisthobranchiern (**461**) und Pulmonaten (**468**), Zygoneurie der Prosobranchier (**450**).

XI. Verschiebung bzw. Wanderung von Nervenwurzeln unabhängig von ihren Ganglien. Ein solcher Vorgang ist nicht häufig, da die Nerven im allgemeinen ihre Ganglien nicht verlassen und nur mit ihnen den Platz wechseln, aber er kommt doch vor. Beispiele: bei Phyllopoden (**406**, **407**) wandert der Nerv der 2. Antenne eher als das Ganglion auf das Gehirn zu, bei Cephalopoden entspringt der hintere Trichternerv (**471**, *Infund. post.*) aus dem Visceral- anstatt aus dem Pedalganglion, während der Nervus staticus vom letzteren abgeht anstatt vom Gehirn.

Diese elf für die verschiedensten Klassen geltenden Merkmale der phyletischen Entwicklung des Zentralnervensystems der Wirbellosen sind ebensoviele Beispiele für Homoiologien, wenn wir darunter eine parallele Evolution auf Grund gleicher Strukturverhältnisse verstehen. Weil die Ganglienzellen im Prinzip überall gleichartig sind, deshalb werden gleiche oder ähnliche Vervollkommnungsbahnen eingeschlagen. Es fragt sich, welcher Art die hierbei hauptsächlich wirkenden Kräfte sind. Die äußeren Faktoren können es nicht sein, denn im Süßwasser, im Meer, auf dem Lande, unter allen Klimaten und bei verschiedenster Ernährung verläuft die Phylogenie des Zentralnervensystems in gleicher Weise. Das Selektionsprinzip spielt sicher hierbei eine hervorragende Rolle, denn jede Vervollkommnung der Sinnesorgane, der Koordination und der Instinkte kann über Sein oder Nichtsein entscheiden. Es erscheint mir aber unmöglich, mit ihm allein auszukommen bei der großen Zahl unabhängiger erblicher Eigenschaften. Wenn z. B. die Visceralschlinge eines Prosobranchiers sich verkürzt, so müssen alle ihre Teile im gleichen Sinne sich verändern, und alle Nerven müssen sich entsprechend verlängern; desgleichen wenn die zuerst orthoneure Schlinge streptoneur wird durch die Wanderung des Pallialkomplexes von hinten nach vorn; ebenso müssen bei der Detorsion der Opisthobranchier und Pulmonaten alle Teile — und es handelt sich sicher um viele Dutzende von Erbfaktoren — gleichsinnig, koadaptiv sich verändern. Es ist nicht anzunehmen, daß dieses durch zufällige Mutationen möglich ist, selbst nicht unter Zuhilfenahme langer Zeiträume. So bleibt also nur die lamarckistische Auffassung: der lebende Organismus wirkt im zweckmäßigen Sinne, zieht die Ganglien etwas nach vorn, verlängert die Nerven, wenngleich in einer Generation in unmerklichem Grade, usf., und im Laufe der Zeit werden die Effekte erblich und summieren sich.

F. Das hohle, dorsale Zentralnervensystem der Chordata.

Die Wirbeltiere und die primitiven Formen unter den Tunicaten, d. h. die Larven der Ascidien und die Appendicularien, haben ein zentrales Nervensystem, welches sich durch zwei Merkmale von demjenigen aller übrigen Tiere unterscheidet: es liegt dorsal und zwar über einem Achsenskelett und wird von einem Kanal durchzogen. Da bei diesen Tieren das Skelett dauernd oder in der Jugend aus einem Zellenstrang (Chorda dorsalis, vgl. S. 336) besteht, so werden sie als Chordata zusammengefaßt. Obwohl die hierher gehörigen Formen im ausgewachsenen Zustande enorme Unterschiede aufweisen, muß man aus jener fundamentalen Uebereinstimmung und aus dem Besitz eines Kiemendarms den Schluß ziehen, daß sie in einem verwandtschaftlichen Verhältnis zueinander stehen. Der Hohlraum des Zentralnervensystems erklärt sich aus der Ontogenie. Es treten beim Embryo längs der

Rückenmediane zwei Falten auf, welche eine „Medullarrinne“ (**474**, **475**) als erste Anlage des Zentralnervensystems zwischen sich fassen und

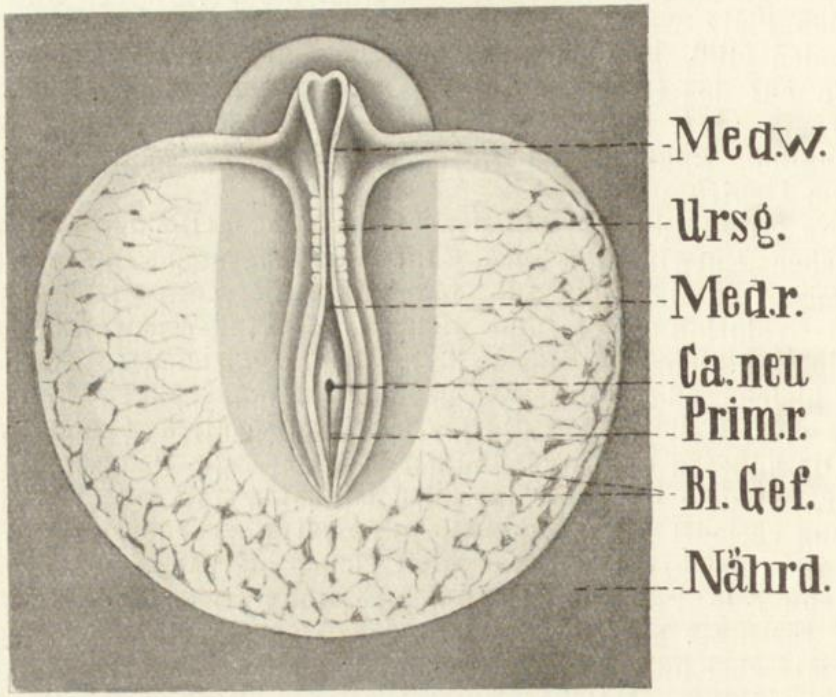


Fig. **474**. Medullarrinne eines Embryos von *Diomedea immutabilis* nach SCHAUINSLAND. *Bl.Gef.* Blutgefäß, *Ca.neu* Canalis neurentericus, *Med.r.* Medullarrinne, *Med.w.* Medullarwulst, *Nährd.* Nährdotter, *Prim.r.* Primitivrinne, *Ursg.* Ursegment.

sich nach hinten bis über den Urmund hin ausdehnen. Sie schließen sich dann zu dem Medullarrohr, welches vorn eine Zeitlang mit einer

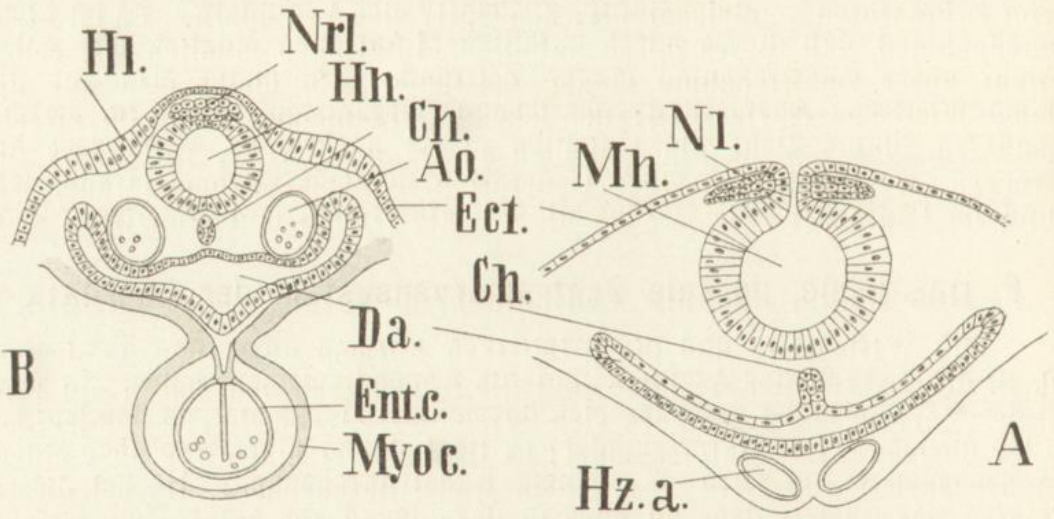


Fig. **475**. Entwicklung des Gehirns beim Hühnchen nach MARSHALL. A zwei Tage alt, Querschnitt durch das noch offene Mittelhirn. B drei Tage alt, Querschnitt durch das geschlossene Hinterhirn. *Ao.* Aorta, *Ch.* Chorda, *Da.* Darm, *Ect.* Ectoderm, *Ent.c.* Entocardium, *Hh.* Hinterhirn, *Hl.* Hörleiste, *Hx.a.* Herzanlage, *Mh.* Mittelhirn, *Myoc.* Myocardium, *Nrl.*, *Nl.* Neuralleiste.

Oeffnung (Neuroporus) ausmündet, während hinten der Urmund sich in eine als Canalis neurentericus (**474** *Ca.neu*) bezeichnete Ver-

bindung des Nervenrohrs mit dem Darm umwandelt. Das Epithel, welches das Medullarrohr auskleidet, differenziert sich später teils zu Stützzellen, teils zu Nervenzellen. Solange die Stützzellen noch in der epithelartigen Anordnung bleiben, werden sie Ependymzellen genannt. Wenn sie später nach außen rücken, bezeichnet man sie als Gliazellen. Die Medullarrinne war wohl ursprünglich ein mit Cilien, Sinneszellen und subepithelialen Neuronen ausgerüsteter Epithelstreifen, dessen dorsale Lage eine schwimmende Lebensweise des Tieres vermuten läßt. Schwimmende Tiere sind an ihrer oberen Körperfläche häufig mit einer sensiblen Scheitelplatte [*Ctenophoren, Trochophora*-Larven (**393**)] versehen. Für diese Auffassung kann die Tatsache angeführt werden, daß aus dem Epithel des geschlossenen Nervenrohrs Sinneszellen hervorgehen können [Infundibularorgan des *Amphioxus* (**481**), Saccus vasculosus der Fische (**519**), Retinazellen]. Die Verlagerung unter die Haut gewährte den zur Prüfung des Wassers dienenden Sinneszellen Schutz und das durch die Cilien in dem Rohr fortbewegte Wasser gelangte durch den Canalis neurentericus in den Darm und konnte durch den After abfließen (**476** *an*). Immerhin wird man mit der Möglichkeit rechnen müssen, daß diese merkwürdige Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr eine cänogenetische Bildung ist, also nie bei einem fertigen Wirbeltier existiert hat, sondern entstanden ist durch die ontogenetische Wanderung des Urmundes nach hinten und seine Umwandlung in den After. Ehe bei den Cranioten die Medullarrinne sich schließt, entstehen zu beiden Seiten ektodermale Wucherungen (**475**), die Neuralleisten, welche später in die Tiefe rücken und zu den Ganglia spinalia werden.

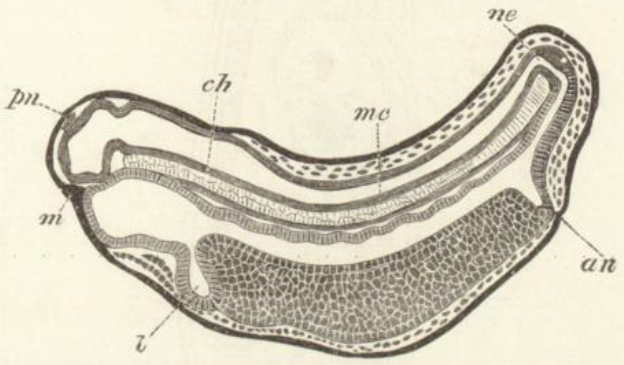


Fig. **476**. Längsschnitt durch einen älteren Embryo von *Bombinator*. Nach GÖTTE. *an* After, *ch* Chorda, *l* Leber, *m* Mund, *mc* Medullarkanal, *ne* Canalis neurentericus, *pn* Glandula pinealis (Zirbeldrüse).

1. Tunicata.

Wir beschränken uns hier vornehmlich auf eine Darstellung des Nervensystems der **Ascidien**, welche im Alter festgewachsen sind, während die langgeschwänzten Larven frei im Wasser umherschwimmen (**477**). Ihr Nervenrohr erstreckt sich fast durch die ganze Länge des Körpers und erweitert sich im Rumpf zu einem zweiteiligen Gehirn, dessen beide Abschnitte vielleicht dem Archencephalon und Deuterencephalon (**494**) der Cranioten entsprechen. Der vordere Abschnitt ist eine dünnhäutige „Sinnesblase", deren Decke rechts ein großes Auge trägt, während der Boden ein tentakelartiges statisches Organ besitzt. Die linke Hälfte der Sinnesblase öffnet sich durch einen Flimmerkanal (*f*) in den Munddarm. Der darauf folgende Gehirnabschnitt hat eine verdickte Wandung und wird Rumpfganglion genannt. Das Rückenmark ist ein dünnwandiges Rohr mit engem Kanal. Bei der

durch die Festheftung bedingten Metamorphose verschwindet die Sinnesblase der Larve bis auf den hinteren Abschnitt, welcher durch Wucherung sich in einen soliden, zwischen Ein- und Ausströmungsöffnung gelegenen Gehirnknoten verwandelt, von dem einige Nervenpaare ausstrahlen. Der Flimmerkanal erhält sich als eine vom Gehirn losgelöste Bildung, welche sich nach hinten in einen Kanal fortsetzt,

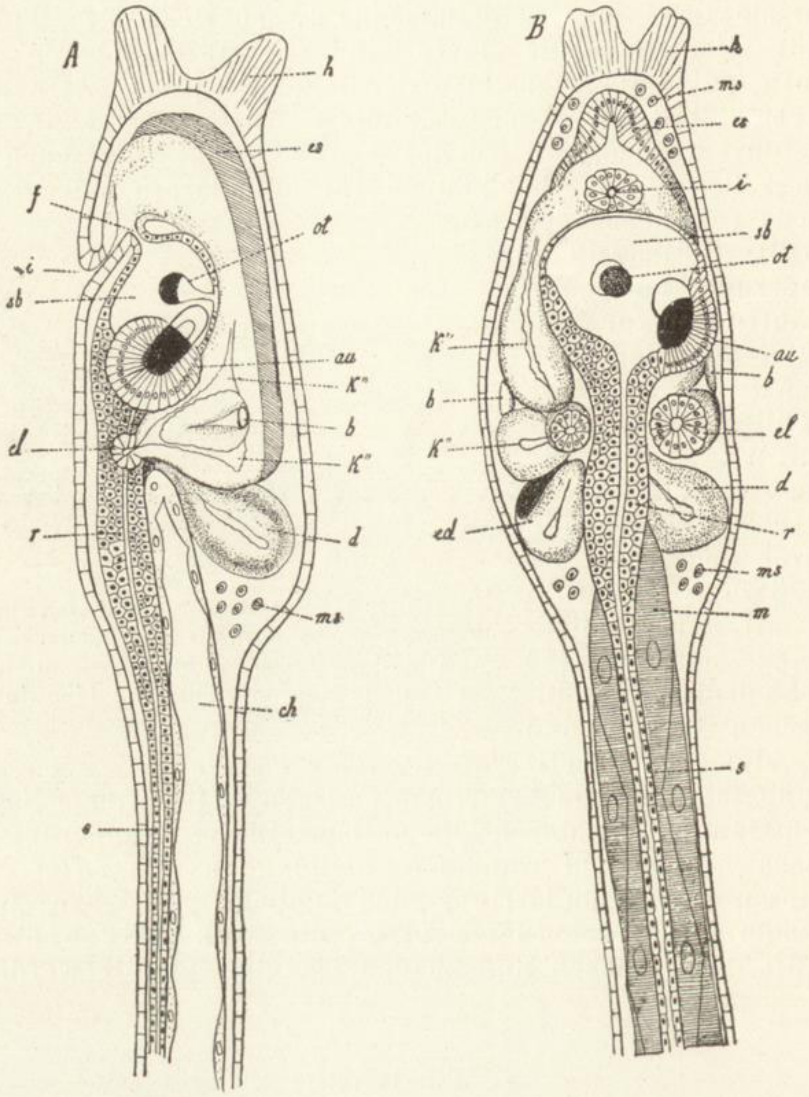


Fig. 477. Vordere Körperhälfte einer Ascidienlarve (*Phallusia mammillata*) nach KOWALEVSKI. A von der Seite, B von oben. Der Zellulosemantel ist fortgelassen. *au* Auge, *b* Blutsinus, *ch* Chorda, *el* zwei trichterförmige Gruben, welche später zur Kloake (Egestionsöffnung) verschmelzen, *d* Darm, *es* Endostyl, *f* Flimmergrube, *h* Haftpapille, *i* Ingestionsöffnung (Mund), *k''* Kiemenspalten, *m* Schwanzmuskeln, *ms* Mesenchymzellen, *st* Statolith, *r* Rumpfganglion, *s* Schwanzrückenmark, *sb* Gehirnventrikel (Sinnesblase).

der an seiner Ventralseite eine sog. Neuraldrüse hervorgehen läßt. Diese Drüse liegt meist ventral vom Gehirn und ist ungefähr ebenso groß wie dieses, bei einigen Gattungen steigt aber der Gang nach oben und die Drüse liegt dann dorsal vom Gehirn (*Cynthia*, *Botryllus*). Das Rumpfganglion bildet sich zu einem bis zur Leber reichenden Strang von Ganglienzellen zurück. Während also die Verhältnisse der Larve

sehr an den *Amphioxus* bzw. an die Wirbeltiere erinnern, geht diese Uebereinstimmung später völlig verloren. Man kann an dem eben erwähnten, aus dem Neuralrohr hervorgehenden Kanal den Flimmertrichter, den cilienlosen Gang und die Neuraldrüse unterscheiden (**478**). Der Flimmertrichter mündet mit einer kleinen Papille in den Kiemendarm und zwar dorsal und median hinter den Flimmerbögen am Eingange desselben. Seine cilienlose Fortsetzung endet blind, läuft aber zuweilen in einen soliden Strang aus, welcher mit dem Ganglion verwächst oder sich an den von diesem auslaufenden gangliösen Strang anlegt. Bei manchen Arten wird die Mündung des Trichters gebogen, oder fast kreisförmig (daher in **478** auf dem Schnitt zweimal getroffen) oder sie rollt sich spiralig ein oder windet sich hin und her. Bei *Styelopsis* bildet der Kanal einen Seitenast, der mit einer akzessorischen Flimmergrube in den Kiemendarm ausmündet; bei *Ascidia atra* und bei *Phallusia mammillata* gibt der lange vom Haupttrichter nach hinten ziehende Kanal nach beiden Seiten viele kurze verästelte Seitenzweige ab, welche sich bei ersterer Art mit 116, bei letzterer mit mehreren hundert sekundären Flimmertrichtern teils in den Kiemendarm, teils in das Atrium öffnen; an dem Kanal sitzen dabei akzessorische Drüsen (**479**). Dem Kanal sitzt ventral eine bald einfache (Synascidien), bald aus vielen Schläuchen (Monascidien) zusammengesetzte „**Neuraldrüse**“ (Subneuraldrüse) an. Da die Drüsenschläuche von vielen Blutgefäßen umsponnen werden, liegt meines Erachtens eine Drüse mit innerer Sekretion vor, während der Trichter vermutlich sensibel ist und das einströmende Wasser prüft. Nerven sind freilich an ihm bis jetzt nicht gefunden worden, wohl aber bei Salpen. Neben der vermuteten endokrinen Funktion hat die Drüse sicherlich auch eine exokrine, da sie Zellen abstößt, welche vielleicht verdauende Fermente in den Kiemendarm befördern, oder auch bei einigen Arten nicht mehr brauchbare Stoffe an das Atrium abgibt. Die Bezeichnung „Hypophysendrüse“ ist abzulehnen, denn die Hypophyse der Wirbeltiere entsteht vom Munddarm aus, während hier eine Bildung des Neuralrohrs vorliegt, welche zu einem Anhang des Kiemendarms wird.

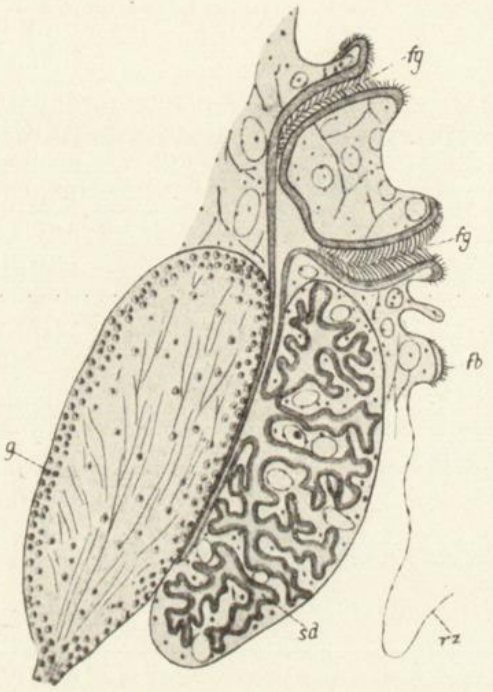


Fig. 478. Längsschnitt durch das Ganglion einer jungen Ascidie, *Ciona intestinalis* nach SEELIGER, 50:1. *fb* Flimmerbögen des Kiemendarms, *fg* Flimmergrube, *g* Ganglion, *rx* Rückenzapfen des Kiemendarms, *sd* Subneuraldrüse.

Bei den ebenfalls geschwänzten **Appendicularien** ist das zentrale Nervensystem in der Jugend ganz ähnlich wie bei der Ascidienlarve gebaut, ist also hohl. Später aber wird es solid; das Gehirn wird dreiteilig und neben dem Mittel- und Hinterhirn entwickelt sich linksseitig eine große Statocyste durch Abschnürung. Das Gehirn setzt sich als gangliöser Strang links von der Chorda bis zur Schwanz-

spitze fort, wobei die Ganglien nicht genau den Muskelsegmenten entsprechen. Eine Metamerie liegt also nicht vor, scheint sich aber anzubahnen.

Bei den **Salpen** befindet sich ein dorsaler Gehirnknoten in der Nähe der Ingestionsöffnung, von dem bei *Salpa* 8—30 Paare von kernlosen Nerven nach allen Seiten abgehen, während bei *Doliolum* die Zahl der Nerven geringer ist. Die Pyrosomen geben etwa 8 Nerven jederseits vom Gehirn ab. Bei *Salpa* und Pyrosomen wird oft eine Asymmetrie in der Zahl der Gehirnnerven beobachtet. Das unpaare Gehirn der erwachsenen Ascidien, der Salpen und Pyrosomen besteht wie bei den Wirbellosen aus peripheren Ganglienzellen und einer zentralen Fasermasse (**478**), da es durch Wucherung aus der Wand der Blase entsteht, welche ursprünglich bei allen diesen Formen in der Ontogenie angelegt wird und auch stets mit dem Darm kommuniziert. Ein gangliöser Strang geht bei den schwimmenden Formen, abgesehen von den Appendicularien, nicht vom Gehirn nach hinten aus.

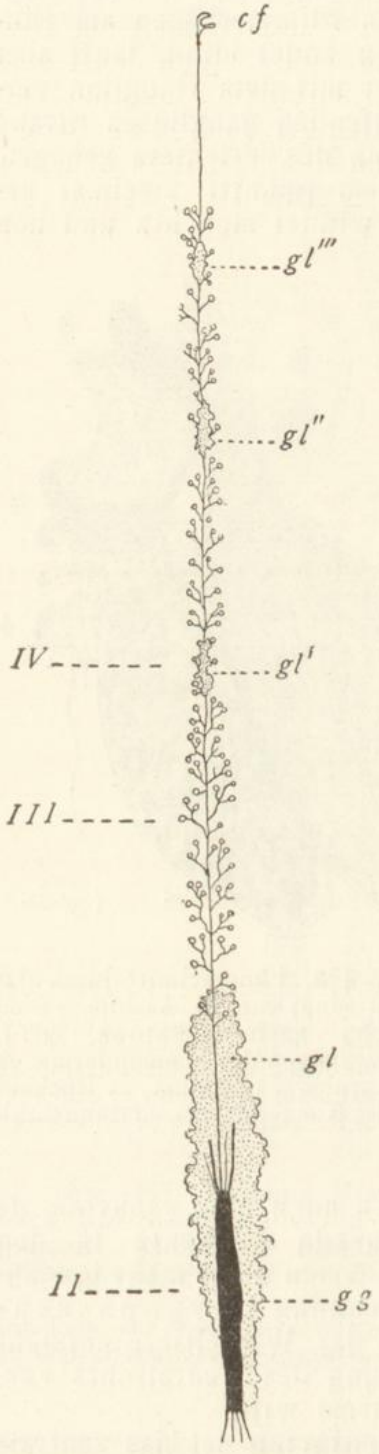


Fig. **479**. *Ascidia atra*, Gehirn (*gg*) und Neuraldrüse (*gl*) von oben gesehen, nach METCALF. *gl'*—*gl'''* die accessorischen Drüsen, *cf* Hauptrichter.

Ein Flimmertrichter ist bei ihnen allen vorhanden und setzt sich nach hinten in einen engen Kanal oder soliden Strang fort. Er ist also eine für alle Tunicaten charakteristische Bildung, welche aus dem Neuralrohr hervorgeht. Bei den Appidicularien liegt das Organ stets rechts vom Ganglion und besitzt keine Neuraldrüse. Bei den Pyrosomen liegt es median und die Neuraldrüse ist nur als ein kleiner solider Zellpfropf des hier ebenfalls soliden Flimmergrubenstranges angedeutet, befindet sich also offenbar in Rückbildung. Sehr eigenartig verhalten sich die Salpen. Der Flimmerkanal ist vorhanden, besitzt aber keine Drüse. Statt derselben findet sich jederseits unter dem Hinterende des Ganglions ein flaches Bläschen, welches durch einen gewundenen Kanal sich in das Atrium öffnet. Diese Bildung entsteht nach METCALF durch Ausstülpung der Atrialwand, kann also mit der Neuraldrüse nicht homolog sein. Dazu kommt als weitere Besonderheit über jedem Bläschen eine Wucherung des Ganglions, welche sich von diesem abtrennt, aber durch mehrere Nerven mit ihm in Verbindung bleibt. Diese Verhältnisse bedürfen noch der Aufklärung in morphologischer und physiologischer Beziehung. Auf die Augen im Gehirn der Salpen werden wir später eingehen.

2. Acrania (*Amphioxus*).

Das niedrigste Wirbeltier (ohne Wirbel) lebt im Sande, und aus dieser Lebensweise erklärt es sich vielleicht, daß paarige Sinnesorgane (Auge, Labyrinth, Nase) und eine mehrteilige Gehirnanschwellung sich nicht gebildet haben. Das Nervenrohr reicht nicht so weit nach vorn wie die Chorda, und an seinem etwas verjüngten Vorderende wird das Gehirn nicht äußerlich, sondern nur innerlich durch eine blasenartige Erweiterung (Ventrikel) des Hohlraums angedeutet (**480**). Die Wand der Gehirnblase besteht aus sehr schmalen Flimmerzellen mit kleinen Kernen, die in verschiedener Höhe liegen und den Charakter von Stützzellen haben. Der Ventrikel mündet anfangs durch den Neuroporus nach außen. Später schließt sich diese Oeffnung, und es entwickelt sich an dieser Stelle eine nach links verschobene Grube mit

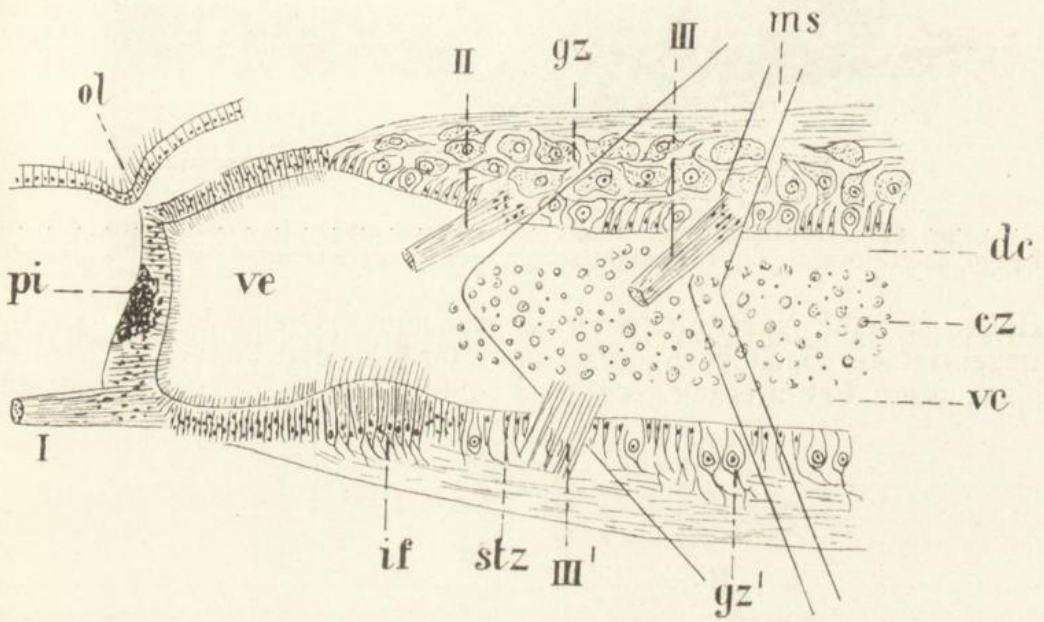


Fig. **480**. Längsschnitt durch den Gehirnventrikel (*ve*) und das Rückenmark des Amphioxus. *cz* Kommissurzellen, *dc*, *vc* dorsaler, ventraler Kanal, *gx* große dorsale Ganglienzellen, *gx'* gewöhnliche Ganglienzellen, *if* Infundibularorgan, *ms* Myoseptum, *ol* Geruchsgrube, *pi* Pigmentfleck, *st* Stütz(Ependym)zellen, *I, II, III* dorsale Nerven, *III'* ventrale Wurzel. Orig.

Flimmerepithel, die sog. Köllikersche Geruchsgrube. Sie scheint im erwachsenen Tier rudimentär zu sein, da ein Nerv nicht sicher nachgewiesen ist. In der Vorderfläche des dünnwandigen, nur in seiner hinteren Hälfte von einer zarten Neuropilschicht umgebenen Ventrikels liegt ein besonders großer, häufig zerbröckelter Pigmentfleck, dessen Bedeutung als Auge nicht in Frage kommt, der aber doch wohl durch Rückbildung aus dem Auge der Ascidienlarve hervorgegangen ist. Der Boden bildet nicht, wie früher behauptet wurde, etwas vor dem Uebergang in den Rückenmarkskanal eine an das Infundibulum des Zwischenhirns der Cranioten erinnernde Vertiefung. Wohl aber liegt hier eine Gruppe hoher Sinneszellen, das sog. Infundibularorgan (**481**), welches vielleicht dem Sinnesorgan im *Saccus vasculosus* der Fische homolog ist, weil es nach seiner Lage diesen Sinneszellen gleicht. Jede Sinneszelle trägt ein oder zwei lange Cilien.

Das Rückenmark sieht auf dem Querschnitt dreieckig (**482**) aus. Sein Lumen verengt sich durch Verdickung der Wände bis auf einen sehr schmalen, unten etwas erweiterten Spalt, der in der dorsalen

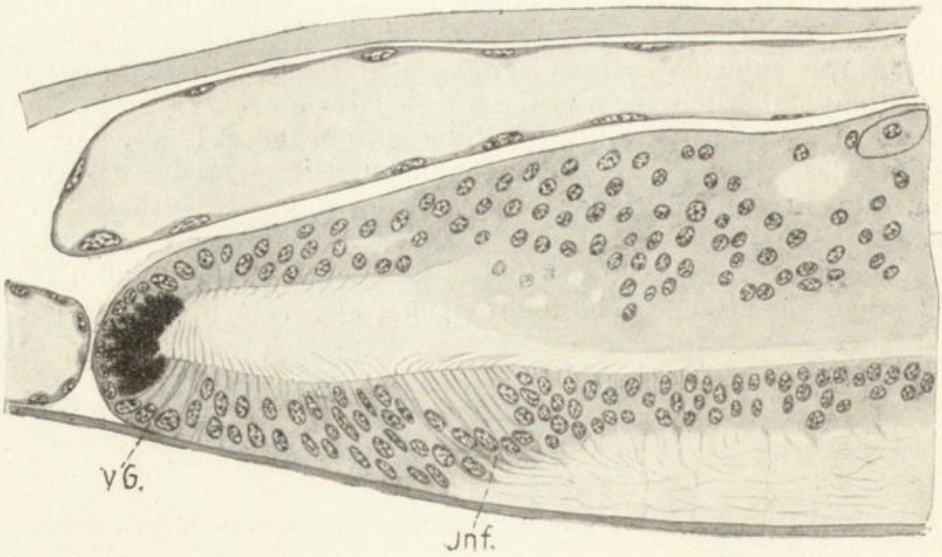


Fig. **481**. Medianschnitt durch das Gehirn eines *Amphioxus* von 14,4 mm Länge, nach BOEKE. *Inf* Infundibularorgan, *vG* vordere Gruppe von Pallisadenzellen.

Hälfte als eine Nahtlinie (Raphe) erscheint. Gleich hinter dem Ventrikel ist der Spalt auch dorsal erweitert, so daß hier eine obere und eine untere Erweiterung verlaufen (**480**). Die obere ist unregelmäßig,

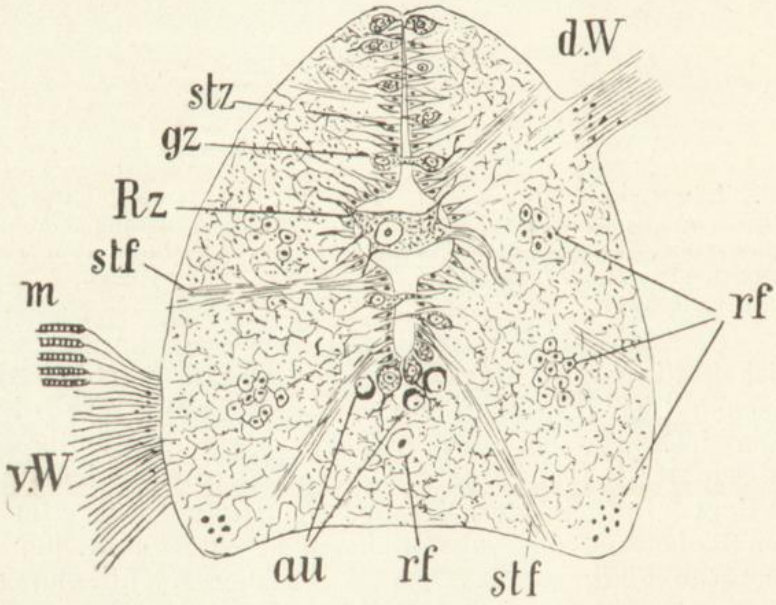


Fig. **482**. Querschnitt durch das Rückenmark des *Amphioxus*; rechts ist eine dorsale Wurzel (*d.W*), links eine ventrale (*v.W*) getroffen. *au* Augenfleck, *gz* Ganglienzelle, *m* Muskel, *rf* Riesenfasern, *Rz* Zelle einer Riesenfaser, *stf* Stützfasern, *stz* Stützzellen (Ependym). Orig.

bald enger, bald weiter in demselben Individuum und erstreckt sich nur über die ersten Muskelsegmente. Ontogenetisch tritt am Hinterende des Nervenrohrs vorübergehend ein Canalis neurentericus

auf. Die Epithelzellen sind teils kleine Stützzellen (*stz*, Ependymzellen), welche an ihrem basalen Ende in Stützfasern auslaufen, die sich häufig bündelartig vereinigen und deren Seitenzweige ein Maschenwerk bilden, teils größere Nervenzellen, welche sehr verschiedenartig gestaltet sind und sich häufig durch den Spaltraum hindurch bis in das gegenüber liegende Epithel fortsetzen, eine Eigentümlichkeit, auf deren Bedeutung wir weiter unten zurückkommen. Solche gegenüberliegende „Kommissurzellen“ können paarweise verschmelzen (Wolff, Stendell). Alle diese Zellen bilden die sog. graue Substanz um den Spalt herum, welche von einer viel breiteren hellen umgeben wird, die sich hauptsächlich aus marklosen Längsfasern aufbaut. Eine markhaltige weiße Substanz, wie bei Cranioten, fehlt demnach. Einige Ganglienzellen am ventralen Ende des Spalts werden von einem schwarzen Pigmentbecher umhüllt und dienen als Augen (vgl. Kap. Sehorgane). Unter den Ganglienzellen kommen solche von außerordentlicher Größe vor, welche etwas über der Mitte in einer Erweiterung des Hohlraumes liegen, multipolar sind und außer kürzeren Fasern sich in eine sog. Riesenfaser fortsetzen (**482**, **483** *Rz*).

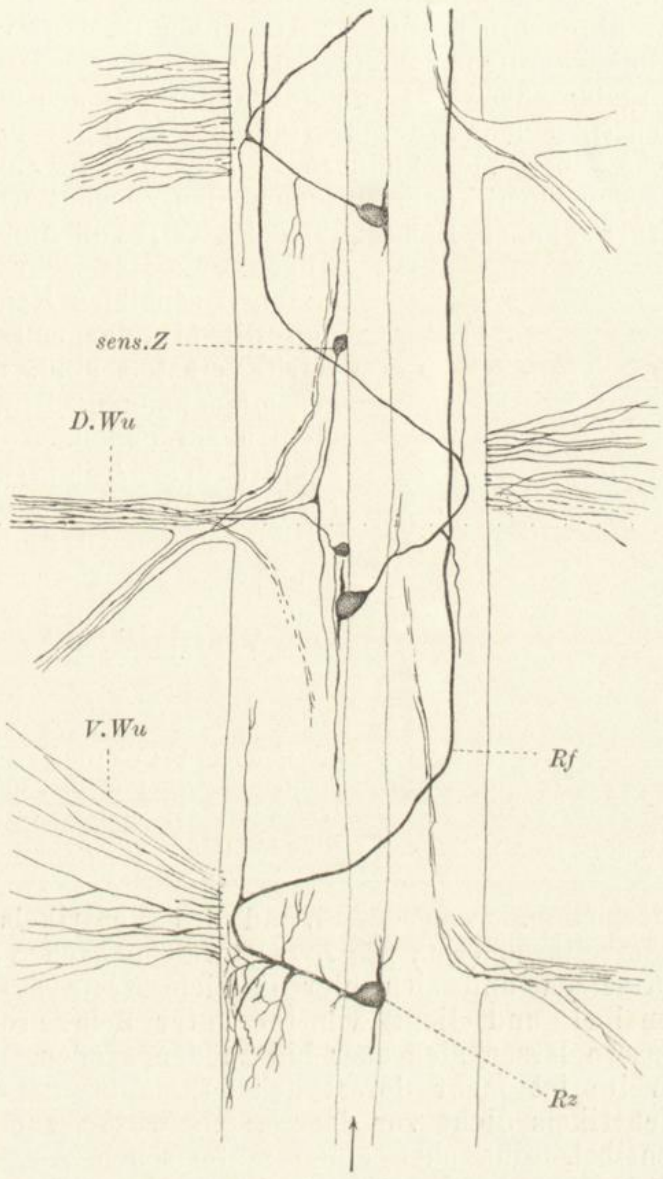


Fig. **483**. Rückenmark des *Amphioxus*, von oben gesehen, mit Riesenganglienzellen (*R.z*) und Riesenfasern (*R.f*). Nach Retzius. *D.Wu*, *V.Wu* dorsale, ventrale Wurzel, *sens.Z* sensible Zelle.

Diese Fasern bilden 3 Gruppen und verlaufen in der Längsrichtung, wobei sie auf die andere Seite übertreten. Zu jedem Segment gehören 1 oder 2 solcher Zellen. Die erste größte liegt in der Höhe des 6. linken Dorsalnerven und ihre Riesenfaser verläuft ventral vom Spalt bis zum Schwanzende (*rf*). Auf sie folgen 11 Riesenzellen, welche ihre Fasern abwechselnd nach rechts und nach links in die dorsale Gruppe entsenden und sich bis zur Schwanzspitze verfolgen lassen. Sie laufen also von vorn nach hinten. Am hinteren Körperende liegen die Riesen-

zellen etwas weiter auseinander, und ihre Neuriten ziehen in der mittleren Gruppe von hinten nach vorn. Ueber die Ganglienzellen der unteren Gruppe ist nichts Sicheres bekannt. Da die Riesenfasern sich nicht in Nerven fortsetzen, verbinden sie wahrscheinlich durch ihre Seitenäste die verschiedenen Regionen des Rückenmarks untereinander und regulieren die Gesamtbewegung des Tieres, wie wir dies schon für die Neurochorde der Anneliden (S. 415) vermutet haben. Besonders große Ganglienzellen (deren angeblicher Stiftchensaum durch Gerinnsel vorgetäuscht wird) von unbekannter Bedeutung finden sich hinter dem Ventrikel längs der Dorsalkante (**480** *gx*) bis zum 5. Nerven. Aehnliche, aber viel kleinere Zellen, welche sich von den gewöhnlichen Nervenzellen kaum unterscheiden, begleiten das ventrale Spaltende in seiner ganzen Länge und ein Teil von ihnen wird zu Sehzellen der Augen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die ersten 5 sensiblen Nerven, welche das Rostrum und die Mundgegend versorgen und besonders reich verästelt sind, mit jenen dorsalen Zellen zusammenhängen. Rhode möchte sie daher dem Gehirn zurechnen. Auch ich möchte diesen Abschnitt dem Rumpfganglion der Ascidienlarve (**477**, *r*) und dem Deuterencephalon (**494**) des sich entwickelnden Craniotengehirns homolog setzen, denn er stellt etwas Besonderes dar und leitet ohne scharfe Grenze zum Rückenmark über. Die Ventrikelblase entspricht dann dem Archencephalon. Von der Wand des Ventrikels gehen 2 starke Nerven jederseits ab (**480**, **485** *I, II*), welche nach vorn in das Rostrum sich fortsetzen und sich hier in viele Aeste auflösen. Der erste ist rein sensibel und liegt ventral unter dem großen Pigmentfleck. Seine Fasern lassen sich aber bis zu den großen Dorsalzellen verfolgen. Der zweite ist mehr dorsal gelagert und entspringt vom Hinterende des Ventrikels dicht vor dem ersten Muskelsegment. Er ist hauptsächlich sensibel, gibt aber einen motorischen Ast zur Mundregion ab. Zu diesen beiden Nerven gehören keine ventralen Wurzeln. Sie sind natürlich nicht als Vorläufer des Olfactorius und des Opticus der Cranioten anzusehen, aber vielleicht ist der Trigeminus und der Facialis aus ihnen hervorgegangen. Bei den nach hinten folgenden, segmental angeordneten Rückenmarksnerven vereinigen sich die oberen und unteren Wurzeln nicht, und es fehlt auch ein Ganglion spinale, weil wahrscheinlich die Ganglienzellen der Dorsalnerven im Rückenmark liegen (**486**). Die oberen Wurzeln stehen etwas weiter nach hinten als die unteren, und die rechtsseitigen Nerven entspringen ein halbes Segment vor den linken, so daß auf einem Querschnitt häufig der dorsale Nerv der einen Seite und der ventrale der anderen zu sehen sind (**482**). Die oberen sensiblen Nerven spalten sich in einen dorsalen und einen ventralen Ast (**484**, **485**) und versorgen die Haut, den Kiemenkorb, den

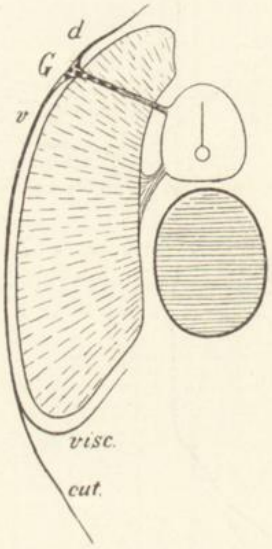


Fig. **484**. Verlauf eines Spinalnerven des *Amphioxus*, nach Hatschek, schematisch. Der dorsale Nerv spaltet sich bei *G* in einen dorsalen (*d*) und einen ventralen (*v*) Ast; letzterer verläuft zu den Eingeweiden (*visc.*) und zur Haut (*cut.*).

Darm und vielleicht auch die Transversalmuskeln, in welchem Falle sie auch motorische Fasern führen müßten; die ventralen gehen in Form vieler isolierter Fasern (**482**, *v. W*) in die Muskeln des betreffenden Segments über. Sympathische Fasern sind unter ihnen noch nicht nachgewiesen worden; man kann aber jene Aeste der Dorsalnerven, welche an den Darm treten (**484**, *visc*), als die Elemente ansehen, aus

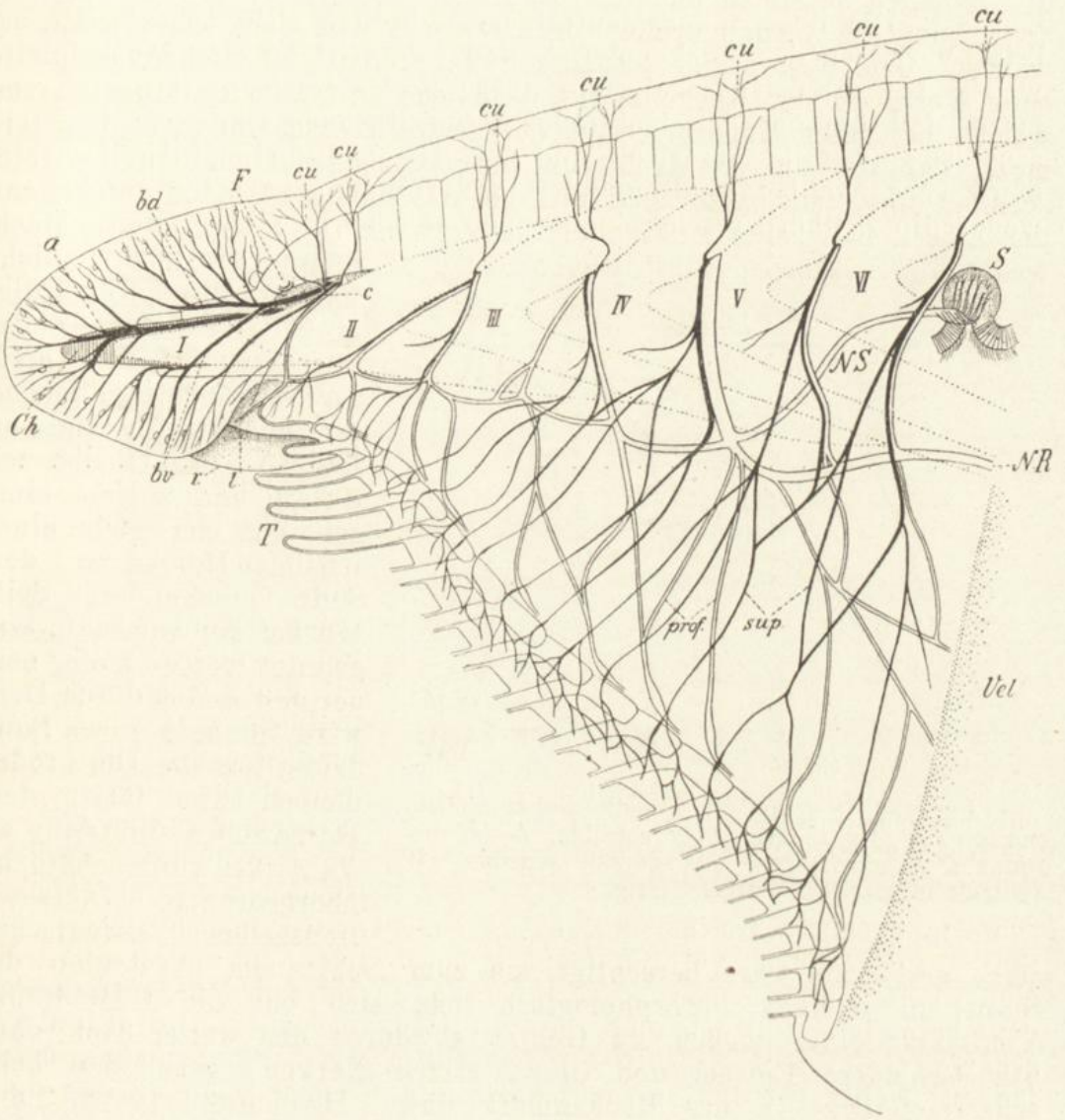


Fig. 485. Linksseitiges Vorderende des *Amphioxus*, nach HATSCHEK. *Ch* Chorda, *T* Mundcirren, *S* Sinnesorgan, *F* Geruchsgrube, *I—VI* Muskelsegmente, *Vel* Velum, *a* erster Hirnnerv, *bd*, *bv*, *c* zweiter Hirnnerv. Von den folgenden Spinalnerven sind nur die Ausläufer der oberen Wurzeln dargestellt: die dorsalen Aeste *cu* (zur Haut) und die ventralen, deren oberflächliche Zweige (*sup.*) schwarz, deren tiefere (*prof.*) hell gehalten sind. *NR* Nervus recurrens zu den Kiemen.

denen der Sympathicus hervorging. Der *Amphioxus* steht noch insofern auf der Stufe der Wirbellosen, als die sympathischen Nerven sich von den somatischen noch nicht abgesondert haben. Unter der Epidermis bilden die sensiblen Nerven ein dichtmaschiges Geflecht. Abgesehen vom ersten Nervenpaar zeigen alle Dorsalnerven, nachdem sie die Myosepten verlassen haben, an der Wurzel des dorsalen und ventralen

Astes eigentümliche Knoten, welche als Anlagen von Spinalganglien gedeutet worden sind (Dogiel). Andererseits sind auch die kleinen Kerne an den Wurzeln der Dorsalnerven (**482**) als Spinalganglien aufgefaßt worden, obwohl sie ganz den Eindruck von Gliakernen machen. Zurzeit ist noch nicht sicher bekannt, wie der Reflexbogen zwischen den dorsalen sensiblen und den ventralen motorischen Nerven verläuft, denn auch die Ganglienzellen der letzteren sind noch nicht gefunden worden. Die Fasern der Ventralnerven breiten sich fächerförmig aus beim Verlassen des Rückenmarks, und jede tritt an eine Muskelplatte, welche bei guter Konservierung quergestreift erscheint (*m*). Ich vermute, daß die um den Hohlraum herumsitzenden Ganglienzellen teils sensibel sind, teils motorisch, und daß das eigentümliche Hinübertreten den Zweck hat, beide miteinander in Verbindung zu setzen, wobei entweder die Zellkörper selbst verschmelzen oder ihre Dendriten. Macht man diese Annahme nicht, so ist der merkwürdige Durchtritt dieser Zellen durch den Spaltraum nicht verständlich. Das Schema **486** möge das Gesagte erläutern und zugleich zeigen, daß der Reiz eines sensiblen Nerven der einen Seite sowohl zu dem Muskel der anderen Seite geleitet werden kann, was der gewöhnliche Weg sein wird, als auch durch Dendriten auf derselben Seite bleiben kann. Die großen Dorsalzellen hinter dem Ventrikel würden dann als übergeordnete Assoziationszellen aufzufassen sein, und man wäre berechtigt, sie zum Gehirn im physiologischen Sinne zu rechnen. Morphologisch hebt sich nur die Region des Ventrikels einigermaßen als Gehirn ab durch den weiten Hohlraum, das besondere Epithel und die 2 ersten Nerven, geht aber ohne scharfe Grenze in das Rückenmark über. Hatschek glaubte beim jungen *Amphioxus* 3 Gehirnabschnitte unterscheiden zu können: den Ventrikel, einen zweiten mit sehr engem Kanal und einen dritten, welcher über dem Kanal einen erweiterten Hohlraum aufweist. Er vergleicht sie den 3 primären Gehirnblasen der Cranioten: Vorderhirn, Mittelhirn mit Aquaeductus Sylvii und Hinterhirn mit Fossa rhomboidalis. Ich stehe diesen Homologien sehr skeptisch gegenüber, denn der zweite und dritte Abschnitt wird offenbar gebildet durch die Region mit der dorsalen Erweiterung des Spaltraums. Diese Bildung ist so nebensächlich und dazu individuell so veränderlich, daß man keine weitergehende Schlüsse auf sie aufbauen kann. Man kann den Ventrikel nur, wie erwähnt, mit der Sinnesblase der Ascidienlarve und mit dem Archencephalon (**494**) der Cranioten homologisieren. Die Region der großen Dorsalzellen entspricht dann dem Rumpfganglion der Ascidienlarven und dem Deuterencephalon der Cranioten, denn

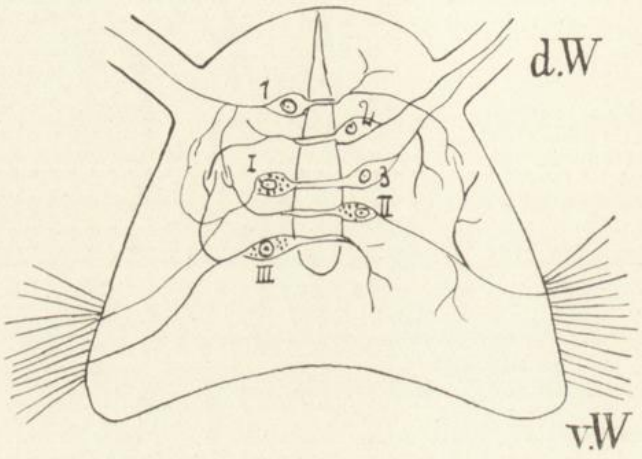


Fig. **486**. Schema des hypothetischen Reflexbogens des *Amphioxus*. *1—3* sensible, *I—III* motorische Ganglienzellen, *dW* dorsale sensible, *vW* ventrale motorische Wurzel. Orig.

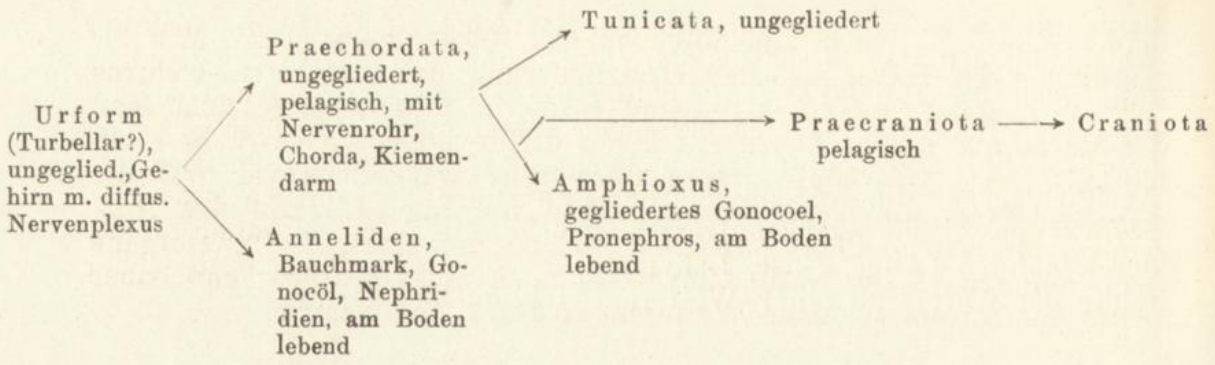
beide Bildungen gehen allmählich in das Rückenmark über. Mit der Ablehnung der Hatschekschen Dreigliederung des *Amphioxus*-Gehirns fällt auch die von Gegenbaur und Bütschli vertretene Ansicht, daß die Vorfahren dieses Tieres ein höher differenziertes Gehirn besessen haben. Diese Geschöpfe waren doch sehr wahrscheinlich, wie die Ascidienlarven, die Appendicularien und die Jugendformen des *Amphioxus* pelagische Planktonfresser, welche die paarigen Sinnesorgane der Cranioten (Auge, Nase, Labyrinth) noch nicht besaßen, und daher fehlte der Anreiz zu einer Weiterentwicklung des Gehirns.

Verwandtschaftsbeziehungen des Amphioxus und Ursprung der Wirbeltiere.

Schon diese Betrachtungen zeigen, daß das konservativste Organ, das Nervensystem, zu phyletischen Spekulationen herausfordert. Ohne auf dieses viel erörterte Kapitel näher einzugehen, gebe ich hier eine Uebersicht der Aehnlichkeiten und der Gegensätze, welche zwischen dem Amphioxus einerseits und den Anneliden und Tunicaten, d. h. Ascidienlarven und Appendicularien, andererseits bestehen.

Amphioxus	Anneliden	Tunicaten
Uebereinstimmungen	1. Metamerie 2. Gonocöl 3. Nephridien (= Pronephros) 4. Blutgefäße 5. Riesenfasern 6. getrennt geschlechtlich	1. Dorsales röhrenf. Gehirn und Rückenmark mit Neuroporus und Canalis neurentericus 2. Chorda 3. Kiemendarm mit Endostyl 4. Peribranchialraum 5. Primitive Augen aus Ependymzellen 6. Ruderschwanz 7. Verlauf der Ontogenie 8. pelagische Lebensweise
Verschiedenheiten	1. Bauchmark und solides Nervensystem 2. keine Chorda 3. keine Kiemenspalten 4. kein Peribranchialraum	1. Keine Metamerie 2. kein Coelom 3. anderes Blutgefäßsystem 4. andere Nieren 5. hermaphroditisch

Es geht aus dieser Uebersicht deutlich hervor, daß die Verwandtschaft mit den Ringelwürmern nur eine sehr entfernte ist, denn die wichtigsten Organisationsverhältnisse der Chordaten fehlen den Anneliden. Wie früher (S. 143) auseinandergesetzt wurde, hat die Metamerie sich bei sehr verschiedenen Tiergruppen aus der Pseudometamerie entwickelt. Man wird also annehmen dürfen, daß sie auch bei Anneliden und beim *Amphioxus* unabhängig von einander entstanden ist, wie auch das Gonocöl mit seinem Ausführungsgang, der Niere. Die ungegliederte wurmartige, vermutlich den Turbellarien nahestehende Urform, aus der sich Ringelwürmer und Praechordaten entwickelt haben, wird ein Gehirn mit diffusem Nervenplexus gehabt haben, aus dem sich bei den am Boden kriechenden Anneliden ein ventrales Bauchmark, bei den pelagisch lebenden Praechordaten ein dorsales Nervenrohr entwickelte. Nach wie vor bleibt der Zusammenhang mit den Wirbellosen in tiefes Dunkel gehüllt. Wir können einigermaßen übersehen, in welchem Verwandtschaftsverhältnis die Wirbetiere zu den Tunicaten stehen, aber die Kluft zu den übrigen Evertebraten ist nicht überbrückt. Der folgende Stammbaum möge dies andeuten:



3. Craniota.

A. Rückenmark und Rückenmarksnerven.

Bei allen Wirbeltieren zerfällt das Nervenrohr in zwei Abschnitte,in das im Schädel liegende Gehirn (Cerebrum) und in das nach hinten folgende Rückenmark (Medulla spinalis). Der hinterste Hirnabschnitt, das sog. verlängerte Mark (Medulla oblongata) vermittelt den Uebergang und hat schon große Aehnlichkeit mit dem Rückenmark. Das letztere durchzieht den ganzen Körper bis in den Schwanz hinein oder bis in dessen Nähe (**487**, **488**) und liegt im Wirbelkanal. Der Hohlraum des Rückenmarks ist beim Embryo weit, wird aber durch Verdickung der seitlichen Wände immer enger, so daß schließlich nur seine ventrale Portion als ein sehr feiner Kanal übrig bleibt, während die dorsale sich in Gestalt einer Scheidewand (Septum dorsale) erhält (**489**). Der Querschnitt ist queroval oder rundlich, nur bei den Cyclostomen und Chimären flach, bandförmig. Von den Amphibien an bildet sich auf der Ventralseite eine Längsfurche (Fissura ventralis s. longitudinalis) aus, indem die ventrale Hälfte stärker wächst und sich vorwölbt. Um den Kanal herum breitet sich die graue Substanz (Ganglienzellen, überwiegend marklose Fasern, einzelne markhaltige Fasern und Stützzellen) in Form eines H oder X aus und wird nach außen von der weißen Substanz (längsverlaufende markhaltige Fasern und Stützzellen) umhüllt. Die graue Substanz enthält also allein die Ganglienzellen, während die weiße aus Fasern besteht, welche die verschiedenen Regionen des Rückenmarks und des Gehirn untereinander verbinden. Man kann die graue Substanz daher auch als den Eigenapparat, die weiße als den Leitungsapparat des Rückenmarks bezeichnen, denn ersterer leistet die eigentliche nervöse Arbeit, die Aufnahme der von außen kommenden Reize und ihre Uebertragung auf die motorischen Ganglienzellen und damit auf die Muskeln, während letzterer sie nur zu anderen Regionen der grauen Substanz weiterleitet. Der Gegensatz zwischen grauer und weißer Substanz fehlt noch bei den Cyclostomen, da diese im Rückenmark noch keine markhaltigen Fasern haben, sich also in dieser Beziehung wie *Amphioxus* verhalten. Bei Fischen und Amphibien sind die motorischen Zellen oft sehr groß; ihre Dendriten reichen oft bis in die Hinterhörner und durch die weiße Substanz hindurch, unter deren Oberfläche sie ein Randgeflecht bilden. Die Stützsubstanz des Rückenmarks der Cranioten besteht aus einem Filzwerk von Fasern, welche teils von den den Zentralkanal auskleidenden Ependymzellen, teils von den in der grauen und weißen Substanz verteilten Gliazellen ausgehen. Die segmental angeordneten Rückenmarksnerven entspringen immer mit einer dorsalen

sensiblen und einer ventralen motorischen Wurzel (**490**), wodurch die weiße Substanz in den Dorsal-, den Ventral- und den Seiten-

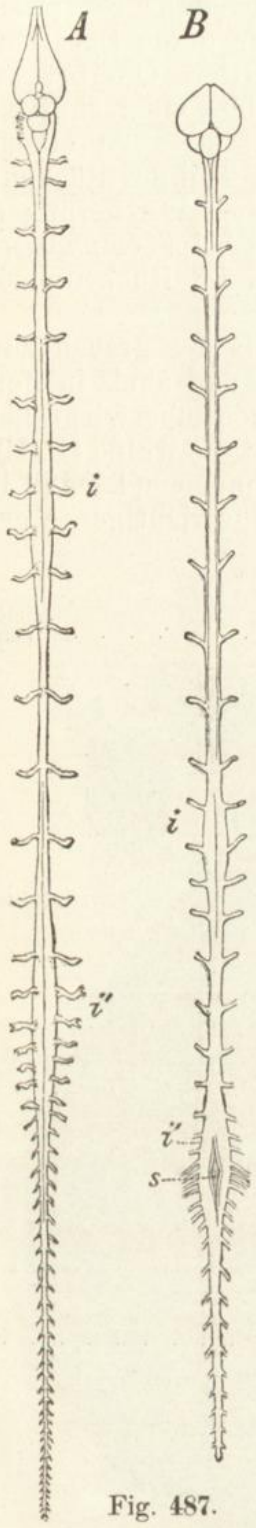


Fig. 487.

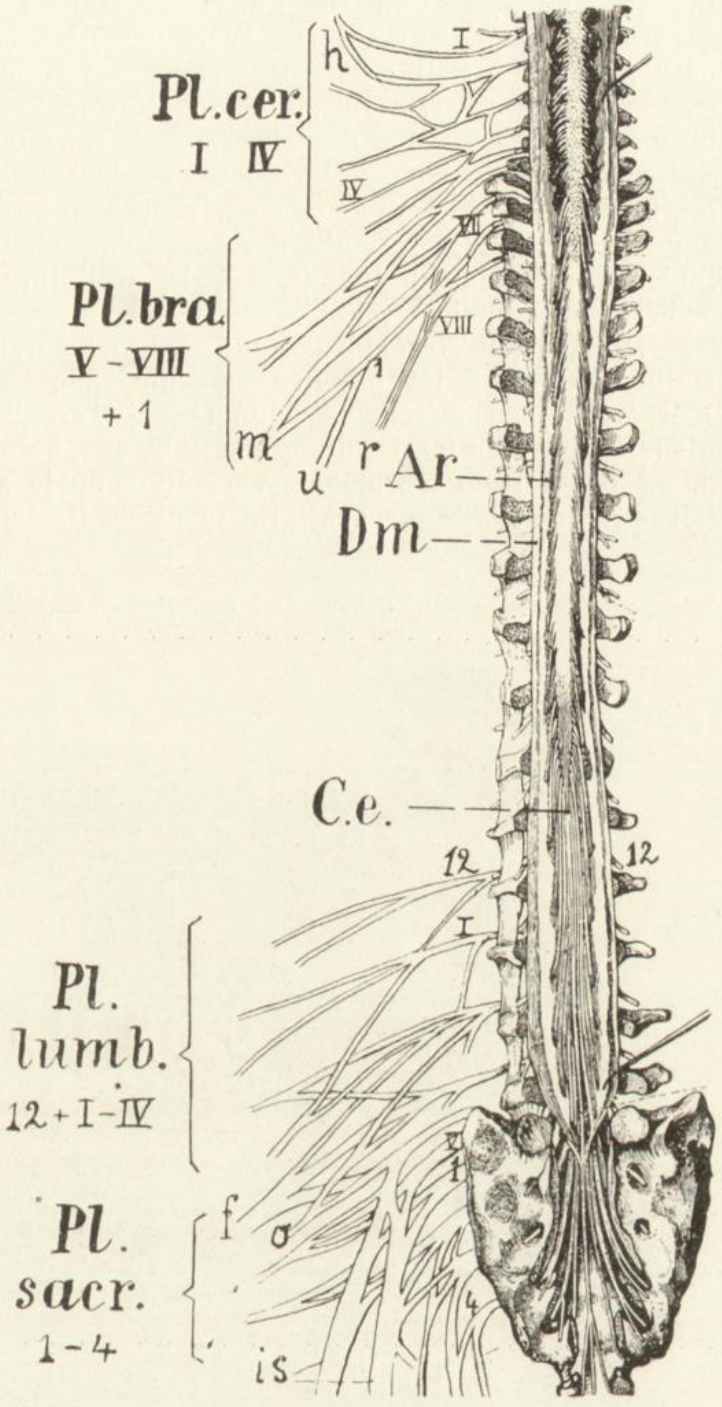


Fig. 488.

Fig. 487. Zentralnervensystem von der Rückseite, A *Emys europaea* nach BOJANUS, B von *Gallus domesticus* nach R. WAGNER. *i* Cervicalanschwellung, *i'* Lumbalanschwellung, *s* Sinus rhomboidalis. Aus GEGENBAUR.

Fig. 488. Plexusbildungen der Rückenmarksnerven des Menschen, kombiniert nach TOLDT und GEGENBAUR. *Pl. cer.* Plexus cervicalis, *Pl. bra.* Plexus brachialis, *Pl. lumb.* Plexus lumbalis, *Pl. sacr.* Plexus sacralis. 1—VIII Halsnerven, 1—12 Brustnerven, I—V Lendennerven, 1—4 Kreuzbeinnerven. *Ar* Arachnoidea, *C.e.* Cauda equina, *Dm* Dura mater, *f* N. femoralis, *h* Verbindung der ersten Halsnerven mit dem Hypoglossus, *is* N. ischiadicus, *m* N. medianus, *o* N. obturatorius, *r* N. radialis, *u* N. ulnaris. Der Wirbelkanal ist von der Dorsalseite geöffnet worden.

strang zerfällt. Die graue Masse gliedert sich in die auf dem Querschnitt quer verlaufende Kommissur, welche den Zentralkanal umgibt, in die dorsalen und in die meist stärker entwickelten ventralen „Hörner“ oder „Säulen“. In Wirklichkeit besteht die graue Substanz natürlich aus 2 Seitenplatten, welche durch eine mittlere Querbrücke verbunden sind. Die Bezeichnung Hörner ist nur dem Querschnittsbild entnommen. Die dorsale Wurzel erweitert sich stets zu einem Spinalganglion, welches als ein nach außen verlagerter Teil des Rückenmarks anzusehen ist, denn es entwickelt sich aus seitlichen Wucherungen der Neuralrinne (**475** A, *Nl*), der sog. Neuralleiste. Nur beim *Amphioxus* fehlen die Spinalganglien (s. S. 484), weil ihre Zellen im Rückenmark selbst liegen bleiben (**486**).

Die Gestalt der Hörner und das Größenverhältnis der grauen zur weißen Substanz ist bei den verschiedenen Gruppen und auch in den Körperregionen sehr wechselnd (**489**). Im allgemeinen überwiegt bei niederen Formen (C, D) die graue Substanz, bei höheren die weiße (B, E), d. h. das Leitungsvermögen vervollkommnet sich zunehmend. **489** B (Brustregion des Menschen) gibt in dieser Beziehung eine richtigere Vor-

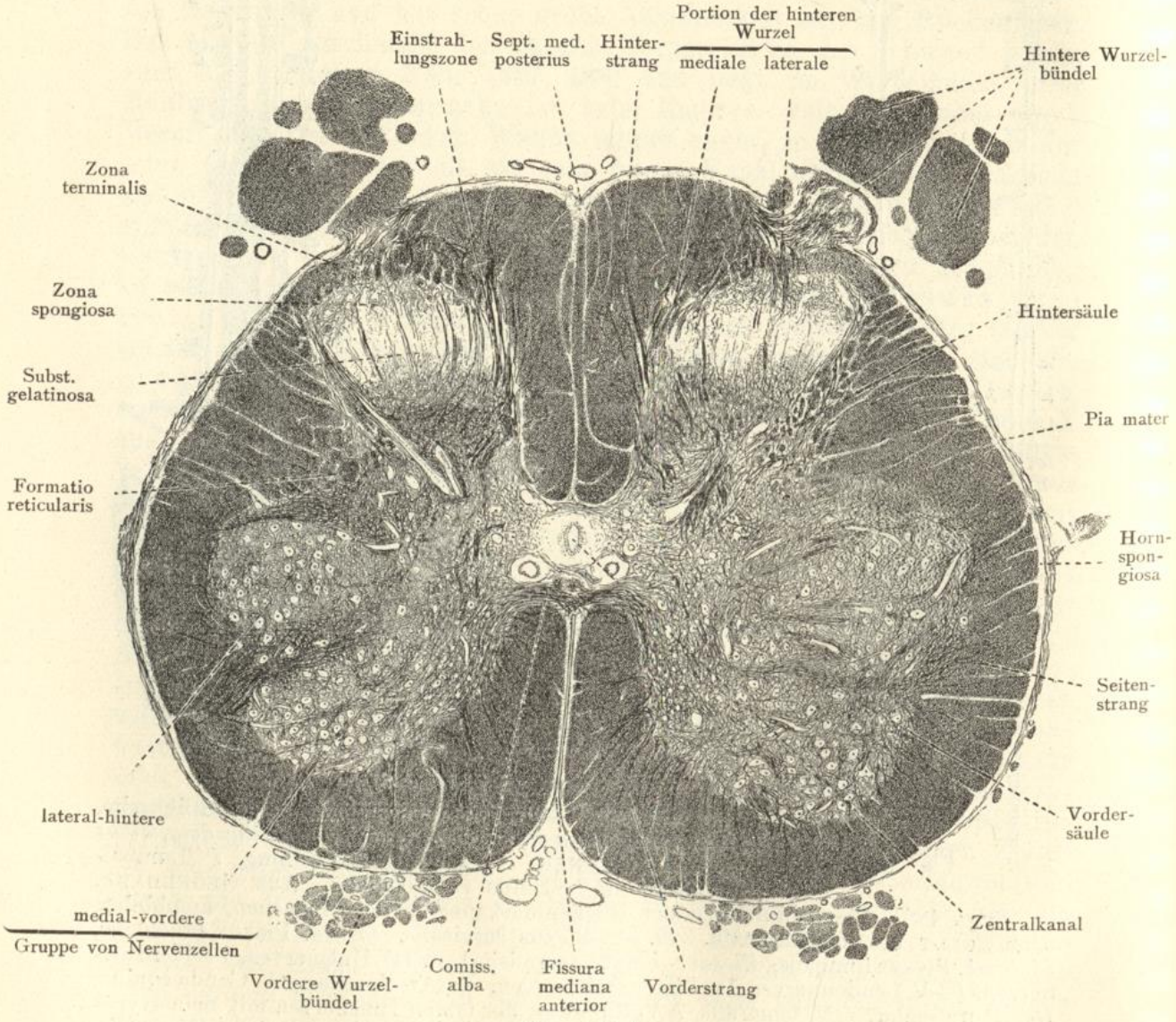


Fig. 489 A

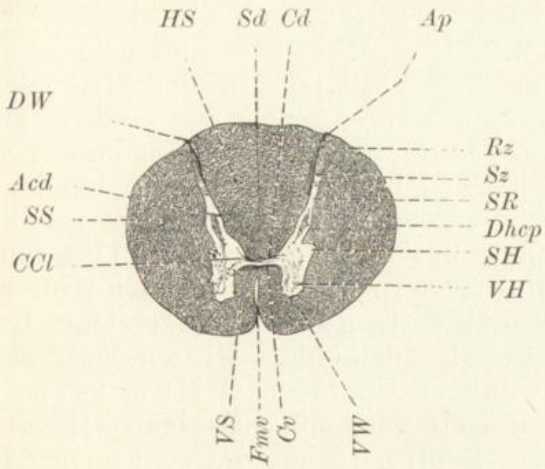


Fig. 489 B.

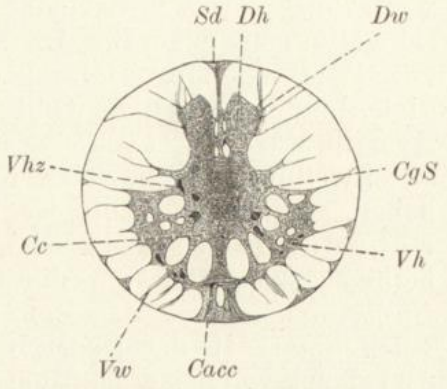


Fig. 489 C.

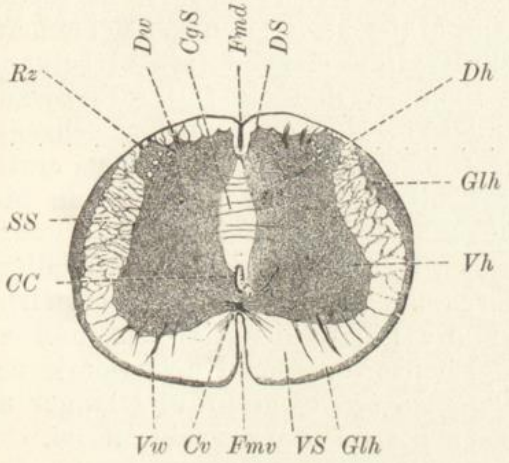


Fig. 489 D.

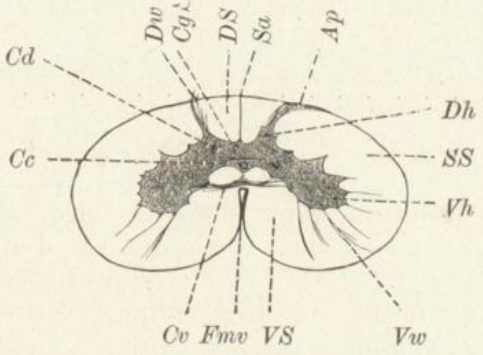


Fig. 489 E.

Fig. 489. A Querschnitt durch das Rückenmark des Menschen (Lendenanschwellung), $^{11}/_{1}$, nach STÖHR. B Mensch, mittlere Brustregion, $3^{1}/_{2}/_{1}$. C Karpfen. D *Bufo cinereus*. E *Pseudopus pallasii*, $^{18}/_{1}$, nach ZIEHEN. *Acd* Angulus des Hinterhorns, *Ap* Andeutung eines Apex, *Cacc* Commisura accessoria, *Cc* Zentralkanal, *Cd* Commissura dorsalis, *CgS* Zentralteil der grauen Substanz, *Cel* CLARKEsche Säule, *Cv* Comm. ventralis, *Dh* Dorsalhorn, *Dhcp* Kopf des Dorsalhorns, *DS* Dorsalstrang, *Dw* Dorsalwurzel, *Fmd*, *Fmv* Fissura mediana dorsalis und ventralis, *Glh Glh'* Gliahülle, *Rz* Randzone, *RS* Substantia Rolando, *SS* Seitenstrang, *Sz* Stratum zonale, *Vh* Vorderhorn, *VS* Vorderstrang, *Vw* Vorderwurzel.

stellung als A (Lendenanschwellung). Für die Teleosteer (C) ist das Vorhandensein vieler weißer Inseln in den Vorderhörnern beachtenswert, für die Anuren (D) die Breite der Dorsalhörner. Auffallenderweise sind bei der Blindschleiche (E) durch den Verlust der Beine die Hinterhörner reduziert worden, während man eine solche Rückbildung eher für die motorischen Vorderhörner erwarten sollte, da doch z. B. die Fledermäuse infolge des Flugvermögens sehr breite Vorderhörner haben.

Bei den Vierfüßlern ist das Rückenmark dort, wo die Nerven der Vorder- und der Hinterextremitäten entspringen, verdickt zu der sog. Hals- und Lendenanschwellung (Intumescentia cervicalis et lumbalis) (**487**), deren Breite ganz abhängt von der Ausbildung der Gliedmaßen. So haben die Fledermäuse eine breite Halsanschwellung,

während bei den Vögeln (**487**) und bei dem Känguruh die hintere Erweiterung durch ihre Größe auffällt. Beim Menschen sind beide Anschwellungen ungefähr 13 mm breit gegen 10 mm in der Mitte der Brust (**498**). Die Halsanschwellung des Menschen ist stärker als diejenige des Gorilla, wohl infolge der vielseitigen Verwendung von Arm und Hand. *Phocaena* und *Delphinus* besitzen noch eine Lendenanschwellung, was beweist, daß sie früher eine Hinterextremität gehabt haben. Hingegen fehlt sie bei den fußlosen Anguis fragilis und Pseudopus pallasii. Bei den Dinosauriern mit ihren riesigen Hinterbeinen erweiterte sich der Sacralkanal beträchtlich und erreichte bei *Stegosaurus* sogar das Zehnfache der Schädelhöhle. Hinten läuft das Rückenmark in der Regel in einen dünnen Endfaden (Filum terminale) aus, welcher sehr verschieden weit nach hinten reicht. Ist der Schwanz stark entwickelt (Urodelen, Reptilien), so erstreckt sich das Rückenmark in ihn hinein. Bei den Vögeln hat es sich aus den hintersten rudimentären Schwanzwirbeln zurückgezogen und bei den Säugern setzt es sich überhaupt nicht mehr in den Schwanz fort, da dessen Muskulatur rückgebildet ist. In dem Maße als sich das Rückenmark nach vorn zu verkürzt, bleiben die hintersten Nerven im Wirbelkanal liegen und bilden bei Anuren und Säugern das als „Pferdeschwanz, Cauda equina" bezeichnete Endbündel von Nerven. Beim erwachsenen Menschen (**488**) endet das eigentliche Rückenmark zwischen dem ersten und zweiten Lendenwirbel, und der Endfaden erstreckt sich von hier bis zum zweiten Steißbeinwirbel, während es in den ersten Embryonalmonaten noch bis zum unteren Ende des Kreuzbeins reicht. Auffallend kurz ist das Rückenmark der Fledermäuse, da es am 9. Brustwirbel endet. Bei *Rhinolophus* hat es nur die Länge des Gehirns und erscheint wie ein Anhang desselben. Ebenso ist das Rückenmark von *Orthagoriscus mola* und von *Lophius piscatorius* nicht viel länger als das Gehirn, da der Hinterkörper dieser Fische stark verkürzt ist.

Der feinere Bau des Rückenmarks

und der Verlauf seiner Fasern ist natürlich besonders gut bei Säugern und speziell beim Menschen untersucht worden, weshalb ich mich hier auf eine kurze Wiedergabe dieser Verhältnisse beschränke. Es ist aber zu betonen, daß sie in der Hauptsache für alle Wirbeltiere gelten, mit Ausnahme der bis in das Großhirn reichenden Fasern, welche nur bei Vögeln und Säugern vorkommen. Anstatt der Bezeichnung dorsal und ventral spricht man bei Menschen von Hinter- und Vorderhörnern, von hinteren und vorderen Wurzeln, von Hinter- und Vordersträngen. Von den Ganglienzellen der grauen Substanz fallen diejenigen im Vorderhorn (**489, 490**) durch ihre Größe besonders auf. Sie liegen in einer lateralen hinteren und einer medialen vorderen Gruppe und sind motorischer Natur, denn ihre Neuriten setzen sich in die Fasern der vorderen Wurzeln fort und versorgen die Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten. Es hat sich beim Menschen zeigen lassen, daß im allgemeinen jede Gruppe von Fasern einen bestimmten Muskel versorgt. Weiter nach hinten liegen an der Basis der Hinterhörner kleinere Ganglienzellen, die sog. Strang- oder Associationszellen (**490** *Str.x.*), welche so genannt werden, weil sich ihre Neuriten nur in die als Stränge bezeichneten Massen der weißen Substanz fortsetzen, sich also nie in periphere Nerven erstrecken. Unter ihnen bilden die Zellen der „Clarke-

schen Säule“ (*CLAR. S.*, CLARKE 1851; ihr Entdecker ist STILLING 1843) eine besondere Gruppe zu beiden Seiten des Zentralkanals, welche bis jetzt freilich nur für Säuger nachgewiesen ist. Nach hinten von den Strangzellen und der CLARKEschen Säule liegt eine durchscheinende gelatinöse, hauptsächlich gliöse Substanz (Sustantia gelatinosa

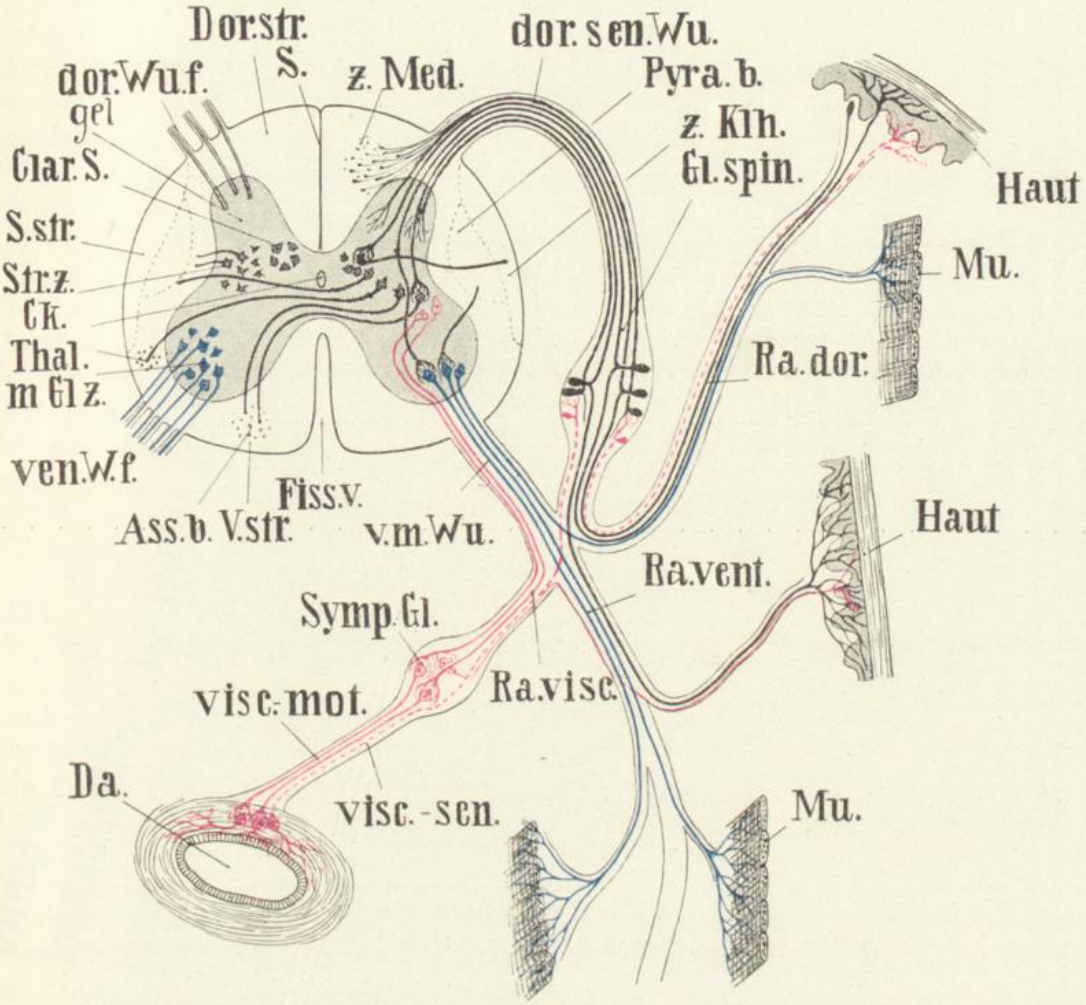


Fig. 490. Schema des menschlichen Rückenmarks. Somatosensibele Fasern schwarz, somatomotorisch blau; Symphathicus rot, und zwar sensibele Fasern durchbrochen, effektorische durchlaufend. Die Strecke des gemischten Nerven ist, um Platz zu sparen, verkürzt. *CK.* Zentralkanal, *Clar.S.* CLARKEsche Säule, *Da.* Darm, *dors.sen.Wu.* dorsale sensibele Wurzel, *Dor.str.* Dorsalstrang, *dor.Wuf.* dorsale Wurzelfasern, *Fiss.v.* Fissura ventralis, *gel* Substantia gelatinosa, *Gl.spin* Ganglion spinale, *m.Glx.* motorische Ganglienzellen, *Mu.* Muskel, *Pyra.b.* Pyramidenbahn, *Ra.dor.* Ramus dorsalis, *Ra.vent.* Ramus ventralis, *Ra.visc.* Ramus visceralis, *S.* Septum, *S.str.* Seitenstrang, *Str.x.* Strangzellen, *Symp. Gl.* sympathisches Ganglion, *Thal.* zum Thalmus, *visc.-mot.* visceromotorisch, *visc.-sen.* viscerosensibel, *x.Klh.* zum Kleinhirn, *x.Med.* zur Medulla. Orig.

Rolando) (**489, 490**), welche dorsalwärts in eine spongiöse übergeht. Dann schließt das Hinterhorn ab mit einer „Randzone“ aus Faserquerschnitten.

Wir haben schon oben gesehen (**365**), wie der gewöhnliche Rückenmarksreflex verläuft. Die aus der Haut kommenden sensiblen Fasern gelangen in das Ganglion spinale, welches zahlreiche unipolare Ganglienzellen (**108**) enthält. Sie stellen die rezeptorischen Neuronen dar, welche

den Reiz zunächst aufnehmen und ihn mit ihren austretenden Fasern in die Hinterhörner und weiter in die Vorderhörner leiten, wo sie ihn durch ihre Dendriten auf die motorischen Ganglienzellen übertragen,

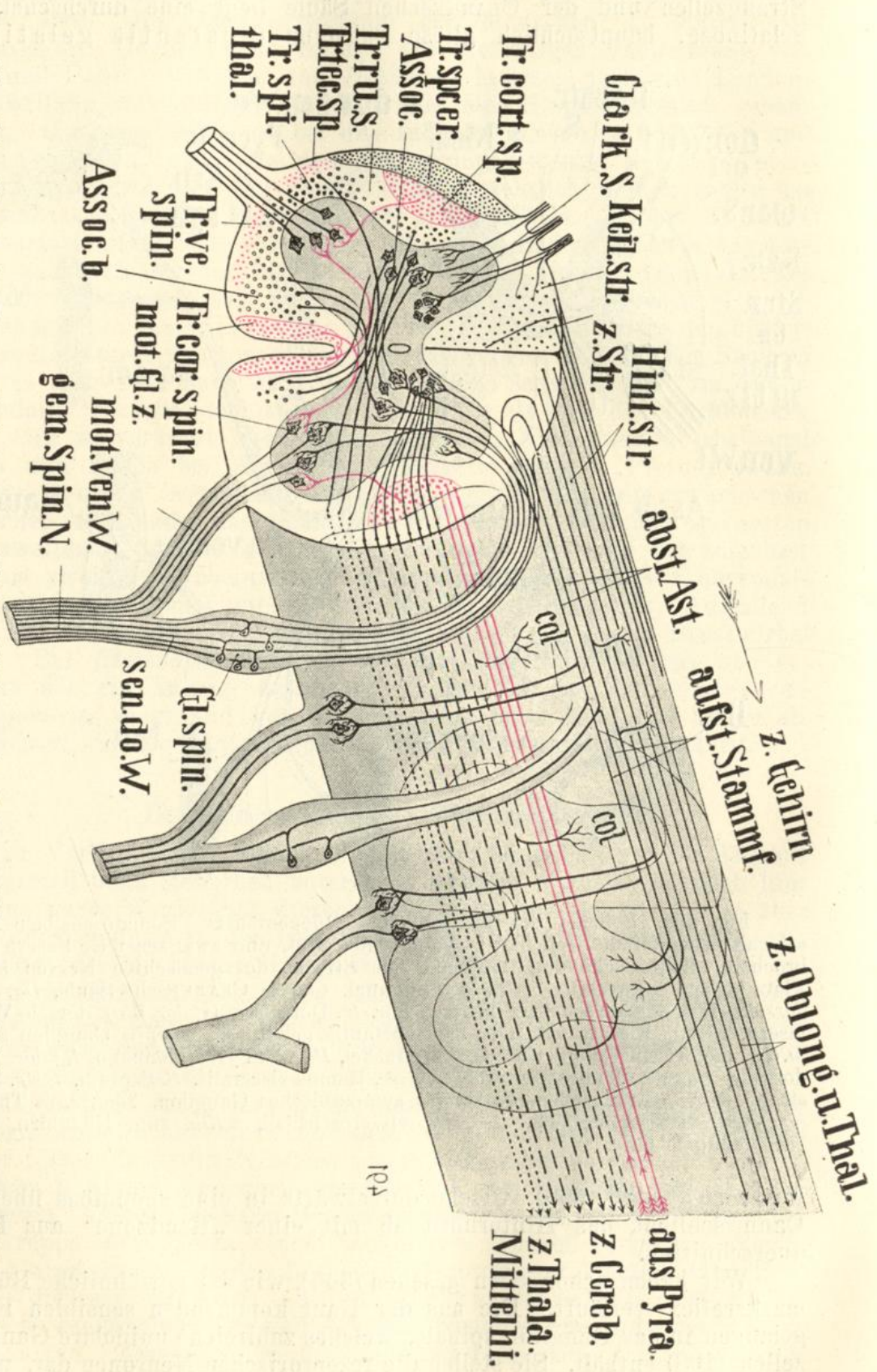


Fig. 491. Schema des Faserverlaufs im menschlichen Rückenmark. Schwarz Bahnen vom Rückenmark zum Gehirn, rot vom Gehirn zum Rückenmark, kleine Kreise Associationsbahnen. *abst.Ast.* absteigender Ast, *aufst.Stammf.* aufsteigende Stammfaser, *Assoc.* Associationszellen, *Assoc.b.* Associationsbahn, *Clark.S.* Clarkesche Säule, *col* collaterale, *gem.Spin.N.* gemischter Spinalnerv, *Gl.spin.* Ganglion spinale, *Hint.str.* Hinterstrang, *Keil.str.* Keilstrang, *mot.Gl.z.* motorische Ganglienzellen, *mot ven.W.* motorische ventrale Wurzel, *sen.do.W.* sensibele dorsale Wurzel, *Tr.cort.sp.* Tractus corticospinalis, *Tr.ru.s.* Tractus rubrospinalis, *Tr.spi.thal.* Tractus spinothalamicus, *Tr.s.cer.* Tractus spinocerebellaris, *Tr.tec.sp.* Tractus tectospinalis, *Tr.ve.spin.* Tractus vestibulospinalis, *Thal.* Thalamus.

direkt oder durch Vermittelung einer Associationszelle (**490**). Auf diesem Wege löst also der Hautreiz eine Muskelkontraktion aus. Die Tatsache, daß ein bestimmter Hautreiz oft eine ganze Anzahl verschiedener Muskeln in Tätigkeit setzt, erklärt sich leicht daraus, daß jede sensible Faser bei ihrem Eintritt in das Rückenmark sich T-förmig in einen kurzen, im Hinterstrang herabsteigenden Ast und eine lange aufsteigende Stammfaser gabelt (**491**). Nicht weit von der Gabelungsstelle entspringt ein Seitenast (Collaterale **491** — *col*), welcher zur motorischen Ganglienzelle herabsteigt. Die Stammfasern geben nun eine größere Anzahl von solchen Collateralen ab und versorgen auf diese Weise mehrere Muskeln. Diese Stammfasern liegen in den Hintersträngen des Rückenmarks, und die aufsteigenden unter ihnen lassen sich bis zu Gruppen von Ganglienzellen in der Medulla oblongata verfolgen, welche als die Kerne der Hinterstränge (**542**, Nucleus cuneatus und gracilis) bezeichnet werden. Wieder andere sensible Fasern umspinnen die Strangzellen oder hören mit ihren Endästen in der Fasermasse der Hinterhörner auf. Die Fasern der weißen Substanz verlaufen fast alle in der Längsrichtung und zerfallen in 3 Gruppen, je nachdem sie den Reiz aufwärts zum Gehirn (**491**, schwarze Punkte und Fasern) oder umgekehrt vom Gehirn zum Rückenmark (rote Punkte und Fasern) leiten oder als sog. Associationsfasern die verschiedenen Regionen des Rückenmarks untereinander verbinden (*Assoc.b.* Kreispunkte).

Die wichtigsten Bahnen vom Rückenmark zum Gehirn sind (**491, 542** schwarze Linien oder Punkte):

1) die schon erwähnten Hinterstränge;

2) die Fasern aus den Zellen der Clarkeschen Säule laufen quer nach außen zur Peripherie der weißen Substanz und von hier in einer dorsalen und einer ventralen Gruppe des Seitenstrangs zum Kleinhirn. Sie werden daher als Tractus spino-cerebellaris zusammengefaßt, und man nimmt an, daß sie Reize weiterleiten, welche von dem Kleinhirn zur Regulation der Bewegungen benutzt werden.

3) Andere Strangzellen senden ihre Neuriten durch die vordere Kommissur nach dem Vorder- und Seitenstrang der andern Seite und von hier zum Thalamus des Zwischenhirns (Tractus spinothalamicus) (**491**, *Tr.spi.thal.*) oder zum Teil (bei Säugern) nur bis zum Dach des Mittelshirns (Tractus spinotectalis). Alle diese Fasern sind sensibel und leiten die Empfindungen aus der Haut, den Muskeln, vielleicht auch den Eingeweiden zu den übergeordneten Gehirnzentren.

Bahnen vom Gehirn zum Rückenmark (**491, 542** rot).

1) Am wichtigsten ist der Tractus cortico-spinalis (*Tr.cort.sp.*), welcher in der Großhirnrinde beginnt, dann unter Kreuzung in der Pyramide der Medulla oblongata zu der andern Seite verläuft und von hier im hinteren medialen Teile des Seitenstranges herabzieht. Ein Teil dieser „Pyramidenbahn" verläuft ungekreuzt am Innenrande der Vorderstränge. Beide Bündel geben Ausläufer an die motorischen Ganglienzellen ab (**491**) und vermitteln so die auf Willen und Ueberlegung beruhenden Muskelbewegungen.

Diese wichtige Bahn ist bisher nur für Säuger nachgewiesen worden. Ihre Lage variiert, da bei vielen Säugern die Pyramidenbahn in den Hintersträngen liegt. Sie ist um so stärker entwickelt, je höher die Intelligenz ist und je vielseitiger die Vorderextremität benutzt wird. Sie macht beim Menschen 30 Proz. des Rückenmarksquerschnitts aus, bei Affen 10—14 Proz., bei der Gazelle 3 Proz.

2) und 3) Ventral von der Pyramidenseitenbahn liegen 2 kleinere Bündel, der Tractus rubrospinalis (*Tr.ru.s.*), welcher aus dem Mittelhirnboden (roter Haubenkern) und der Tractus tectospinalis (*Tr.tec.sp.*), welcher aus dem Mittelhirndach entspringt.

4) An sie schließt sich am Außenrand der Vorderstränge der Tractus vestibulo-spinalis (*Tr.ve.spin.*) an, welcher die Verbindung zwischen dem statischen Zentrum der Oblongata (Deitersscher Kern) mit der Muskulatur vermittelt. Von diesem Zentrum entspringt der Nerv des Labyrinths, welcher den Tonus (Spannung) der Muskulatur reguliert. Daher ist dieser Zug besonders bei Fischen und andern mit dem Schwanz schwimmenden Tieren stark entwickelt.

Die Associationsfasern (Assoc. b.) sind sehr zahlreich und finden sich überall in den Vorder- und Seitensträngen. Ein Teil von ihnen geht durch die graue Kommissur zur andern Seite hinüber. Indem diese Bahnen nach vorn und hinten verlaufen und überall Seitenäste abgeben, können sie sensible Reize auf die verschiedenen Muskeln übertragen. So kommen viele koordinierte Bewegungen auch bei geköpften Tieren zustande (Springen des Frosches, Flattern des Huhns).

Einschränkung des Bell-Magendieschen Gesetzes. Wenn nach diesem Gesetz (s. S. 380) die Hinterhörner als afferent oder sensibel, die Vorderhörner als efferent oder motorisch bezeichnet werden, so gilt dies nicht ohne gewisse Einschränkung. Es ist richtiger zu sagen, daß die Hinterhörner für die Hautnerven, die vorderen für die Muskelnerven bestimmt sind. Die letzteren dienen aber nicht nur zur Bewegung, sondern orientieren auch über die Muskelspannung, sind also auch Empfindungsnerven. Die Augenmuskelnerven und der Hypoglossus gelten als rein motorisch. Wird aber der Trochlearis durchschnitten an seiner Austrittsstelle aus dem Hirnstamm, so degenerieren nicht nur die motorischen Endplatten, sondern auch alle sensiblen Endigungen am Muskel und seiner Sehne. Dieser Nerv führt also auch sensible Fasern, da es nicht wahrscheinlich ist, daß die sensible Degeneration eine indirekte Folge der motorischen ist, mit welcher Möglichkeit aber immerhin noch zu rechnen ist. Wahrscheinlich führen auch der Hypoglossus und die Vorderwurzeln der Spinalnerven sensible Fasern. Umgekehrt enthält der dorsale Vagus sicher motorische. Das Bellsche Gesetz verlangt konsequenterweise, daß die Erregung immer in demselben Sinne, zentripetal oder -fugal, weiter geleitet wird. Das Leitungsvermögen ist aber doppelsinnig, denn wenn der zentrale Stamm eines Extremitätennerven mit den peripheren Stümpfen zweier Muskelnerven zur Verheilung und Regeneration gebracht wird, und wenn dann jener Stamm zentral von der Narbe durchschnitten wird, so zucken bei der Reizung des einen Muskelnerven beide Muskeln; der Reiz muß also in dem gereizten motorischen Nerven eine Strecke weit zentripetal geleitet worden sein. Boeke hat gezeigt, daß eine sensible Faser zu einer motorischen und umgekehrt gemacht werden kann. Wird der zentrale Stumpf des Bewegungsnerven der Zunge, des Hypoglossus, beim Igel vereinigt mit dem peripheren Stumpf des sensiblen Lingualis, so degenerieren die Aeste des letzteren und die Schmeckbecher, und die Hypoglossusfasern wachsen an ihrer Stelle ein und es entstehen neue Sinnesorgane. Wird umgekehrt der zentrale Lingualisstumpf mit dem peripheren Hypoglossus vereinigt, so wachsen die Lingualisfasern aus und bilden motorische Endplatten. Da die zentralen Neuronen über die Art der Empfindung entscheiden, so wird ein solcher Igel im ersten

Falle bei der Berührung der Nahrung das Gefühl von Zungenbewegung und im zweiten bei der Bewegung der Zunge eine Geschmacksempfindung haben.

Rückenmarksnerven.

Die durch die Vereinigung der dorsalen und ventralen Wurzeln gebildeten Rückenmarksnerven sind stets gemischter Natur. Diese Vereinigung fehlt unter allen Wirbeltieren nur bei *Amphioxus* und *Petromyzon*, während sie bei *Myxine* schon eingetreten ist. Der gemischte Nerv spaltet sich sehr bald (**490**) in einen dünneren dorsalen und einen stärkeren ventralen Ast, welche beide ebenfalls gemischter Natur sind und jeder mit einem dorsalen Ast die Haut und mit einem ventralen die quergestreifte Muskulatur versorgen. Die Vereinigung der beiden Wurzeln erfolgt bei den Fischen meist außerhalb des Wirbelkanals, bei den Tetrapoden innerhalb desselben. Die ventrale Wurzel liegt bei Anamniern meist myal (in der Querebene des Muskels) und etwas vor der septalen dorsalen (**492** A), bei Amnioten meist in derselben Ebene. Im Laufe der Phylogenie sind die vordersten Spinalnerven (etwa bis zu 5) vom Schädel aufgenommen worden, wobei die dorsale Wurzel meist verloren ging. Man nennt sie „occipitale“ oder „spino-occipitale“ Nerven (**492** x, y, z). Aus solchen Nerven sind bei den Amnioten der Hypoglossus und der Accessorius Willisii hervorgegangen. Auch der erste Spinalnerv hat häufig keine oder nur eine rudimentäre (Mensch) dorsale Wurzel, ein Zeichen, daß er im Begriff ist, zu einem Gehirnnerven zu werden. Die Grenze zwischen Gehirn und Rückenmark ist also nicht scharf, sondern verschiebt sich caudalwärts. Auch ein prinzipieller physiologischer Unterschied ist nicht vorhanden, denn vom Mittelhirn an nach hinten finden sich „Kerne“, d. h. Haufen von Ganglienzellen, aus denen die Nerven entspringen. Der gemischte Nerv verläßt den Wirbelkanal im allgemeinen intercrural, d. h. zwischen den Bogen der Wirbel, es kommen aber auch vielfach andere Verhältnisse vor. So durchsetzen bei manchen Teleosteern beide Wurzeln den Bogen des Wirbels, während bei vielen Haien die ventrale Wurzel sich ebenso verhält, und die dorsale etwas weiter nach hinten zwischen den Wirbeln heraustritt. Selbst bei Vögeln und Säugern kommen noch durchbohrte Wirbel vor. Die Spinalnerven werden bei intervertebralem Austritt den vorhergehenden Wirbeln zugerechnet. Da der erste Halsnerv zwischen Schädel und Atlas liegt, zählt man bei Säugern 8 Cervicalnerven.

Die größere Dicke der ventralen Aeste hängt damit zusammen, daß sie besonders viele Muskeln innervieren, namentlich die Rumpf- und Extremitätenmuskeln. Von jedem Ventralast geht außerdem ein kurzer Ramus visceralis s. communicans (zuweilen auch mehrere) zum Sympathicus (**490**). Von den Hirnnerven unterscheiden sich die Rückenmarksnerven durch ihre Lage hinter dem Schädel, durch ihre doppelte Wurzel und ihre streng metamere Anordnung. Zu jedem Urwirbel resp. Körpersegment gehört jederseits ein Spinalnerv, welcher immer markhaltig ist; nur bei Cyclostomen fehlt, wie bei *Amphioxus*, das Myelin.

Die in die Flossen bzw. Beine eintretenden Nerven bilden vorher ein Geflecht von Verbindungsfasern, welches vorn als Plexus cervicobrachialis hinten als Plexus lumbosacralis bezeichnet wird (**488**, **556**). Solche **Plexusbildungen** sind erstens darauf zurückzuführen, daß benachbarte Nerven überhaupt die Neigung haben, Anastomosen zu bilden;

zweitens haben sich die Extremitäten im Laufe der Stammesgeschichte vielfach verschoben, wodurch die Nerven zusammengedrängt wurden. Die paarigen Gliedmaßen sind nach der Gegenbaurschen Archi-

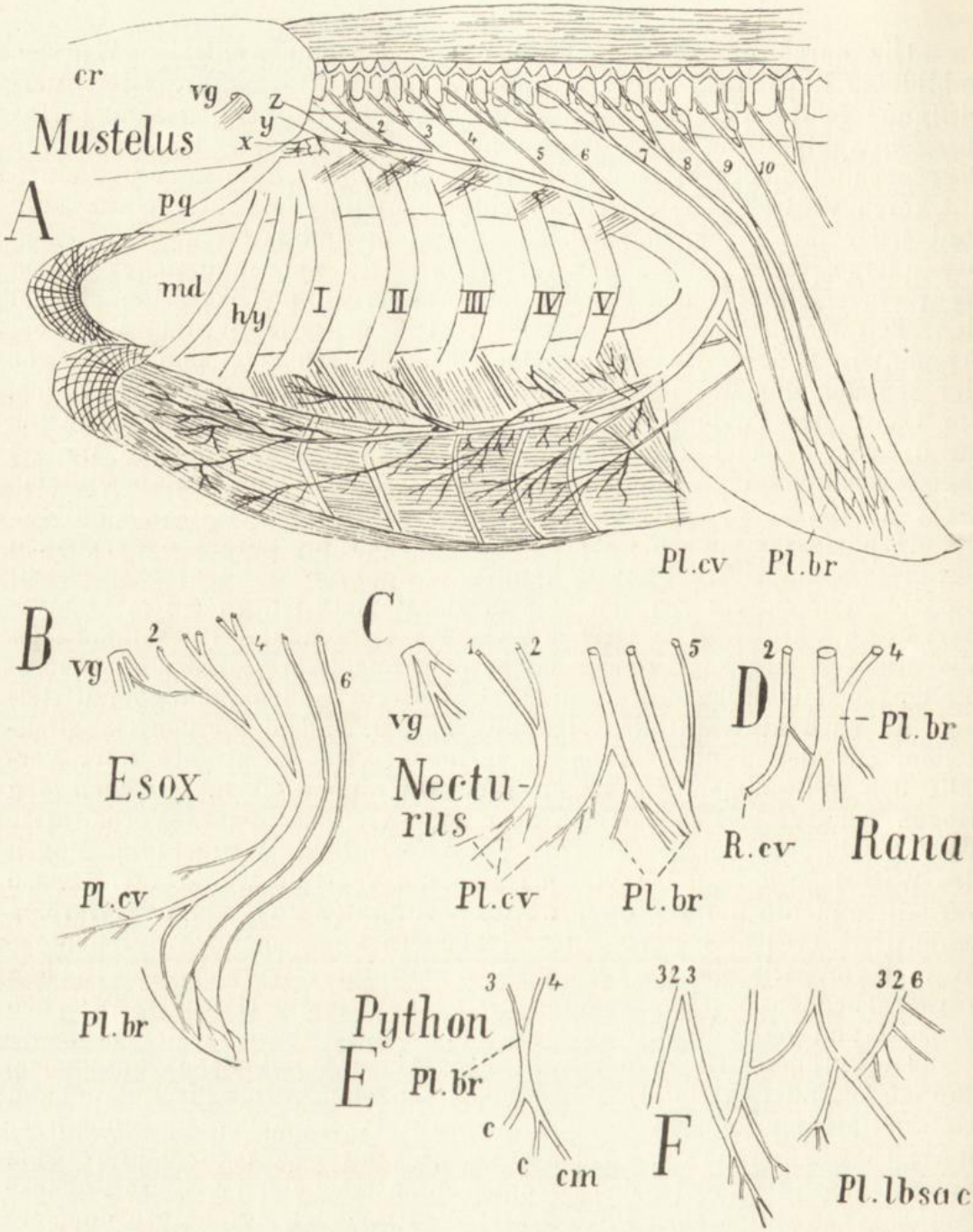


Fig. 492. Plexus cervicalis (*Pl.cv*) und brachialis (*Pl.br*). A von *Mustelus*, B von Esox, C des Urodelen *Necturus*, D von *Rana*, E von *Python reticulatus*, F Plexus lumbosacralis von *Python*. A—D nach Fürbringer; E, F nach Carlsson. *c* Cutisnerv, *cm* Nerv des Musc. cervicomandibularis, *cr* Cranium, *hy* Hyoid, *md* Mandibulare, *pq* Palatoquadratum, *R.cv* Ramus cervicalis, *vg* Vagus, *x, y* 2 occipitale Nerven. I—V Kiemenbogen.

pterygium-Theorie, welche nach meiner Meinung in der Hauptsache zu Recht besteht, entstanden aus nach hinten gewanderten Kiemenbögen. Ihre Muskeln haben den Zusammenhang mit ihren ursprüng-

lichen Nerven häufig nicht verloren, aber sie haben andere Spinalnerven in sich aufgenommen, in deren Gebiete sie übergetreten sind, so daß ein Muskelsegment zuweilen von mehreren Nerven versorgt wird. Der physiologische Vorteil der Plexusbildung besteht in einer Summierung der Erregungen. In den Knotenpunkten werden die Fasern nach den verschiedensten Richtungen ausgetauscht, und daher kann jeder Punkt eines Muskels von mehreren Nerven gereizt werden und auch umgekehrt viele Punkte eines Muskels von derselben Stelle eines Spinalnerven. Alle solche Plexus varieren häufig und sind nicht selten auf beiden Körperseiten ungleich ausgebildet. An den Brust- und Bauchflossen der Selachier zerfällt jedes Geflecht in einen proximalen Abschnitt nach innen von der Rumpfmuskulatur und in einen distalen auf der eigentlichen Flosse. Jeder in diese eintretende Nerv spaltet sich in einen dorsalen und einen ventralen Ast, und die dorsalen Aeste bilden unter sich ein Geflecht für die Hebermuskeln und ebenso die ventralen für die Senkmuskeln. Beide Geflechte stehen nicht untereinander in Verbindung. Aus den proximalen Geflechten gehen diejenigen der höheren Tiere hervor. Die ursprünglichsten Verhältnisse liegen bei den Selachiern vor. Wir sehen in **492** A drei occipitale Nerven (*x*, *y*, *z*) aus dem Schädel austreten und sich mit 6 Spinalnerven zu einem starken Stamm vereinigen, aus dem der Plexus cervicobrachialis hervorgeht. Der Stamm versorgt zunächst die Muskulatur der Kiemenbogen und biegt hinter dem fünften auf die Ventralseite über, um sich in den hypobranchialen Muskeln geflechtartig auszubreiten. Dieser Abschnitt wird als Plexus cervicalis bezeichnet. Die folgenden 4 Spinalnerven bilden den Plexus brachialis der Brustflosse, in den auch der Pl. cervicalis einen Ast entsendet, welcher bei *Mustelus* Fasern aus 4 Nerven enthält. Es beteiligen sich also diese 4 Nerven gemeinschaftlich an beiden Geflechten. Der nach hinten geneigte Verlauf aller dieser Nerven ist nur verständlich unter der Annahme, daß die Kiemenregion sich vom Kopf gegen den Rumpf verschoben hat. Die Zahl der occipitalen Nerven beträgt bei den primitiven Haien *Hexanchus* und *Heptanchus* zuweilen noch 5; die meisten Haie haben 2 oder 3, die Rochen einen oder gar keinen. Sie finden sich auch noch bei einigen Ganoiden und bei *Protopterus*, fehlen bei Knochenfischen und Amphibien, was als sekundäre Rückbildung aufzufassen ist, sind aber bei Amnioten vorhanden.

An dem Pl. cervic. beteiligen sich je nach den Familien eine verschiedene Anzahl von Nerven: bei Holocephalen 4, Haien 4—11, Rochen 10—12. Er enthält ganz überwiegend motorische Fasern und nur wenige sensible für die Haut.

Die Zahl der beiden Plexus gemeinsamen Nerven ist bei Haien klein (1—4), bei Rochen wegen der breiten Brustflosse viel größer (8 - 10). Bei Amphibien beschränkt sich die Zahl der gemeinsamen Nerven auf einen, seltener auf zwei (*Cryptobranchus, Pipa*).

Die Zahl der Nerven des Pl. cervicobrachialis hängt bei den Fischen wohl in erster Linie von der Größe der Brustflosse ab, wie die folgenden, den Fürbringerschen und Brausschen Abbildungen entnommenen Zahlen, erkennen lassen. Die hohen Zahlen der niederen Fische finden aber außerdem in der Wanderung der Vorderextremität nach hinten ihre Erklärnng. Bei Knochenfischen und Amphibien wird die Zahl der Nerven geringer, weil die occipitalen Nerven ausfallen und die Basis der Extremität sich verschmälert. Die Zahlen sind:

Spinax 9, *Scymnus* 12, *Mustelus* 13, *Rhina* 26, *Torpedo* 26, *Raja* ca. 40, *Trygon* 56, Ganoiden 7—9, *Protopterus* 5, Knochenfische 3—5 (**492** B). Unter den Amphibien haben die Urodelen 4—6 (**492** C), Anura 3—4 (D), wobei der Vergleich zeigt, daß der erste Nerv fortgefallen ist. In allen diesen Fällen hängen beide Plexus noch miteinander zusammen, während sie bei den Amnioten getrennt sind, so daß 1—21 Nerven sich zwischen sie schieben. Daß diese Trennung sich allmählich vollzieht, beweist der Umstand, daß individuell bei *Proteus*, ferner bei einzelnen Anuren und den meisten Dipnoern eine vollkommene Scheidung beider Geflechte sich vollzogen hat. Aber selbst wenn bei Amphibien eine Verbindung derselben noch vorhanden ist (**492** D), ist sie meist so zart, daß praktisch die Sonderung schon eingetreten ist. Man kann also sagen, daß nur bei Fischen, mit Ausnahme der Dipnoer, beide Plexus innig verbunden sind.

Hypoglossus.

Bei den Amnioten werden die Wurzeln des Cervicalplexus vom Schädel aufgenommen und ihre Nerven verschmelzen zu einem Stamm, welcher als Hypoglossus, Zungennerv, bezeichnet wird, da aus der hypobranchialen Muskulatur die Zunge sich entwickelt. Wegen seines Ursprungs an der Medulla oblongata wird er als 12. Gehirnnerv angesehen. Infolge seiner Entstehung hat dieser Nerv fast immer mehrere Wurzeln, welche durch 1—3 Löcher den Schädel verlassen, und zwar erhalten sich fast immer nur die ventralen Wurzeln, während die dorsalen verschwinden. In einigen Fällen sind aber auch diese erhalten, und zwar am häufigsten bei dem 3. occipitalen Nerven (*Homo, Sus*, Wiederkäuer, Pferd), während eine dorsale Wurzel am 2. und 3. Nerven beim Hund und bei Schweineembryonen beobachtet worden ist. Bei Embryonen des Menschen und einiger Säuger kommen noch ein oder zwei weitere occipitale Nerven vor, welche aber wieder verkümmern; ein Zeichen, daß sich ursprünglich etwa 5 Nerven zum Hypoglossus vereinigt haben. Obwohl er meist hinter dem Vagus liegt, rückt er bei Monotremen, Affen, Mensch u. a. zuweilen ventral von ihm. Die Zahl der ventralen Wurzeln beträgt bei Sauropsiden und Säugern meist zwei oder drei, und mit denselben verbinden sich in der Regel die ersten Spinalnerven. Im folgenden bezeichnet die erste Zahl die occipitalen Wurzeln, die zweite die Anschluß findenden Spinalnerven: Krokodile 2 oder 3 + 0; die meisten Saurier, Ophidier, Chelonier und Vögel 2 oder 3 + 1; *Hatteria*, einige Reptilien und Vögel, *Macropus, Myrmecophaga, Erinaceus*, Nager, Carnivoren, 2 oder 3 + 2; Affen, Mensch 2 + 3 oder 4 (**488**). Nach Fieandt lassen sich bei zahlreichen Säugern aus allen Familien, von den Monotremen bis zum Menschen hinauf 4 occipitale Wurzeln nachweisen. Die sehr variable Zahl von Cervicalnerven, welche sich mit dem Hypoglossus verbinden, gestattet den Schluß, daß der ganze Komplex vom Schädel aufgenommen wird. Daher auch beim Menschen das häufige Fehlen der dorsalen Wurzel des ersten Halsnerven und die zuweilen beobachtete Verschmelzung des Altas mit dem Schädel. Nach seinem Austritt verläuft der Hypoglossus dorsolateral über den Vago-Accessorius hinweg und verbindet sich dabei mit diesem, dem Glossopharyngeus und dem Sympathicus durch einige Fäden.

Plexus brachialis.

Wie die Hinterextremität der Amnioten fast immer stärker und größer ist als die vordere, weil sie mehr Arbeit zu leisten hat, so ist auch der lumbosacrale Plexus reicher entwickelt als der brachiale. Aus dem letzteren gehen 3 Hauptnerven hervor, der dorsale N. radialis für die Streckmuskeln und die ventralen N. ulnaris und N. medianus für die Beugemuskeln. Der Brachialplexus wird bei Reptilien und Vögeln von den ungefähr 5 letzten Halsnerven gebildet, daher hat der 1. Nerv bei kurzhalsigen Arten eine niedrige Nummer, bei langhalsigen eine höhere. Bei *Chameleo* setzt sich das Geflecht zusammen aus dem 3.—6., bei den meisten Sauriern aus dem 6.—9. Nerven. Der 1. Nerv ist bei *Cypselus* der 7. Spinalnerv, bei *Cygnus* der 22. In demselben Maße wie der Hals sich verlängert, rückt der Arm nach hinten. Wenn bei Reptilien die Vorderbeine sich verkleinern oder ganz verschwinden, wird auch der Plexus reduziert und rückt dabei nach vorn. Die Zahl der beteiligten Nerven ist bei *Seps* mit verkümmerten Vorderbeinen 4, bei den beinlosen Amphisbänen 3 und bei einigen Schlangen 2 (**492** E). Bei Schlangen fehlt er sehr häufig. Er ist vorhanden bei *Python reticulatus, Tropidonotus natrix, Coronella laevis* und einigen anderen, schwankt aber individuell sehr und ist auch zuweilen auf beiden Seiten verschieden entwickelt. *Boa murina* besitzt ihn, während er bei *Boa constrictor* fehlt. Er ist stets viel schwächer ausgebildet als das hintere Geflecht, woraus folgt, daß die Vorderextremität der Schlangen sich zuerst rückgebildet hat, weshalb sich von ihr nur der Musc. cervicomandibularis, aber kein Skeletteil erhalten hat. Bei den Säugern wird der Pl. brachialis fast immer von den 4 letzten Halsnerven und dem 1. Brustnerven gebildet (**488**), nur bei Faultieren von 7 Nerven (*Bradypus* 4—10, *Choloepus* 6—12). Die Neigung der Halsnerven zur Geflechtbildung kommt darin zum Ausdruck, daß bei den Säugern auch die ersten 4 Halsnerven einen Plexus bilden, aus dem die Nerven für die Halsmuskeln und die Haut des Hinterkopfes und des Halses hervorgehen (**488**). Dieser Pl. cervicalis steht durch seine ersten Nerven, wie erwähnt, mit dem Hypoglossus in Verbindung.

Der **Plexus lumbosacralis** für die Hinterextremität zeigt bei den Fischen ein ähnliches Bild wie bei der Brustflosse, nämlich daß die Zahl seiner Nerven bei den niederen Klassen groß ist und nach oben abnimmt: Haie 9—29 (*Chlamydoselachus, Rhina*), *Acipenser* 13, *Lepidosteus* 10, *Ceratodus* 12, Teleosteer einige wenige. Jeder Nerv spaltet sich in einen dorsalen und einen ventralen Ast, so daß ein oberes und ein unteres Geflecht zustande kommt. Bei Rochen fehlt der Plexus mit Ausnahme von *Pristis* infolge der Verbreiterung der Brustflosse. Wenn die Hinterflosse der Knochenfische nach vorn rückt und eine thoracale oder jugulare Stellung einnimmt, so bilden vordere Nerven den Plexus, aber immer solche, welche hinter dem Brachialgeflecht liegen. Eine Eigentümlichkeit der niederen Fische ist der sog. **N. collector** (**493**), welcher einige vor dem Plexus liegende Nerven in der Längsrichtung verbindet und dann in ihn übertritt. Bei *Chlamydoselachus* bildet der Collector den Hauptstrang eines reich entwickelten Geflechts, welches nach innen und vor dem Beckengürtel sich ausbreitet und in das 15 Nerven eintreten. Bei *Acanthias* setzt sich der Collector nach hinten in einen Strang fort, welcher das dorsale Ge-

flecht der Hinterflosse der Länge nach durchzieht. Wahrscheinlich deutet der Collector den Weg der nach hinten gewanderten Bauchflosse an. Er umfaßt bei *Acanthias* 9, bei *Galeus* 3, bei *Acipenser* 7—9 Nerven, fehlt aber den Rochen und Knochenfischen.

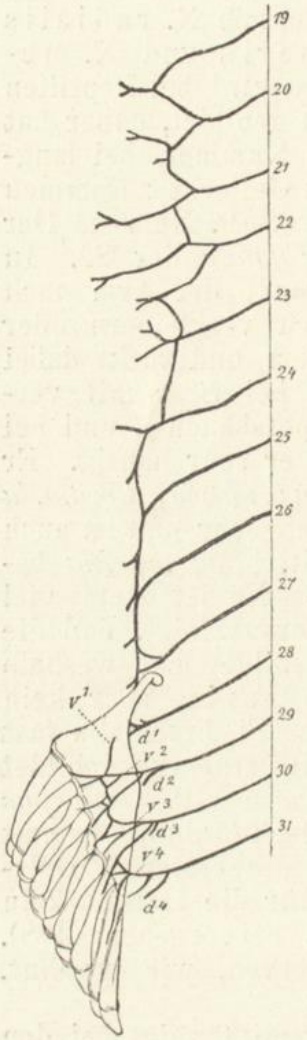


Fig. 493. Nervus collector vor der Bauchflosse von *Acipenser sturio* nach v. DAVIDOFF. 19—31 Wirbelzahl, v^1—v^4 ventrale, d^1—d^4 dorsale Zweige an der Bauchflosse.

Bei den Tetrapoden zerfällt der Plexus im allgemeinen in einen vorderen lumbalen Abschnitt, aus dem der N. obturatorius und der N. femoralis für die Muskeln und die Haut des Oberschenkels hervorgehen, und in einen hinteren sacralen für den N. ischiadicus des Unterschenkels und Fußes. Bei den Amphibien beteiligen sich nur wenige (Urodelen 3—5, Anuren 3—4) Nerven an dem Geflecht, und die Sonderung in die beiden Abschnitte ist kaum angedeutet. Bei den Reptilien kann die Zahl der Nerven bis auf 7, bei den Vögeln bis auf 10 steigen. Bei vielen Schlangen (**492** F) ist das Geflecht trotz fehlender oder ganz rudimentärer Hinterextremität gut entwickelt, ein Zeichen, wie konservativ sich selbst die peripheren Nerven verhalten können. Seine Größe steht in keinem Verhältnis zu dem Extremitätenrest, und wenn keine Gliedmaßenmuskeln mehr vorhanden sind, so versorgt er die Hautmuskeln. Bei Säugern schwankt die Zahl zwischen 5 und 11. Der Mensch (**488**) hat 5 lumbale und 4 sacrale; die entsprechenden Zahlen sind nach den v. JHERINGschen Abbildungen: *Echidna* 4 + 4, *Ornithorhynchus* 2 + 4, Igel 3 + 6, *Vespertilio noctula* 3 + 4, Hund 3 + 3, Schaf 3 + 4, *Dasyurus* 3 + 3.

Die Spinalnerven in ihrer Beziehung zur Extremitätentheorie.

Wir haben im Vorstehenden manche Einzelheiten erwähnt, weil die Spinalnerven ein helles Licht auf die zahlreichen Verschiebungen der Extremitäten und auf die Verkürzungen des Rumpfes der Wirbeltiere werfen. Das sonst so konservative Nervensystem zeigt uns deutlich, daß im phyletischen Sinne hier alles im Fluß ist. Zugleich sprechen jene Nerven für die Richtigkeit der GEGENBAURschen Auffassung, daß Brust- und Beckengürtel aus nach hinten gewanderten Kiemenbogen hervorgegangen sind. Wegen der Wichtigkeit dieser Fragen gehen wir kurz auf sie ein. Wir gehen aus von der Annahme, daß Kiemenbogen und Kiemenspalten ursprünglich zum Kopf gehörten und daher nicht in sehr großer Zahl vorhanden waren, wie dies auch für die meisten Tunicaten und die Ascidienlarven gilt. Die zahlreichen Kiemenspalten der erwachsenen Ascidien und des *Amphioxus* sehe ich als eine Anpassung an die sessile bzw. arenicole Lebensweise an. Bodengeschöpfe sind nicht von so viel Plankton umgeben wie pela-

gische Tiere und bedürfen daher einer viel ausgiebigeren Wasserdurchströmung. Die etwa 7—10 dünnen, respiratorischen und nutritorischen Kiemenbogen des Urwirbeltieres saßen am Schädel und wurden vom Gehirn innerviert. Mit der Ausbildung der Zähne und mit der Größenzunahme des Körpers wurden alle Kiemenbogen größer und dicker und der Raum neben dem Schädel wurde zu klein. Sie wanderten zum Teil hinter den Kopf, und die beiden hintersten Bogen machten einen Funktionswechsel durch, indem sie zu Stützen seitlicher Hautlappen, der paarigen Flossen, wurden. Die Folge war eine Rückbildung der Cerebralnerven der Kiemenbogen und eine Versorgung derselben durch die vordersten Spinalnerven. Der U-förmige Verlauf des Pl. cervicalis bei den Haien (**492** A) wird dadurch verständlich. Es scheint zunächst einfacher, die occipitalen Nerven (*x*, *y*, *z*) als letzte Reste der ursprünglichen Cerebralnerven anzusehen, welche mit nach hinten gezogen wurden, wie der Vagus durch nach hinten wandernde Darmteile. Aber das Vorkommen von dorsalen Wurzeln an ihnen zwingt zu der Annahme, daß sie spinalen Ursprungs sind, und daß daher auf die Periode der sich nach hinten verschiebenden Kiemenbogen eine solche folgte, in der auch der Schädel nach hinten sich ausdehnte. Diese Auffassung scheint mir natürlicher zu sein als die Einwanderung der vordersten Spinalnerven in den Schädel. Der Funktionswechsel der hintersten Bogen erklärt sich daraus, daß der Kiemendarm ursprünglich für die Atmung und die Ernährung tätig war. Mit der Ausbildung der Zähne behielten nur die Kieferbogen die nutritorische Funktion, und zur Stütze der Kiemenblätter genügten einige wenige Bogen. Die beiden hintersten konnten daher eine neue Aufgabe, nämlich die Stütze von Seitenfalten übernehmen. Der Gegensatz zwischen der Archipterygiumtheorie Gegenbaurs und der Seitenfaltentheorie von Thacher-Mivart-Dohrn ist nicht so groß, wie er gewöhnlich dargestellt wird. Beide schließen sich nicht aus, sondern ergänzen sich. Erstere erklärt die Herkunft des Brust- und Beckengürtels, letztere das Auftreten von 2 Paar Hautfalten, freilich ohne sie in befriedigender Weise auf ein früheres Organ zurückzuführen. Man wird daher annehmen müssen, daß hier eine Neubildung vorliegt nach Art des medianen Flossensaums, und daß sie zuerst, wie der letztere, zur Stabilisierung diente. Eine Verschiebung der Brustflosse nach hinten wird bewiesen durch den schräg nach hinten gerichteten Verlauf der Nerven (**492**), weiter dadurch, daß sich zwischen dem letzten Kiemenbogen und der Scapula der Musc. trapezius ausspannt und vom Vagus innerviert wird. Diese Versorgung durch einen Gehirnnerven erhält sich noch bei den Amphibien, unter denen die Anuren auf der Innenfläche des Schultergürtels noch einen andern Muskel, den Interscapularis, besitzen, der zum Bereich des N. accessorius Willisii gehört. Diese Tatsachen sind nur verständlich unter der Annahme der cranialen Natur des Schulterbogens. Die Wanderung desselben nach hinten erreicht ihren höchsten Grad, nämlich um mehr als 20 Segmente, bei gewissen Rochen, deren enorm vergrößerte Brustflosse sich bis über den Vorderrand der Bauchflosse ausdehnen kann. Die letztere wanderte nach hinten in Anpassung an die langgestreckte, zum Durchschneiden des Wassers eingerichtete Körpergestalt der Haie. Denn es war ein großer Vorteil, wenn auch der Hinterkörper eine Stabilisierungsfläche besaß. Bei dieser Verschiebung nahm die Bauchflosse nach und nach eine große Anzahl von Spinalnerven in sich auf, von denen sie die

vorderen allmählich wieder preisgegeben hat. Der Collector (**493**) ist dafür der noch jetzt sichtbare Ausdruck. Daher schwankt die Nervenzahl der Bauchflosse bei den Selachiern zwischen 9 und 22, wobei aber die Größe der Flosse nicht den Ausschlag gibt. Bei den meisten Arten ist die Brustflosse viel größer als die Bauchflosse, wird aber trotzdem von weniger Nerven versorgt, weil sie nur wenige Segmente durchquert hat. Auf diese Periode caudalwärts gerichteter Verschiebungen ist dann bei vielen Arten später eine in umgekehrter Richtung gefolgt. Bei *Chimaera* und gewissen Selachiern treten einige Schwanznerven in die Hinterextremität ein, ein Zeichen, daß sie ursprünglich bis in deren Bereich übergetreten war und sich später wieder nach vorn verschoben hat. Bei vielen Teleosteern ist sie bis an die Brustflosse herangerückt und bei Gadiden (**555**) und Pleuronectiden sogar über sie hinaus bis zur Kehlregion gewandert. Der physiologische Grund wird hierbei gewesen sein, das gleichsinnige Zusammenspiel beider Flossen durch ihre Annäherung zu erleichtern. Ein höheres Bedürfnis hat hier die frühere Anpassung aufgehoben. Der Körper der Vierfüßler wird beherrscht von der Tendenz zur Verkürzung des Rumpfes, weil dadurch die Beweglichkeit vermehrt wird. Bei den Vögeln hat sich die Vorderextremität bis zu 15 Wirbeln nach hinten verschoben. Der letzte Nerv des Musc. rectus abdominis ist bei Halbaffen der 18., bei Affen der 16.—14., bei Primaten der 14.—12. (Mensch). Der Rumpf hat sich also in diesen Gruppen um 6 Segmente verkürzt. Der gleiche Schluß ergibt sich daraus, daß die Wurzeln des N. femoralis bei Primaten hervorgehen aus den 18.—13. thoracolumbalen Nerven, nämlich aus: Pavian 18, 17; *Ateles* 17, 16; Gorilla, Mensch 16, 15; Orang 15, 14. In ähnlicher Weise kann man ein Vorrücken von hinten nach vorn für den N. obturatorius, den N. ischiadicus und das Becken wahrscheinlich machen, wie die schönen Untersuchungen von Ruge und Rosenberg gezeigt haben. Aus diesen Veränderungen erwächst der Homologienlehre eine gewisse Schwierigkeit. Die Muskeln der wandernden Extremität bleiben dieselben, aber neue Nerven treten in sie ein und alte scheiden aus. Manche Muskeln werden auf diese Weise sogar polyneur versorgt. Fürbringer hielt die gleichnamigen Muskeln dann nicht mehr für homolog. Er sprach von einer „imitatorischen Homologie“ oder von einer „Parhomologie“. Diese Auffassung halte ich nicht für richtig. Es liegt immer derselbe Nachkomme eines früheren Organs vor, gleichgültig ob der 15. oder der 14. Nerv in dasselbe eintritt, denn diese Nerven sind einander morphologisch und physiologisch gleichwertig.

B. Gehirn.

I. Entwicklung des Gehirns.

Das fertige Gehirn der Cranioten gliedert sich stets in 5 Abschnitte. Diese Gliederung wird aus der Entwicklungsgeschichte verständlich. Die Medullarrinne erweitert sich auf einem frühen Stadium (**494**) vorn beträchtlich und bildet so die erste Anlage des Gehirns, welches vorn durch den Neuroporus sich nach außen öffnet, während hinten das Nervenrohr, wie schon erwähnt (S. 476), durch den Canalis neurentericus mit dem Darm kommuniziert. Dadurch daß die Gehirnblase die Chorda nach vorn überragt und sich ventral vor

dem vorderen Chordaende vorschiebt, zerfällt das Gehirn in zwei Abschnitte: Archencephalon und Deuterencephalon, von denen das erstere dem Gehirn des *Amphioxus* homolog gesetzt werden kann. Das letztere geht ohne scharfe Grenze in das Rückenmark über. Jene beiden Abschnitte grenzen sich durch die ventrale Hirnfalte (Plica

Fig. 494.

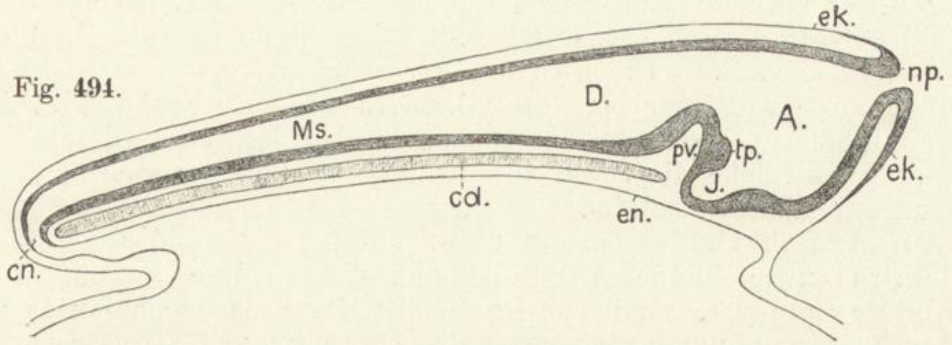


Fig. 495.

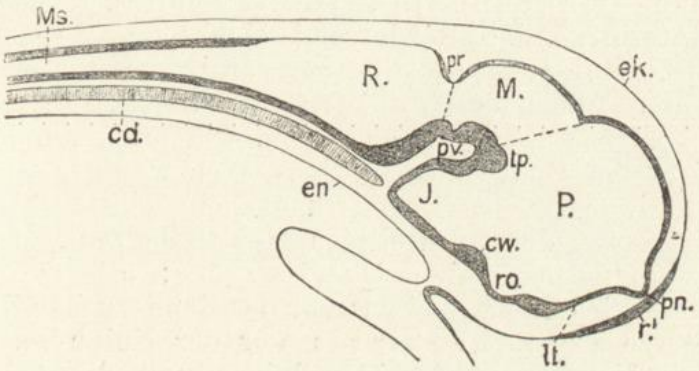


Fig. 496.

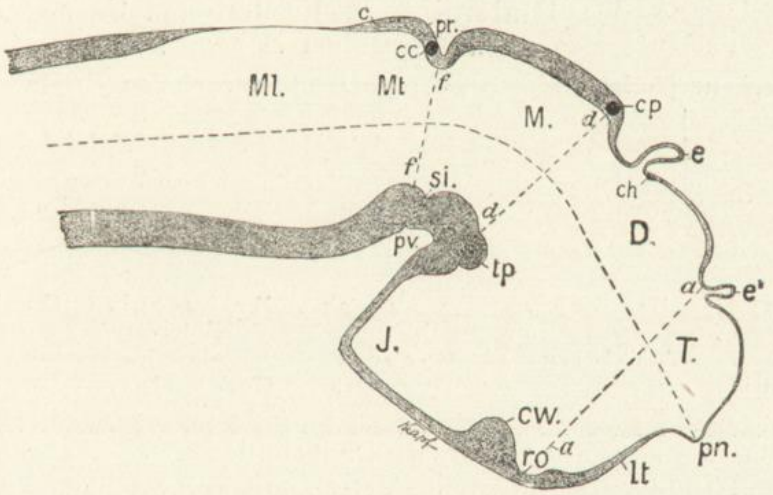
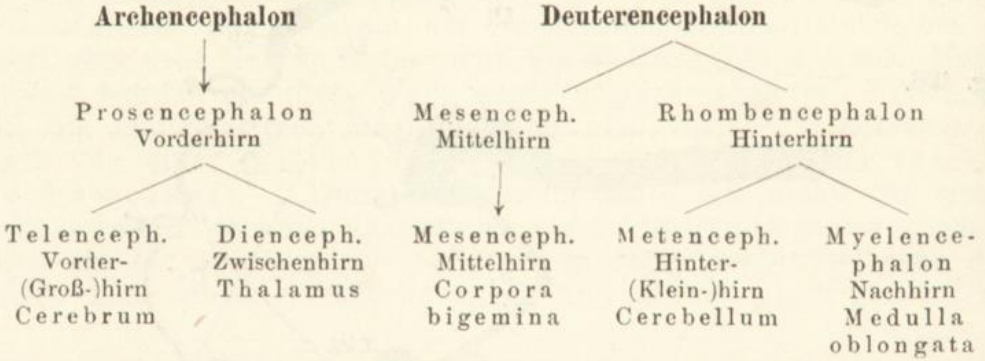


Fig. **494—496**. Längsschnitte durch das sich entwickelnde Wirbeltiergehirn. **494**. Das Gehirn auf dem ersten zweiteiligen Stadium und vorn mit der Oeffnung des Neuroporus. **495**. Zweites dreiteiliges Gehirnstadium. **496**. Drittes fünfteiliges Gehirnstadium. Nach V. KUPFFER. *aa, dd, ff* Grenzen zwischen den Gehirnabschnitten, *A* Archencephalon, *c* Cerebellum, *cc* Commissura cerebelli, *cd* Chorda, *ch* Commissura habenularis, *cn* Canalis neurentericus, *cp* Commissura posterior, *cw* Chiasmawulst, *D* Deuterencephalon, *e* Epiphyse, *e'* Paraphyse, *ek* Ectoderm, *en* Entoderm, *I* Infundibulum, *lt* Lamina terminalis, *M* Mesencephalon, *Me* Myelencephalon, *Ms* Medulla spinalis, *Mt* Metencephalon, *np* Neuroporus, *P* Prosencephalon, *pn* Processus neuroporicus, *pv* ventrale Hirnfalte, *R* Rhombencephalon, *ro* Recessus opticus, *T* Telencephalon, *tp* Tuberculum posterius.

ventralis oder Tuberculum posterius, **494** *tp*) ab. Indem ihr gegenüber auch die Decke des Gehirns eine Querfurche mit vorderer und hinterer Querfalte bildet (**495**), zerfällt das Deuterencephalon in zwei Abschnitte, so daß nun im Ganzen drei Gehirnabschnitte unterschieden werden können: das Prosencephalon (Vorderhirn), Mesencephalon (Mittelhirn), Rhombencephalon (Hinterhirn). An dieser Figur ist weiter zu sehen, daß der Neuroporus sich auf diesem 2. Gehirnstadium geschlossen hat und seine Stelle nur als ein kleiner Vorsprung (Processus neuroporicus) zu erkennen ist. Die Vorderwand des Prosencephalon wird Lamina terminalis, End- oder Schlußplatte, genannt. Am Boden des Vorderhirns fällt eine Verdickung auf, welche die Stelle bezeichnet, auf welcher sich später die Sehnervenkreuzung ausbildet.

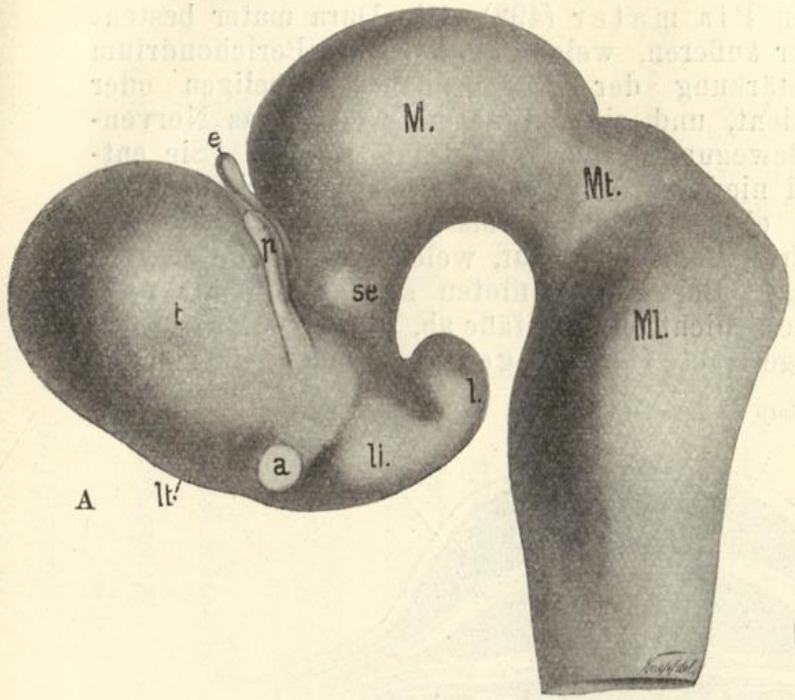
Auf dem 3. Gehirnstadium (**496**) entstehen auf der Decke des Vorderhirns zwei kleine Ausstülpungen, die vordere Paraphyse und die hintere Epiphyse. Gleichzeitig zerfällt das Prosencephalon in zwei nicht scharf voneinander abgegrenzte Abschnitte: Telencephalon (Großhirn) und Diencephalon (Zwischenhirn). Indem nun am Dach des Hinterhirns der Vorderrand sich zum Metencephalon (Cerebellum, Hinter- oder Kleinhirn) verdickt, setzt er sich ab von dem nach hinten folgenden Myelencephalon (Medulla oblongata, verlängertes Mark). Wie die Fig. **496** erkennen läßt, sind die fünf Abschnitte am Boden des Gehirns viel weniger ausgeprägt als an der Decke, indem ventralwärts kaum ein Unterschied zwischen dem dreiteiligen und dem fünfteiligen Gehirn besteht. Im Laufe der Entwicklung entstehen einige Querfaserzüge: die Commissura anterior in der Schlußplatte etwas vor der Sehnervenendigung, ferner am Dach, die Comm. habenularis vor der Epiphyse, die Comm. posterior am Vorderrand des Mittelhirns und die Comm. cerebelli am Anfang des Hinterhirns. Die ontogenetische Gliederung des Gehirns verläuft also nach folgendem Schema:

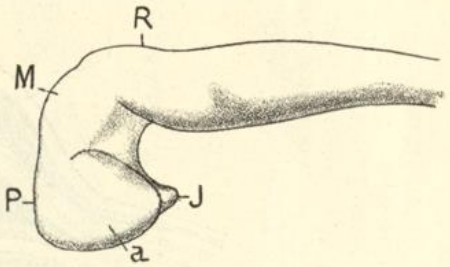


Die Gehirnanlage aller Wirbeltiere erleidet zwei charakteristische Krümmungen, indem die dorsalen Partien stärker wachsen als die ventralen. Sie sind namentlich bei den Amnioten ausgeprägt. Die vordere Kopf- oder Scheitelbeuge (**497** A—C) entsteht dadurch, daß Großhirn und Zwischenhirn stark gegen die Bauchseite vorwachsen, wodurch in der Gegend des Mittelhirns eine Krümmung in der Längsachse erfolgt. In ähnlicher Weise bildet sich die Nackenbeuge hinter dem 5. Gehirnabschnitt, indem sich das Rückenmark etwas ventralwärts umbiegt (C). Bei Fischen und Amphibien verlieren sich diese Beugungen der Gehirnanlage später wieder, so daß die 5 Abschnitte in einer graden Achse liegen. Von den Reptilien an aber erhalten sie sich und erreichen bei Säugern den stärksten Grad. Bei

diesen kann man auch noch eine ventrale Brückenbeuge unterscheiden, indem der Boden des Kleinhirns stark vorspringt (**531** E, F, bei Pons).

Auf die Fig. **497** sei noch einmal verwiesen, weil sie die Aehnlichkeit der Gehirnanlagen verschiedener Wirbeltierklassen sehr deutlich erkennen läßt, obwohl die abgebildeten Vertreter (Hai, Amphibium, Säuger) im ausgewachsenen Zustande des Gehirns sehr erheblich differieren.





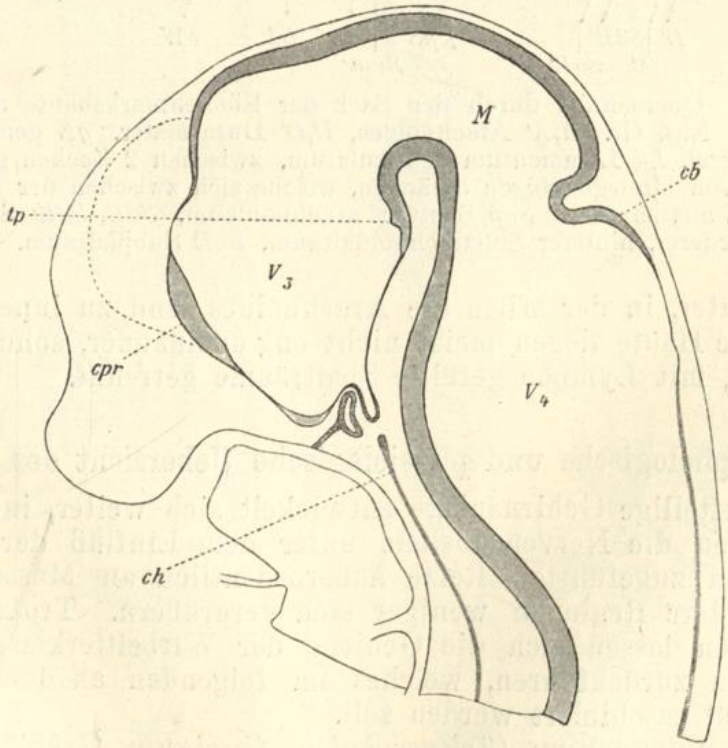


Fig. **497**. Seitenansicht von embryonalen Gehirnen, um die Kopfbeuge zu zeigen. A von *Acanthias*, 25 mm lang, $^{25}/_{1}$, nach O. Hertwig. B von *Ichthyophis*, nach Burckhardt, $^{20}/_{1}$. C vom Igel, Medianschnitt, $^{20}/_{1}$, nach Groenberg. *a* Augenblase, in A Augenstiel, *cb* Cerebellum, *ch* Chorda, *cpr* verdickter Abschnitt der Lamina terminalis (*lt*), *l* Lobus posterior, *li* Lobus inferior, *se* Synencephalon. Sonst wie **494—496**.

II. Gehirn- und Rückenmarkshäute.

Während das Gehirn und das Rückenmark sich entwickeln, werden sie von zwei bindegewebigen Häuten umhüllt, einer äußeren Dura mater und einer inneren Pia mater (**498**). Die Dura mater besteht aus zwei Schichten, einer äußeren, welche zugleich als Perichondrium resp. Periost zur Verstärkung der umgebenden knorpeligen oder knöchernen Skeletteile dient, und einer inneren, welche das Nervensystem gegenüber den Bewegungen der Wirbelsäule schützt. Sie enthält zu dem Zwecke bei niederen Wirbeltieren reichliche Fettmassen, welche das Gehirn mit einem weichen Polster umhüllen. Die Pia mater ist eine dünne, sehr gefäßreiche Haut, welche das Zentralnervensystem mit Blut versorgt. Bei den Amnioten spaltet von ihr nach außen noch eine sehr zarte Schicht ohne Gefäße ab, die Arachnoidea, so daß dann drei derartige Häute (Meninges) vorhanden sind: außen

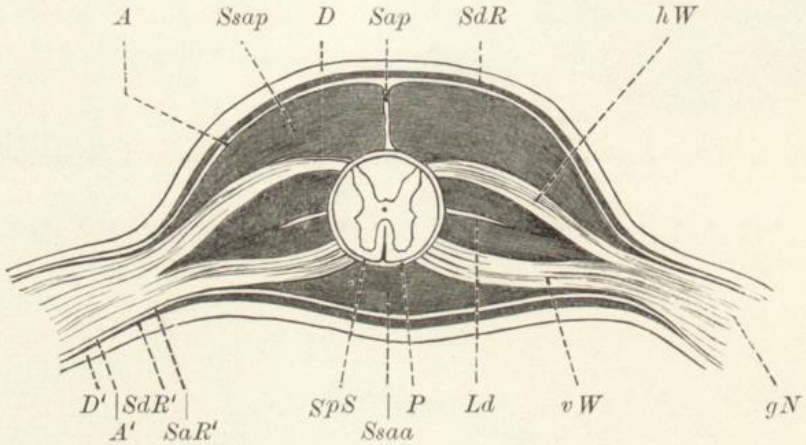


Fig. **498**. Querschnitt durch den Sack der Rückenmarkshäute des Menschen nach Ziehen. Nat. Gr. *A,A'* Arachnoidea, *D,D'* Dura mater. *gN* gemischter Nerv, *hW* Hinterwurzel, *Ld* Ligamentum denticulatum, zwischen 2 Zacken getroffen. Es wird gebildet von bindegewebigen Strängen, welche sich zwischen der Pia mater (*P*) und der Dura ausspannen. *Sap* Septum arachnoideum, *SdR*, *SdR'* Subduralraum, *Ssaa*, *Ssap* vorderer, hinterer Subarachnoidalraum, *SpR* Subpialraum.

die Dura mater, in der Mitte die Arachnoidea, und zu innerst die Pia mater. Diese Häute liegen meist nicht eng aneinander, sondern werden durch weite, mit Lymphe gefüllte Spalträume getrennt.

III. Morphologische und physiologische Uebersicht des Gehirns.

Die fünfteilige Gehirnanlage entwickelt sich weiter, indem an gewissen Stellen die Nervensubstanz unter dem Einfluß der durch die Gehirnnerven zugeführten Reize außerordentlich an Masse zunimmt, während andere Regionen weniger sich vergrößern. Trotz aller Verschiedenheiten lassen sich die Gehirne der Wirbeltierklassen auf ein Grundschema zurückführen, welches im folgenden an der Hand der Fig. **499**, **500** geschildert werden soll.

1. Am Vorderhirn (*Telencephalon, Cerebrum,* Großhirn) stülpen sich die beiden symmetrischen Hemisphären aus, deren Hohlräume als seitliche Ventrikel (Ventriculi laterales) bezeichnet werden. Durch das Foramen Monroi kommuniziert jede Hemisphäre mit einem zwischen ihnen liegenden oft nur sehr schmalen Raum, dem Ventriculus medianus, welcher dem Lumen des embryonalen

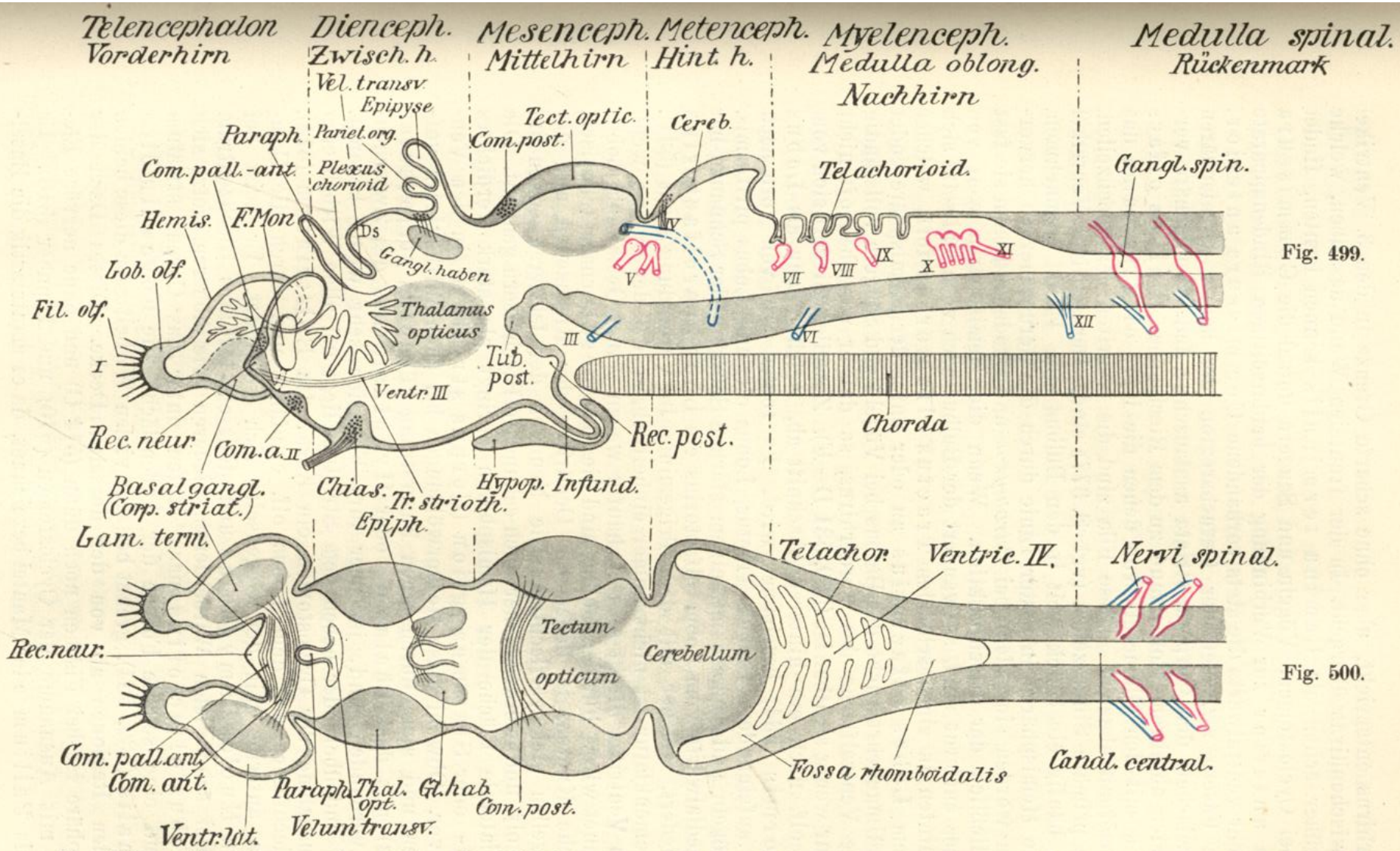


Fig. **499 u. 500.** Schemata des Gehirns der Wirbeltiere, von der Seite und von oben gesehen, nach BÜTSCHLI, verändert. Motorische Wurzeln und Nerven blau, sensibele rot. *Cereb.* Cerebellum, *Chias.* Chiasma, *Com. a* oder *ant* Commissura anterior, *Comp pall.ant.* Commissura pallii anterior, *Com.post.* Com. posterior, *Ds* Dorsalsack, *Epiph.* Epiphyse, *F.Mon.* Foramen Monroi, *Fil.olf.* Fila olfactoria, *Gl.hab.* Ganglion habenulae, *Hemis.* Hemisphäre, *Hypop.* Hypophyse, *Infund.* Infundibulum, *Lam.term.* Lamina terminalis, *Paraph.* Paraphyse, *Rec.neur.* Recessus neuroporicus, *Lob.olf.* Lobus (richtiger Bulbus) olfactorius, *Rec.post.* Recessus posterior, *Thal.opt.* Thalamus opticus, *Tect.opt.* Tectum opticum, *Tr.strioth.* Tractus striothalamicus, *Tub.post.* Tuberculum posterius, *Vel.transv.* Velum transversum, *Ventr.lat.* Ventriculus lateralis. *I* Olfactorius, *II* Opticus, *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, *V* Trigeminus, *VI* Abducens, *VII* Facialis, *VIII* Stato-Acusticus, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *XI* Accessorius, *XII* Hypoglossus.

Vorderhirns entspricht, aber ohne scharfe Grenze in den 3. Ventrikel des Zwischenhirns übergeht. In der frontalen Wand desselben, welche wir früher schon als Lamina terminalis kennen lernten, findet sich bei Cyclostomen, Vögeln und Säugern dorsal die Commissura pallii anterior zur Verbindung der beiderseitigen Rindenapparate und mehr ventralwärts die stets vorhandene Commissura anterior, welche Fasern zwischen der Geruchsregion der beiden Hemisphären und zwischen den Corpora striata austauscht. Jede Hemisphäre verdickt sich an ihrem Vorderrand zu dem Riechlappen, Bulbus olfactorius mit den Glomeruli, von denen die Fila olfactoria an das Geruchsorgan abgehen. Diese Fila sind die Neuriten der Riechzellen, welche primäre Sinneszellen (vgl. S. 377) sind. Der seitliche Ventrikel dringt häufig ein Stück weit in den Bulbus ein. Es ist anzunehmen, daß die Hemisphären in erster Linie durch die Geruchsnerven hervorgerufen worden sind, denn bei *Petromyzon* und Urodelen dienen sie fast ausschließlich der Riechfunktion. Wenn die Hemisphären weit von der Nase entfernt sind, so wandert der Bulbus nach vorn und setzt sich nach hinten in einen schmalen Tractus olfactorius fort, welcher mit dem Lobus olfactorius an oder unter der Hemisphäre endet (**514**). Umgekehrt rückt der Bulbus bei Vögeln und Säugern vollständig auf die Ventralfläche des Vorderhirns, so daß er von oben oft nicht oder nur wenig sichtbar ist (**530**, **531** D—F). Zuweilen gliedert sich vom Lobus olf. noch ein hinterer Abschnitt ab, welcher dann als Lobus piriformis (**534**) bezeichnet wird. Es folgen also von vorn nach hinten aufeinander: Bulbus, Tractus, Lobus olf. und Lobus piriformis. Bei Vögeln und Säugern mit einem starken Spürsinn der Schnauze hat sich medialwärts vom Lobus olfactorius ein Lobus parolfactorius abgegliedert, welcher mit dem Trigeminus in Verbindung steht (**534**). Die Nomenklatur ist nicht immer einheitlich, so daß der Bulbus, wenn er dem Ventrikel direkt ansitzt, häufig wegen seiner Gestalt als Lobus bezeichnet wird. Für den Bulbus sind die Glomeruli charakteristisch, rundliche Knoten, in denen die Dendriten der Riechzellen und der Mitralzellen sich verflechten. Die Neuriten der letzteren enden im Lobus olf. und werden daher auch sekundäre Riechfasern genannt. Die ventrolaterale Fläche der Hemisphären springt als stark verdicktes Basal- oder Stammganglion (Corpus striatum) in den Ventrikel vor. Obwohl diese Hervorwölbungen bei allen Wirbeltieren vorkommen und stets durch einen Faserstrang (Tractus striothalamicus) mit dem Thalamus oder Hypothalamus des Zwischenhirns verbunden sind, ist über ihre Funktion sehr wenig bekannt. Medial und über oder neben dem Striatum liegt bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme der Cyclostomen ein Kern, das Epistriatum (**514**), der Riechfasern aus dem Lobus olf. empfängt und durch die Commissura anterior mit der Gegenseite sich verbindet. Er heist bei Säugern Nucleus amygdalae und stellt ein tertiäres Riechzentrum dar. Bei sehr vielen Wirbeltieren, niederen wie höheren, setzt sich der Lobus olfactorius nach hinten unter das Corpus striatum fort und eine seichte Furche der Außenfläche, die Fovea limbica s. rhinalis (**530**, **534**), grenzt bei sehr vielen Wirbeltieren diese beiden ventralen Regionen ab von der dorsalen Decke. Dieses Dach der Hemisphäre ist bei Fischen noch dünn (**514** C) und ohne nervöse Elemente mit Ausnahme der Cyclostomen (**510**) und Dipnoer (**516**). Es wird als Pallium oder Mantel bezeichnet, da es mantelartig die Basal-

ganglien umhüllt. Bei den Amphibien wird das Pallium dicker, und es schwärmen die Ganglienzellen aus dem periventriculärem Grau nach außen, verdichten sich aber noch nicht zu einer Rindenschicht von Ganglienzellen (**524**). Dieser höhere Zustand tritt schon bei *Lepidosiren* auf unter Bildung einer dorsalen Rinde (**516** *d, l*) und einer ventralen Cortex olfactoria (*co*). Bei den Sauriern zeigt sich derselbe Vorgang (**529** *d, l, co*) und der mediodorsale Teil dieser Rinde (**529** *m*) erhält tertiäre Fasern aus dem Riechapparat; aus ihm geht bei Säugern das sog. Ammonshorn oder Hippocampus (**535**) hervor. Auf weiterer phyletischer Stufe entwickeln sich Fasern aus der Rinde zu allen übrigen Gehirnteilen. Bei Amphibien existieren schon Fasern (**523** A) zwischen Pallium und Zwischenhirn, bei Reptilien (**526**) und Vögeln kommen zu ihnen noch solche von der Rinde zum Mittelhirn und bei den Säugern weitere zur Medulla oblongata und zum Rückenmark (**542**). Endlich bei den Säugern wird der dorsolaterale Teil der Rinde (**529** *l*) durch enorme Vergrößerung zum Träger der höheren psychischen Fähigkeiten und entwickelt sich so allmählich zu einem allen übrigen Gehirnteilen übergeordneten Apparat. Wegen dieser ungemein wichtigen Tatsache stellt man (nach Edinger) die bei einem Fisch vorhandenen Gehirnteile von der Oblongata bis zum Corpus striatum und Bulbus bzw. Lobus olfactorius als Palaeencephalon (Urhirn) im Gegensatz zu dem Neencephalon, dem mit nervösen Elementen versehenen Pallium. Das Urhirn arbeitet rein reflektorisch, indem es auf jeden ihm zugeführten Reiz mit einer bestimmten Bewegung antwortet. Ein Unterschied mit einer Maschine besteht nur insofern, als durch Gewöhnung an wiederholte Reize eine Aenderung dieser Antworten erfolgen kann. „Das Palaeencephalon leistet alle Sinnesrezeptionen und Bewegungskombinationen. Es vermag einzelne neue Relationen zwischen beiden zu verknüpfen, aber es vermag nicht Assoziationen zu bilden, Erinnerungsbilder aus mehreren Komponenten zu schaffen. Es ist der Träger aller Reflexe und vieler Instinkte. Fortbewegung und Haltung, Abwehr, Nahrungsaufnahme, Fortpflanzung und vieles andere, das sind alles Leistungen des Urhirns“ (Edinger 1912).

Mit der Großhirnrinde entwickelt sich nun ein Organ, welches dem Urhirn übergeordnet ist, und zwar um so mehr, je höher wir in der Reihe der Amnioten emporsteigen. Indem für alle Muskeln und Sinnesorgane hier eigne Zentren (**544**) entstehen, welche sich untereinander in unendlich mannigfaltiger Weise verbinden, können die Reize auf den verschiedensten Wegen weitergeleitet werden. Dazu gesellen sich dann die psychischen Leistungen des Gedächtnisses, der Ueberlegung, des Willens und des Bewußtseins. Die Großhirnrinde ist also der Sitz der Seele[1]). Erst die Rinde des Neencephalon vermag Erinnerungsbilder

1) Nach Pflüger soll auch eine bewußt empfindende „Rückenmarksseele“ vorhanden sein, weil ein enthirnter Frosch einen auf die Haut gebrachten Tropfen Essigsäure mit dem Fuße abwischt und eine Reizung derselben Hautstelle verschieden beantwortet, z. B. Kneifen der Bauchhaut mit Abwehrbewegungen der Beine, Betupfen mit Säure durch Abwischen. Zur Erklärung dieser Beobachtungen reichen unbewußte koordinierte Reflexe aus und jene Annahme ist überflüssig. Ob aber gleichzeitig eine bewußte Empfindung eintritt, läßt sich weder beweisen noch ausschließen. Koordinierte Bewegungen vermögen alle Wirbeltiere nach Entfernung des Gehirns auszuführen, ein Neunauge kann z. B noch normal schwimmen (Steiner) und ein Hund, dem das Rückenmark vor der Lendenregion durchschnitten wird (Philippson), kann sich noch auf allen Vieren stehend im Gleichgewicht halten und Trab- und Galoppbewegungen machen, wenn er gehalten wird.

festzuhalten und in verschiedener Weise zu kombinieren. Für den Menschen steht fest, daß nur diejenigen Reize bewußt werden, welche bis in die Rinde gelangen. Wird diese im Schlaf oder durch narkotische Mittel oder durch pathologische Prozesse, welche die Verbindung des Rückenmarks mit dem Großhirn zerstören, ausgeschaltet, so bleiben alle Reize unbewußt. Wird der Fuß in einem solchen Falle gestochen, so wird er zurückgezogen, aber weder der Stich noch die Bewegung werden wahrgenommen. Die Abhängigkeit der niederen Zentren des Urhirns und des Rückenmarks von der Großhirnrinde entwickelt sich allmählich. Während enthirnte Eidechsen, Vögel und selbst Säuger noch zu vielen Leistungen fähig sind, ist der größte Teil der Großhirnrinde für den Menschen unentbehrlich (vgl. S. 563). Wirft man einen Blick auf die Figuren **510**, **523**, **526**, **530**, **531**, so sieht man, daß die allmähliche Vergrößerung des Vorderhirns in der Wirbeltierreihe in erster Linie auf der Zunahme des Palliums, der Großhirndecke beruht, wodurch in demselben Maße das Zwischenhirn an Ausdehnung abnimmt.

Der Vorgang, den wir oben bei der Rindenbildung kennen lernten, daß nämlich zahlreiche Ganglienzellen aus dem periventrikulären Grau nach außen wandern, beherrscht auch die übrigen Gehirnabschnitte. Auf diese Weise entstehen die sogen. Kerne (Nuclei) oder Ganglien, von denen die Gehirnnerven ihren Ursprung nehmen oder in denen die Faserzüge zwischen den verschiedenen Regionen sich mit ihren Dendriten aufsplittern (in **549** als helle Stellen eingezeichnet). Man hat hieraus ein Gesetz der Neurobiotaxis (Kappers, Bock) abgeleitet, welches besagt, daß die Ganglienzellen mit ihren Dendriten der Reizquelle zu wachsen, während die Neuriten sich in entgegengesetzter Richtung verlängern, im Sinne der abfließenden Erregung. Da die Neuriten als einheitliche Stränge besser leiten als die Dendriten, so wandert die Ganglienzelle der Reizquelle zu, verkürzt dadurch die Dendriten und verlängert das Neurit. Die stimulierenden Fasern liegen im Pallium außen, daher wandern die Ganglienzellen ihnen entgegen. Ob es sich hierbei um psychische Einflüsse oder um rein mechanische (galvanotaktische) handelt, läßt sich gegenwärtig kaum entscheiden. Die Ausstülpung der Hemisphären gegen das Riechepithel und des Auges gegen den Lichtreiz hin fällt unter denselben Gesichtspunkt.

2. Man rechnet das **Zwischenhirn (Diencephalon)** von jener Region ab, welche dorsal durch die innige Verbindung der dünnen Gehirndecke mit der gefäßreichen Pia mater charakterisiert wird. Es entsteht so eine blutreiche Schicht, eine Tela chorioidea, welche sich zu einem verästelten Adergeflecht (Plexus chorioideus) in den Hohlraum des Zwischenhirns, den sog. dritten Ventrikel einstülpt.

Ein Fortsatz dieses Plexus dringt auf jeder Seite (außer bei Ganoiden, Teleosteern, *Rana*) durch das Foramen Monroi in die Hemisphären ein. Häufig wird der Plexus durch gefäßreiche Verästelungen des Velum transversum oder durch Falten der Paraphyse und des Dorsalsacks gebildet, liegt also dann nicht vor diesen Bildungen, sondern gehört zu ihnen (**526**). Solche Adergeflechte befinden sich regelmäßig auch in der Decke des verlängerten Marks in der Rautengrube und scheinen eine sekretorische Bedeutung zu haben, indem sie die Ventrikelflüssigkeit abscheiden. Vom Dach des Zwischenhirns entspringen hinter dem Plexus vier unpaare schlauchartige Ausstülpungen, zuerst die Paraphyse, darauf der Dorsalsack, dann das vordere oder eigentliche

Parietalorgan und endlich die Epiphyse, welche auch hinteres Parietalorgan oder Pinealorgan genannt wird. Die in ihrer Bedeutung noch ganz unaufgeklärte Paraphyse ist eine blutreiche Bildung der Tela chorioidea und vermutlich ein rudimentäres Organ, da sie bei den meisten Abteilungen im ausgewachsenen Zustande fehlt und nur embryonal angelegt wird. Hinter ihr senkt sich die Tela als Velum transversum etwas in den Ventrikel ein, und diese Bildung wird von vielen Forschern als hintere Grenze des Vorderhirns angesehen. Der Dorsalsack (Parencephalon, Zirbelpolster) ist ebenfalls dünnhäutig, glatt oder gefaltet und häufig von vielen Blutgefäßen umsponnen. Das Parietalorgan entspringt immer dicht an der Wurzel der Epiphyse. Bei einer Anzahl von Wirbeltieren (*Petromyzon, Hatteria,* den meisten Eidechsen) dringt es durch ein Loch des Schädels bis zur Haut vor und schwillt hier zu einem augenähnlichen Bläschen an, welches als Stirnauge oder drittes Auge bezeichnet wird. Es wird als ein rudimentäres Sehorgan gedeutet, welches ursprünglich wohl allen Cranioten zukam und uns im Kapitel über die Augen weiter beschäftigen wird. Bei allen andern Wirbeltieren zeigt sich das Parietalorgan nur vorübergehend beim Embryo. Die Epiphyse findet sich bei fast allen Cranioten zeitlebens und fehlt aus unbekannten Gründen nur bei *Torpedo, Crocodilus, Phocaena* und *Dasypus.* Bei *Petromyzon* bildet sie ebenfalls ein rudimentäres augenähnliches Bläschen unter der Haut, so daß bei dieser Gattung zwei Stirnaugen vorhanden sind. Beide Stirnaugen lagen wohl ursprünglich in derselben Querebene. Später rückte das linke nach vorn und wurde zum Parietalorgan, während das rechte, abgesehen vom Neunauge, seine Sehfunktion verlor und sich in ein blutreiches Organ verwandelte, welches bei Vögeln und Säugern einen drüsigen Charakter hat und als Zirbeldrüse[1]), Glandula pinealis, seit langer Zeit bekannt ist, ohne daß es bis jetzt gelungen wäre, eine bestimmte Funktion desselben nachzuweisen (innere Sekretion oder Wahrnehmung des Drucks der Cerebrospinalflüssigkeit). Das Gewebe besteht überwiegend aus „Pinealzellen", deren Kerne sich häufig amitotisch teilen, daneben aus Glia- und Nervenzellen. Näheres im Kapitel über die Sinnesorgane.

Zu beiden Seiten der Epiphyse liegen 2 durch eine Kommissur verbundene Verdickungen (Ganglia habenulae), von deren linker der Nerv zu dem Stirnauge ausgeht, wenn ein solches vorhanden ist, während der Nerv des Pinealorgans aus der etwas weiter nach hinten liegenden Comissura posterior entspringt. Diese Ganglien erhalten sich bis zum Menschen hinauf ziemlich unverändert, und da sie stets Fasern aus dem Lobus olfactorius und parolfactorius aufnehmen, stehen sie wohl in Beziehung zu dem Spürsinn der Schnauze. Die Seitenwände des Zwischenhirns sind in der Mitte verdickt und bilden die sog. Thalami, welche bei den Amnioten auch Thalami optici, die Sehügel, genannt werden, weil bei ihnen, besonders bei Vögeln und Säugern, ein großer Teil der Opticusfasern hier in den Nucleus geniculatus eintritt, um sich dann bis zum Sehzentrum der Großhirnrinde fortzusetzen. Dieser Nucleus nimmt schon bei Teleosteern einige Seh-

1) Als interessante historische Tatsache sei erwähnt, daß Descartes die Zirbeldrüse für den Sitz der Seele erklärte, weil die einheitliche Seele nur in einem unpaaren Organ wohnen könne.

fasern auf. Die Thalamuswände dienen außerdem zur Passage vieler Neuriten, welche das Großhirn mit den hinteren Gehirnabschnitten und dem Rückenmark verbinden (**517**, **549**). Der über ihnen liegende Teil des Zwischenhirns wird als Epithalamus, der darunter liegende als Hypothalamus zusammengefaßt. Etwas über dem Boden des Zwischenhirns stülpen sich auf einem frühen ontogenetischen Stadium die Augenblasen aus, welche Region später durch den Austritt der Augennerven gekennzeichnet wird. Die aus den Augen kommenden Nervenfasern bilden am Boden des Zwischenhirns eine Verdickung, in der sie sich mehr oder weniger kreuzen (Chiasma). Dahinter senkt sich der

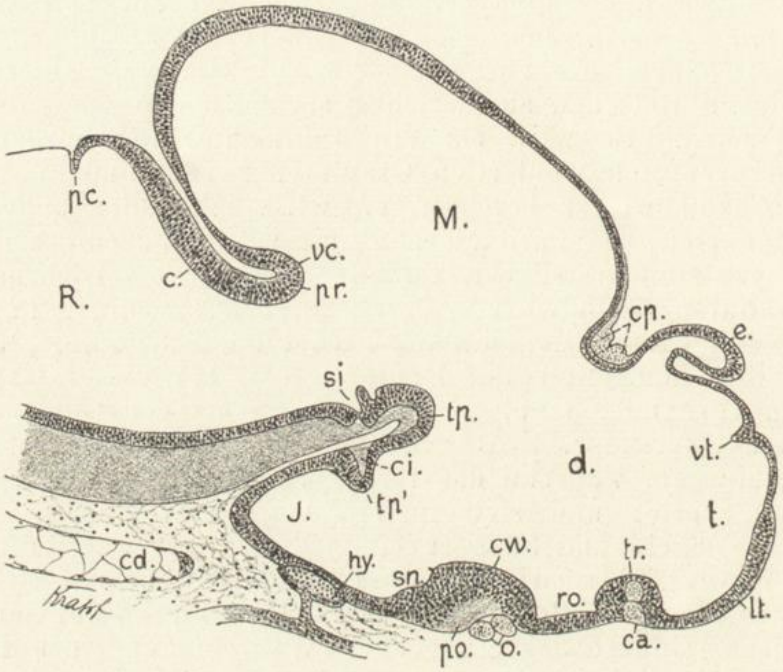


Fig. **501**. Medianschnitt durch das Gehirn einer Forelle von 53 Tagen, Vergr. $^{50}/_{1}$, nach Kupffer. *c* Cerebellum, *ca* Commissura anterior, *cd* Chorda, *ci* Commissura infundibularis, *cp* Comm. posterior, *cw* Chiasmawulst, *d* Diencephalon, *e* Epiphyse, *hy* Hypophyse (solide Ausstülpung der ectodermalen Mundbucht), *J* Infundibulum, *lt* Lamina terminalis, *M* Mesencephalon, *o* Nervus opticus, *pc* Plica cerebelli, *po* Commissura postoptica, *pr* Falte zwischen Mittel- und Hinterhirn, *R* Rhombencephalon, *ro* Recessus opticus, *si* Sulcus intraencephalicus. *sn* Sinus postopticus, *t* Telencephalon, *tp*, *tp'* Tuberculum posterius, *tr* Torus transversus, *vc* Valvula cerebelli, *vt* Velum transversum.

Zwischenhirnboden schon auf frühen Stadien (**494**—**496**) nach unten ein zu dem Infundibulum, Hirntrichter, mit dem ein drüsiges Gebilde (Hirnanhang, Hypophysis, Glandula pituitaria) verwächst. Dieses entsteht durch Abschnürung von der ektodermalen Mundbucht (**501**), und seine Drüsenschläuche legen sich dicht an den Hirntrichter an. Die Hypophyse kommt allen Wirbeltieren zu, mit Ausnahme des *Amphioxus*, denn es ist sicher, daß das sog. Infundibularorgan (s. S. 481, **480** *if*) ihr nicht entspricht. Auch bei den Tunicaten fehlt ein Homologon, denn die Neuraldrüse (s. S. 479) darf nicht so gedeutet werden, da sie aus dem Gehirn hervorgeht und sich erst sekundär in den Darm öffnet. Man kann an der Hypophyse einen Gehirnteil unterscheiden, welcher aus dem Boden des Trichters hervor-

geht und sich mehr oder weniger in die Drüse einsenken kann, und einen Darmteil. Letzterer zerfällt in den „Zwischenlappen", welcher sich innig mit dem Gehirnteil verbindet, und in einen mehr nach außen liegenden Hauptlappen (**502**). Diese beiden Abschnitte hängen häufig durch einen „Uebergangsteil" zusammen. Eine Fortsetzung der Pia mater umhüllt das ganze Organ mit einer „Kapsel". Die morphologische Entwicklung dieses merkwürdigen Organs ist einigermaßen klar und in **503** dargestellt.; a zeigt das hypothetische Ausgangsstadium, eine drüsige Ausstülpung der Mundbucht, welche unter dem Trichter liegt, ohne mit ihm zu verwachsen. Auch bei *Myxine* (b) ist diese Verbindung noch nicht eingetreten. Die Hauptportion der Drüse, welche

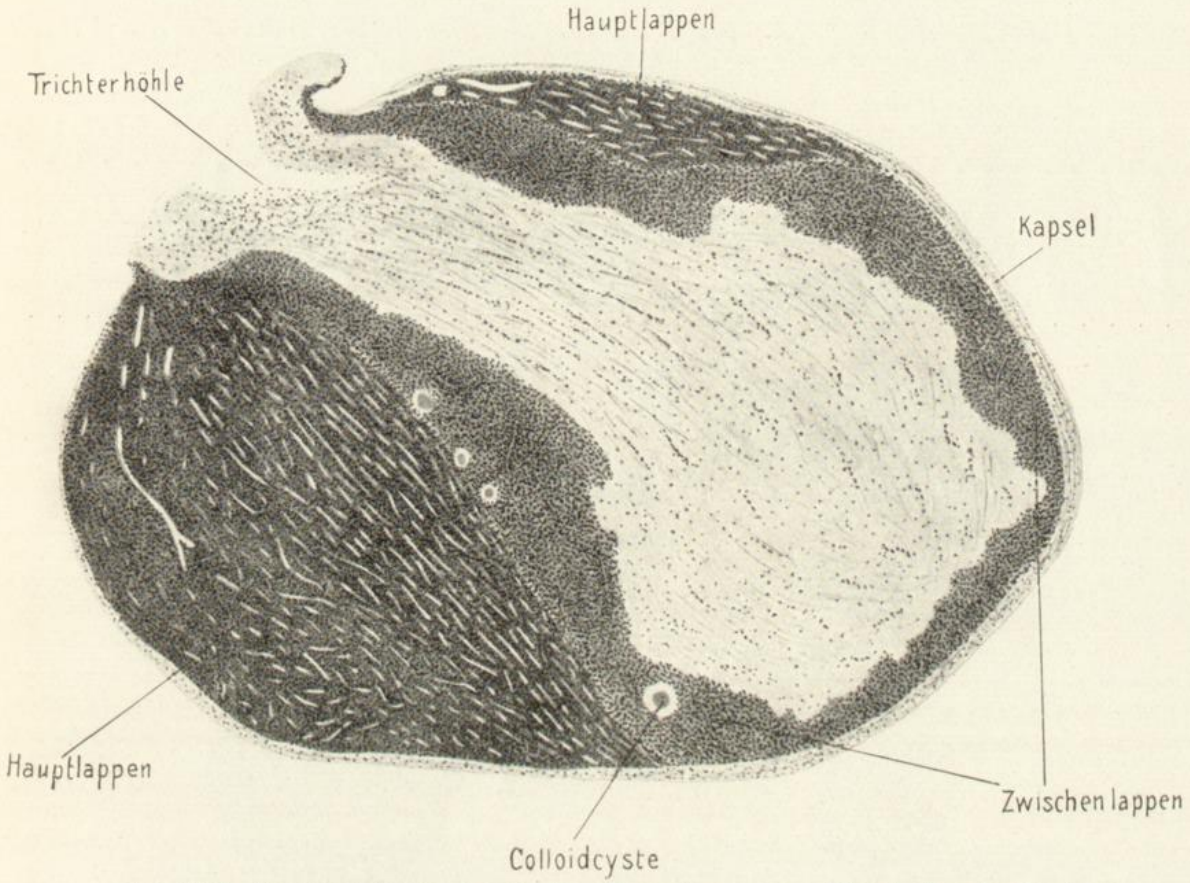


Fig. **502**. Sagittalschnitt durch die Hypophyse vom Pferd, Nasalende links. Nach STENDELL.

dem Zwischenlappen entspricht, steht durch einen Zellstrang mit dem Epithel des Nasenrachengangs in Verbindung und bleibt in dieser Beziehung auf einer sehr primitiven Stufe stehen (vgl. S. 527). Ganz vorn hat sich das Drüsengewebe etwas verändert, was als erster Anfang eines Hauptlappens gedeutet wird. Bei Haien (c) umgreift der Zwischenlappen die Einstülpungen des Trichterbodens, so daß dieser Teil offenbar sein Sekret in dieselben entleert. Der Hauptlappen ist groß und wird von vielen Blutgefäßen umsponnen und zeigt noch viele Hohlräume, die Reste der Mundbuchtausstülpungen. Das Sekret des Hauptlappens wird an die umgebenden Carotidenäste abgegeben, und dieser Teil des Organs wird dadurch zu einer Drüse mit innerer Sekretion. Bei den Knochenfischen (d) schiebt sich ein Uebergangs-

teil zwischen die beiden Hauptportionen des Organs, und der Hirnteil dringt tief in den Zwischenlappen; bei den Amnioten (e, f) tritt der Zwischenlappen an Größe mehr und mehr zurück. Bei Säugern finden sich in ihm nicht selten sog. Kolloidcysten (502), welche wahrschein-

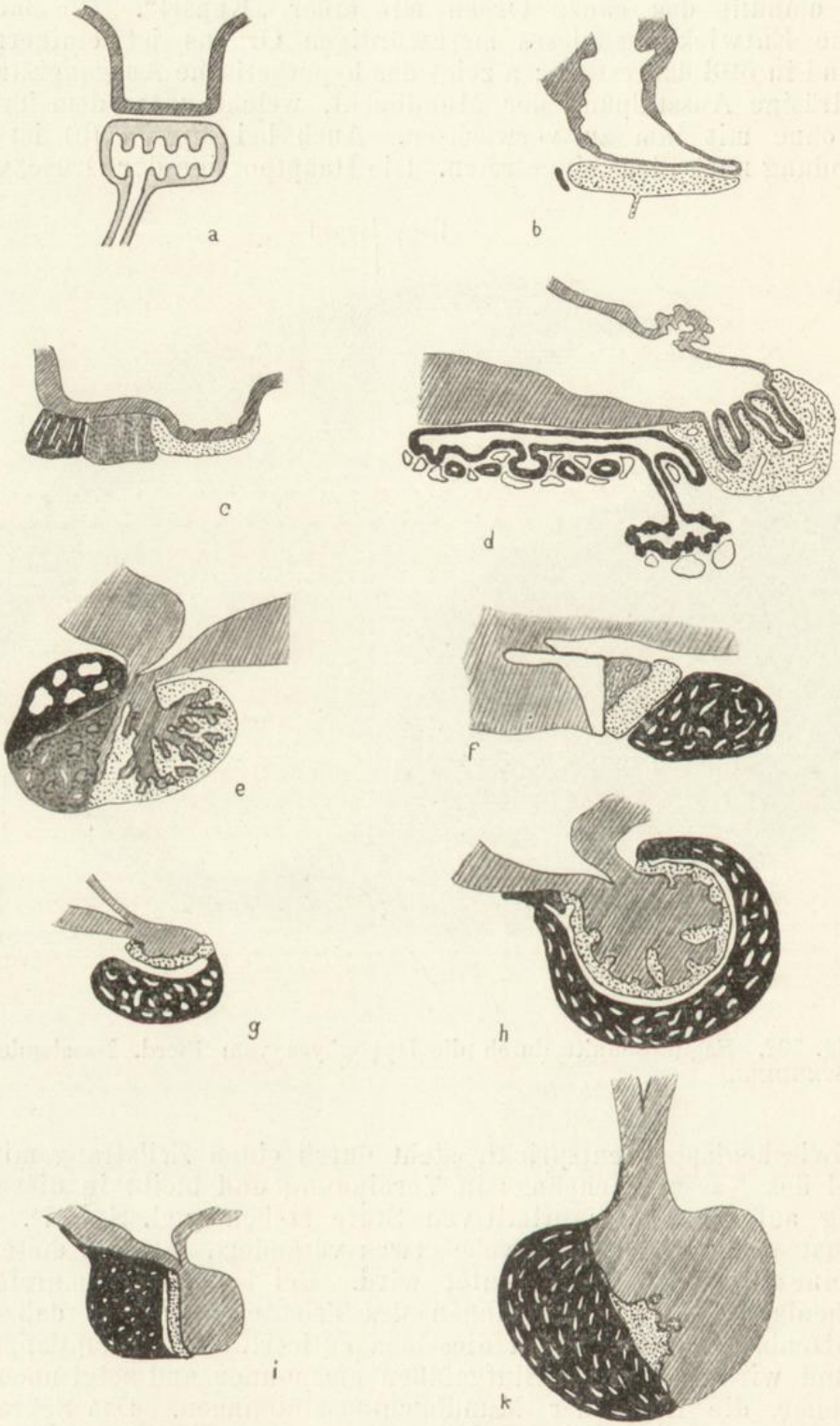


Fig. 503. Schemata von Hypophysen nach STENDELL. Infundibulum und Gehirnteile grauschraffiert. Zwischenlappen hellpunktiert, Uebergangsteile dunkelpunktiert. Hauptlappen schwarz mit weißen Blutgefäßen. Nasalende links.

lich aus abgestorbenen Zellen hervorgehen und sich namentlich im Alter bilden. Die Hypophyse muß nach ihrem anatomischen Bau eine doppelte Funktion ausüben. Es ist nichts Näheres darüber bekannt, in welcher Weise und warum der Zwischenlappen auf einen Teil des Zwischenhirns einwirkt, und damit bleibt die Frage offen, warum ein Teil des Munddarms sich in den Dienst des Gehirns gestellt hat. Dagegen scheint der Hauptlappen als Drüse mit innerer Sekretion das Wachstum zu beeinflussen, denn bei pathologischen Veränderungen derselben kann Riesenwuchs (Akromelagie) des ganzen Körpers oder einzelner Teile (Finger, Zehen, Kiefer) eintreten. In der Schwangerschaft vergrößert sich die Drüse bedeutend, vermutlich weil das Sekret das Wachstum des Embryos beeinflußt. Es ist interessant, daß die riesigen Dinosaurier eine auffallend große Hypophysengrube am Schädel haben, namentlich die ungeheuren Arten von *Diplodocus* und *Camarasaurus*. Als Hypothese möchte ich den Gedanken aussprechen, daß die Hypophyse ursprünglich eine Mundhöhlendrüse, vielleicht eine Art Giftdrüse, war. Sie wurde reichlich von Blutgefäßen umsponnen und reichte dorsalwärts bis zum Boden des Mittelhirns. Später erfolgte eine Verwachsung mit diesem, um Flüssigkeit an das Gehirnlumen abzugeben, wie dieses die Gefäße der Plexus chorioidei tun. Zur Verstärkung dieser Funktion trat dann ein Teil des Gehirnbodens in enge Verbindung mit der Drüse, die inzwischen die Ausmündung in die Mundhöhle aufgegeben hatte. Endlich kam noch infolge des Gefäßreichtums die endokrine Funktion hinzu.

Hinter dem Trichter liegt bei fast allen durch Kiemen atmenden Wirbeltieren, mit Ausnahme der Cyclostomen, Dipnoi und Amphibien, ein schlauchförmiger Anhang unbekannter Funktion, der Saccus vasculosus (**513**, **514**), dessen Wandung von Blutgefäßen und Nerven reichlich durchsetzt wird. Er ist groß und häufig mit Falten besetzt bei Selachiern und marinen Knochenfischen, während er bei den in seichterem Wasser lebenden Süßwasserteleosteern kleiner wird und zuweilen (*Cyprinus*) keine Falten aufweist. Besonders groß ist er bei einigen Tiefseefischen. Bei *Esox*, *Mugil*, *Scomber* fehlt er. Er wurde früher für eine Drüse gehalten. Das Epithel enthält aber sehr charakteristische Sinneszellen („Krönchenzellen", **519**), welche 20—30 geknöpfte starre Borsten tragen und an der Basis in eine Nervenfaser übergehen. Es sind also primäre Sinneszellen (vgl. S. 377), welche, wie beim Riechorgan und Auge der Wirbeltiere, aus embryonalen Gehirnzellen hervorgehen. Die Fasern vereinigen sich zu zwei nach vorn laufenden Zügen, welche zuweilen (*Heranchus*, *Zoarces*) frei nach außen eine kurze Strecke hervortreten, meist aber im Boden des Zwischenhirns liegen. Da der Saccus sehr reichlich von Blut umspült wird, dessen Sauerstoffkonzentration von der Wassertiefe abhängt, hält Dammermann ihn für ein Tiefeorgan. Er kann vielleicht als Homologon des Infundibularorgans des *Amphioxus* gelten (**481**).

3. Das Mittelhirn (Mesencephalon) ist besonders groß bei solchen Wirbeltieren (Fischen, Vögeln), bei denen die Orientierung durch das Auge stattfindet, denn im Dach des Mittelhirns endigen die Neuriten, welche zu den Retinazellen gehören. Sie umspinnen hier mit baumförmigen Endästchen die Dendriten anderer Ganglienzellen, von denen die Lichteindrücke nach den verschiedensten Bahnen weitergeleitet werden können. Man nennt das Dach des Mittelhirns daher Tectum opticum. Da es bei Fischen, Amphibien und Reptilien

durch eine mediane Einschnürung in zwei kuglige Massen zerfällt, findet sich auch wohl die Bezeichnung Corpora bigemina für dieselben, während bei Säugern, welche 4 solche Vorsprünge aufweisen, die Bezeichnung Corpora quadrigemina üblich ist. Die vordere Grenze des Tectum wird durch einen starken Strang von Querfasern (Commissura posterior) gebildet, welche sich bis in die basalen Regionen der Haube fortsetzen. Von den Reptilien an und ganz besonders bei den Säugern endet übrigens ein großer Teil der Opticusfasern nicht im Mittelhirn, sondern in den Thalami optici des Zwischenhirns und setzt sich bei Säugern von hier durch sekundäre Bahnen zum Sehzentrum in der Großhirnrinde fort. Damit hängt wohl zusammen, daß das Mittelhirn bei den Säugern von geringer Größe ist. Ferner enden in der hinteren Hälfte des Mittelhirndachs Fasern aus dem Kern des 8. Gehirnnerven (Statoacusticus) und zwar besonders bei Fischen und Vögeln, was auf Beziehungen zur Lokomotion und Statik hinweist. Bei Säugern endet hier eine sekundäre Bahn des Gehörnerven (**549**). Bei diesen und den Vögeln ist auch der innere Hohlraum sehr eng und wird daher nicht als Ventrikel, sondern seit alters als Aquaeductus Sylvii (**530** C, **531** E, F) bezeichnet. Bei den übrigen Wirbeltieren ist das Lumen größer. Auch die Seitenwände und der Boden sind verdickt und enthalten Kerne von Ganglienzellen, so der letztere diejenigen für die Augenmuskelnerven Oculomotorius und Trochlearis. Dieser Boden führt den Namen „Haube" (Tegmentum) und wird bei den Säugern durch Aufnahme und Abgabe vieler Fasern besonders kompliziert (**549**).

4. Das Hinterhirn oder Kleinhirn (Metencephalon, Cerebellum) differiert in seiner Größe bei den verschiedenen Klassen außerordentlich, weil es von Wichtigkeit ist für die Koordination der Bewegungen und für die Kraft, mit der die Bewegungsmuskeln sich betätigen. Wir finden es daher nur als eine kleine Verdickung im Dach des Gehirns hinter dem Mittelhirn angedeutet bei Bodenfischen (*Petromyzon*, **510**) und kriechenden Amphibien (**523**) und Reptilien. Bei Gymnophionen (**525**) und *Proteus* fehlt es sogar fast ganz. Alle Wirbeltiere hingegen, welche geschickt schwimmen [Haie (**513**), viele Teleosteer (**514**), Schildkröten, Krokodile) oder rasch laufen und springen wie die Säuger oder wie die Vögel sogar fliegen können, besitzen ein stark ausgebildetes Cerebellum.

Bei den Teleosteern und anderen Fischen wird das Kleinhirn außerdem ein Assoziationszentrum ersten Ranges, indem es durch eine Anzahl afferenter Bahnen Reize aus den verschiedensten Sinnesgebieten empfängt und diese durch efferente Nervenzüge auf motorische Kerne überträgt. Es wird so zu einem übergeordneten Zentrum und übernimmt in dieser Hinsicht eine ähnliche Rolle wie die Großhirnrinde der Säuger. So erklärt es sich, daß die Größenzunahme nicht immer parallel der Beweglichkeit geht; die trägen Rochen haben z. B. ein relativ größeres Cerebellum als die rasch und gewandt schwimmenden Haie.

Bei manchen Haien, den Vögeln und Säugern (**513** D, **530**, **531**) ist dasselbe zur Vergrößerung der Oberfläche mit starken Furchen bedeckt. Die Bezeichnung Kleinhirn paßt nur auf die Säuger, bei denen es hinter dem Großhirn an Ausdehnung bedeutend zurücksteht. Bei Haien und vielen Knochenfischen hingegen kann es der größte oder

fast der größte Gehirnabschnitt sein. Das Kleinhirn ist bis zu den Vögeln eine rein dorsale Bildung. Erst bei den Säugern greift es durch die Bildung von Hemisphären auf die Seitenteile über und hängt innig zusammen mit einer am Boden befindlichen Anschwellung, der Brücke (Pons Varoli, **531**, **532**, **533**), in der die vom

Fig. 504. Bewegungsunfähiger Hahn nach Entfernung des Kleinhirns. Nach Reisinger.

Großhirn kommenden Erregungen zum Cerebellum weitergeleitet werden (**542**, rote Punktreihe). Nach vorn grenzt sich das Kleinhirn immer durch eine dorsale Furche oder Einstülpung ab, unter der und dicht über dem Ventrikel die Kreuzung der Trochleares verläuft. Die innere Höhle des Kleinhirns läßt sich von derjenigen des folgenden Abschnitts, dem vierten Ventrikel, nicht scharf abgrenzen. In das Kleinhirn treten als afferente, reizzuleitende Bahnen ein der Tractus spinocerebellaris aus dem Rückenmark (**517**, **542**, **549**) und Faserzüge aus den meisten sensiblen Hirnnervenkernen, namentlich aus denjenigen des Vagus, des Vestibularis des Labyrinths und des Trigeminus; dazu kommen häufig noch Fasern aus dem Dach des Mittelhirns. Die efferenten Bahnen führen in das Rückenmark, in die Oblongata und in den Boden des Mittel- und Zwischenhirns. Durch seine Verbindung mit dem Labyrinth gewinnt das Kleinhirn Einfluß auf das Zusammenspiel der Körpermuskeln, ihre Spannung (Tonus) und auf die Aufrechterhaltung des Gleichgewichts. Eine Entfernung des Labyrinths auf einer Seite kann Degeneration von Kleinhirn-

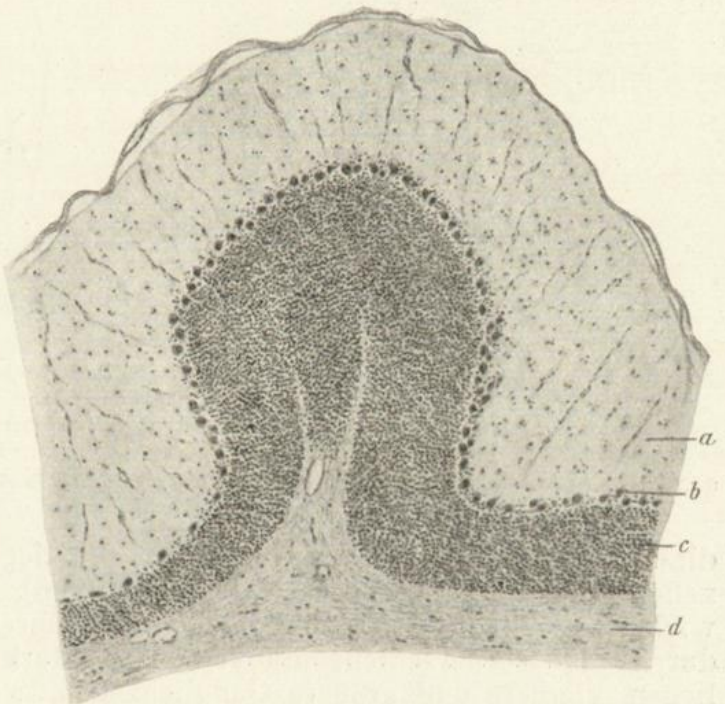


Fig. 505. Schnitt durch das Kleinhirn, nach Reisinger. *a* Molecular(Rinden)schicht, *b* Purkinjesche Zellen, *c* Körnerschicht, *d* Markschicht.

zellen auf beiden Seiten zur Folge haben Wird das Kleinhirn einer Taube oder eines Huhns zerstört, so kann das Tier nicht mehr laufen, da die Gleichgewichtserhaltung fehlt (**504**). Sie kehrt jedoch einige Zeit nach der Operation wieder zurück, wahrscheinlich durch kompensatorische Tätigkeit des Labyrinths. Beim Menschen soll das Kleinhirn neben allen diesen Funktionen auch die Korrelation der Sprechbewegungen vermitteln.

Der histologische Aufbau des Kleinhirns ist bei allen Wirbeltieren im wesentlichen gleich (**505**). Man kann eine äußere Rinden- oder Molekularschicht (a), eine mittlere Körnerschicht (c) und eine innere Markschicht (d) unterscheiden. Die letztere besteht aus markhaltigen Nervenfasern, welche aus den beiden äußeren Schichten kommen und die Reize aus dem Kleinhirn herausleiten. Die Körnerschicht wird aufgebaut aus zahllosen multipolaren Ganglienzellen. Wo

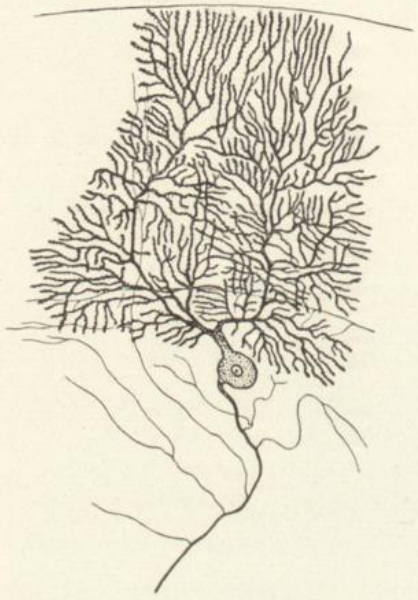


Fig. 506.

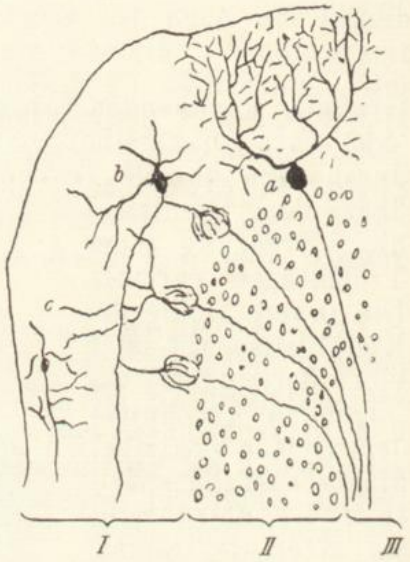


Fig. 507.

Fig. **506**. Purkinjesche Zelle aus dem Kleinhirn nach Stöhr.
Fig. **507**. Schema des Kleinhirns nach Günther. *I* Molecularschicht, *II* Körnerschicht, *III* Markschicht. *a* Purkinjesche Zellen, *b* Korbzellen, *c* kleine Rindenzelle.

diese Schicht in die Rindenzone übergeht, liegen sehr große Ganglienzellen, die sog. Purkinjeschen Zellen (**506**), welche ihre reich entwickelten Dendritenbäumchen nach außen kehren, während die Neuriten durch die Körnerschicht hindurch zum Mark ziehen. In der Rinde liegen kleinere und größere Ganglienzellen, welche die afferenten Erregungen aufnehmen und sie auf die Purkinjeschen Zellen (**505** *b*) übertragen, die sie zu den Kernen des Kleinhirns und von hier aus zur Haube weiterleiten (**507**).

5. Das **Nachhirn** (Myelencephalon, Medulla oblongata, verlängertes Mark) verschmälert sich nach hinten gegen das Rückenmark. Seine Decke besteht wie beim Zwischenhirn aus einer dünnen Schicht von Epithel, welches sich mit der gefäßreichen Pia mater innig verbunden hat und mit vielen Falten in den 4. Ventrikel hineinragt, also eine Gefäßhaut, Tela chorioidea, bildet. Da bei der Präparation diese zarte Schicht leicht entfernt wird und das Nach-

hirn dann als keilförmige Vertiefung erscheint, wird diese Region als Rautengrube, Fossa rhomboidalis, ihre zum Rückenmark überleitende ventrale Portion als Calamus scriptorius bezeichnet. Nur die Seitenwände und der Boden des Nachhirns sind verdickt und enthalten viele Herde von Ganglienzellen für Gehirnnerven und Züge von

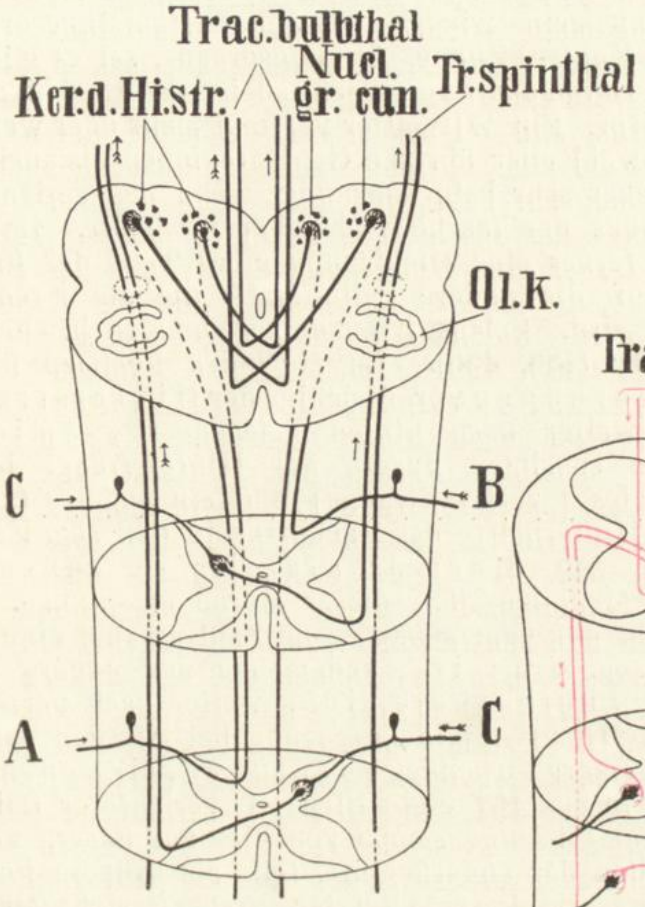


Fig. 508.

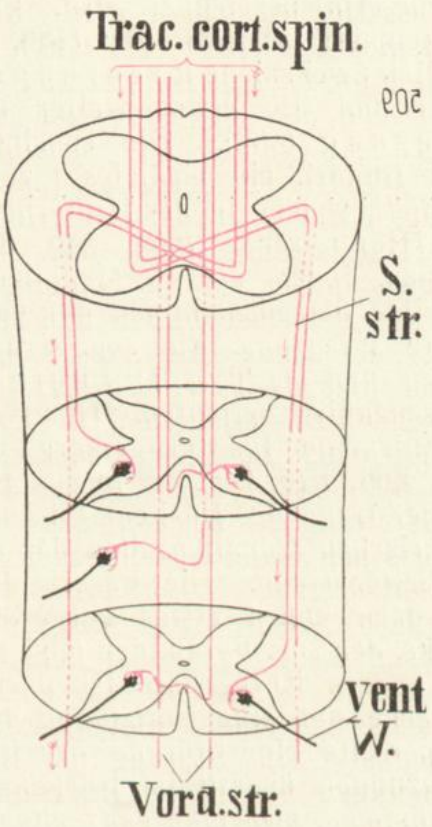


Fig. 509.

Fig. 508. Schema der Kreuzung der Hinterstränge im verlängerten Mark des Menschen. Nach Hesse, etwas verändert. Die Ventralseite des verlängerten Marks ist dem Beschauer zugekehrt. Die Kreuzung der Hinterstränge liegt etwas weiter frontal als die Pyramidenkreuzung.

Fig. 509. Schema der Pyramidenkreuzung des Tractus corticospinalis im verlängerten Mark des Menschen. Nach Hesse, etwas verändert. Die Ventralseite des Marks ist dem Beschauer zugekehrt. Bezüglich der Lage vgl. 542.

Nervenfasern, welche teils das verlängerte Mark durchlaufen, um das Rückenmark mit den vorderen Regionen zu verbinden, teils vom verlängerten Mark ins Kleinhirn ziehen (542). Ein ungewöhnlicher Reichtum an Associationsfasern verbindet die Kerne der Hirnnerven untereinander in der Oblongata. Von den 12 Paar Gehirnnerven entspringen

in der Medulla oblongata nicht weniger als 8, und zwar jeder aus einer besondere Gruppe (Kern, Nucleus) von Ganglienzellen, über die hinaus sich aber die Nervenfasern noch eine Strecke weit caudalwärts verfolgen lassen. Nur 4 Gehirnnerven gehen vor der Oblongata ab, nämlich der Olfactorius vom Großhirn, der Opticus vom Zwischenhirn, und der Oculomotorius und Trochlearis vom Mittelhirn. Da jene 8 Nerven ungemein wichtige Organe (Hautsinnesorgane, Labyrinth, Muskeln des Kopfes, Zunge, Atmungsorgane, sei es Kiemen oder Lungen, Herz und Darmkanal) versorgen, so ist das Nachhirn der wichtigste Teil des Gehirns. Ein Wirbeltier verträgt mehr oder weniger lange die Entfernung sowohl aller übrigen Gehirnregionen als auch des Rückenmarks; es geht aber sehr bald zugrunde, wenn das verlängerte Mark zerstört wird, daher der rasche Tod geköpfter Tiere. Im verlängerten Mark findet ferner eine Umbiegung eines Teils der Fasern von der einen Seite auf die andere Seite statt, die als Kreuzung (Decussatio) bezeichnet wird. Solche Kreuzungen kommen ja auch im Rückenmark vielfach vor (**483**, **490**). Im Nachhirn kommen hauptsächlich zwei solche Kreuzungen vor, diejenige der Hinterstränge (**508**) und die etwas weiter nach hinten gelegene Pyramidenkreuzung (**509**). Die sensiblen Fasern der Hinterstränge bilden zwei Bündel, ein mediales („zarter Strang") und ein äußeres („Keilstrang"), welche in der Hinterhälfte des Nachhirns in den sog. Kernen der Hinterstränge (**508**, **542**, Nucleus gracilis et cuneatus) endigen, indem sie die Ganglienzellen dieser Kerne umspinnen. Die Neuriten derselben bilden nun ventralwärts vom Zentralkanal eine sehr dichte Kreuzung, die sog. Schleife, indem sie zur andern Seite ziehen und als Tractus bulbothalamicus weiter nach vorn zum Zwischenhirn verlaufen. Die Pyramidenkreuzung betrifft den aus der Großhirnrinde ins Rückenmark ziehenden Tractus corticospinalis (**491**, **509**, **542**, rot). Wie aus **491** ersichtlich ist, verläuft er teils im Vorderstrang des Rückenmarks und sendet von hier aus Fasern zu den motorischen Ganglienzellen der andern Seite, teils als größere Portion im Seitenstrang. Die Fasern dieser letzteren kreuzen sich (**509**) in der nach außen etwas vorgewölbten Bodenschicht des verlängerten Marks, den sog. Pyramiden (**532**, **533**). Die Bedeutung dieses Uebertritts zur andern Körperseite ist noch nicht bekannt, sie erklärt aber die Tatsache, daß eine Verletzung der Großhirnrinde stets auf der andern Körperseite eine Störung der Beweglichkeit bewirkt. Da aber solche Kreuzungen überall im Rückenmark und in andern Gehirnabschnitten vorkommen, also eine ganz allgemeine Erscheinung des Zentralnervensystems der Wirbeltiere sind, kann man vermuten, daß sie das harmonische Zusammenspiel der beiden Körperhälften, also die bilaterale Symmetrie im physiologischen Sinne bedingen, denn jede gekreuzte Nervenfaser steht durch einen Teil ihrer Kollateralen mit der linken, durch einen andern Teil mit der rechten Körperhälfte in Verbindung.

IV. Gehirne einzelner Gruppen.

Ich lasse hier noch einige Einzelheiten über die Gehirne der wichtigsten Gruppen folgen. Es zeigt sich dabei, daß Größe und Ausbildung der Gehirnabschnitte ganz von der Lebensweise abhängen und daher nicht genau parallel gehen der systematischen Stufenfolge. Dem riesigen Auge der Fische und Vögel entspricht z. B. ein sehr großes

Mittelhirn, während diese Organe bei den Säugern viel kleiner sind. Nur das Großhirn steigt von Klasse zu Klasse zu immer höherer Differenzierung an.

Im allgemeinen nimmt dementsprechend das **relative Hirngewicht** (Verhältnis zum Körpergewicht) von unten nach oben zu. Die Zahlen schwanken aber nach Körpergröße und Ernährungszustand in weiten Grenzen. Junge Wirbeltiere haben ein relativ größeres Hirngewicht als alte und ebenso kleine Arten im Vergleich mit nahverwandten großen. Die folgenden Zahlen nach einer Zusammenstellung von Ziehen betreffen frische erwachsene Kadaver: Karpfen 1 : 860, Frosch 1 : 400, *Pseudopus pallasii* 1 : 1064, Taube 1 : 150, Turmfalke 1 : 74, Kleine Singvögel 1 : 30—1 : 20, *Megaptera boops* (konserviert) 1 : 12000, *Macropus rufus* 1 : 700—1 : 400, Pferd 1 : 500, indischer Elefant 1 : 400, Schaf 1 : 377, Eisbär 1 : 464, Neufundländer Hund 1 : 319, Spitz 1 : 63, Hauskatze 1 : 128, Ratte 1 : 130, Hausmaus 1 : 40, Igel 1 : 300, Maulwurf 1 : 40, *Vespertilio serotinus* 1 : 68, *Mycetes seniculus* 1 : 72, *Macacus nemestrinus* und *Hylobates* lar 1 : 75, Gorilla 1 : 213, Orang 1 : 150, Schimpanse 1 : 61, Mensch ♂ 1 : 42, ♀ 1 : 40. Frauen haben also wegen ihrer geringeren Körpergröße ein relativ höheres Gehirngewicht.

1. Cyclostomata.

Wir beginnen mit der Schilderung des Gehirns von *Petromyzon*, da bei Myxinoiden vielfach Rückbildungen durch die halbparasitische Lebensweise eingetreten sind. Beim Neunauge ist das Gehirn (**510**) einfacher gebaut als bei irgendeinem anderen Cranioten, aber alle typischen Teile sind schon vorhanden, so daß der Sprung vom *Amphioxus* zu den Rundmäulern ein ganz gewaltiger ist. Die Hemisphären sind klein und geben am dorsalen Vorderrande den Olfactorius ab. Ihre aus grauer Substanz bestehenden Wände sind sehr dick und die Ventrikel daher sehr schmal. Der Boden springt nicht nach innen gegen den Hohlraum vor, so daß man noch nicht von einem Basalganglion (Corpus striatum) sprechen kann, aber die ihm entsprechende Region ist kenntlich an dem zum Hypothalamus laufenden Tractus. Die Hemisphäre zerfällt in einen vorderen größeren Abschnitt (Bulbus olfactorius) und in einen hinteren kleineren, welcher bald als Lobus olfactorius, bald als eigentliche Hemisphäre angesehen wird. Im vorderen Bulbus liegen rundliche Glomeruli mit Mitralzellen, von denen jede mit mehreren Fila olfactoria sich verbindet, wodurch eine verstärkte Reizübertragung zustande kommt. Die Neuriten der Mitralzellen durchsetzen die ganze Hemisphäre nach den verschiedensten Richtungen, ohne einen einheitlichen Tractus zu bilden, und zeigen deutlich, daß das Telencephalon im primitivsten Zustande nur ein Riechzentrum darstellt. Sie lassen sich vielfach bis zu einem dorsomedialen Herd von Pyramidenzellen (*P.zell*) verfolgen, der als erste Andeutung eines Hippocampus angesehen und daher Primordium hippocampi genannt wird. Dieser Herd am Hinterende der Hemisphäre liegt nach außen von dem periventrikulären Grau, ist also die erste Andeutung einer Rinde, wenngleich er nicht scharf von dem Grau abgesetzt ist. Andere Faserzüge gehen durch das Zwischen- und Mittelhirn hindurch bis zur Oblongata. In der dünnen Vorderwand des Ventriculus medius liegen 2 Kommissuren, eine ventrale, die eigent-

liche Comm. anterior, und eine dorsale, welche der Comm. pallii der höheren Formen wenigstens in der Lage entspricht. In beiden ziehen Riechfasern zum Bulbus der Gegenseite.

An dem recht großen **Zwischenhirn** sind 3 Regionen zu unterscheiden, ein oberer Epithalamus, ein mittlerer Thalamus und ein unterer Hypothalamus. Das Dach des ersteren ist dünnwandig und springt kegelförmig nach oben und vorn vor (Parencephalon oder Saccus dorsalis). Diese Ausstülpung wird von einigen Forschern als Paraphyse gedeutet. Da ein Velum transversum und ein eingestülpter Plexus fehlen, ist eine Entscheidung nur auf Grund der Ontogenie möglich. Der Ausstülpung liegen zwei übereinander

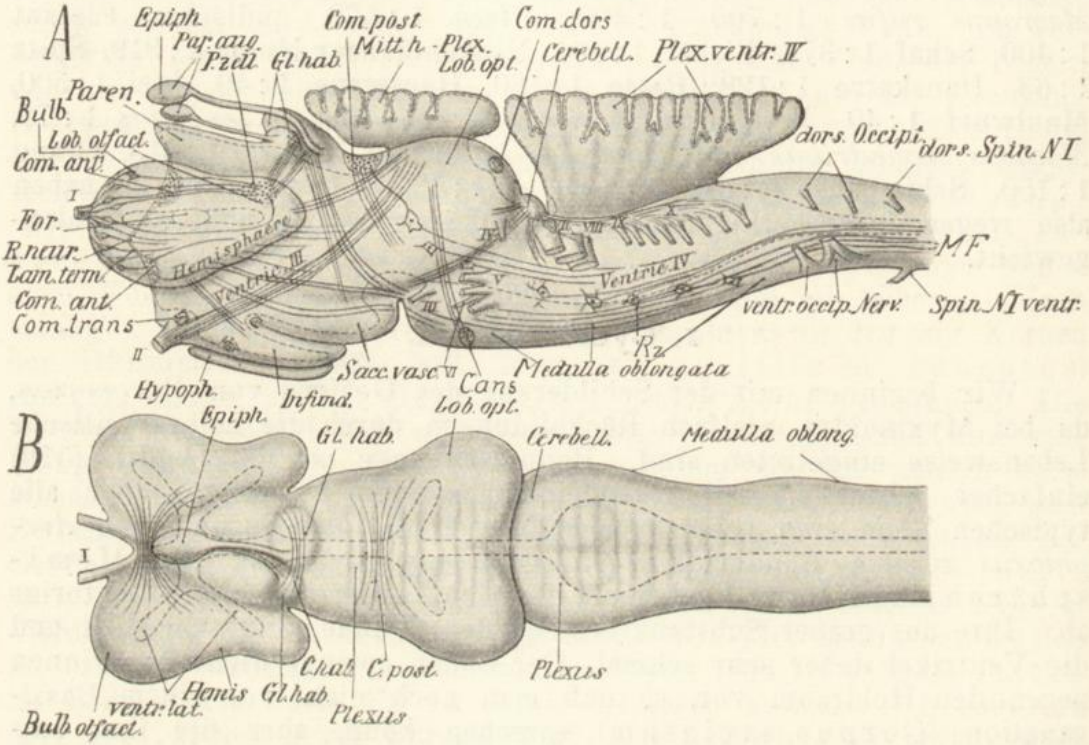


Fig. 510. Gehirn von *Petromyzon*, kombiniert nach Ahlborn, Bütschli, Mayer und anderen Autoren. A von der Seite, B von oben. *Bulb* Bulbus olfactorius, *Com.ant.* Commissura anterior, *ant'* = Com. pallii, *ans.* ansulata, *dors.* dorsalis, *hab.* habenularis, *post.* posterior, *For.* Foramen Monroi, *Gl.hab.* Ganglion habenulae, *Lam.term.* Lamina terminalis, *Lob.opt.* Lobus opticus, *Mitt.h* Mittelhirn, *M.F.* Müllersche Fasern, *P.zell* Pyramidenzellen, *Par.aug.* Parietalaugen, *Paren.* Parencephalon, *R.neur.* Recessus neuroporicus, *R.z* Riesenzellen.

gelegene Bläschen auf, welche sich nach hinten stielförmig in einen Nerven fortsetzen und als rudimentäre Stirnaugen gedeutet werden. Das obere Parietalauge wird Pinealorgan oder Epiphyse genannt, da dieses Organ der höheren Formen sich aus ihm entwickelt; sein hohler Stiel mündet neben dem rechten Ganglion habenulae in den dritten Ventrikel. Der Bau des Bläschens (**511**) ist noch ziemlich augenähnlich und wird uns bei den Sinnesorganen näher beschäftigen. Das kleine untere Bläschen (Parapinealorgan) ist noch mehr rückgebildet und sein Nerv entspringt dem linken Gl. habenulae. Die bedeutendere Größe des rechten Ganglions hängt mit der stärkeren Ausbildung des oberen Bläschens zusammen, das für die Lichtaufnahme günstiger liegt. Man darf annehmen, daß beide ursprünglich neben-

einander gelegen haben, das obere rechts, das untere links. Bei *Geotria australis* befindet sich das untere Bläschen noch deutlich etwas links und vor dem rechten. Zwischen den beiden Ganglien spannt sich eine Com. habenularis aus. In sie treten Fasern aus der hinteren Hemisphärenregion, um zum Teil auf der anderen Seite nach vorn zu laufen (Tractus olfactohabenularis oder Taenia thalami). Andere Fasern lassen sich von ihr bis zum Hypothalamus und bis zur Oblongata verfolgen. Ein Plexus chorioideus fehlt, was wohl damit zusammenhängt, daß die Thalamuswände sehr dick sind und nur ein ganz schmaler dritter Ventrikel übrigbleibt, der sich ventral im Hypothalamus erweitert. Hier liegt vorn der Chiasmawulst, in dem außer den Sehfasern die Com. transversa verläuft. Nach hinten folgen zwei Vertiefungen, zunächst das Infundibulum mit der anliegenden Hypophyse, und eine andere, welche dem Saccus vasculosus der Knochenfische entspricht, aber noch nicht gefäßreich ist und keine Sinneszellen enthält. Sie wird auch als Sinus superior infundi-

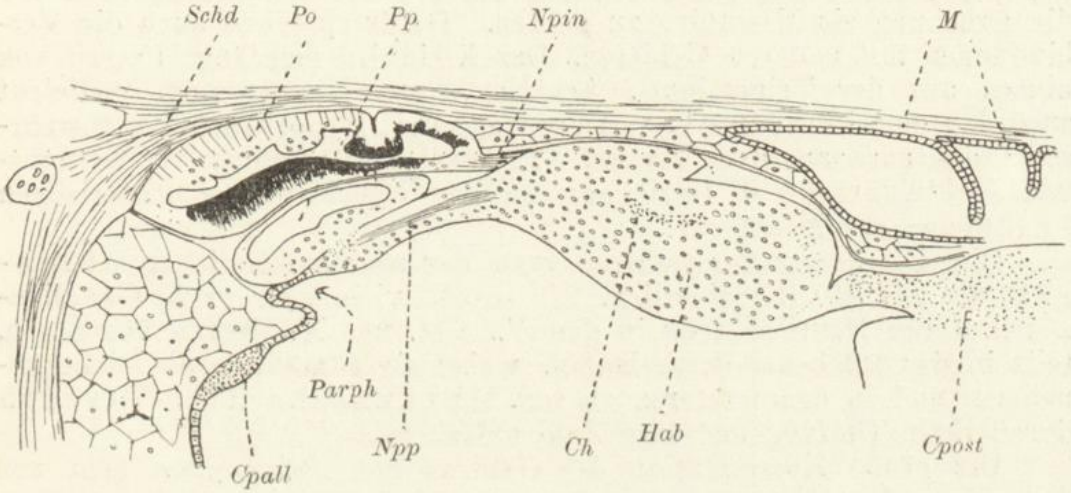


Fig. 511. Sagittalschnitt durch die Parietalgegend von *Ammocoetes* nach Studnicka. *Ch* Commissura habenularis, *Cpall* Commissura pallii, *Cpost* Commissura posterior, *Hab* Habenularganglion, *M* Plexus des Mittelhirns, *Npp* Nervus parapinealis, *Npin* Nervus pinealis, *Parph* Paraphyse, *Po* Pinealorgan (Epiphyse), *Pp* Parapinealorgan, *Schd* Schädeldecke.

buli oder Recessus mammillaris bezeichnet. Die Hypophyse (s. S. 472) liegt dem Infundibulum an und scheint mit ihrem Zwischenlappen schon in die Trichterhöhle zu sezernieren.

Das **Mittelhirn** ist sehr groß und nimmt dadurch eine Ausnahmestellung ein, daß das Dach in der Mitte eine dünnhäutige faltige Ausstülpung bildet, welche viele Blutgefäße der Pia mater empfängt und einen Plexus chorioideus bildet. Daß die Einstülpung der Blutgefäße bei *Petromyzon* am Mittelhirn und nicht, wie sonst, am Zwischenhirn erfolgt, hängt wohl mit der Anwesenheit von 2 Parietalaugen zusammen. Ich sehe hierin ein primitives Moment, das verschwand in demselben Maße, als die Opticusfasern das Dach des Mittelhirns eroberten. Die übrigen Wände des Mittelhirns sind dick und enthalten zentrales Grau, welches einen mäßig großen Hohlraum umschließt. Die Dorsalregion ist das Tectum opticum, in dem die Sehnervenfasern enden. Die Seitenwand (Tegmentum) enthält Fasern, welche zum Boden herabziehen und hier in einer Com. ansulata zur anderen

Seite laufen, um dann in die Oblongata überzutreten. Sie vermitteln die Uebertragung der optischen Reize auf die Bewegungsmuskulatur. In der Seitenwand liegen jederseits 3 „Riesenzellen", deren dicke Neuriten nach hinten verlaufen. Sie sind die vordersten jener großen Ganglienzellen des verlängerten Marks, aus deren Neuriten die sog. Müllerschen Fasern hervorgehen; jederseits laufen 6—8 solcher Fasern ohne Kreuzung bis zum Schwanz, dem einzigen Bewegungsorgan, und bringen ihn in Abhängigkeit von den Sinnesorganen des Kopfes. Die vorderste Riesenzelle läßt sich mit einem Dendriten bis zur Com. posterior verfolgen, welche beide Seiten des Mittelhirns in Beziehung zueinander setzt. Dieselbe Bedeutung kommt wohl auch der kleinen Com. dorsalis zu. Während diese dorsalen Teile des Mittelhirns sensibel sind, haben die Zellen der Basis eine motorische Bedeutung, indem sie die Kerne der Augenmuskeln bilden (**510**, *III*, *IV*, *VI*). Ein Ganglion interpedunculare ist vorhanden.

Das **Cerebellum** ist klein und entbehrt noch echter Purkinje-Zellen, aber die Lage dicht hinter der Trochleariskreuzung gestattet die Erhebung als Kleinhirn zu deuten. Dafür sprechen auch die Verbindungen mit anderen Gebieten. Das Kleinhirn empfängt Fasern von hinten aus der Trigeminus-, Acusticus- und Vagusregion, vielleicht auch aus dem Rückenmark, von vorn aus dem Hypothalamus und wahrscheinlich auch aus dem Tectum. Es setzt also offenbar die Geruchs- und Lichteindrücke in Beziehung zu den sensiblen und motorischen Funktionen des Nachhirns.

Die Anordnung der Gehirnnerven der sehr ansehnlichen Oblongata ist aus **510** B ersichtlich. Sie enthält viele sehr große Ganglienzellen, deren Neuriten teils in den V., VII. und X. Nerven übergehen, teils in das Rückenmark auslaufen, wobei sie allmählich an Dicke zunehmen und in dem letzteren als sog. Müllersche Riesenfasern durch ihren Umfang und ihre Zahl auffallen.

Die große Komplikation des Gehirns von *Petromyzon* geht aus den zahlreichen Faserzügen hervor, von denen einige schon erwähnt wurden und noch folgende angedeutet werden mögen. Von den Hemisphären geht ein Tractus olfactohabenularis (Taenia thalami) nach den Habenularganglien und passiert dabei zum Teil das Primordium hippocampi, ein Tr. striothalamicus vom Boden der Hemisphäre zum Thalamus und weiter zur Oblongata, ein anderer zum Infundibulum und dann zur Oblongata, endlich ein Tr. lobotectalis zum Dach des Mittelhirns. Dagegen fehlt eine Verbindung der Hemisphäre mit dem Cerebellum, welche bei *Myxine* vorkommt, weil bei dieser Gattung das Kleinhirn viel stärker entwickelt ist. Das Primordium verbindet sich mit dem Hypothalamus und ist daher als ein Korrelationszentrum für Riech- und Geschmacksempfindungen anzusehen. Von den Habenularganglien geht jederseits ein rechts stärker ausgebildetes Meynertsches Bündel (Fasciculus retroflexus) zum Thalamus und weiter zum Tegmentum und zum Boden des Mittelhirns, wo eine zweimalige Kreuzung stattfindet, ehe die Fasern sich in die Oblongata fortsetzen.

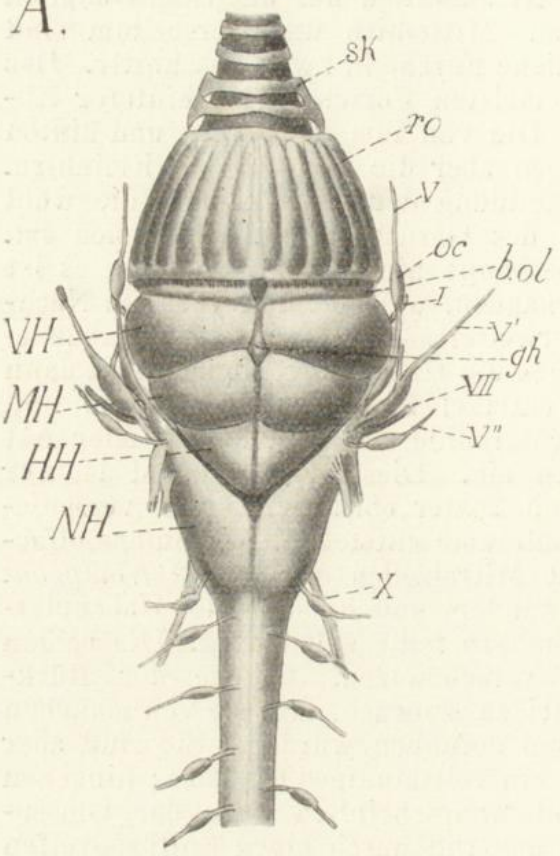
Das **Gehirn von Myxine** (**512**) erscheint auf den ersten Blick sehr verschieden von dem des Neunauges, ein genaueres Studium zeigt aber, daß beide sehr ähnlich gebaut sind. Durch die riesige Entfaltung des Riechorgans (*ro*) ist das Gehirn von vorn nach hinten stark zusammengedrückt worden, und außerdem haben sich die Seitenränder des Vorder-

hirns nach oben und innen übergeschlagen, so daß sie sich vor den Habenularganglien berühren. Man erblickt also in der Dorsalansicht die Ventralfläche des Vorderhirns. Der Olfactorius ist nicht einheitlich wie bei *Petromyzon*, sondern besteht aus vielen einzelnen Bündeln von Nervenfasern. Das Zwischenhirn ist mit dem Vorderhirn verschmolzen und seine Lage ist äußerlich nur an jenen Ganglien und am Infundibulum zu erkennen. Mittelhirn und Cerebellum sind groß und zerfallen durch eine mediane Furche in zwei Abschnitte. Das Kleinhirn wurde zuerst von den meisten Forschern als hinterer Abschnitt des Mittelhirns angesehen. Die von ihm nach vorn und hinten gehenden Verbindungen rechtfertigen aber die Deutung als Kleinhirn. Sehr eigenartig ist die starke Rückbildung der Ventrikel (B), die wohl auch als eine Folge des Druckes des Geruchsorganes anzusehen ist. Seitliche Hohlräume existieren überhaupt nicht mehr, sondern es ist nur ein enger medianer Kanal vorhanden, welcher sich vorn im Nachhirn zu einer Fossa rhomboidalis erweitert. Von hier steigt der Aquaeductus Sylvii schräg nach oben gegen die Habenularregion, knickt dann plötzlich um, steigt als dritter Ventrikel senkrecht nach unten und schwillt an der Basis zu der Trichterhöhle an. Ein horizontaler Ast dringt zuweilen in das Vorderhirn ein. Dieser Zentralkanal ist nur bei ganz jungen Tieren durchlaufend, später obliteriert er an verschiedenen Stellen, so daß getrennte Hohlräume entstehen. Im Bulbus olfactorius finden sich Glomeruli und Mitralzellen wie bei *Petromyzon*. Die Com. pallii ist nach hinten gewandert und hat sich der Habenularcommissur angeschmiegt. Eine Epiphyse fehlt vollständig. Die beiden Habenularganglien sind teilweise verschmolzen. Infolge der Rückbildung der Augen sind die N. optici so schwach, daß sie von manchen Forschern übersehen oder nur selten gefunden wurden. Sie sind aber immer vorhanden und bilden auch ein vollständiges Chiasma; hingegen fehlen die Augenmuskelnerven und wahrscheinlich auch der Glossopharyngeus. Die Hypophyse bleibt dauernd durch einen Epithelstreifen in Verbindung mit dem Ductus nasopharyngeus, weil dieser gerade dort in die Mundhöhle einmündet, wo sich die Hypophyse von ihr abschnürt. Für die phyletische Herleitung dieses Organs ist es von Bedeutung, daß es sich dem Trichter bloß äußerlich anlegt, was nicht ausschließt, daß schon eine Abgabe von Flüssigkeit an das Gehirn in geringem Maße erfolgt. Die enge Verbindung einer Munddrüse mit dem Gehirn ist offenbar ein späterer Zustand (vgl. S. 517). Die verschiedenen Faserbündel des Gehirns verlaufen im wesentlichen wie bei *Petromyzon*. Die Plexus chorioidei fehlen vollständig infolge der Ventrikelreduktion. Hinsichtlich der letzteren und des Auges ist *Myxine* sekundär einfacher geworden als *Petromyzon*, kann aber nicht als primitiv gelten. Das Gehirn von ***Bdellostoma*** ist sehr ähnlich dem von *Myxine*, aber die Bulbi olf. sind viel größer, die Augennerven dicker, und der Zentralkanal ist zwar auch ohne seitliche Ventrikel, aber doch nicht so stark rückgebildet wie bei *Myxine*. *Bdellostoma* verhält sich also noch etwas ursprünglicher als *Myxine*.

2. Die übrigen Fische.

Vorderhirn. Eigentliche Hemisphären fehlen, denn es bilden sich nicht zwei seitliche Blasen, sondern das Telencephalon des Embryos wächst nach vorn aus und umschließt einen einheitlichen Hohlraum

welcher vorn von der Lamina terminalis begrenzt wird und sich jederseits zum Bulbus olfactorius ausstülpt (**514**). Die Vorderwand verdickt sich dabei beträchtlich. Nur die Dipnoi (**515**), welche zu den Amphibien hinüberleiten, verhalten sich wie die Cyclostomen und die übrigen Wirbeltiere, indem sie zwei große Hemisphären mit dicken Wänden (**516**) besitzen. Sie stehen schon auf einer etwas höheren Stufe als die Anuren (vgl. **524**), da sich dorsolateral und ventral eine deutliche Rinde von Ganglienzellen von dem periventrikulären Grau abgesondert hat (Hippocampus und Cortex olfactoria). Man wird mit Rücksicht auf den *Amphioxus* und die Ontogenie hierin einen höheren Zustand erblicken müssen, welcher durch die Riechreize verursacht wurde. Wie die Augenblase den Lichtreizen entgegenwächst, so die Hemisphäre den Geruchsreizen. Die Decke (Pallium) des Vorderhirns verdickt sich seitlich und bleibt in der Mitte eine dünne, gefäßreiche Tela chorioidea ohne Nervenzellen, welche sich bei den Selachiern, aber nicht oder nur wenig bei Knochenfischen (**514** C) und



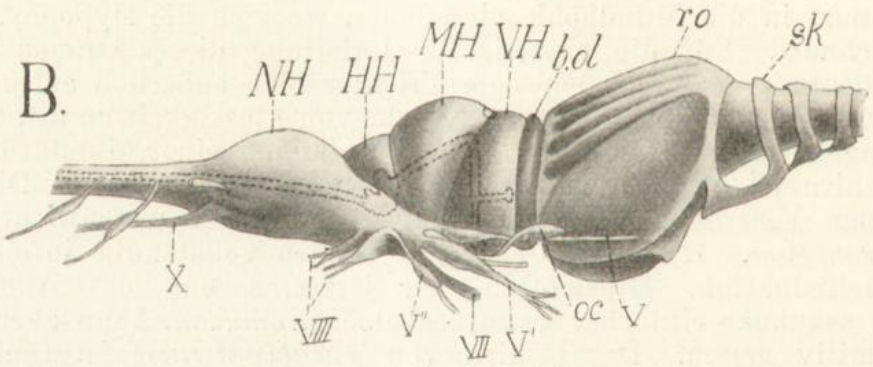


Fig. **512**. Gehirn von *Myxine glutinosa* nach Retzius, $^6/_1$. A von oben, B von der Seite gesehen; in B ist nach Holm die Lage des zentralen Hohlraums eingezeichnet, welcher aber nur bei jungen Tieren kontinuierlich ist. *b. ol* Bulbus olfactorius, *gh* Ganglia habenulae, *oc* Auge, *ro* Riechorgan, *sk* Knorpelskelett, *VH, MH, HH, NH* Vorder-, Mittel-, Hinter-, Nachhirn.

Ganoiden als faltiger Plexus in den Ventrikel einstülpt. Bei *Amia* und noch mehr bei *Ceratodus* springt die Tela in Gestalt einer medianen Falte nach innen vor und deutet dadurch zwei Hemisphären scheinbar an. Die Breite der dünnen Decke ist bei den einzelnen Klassen verschieden. Bei den Selachiern (**513** B) nimmt diese epitheliale Tela nur

die mediane Region ein, während die Seitenteile verdickt sind und Ganglienzellen und Fasern enthalten. Bei den Ganoiden und Teleosteern hingegen gehört auch die Seitenwand zur Tela (**514** C), indem die ursprünglich dorsale Nervensubstanz (Lob. olfact.) zur Ventralfläche gerückt ist und dem Corpus striatum lateral anliegt. Hier verdient die Decke wirklich die Bezeichnung Pallium, da sie mantelartig die ventrale Erhebung umhüllt. Sie wird von einem Flimmerepithel gebildet. Vorn stülpt sich die Nervenmasse jederseits aus zu einem bei vielen Fischen, namentlich bei Raubfischen (**513**), sehr ausgeprägten Bulbus olfactorius mit dem Glomeruli. Liegt die Nasengrube in einiger Entfernung vor dem Gehirn, so verlängert sich der Auswuchs und zerfällt in einen vorderen Bulbus olfactorius, von dem die Fila olfactoria nach vorn in das Geruchsorgan gehen, einen mittleren eingeschnürten Tractus (Pedunculus) und den Lobus olfactorius am Vorderhirn (**513**, **514**). Der Lobus sitzt bei manchen Haien (*Laemargus, Carcharias*), Rochen und bei *Ceratodus* seitlich am Vorderhirn. Der Tractus ist von sehr verschiedener Länge, kurz oder fehlend bei *Scymnus lichia* (**513**), *Acanthias vulgaris, Spinax niger, Scyllium stellare, Galeus, Mustelus,* Holocephalen. Dies ist der primitive Zustand, denn ontogenetisch sitzt der Bulbus zuerst am Gehirn und wandert erst später nach vorn. Mittellang ist der Tractus bei Arten der Gattungen *Carcharias, Laemargus, Heptanchus, Zygaena, Trygon, Raja, Ceratodus*; sehr lang bei *Squatina angelus, Hexanchus griseus* (**513** C), *Myliobatis bovina.* Nahe Verwandte können diesbezüglich differieren: *Laemargus rostratus* mittellang, *L. borealis* sehr lang. Bei zwei Haien (*Isistius brasiliensis, Echinorhinus spinosus*) ist der Bulbus sitzend, und die Fila olfactoria bilden einen sehr langen, jederseits zweibündeligen Tractus. Maßgebend für die Ausbildung eines langen Tractus sind namentlich Größe des Auges und Dicke der Schädelwand, welche das Gehirn nach hinten drücken. Unter den Knochenfischen

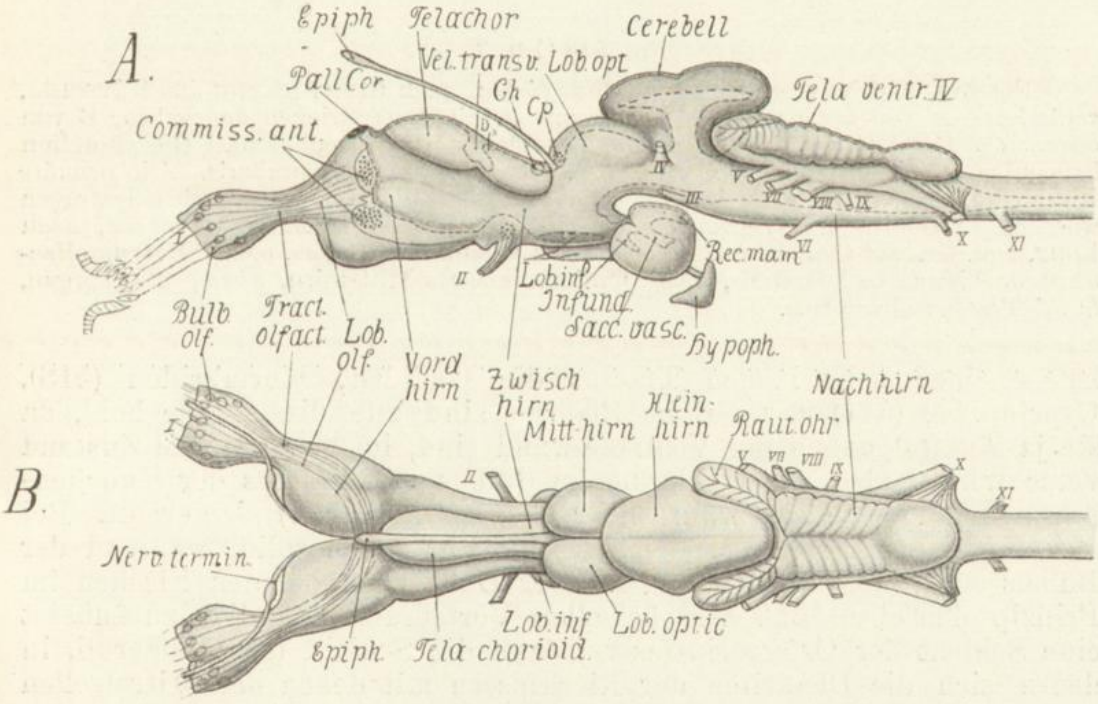


Fig. **513** A u. B.

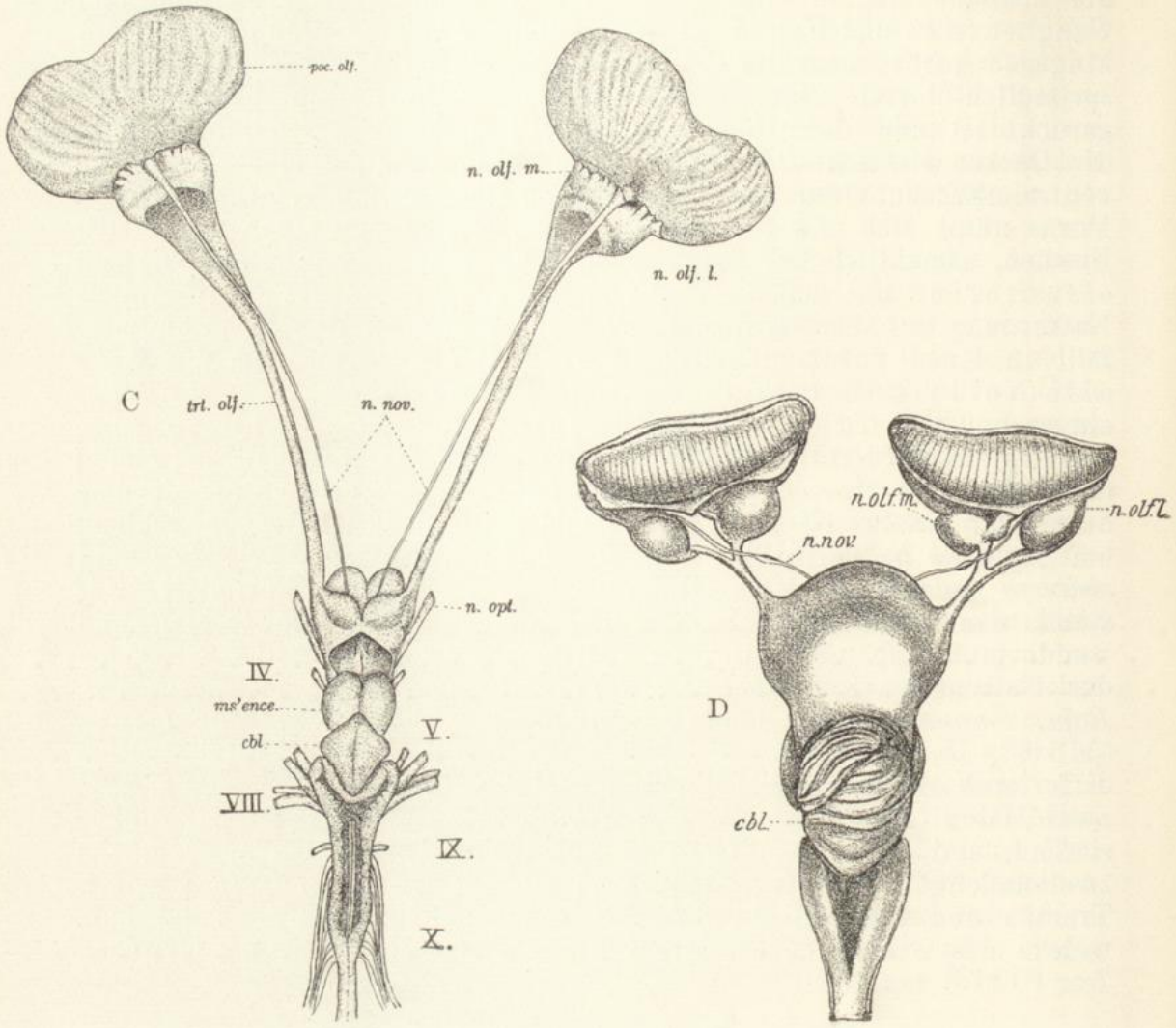


Fig. 513 C u. D.

Fig. 513. Gehirn eines Hais, *Scymnus lichia*, nach BURCKHARDT aus BÜTSCHLI, verändert. A von der Seite, der Hohlraum ist mit Punktstrichen angegeben, B von oben. *Cp* Commissura posterior, *Ds* Dorsalsack (Parencephalon), *Gh* Ganglion habenulae, *Pal.Cor.* pallialer Cortex, *Rec.mam.* Recessus mammillaris. Die primäre Riechbahn, der Olfactorius ist in A verhältnismäßig viel zu groß eingetragen worden. C Gehirn von *Hexanchus griseus*, D von *Scoliodon terrae novae*, nach LOCY, nat. Gr. *cbl* Cerebellum, *n.nov* Nervus terminalis, *n.olf.m*, *n.olf.l* Nervus olfactorius medianus und lateralis, *n.opt.* Opticus, *msence* Mittelhirn, *poc.olf.* Riechorgan, *tr.olf.* Tractus olfactorius.

haben einen sehr langen Tractus die Gadiden, Mormyriden (**518**), Cyprinoiden (**514**) u. a. Beim Embryo sind alle diese Teile hohl, da sie ja Ausstülpungen der Ventrikelwand sind, im erwachsenen Zustand verschwindet aber der Hohlraum im Bulbus und Tractus der Knochenfische und vieler Haie, während er bei Ganoiden (**522**) sich erhält. Bei *Acanthias* und *Centrophorus* ist der Tractus schon solid, während der Bulbus noch hohl geblieben ist. Der Bulbus hat bei den Fischen im Prinzip denselben Bau wie bei allen Vertebraten, nämlich zu äußerst eine Schicht der Olfactoriusfasern, dann die Schicht der Glomeruli, in denen sich die Dendriten der Riechfasern mit denen der Mitralzellen zu rundlichen Knoten verflechten, dann die Schicht dieser Zellen, end-

lich im Innern Fibrillen und Sternzellen. Das Gebiet, in dem die Neuriten der Mitralzellen (sekundäre Riechfasern) enden, ist der Lobus olfactorius. Bei Amnioten existiert noch eine Hippocampusregion, in der tertiäre Riechfasern, die vom Lobus ausgehen, enden. Ein solcher Hippocampus ist unter den Fischen bis jetzt nur bei *Lepidosiren* (**516**) und *Protopterus* gefunden worden als eine Rindenschicht im Dach des Ventrikels, deren laterales Ende (bei *l*) dem Neopallium (Neocortex) der Amnioten entspricht, d. h. dem Teil der Rinde, welcher die höheren psychischen Aufgaben übernimmt. Die tertiären Riechfasern sind aber noch nicht gefunden worden, sondern die Homologie wird erschlossen von Smith aus der mit *Ornithorhynchus* übereinstimmenden Lage. Bei diesen beiden Dipnoern sitzt der Bulbus olf. (**515**) der dorsalen Hälfte der Vorderwand der Hemisphäre an und die ventrale springt bei *Protopterus* unter dem Bulbus stark vor als sog. Tuberculum olfactorium (*Tb. ol.*) oder Lobus postolfactorius.

Der Boden des Vorderhirns pflegt sich zu zwei großen **Basalganglien (Corpora striata)** zu erheben, welche den Ventrikel bei manchen Haien (*Carcharias, Lamna*) sehr einengen; bei *Zygaena, Trygon, Myliobatis* verdrängen sie diesen Hohlraum sogar vollständig. Bei den Teleosteern findet sich häufig auf dieser Erhebung eine schräg verlaufende Furche (**514** B), wodurch ein mediales Epistriatum von dem mehr lateral und innen gelegenen Striatum abgegrenzt wird (C). Ein Teil der Fasern des Epistriatums kreuzt in der Com. anterior. Ventrolateral schließt sich der als Lobus olfactorius oder Hypostriatum bezeichneter Kern an. Das Epistriatum wird von Goldstein als medialer Teil des Lobus olf. angesehen, denn beide empfangen die Riechfasern aus dem Bulbus olf., welche in einem medialen und einem lateralen Bündel verlaufen. Die Nomenclatur ist leider wenig einheitlich. Die dorsale Hälfte der Nervenmasse am Boden des Vorderhirns wird auch als Primordium hippocampi (Johnston) oder Primordium pallii (Holmgren) bezeichnet, das Epistriatum als Corpus präcommissurale. Die Basalganglien sind durch einen septalen Spalt geschieden, nur bei einigen Knochenfischen (Synbranchiden, *Gadus merlangus*) kommt es zu Verwachsungen. Die dicke Wand der Hemisphäre der dipneumonen Dipnoer (**516**) [bei *Ceratodus* bleibt sie dünner] bildet kein nach innen vorspringendes Striatum. Die entsprechende Region ist hier in die Außenwand verschoben infolge der Verdickung der medialen Wand.

Bei allen Fischen sind nicht nur absteigende Fasern ähnlich wie bei Petromyzon zu den Ganglia habenulae, zum Thalamus und Hypothalamus vorhanden, sondern meist auch aufsteigende aus dem letzteren, welche wahrscheinlich Geschmacksempfindungen in Korrelation zu den Riechreizen setzen. Das Gehirn ist also nicht ausschließlich Riechzentrum. Es fehlt aber noch eine graue Rinde für höhere psychische Leistungen mit Ausnahme der Selachier, welche beiderseits der Lamina terminalis einen Höcker besitzen, in den keine Riechfasern (**513** A, *Pall. Cor.*) eintreten und der daher als erste Andeutung eines übergeordneten Gebiets von Edinger angesehen wird. Lateral von ihm endet ein vom Hypothalamus kommender aufsteigender Faserzug (Tr. pallii), so daß die Zellen des Höckers ein Assoziationsgebiet sein könnten. Vielleicht hat auch bei Lepidosiren die schon erwähnte laterale Rindenzone (**516** *l*) eine solche Funktion. Die korrelative Be-

deutung des Vorderhirns ist auf jeden Fall gering. Ein vorderhirnloser Weißfisch (Squalius cephalus) bewegt sich nach Steiner ganz normal, sucht seine Nahrung, unterscheidet rote und weiße Oblaten und hat Geschmacksempfindungen. Ein solches Tier schnappte einem normalen stets die Regenwürmer weg, so daß ich vermute, daß das Corpus striatum ein Hemmungszentrum irgendwelcher Art ist.

Das **Zwischenhirn** ist bei den meisten Fischen von oben gesehen nur klein, da das stark entwickelte Mittelhirn es von hinten her über-

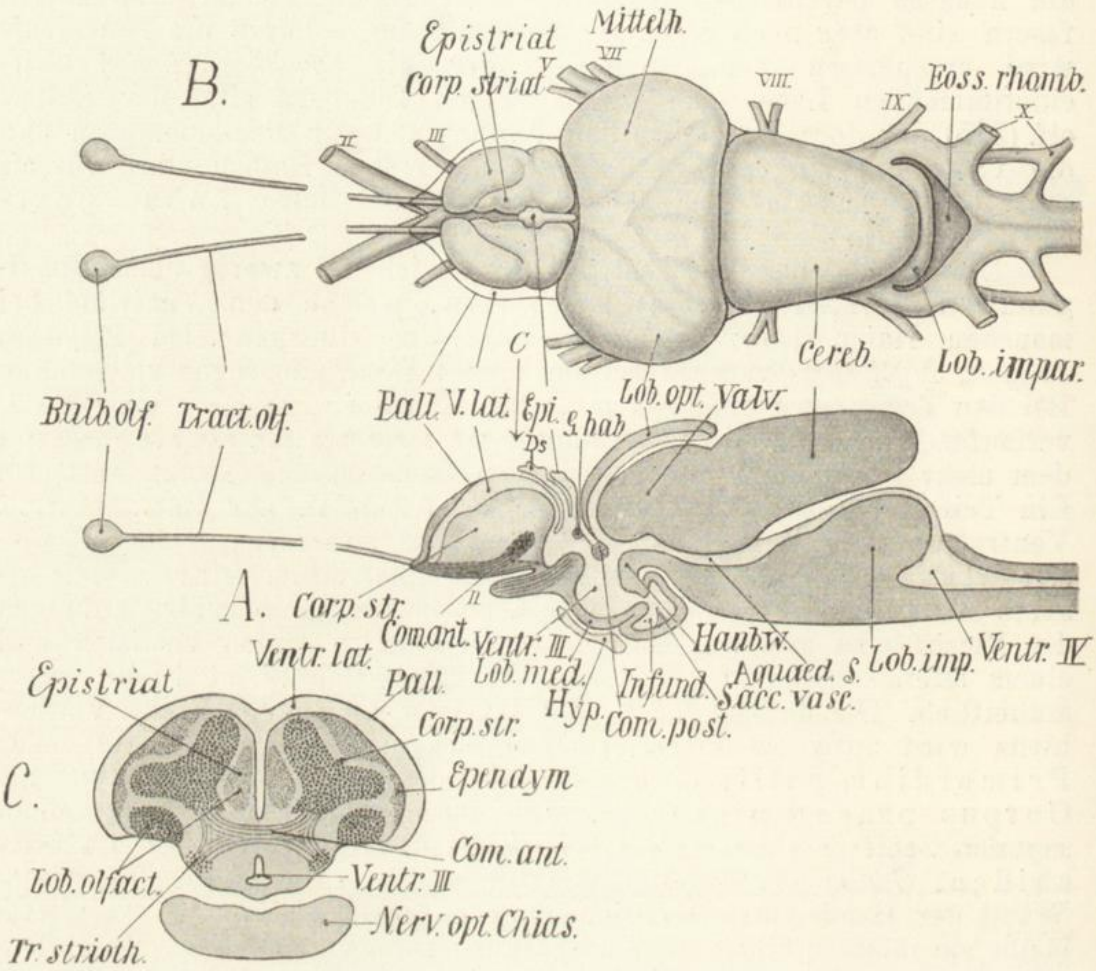


Fig. 514. Gehirn von *Barbus fluviatilis*, nach Goldstein. A Sagittalschnitt, B von oben, C Querschnitt durch das Vorderhirn. *Com. ant.* Commissura anterior, *Ds* Dorsalsack, *Epi* Epiphyse, *G. hab.* Ganglion habenulae, *Haubw.* Haubenwulst, *Tr. strioth.* Tractus striothalamicus.

wölbt. Bei einigen primitiven Selachiern (*Scymnus*, **513**) und bei Holocephalen ist es aber sehr lang und schmal, weil die großen Augen das Vorderhirn nach vorn und das Mittelhirn nach hinten gedrängt haben. An dem dünnwandigen Dach finden sich die schon früher (S. 513) erwähnten Ausstülpungen. Die Paraphyse ist meist sehr klein. Der Dorsalsack (Parencephalon) ist bei Selachiern (**514** *Ds*), Stören (**522**) und Dipnoern meist groß, breit und häufig durch Blutgefäße gefaltet (daher in **515** B als Adergeflechtknoten bezeichnet), bei Chimaera und Teleosteern (**514** *Ds*) dünn, röhrenförmig. Die Epiphyse ist bei Haien und Knorpelganoiden meist sehr lang, so daß sie mit ihren drüsigem Endbläschen bis in den Schädelknorpel eindringen

kann, bei Knochenganoiden und Teleosteern kürzer; der erstere Zustand ist der primitive, denn das Bläschen war ursprünglich ein in der Haut liegendes Auge. *Amia* und *Lepidosteus* weisen eine merkwürdige Ausstülpung jederseits auf, welche wohl zum Dorsalsack gerechnet

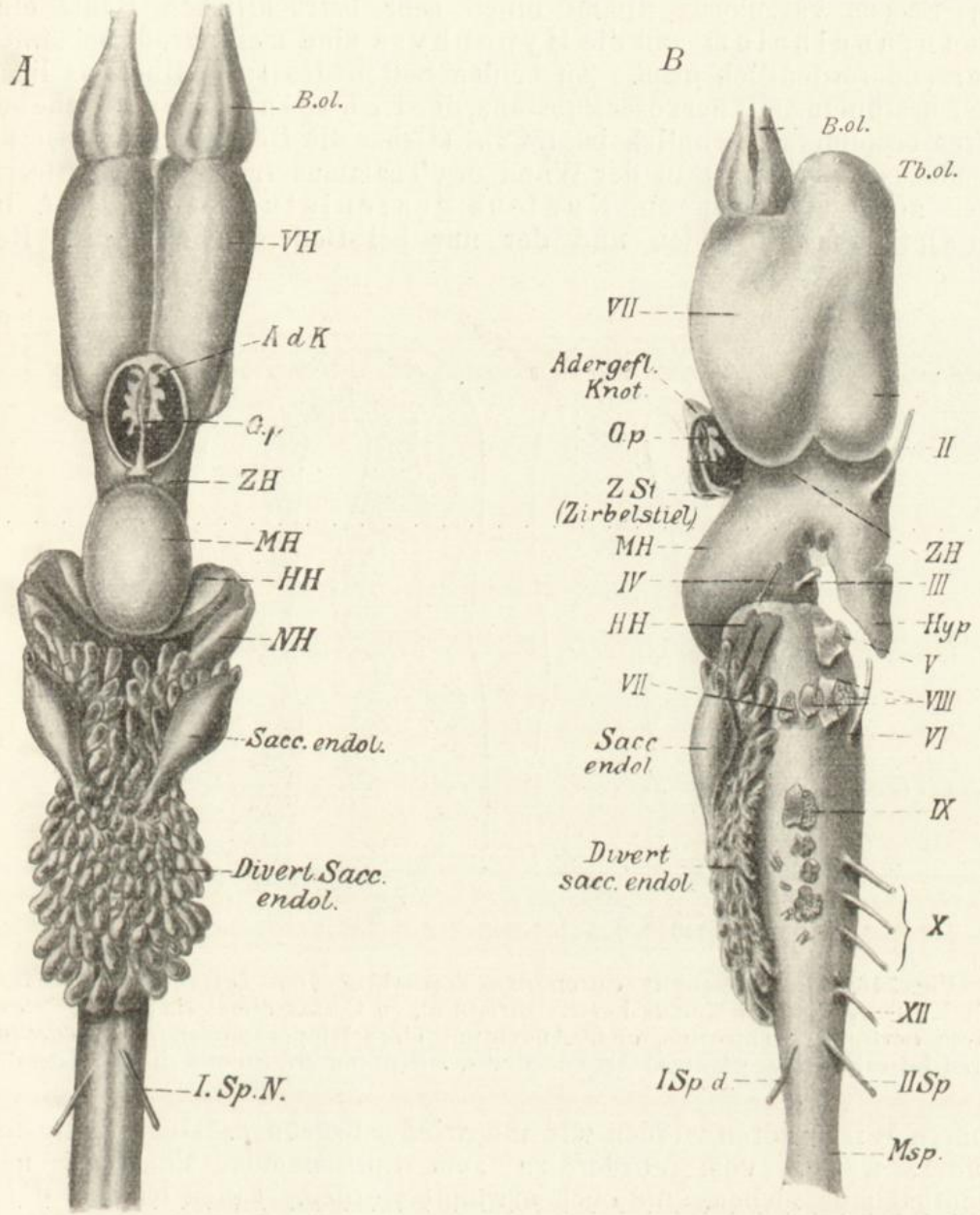


Fig. 515. Gehirn von *Protopterus annectens*. A von oben, B von der Seite, nach BURCKHARDT. *AdK* Adergeflechtknoten (Parencephalon), *B.ol* Bulbus olfact., *Divert Sacc.endol* Divertikel des Saccus endolymphaticus, *Gp* Glandula pinealis, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *MH* Mittelhirn, *Msp* Medulla spinalis, *NH* Nachhirn, *Sacc.endol.* Saccus endolymphaticus, *Sp* Spinalnerv, *Tb.ol* Tuberculum olfactorium, *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn, *II—XII* Gehirnnerven.

werden muß und die sich sofort in einen frontalen und einen kaudalen Abschnitt gliedert. Der erstere legt sich an das Vorderhirn an bis zu seiner Basis, der hintere erstreckt sich bis zum Vagus. Es liegt also das ganze Gehirn zwischen zwei flachen dünnwandigen Säcken, deren Bedeutung nicht bekannt ist. Sie werden reichlich vom Sympathicus

innerviert, und ihre Epithelzellen enthalten viele Körner, so daß sie wohl bei der Ausscheidung der Flüssigkeit im Duralraum tätig sind. Von den Ganglia habenulae ist umgekehrt wie bei *Petromyzon* das linke größer als das rechte; nur *Clupea* verhält sich in dieser Beziehung wie das Neunauge. Der Boden des Zwischenhirns vom Chiasma bis zum Saccus vasculosus nimmt einen sehr beträchtlichen Raum ein. Das Infundibulum und die Hypophyse sind meist groß, bei *Amia* sogar außerordentlich groß. Zu beiden Seiten des Infundibulums liegt eine Ausstülpung mit nervöser Substanz, der Lobus inferior, welche bei Stören besonders ansehnlich ist (**522**). (Ueber die Bedeutung des Saccus vasculosus vgl. S. 517.) In der Wand des Thalamus tritt bei Teleosteern neben anderen Kernen ein Nucleus geniculatus (**517**, *10*) auf, in dem Opticusfasern enden und der nur bei Bodenfischen fehlt. Bei

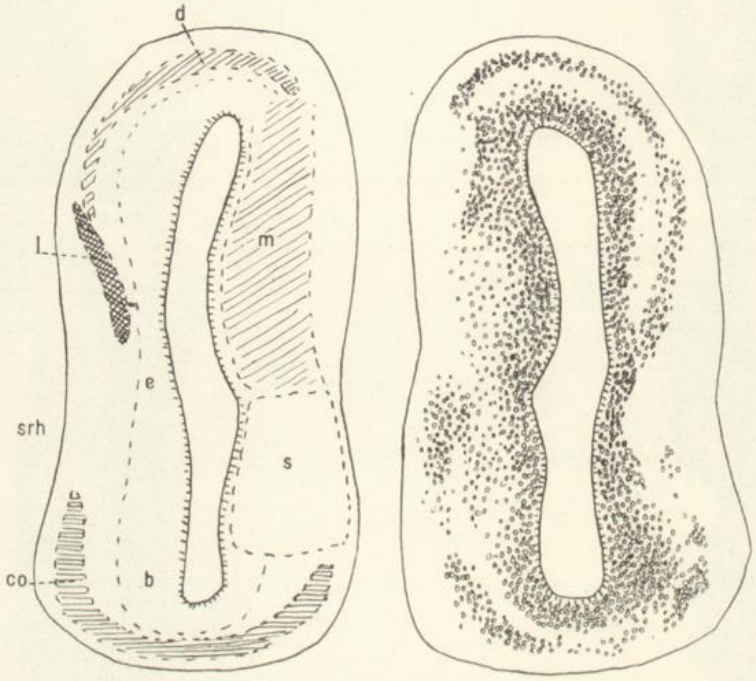


Fig. **516**. Frontalschnitt durch das Vorderhirn von *Lepidosiren paradoxa* nach KUHLENBECK. *b* Nuclus basalis (Striatum), *co* Cortex olfactoria (Palaeocortex), *d* Area dorsalis (Archicortex, erste Andeutung eines Hippocampus), *e* Epistriatum, *l* Area lateralis (Neocortex), *m* Area medialis, *s* Septum, *srh* Sulcus rhinalis lateralis.

höheren Wirbeltieren werden wir ihm wieder begegnen. Die wichtigsten Bündel, welche vom Vorderhirn zum Epithalamus, Thalamus und Hypothalamus ziehen, sind oben erwähnt worden. Einen Fasciculus retroflexus [*12*] (MEYNERTsches Bündel), welcher von dem Epithalamus zum Boden des Mittelhirns führt, haben wir schon bei *Petromyzon* kennen gelernt. Der Tractus olfacto-hypothalamicus (*27*) verbindet das Riechzentrum auf dem Boden des Zwischen- und Mittelhirns. Ein aufsteigender Faserzug vom Hypothalamus zur Hinterregion des Vorderhirndaches wird Tractus pallii (*13*) genannt. Aus **517** ist ersichtlich, daß der Hypothalamus ein wichtiges Korrelationsgebiet zwischen absteigenden und aufsteigenden Bündeln (Tr. spinothalamicus und Tr. spinohypothalamicus, *28*, *29*) ist und daß das Zwischenhirn auch mit dem Cerebellum (*14*) zusammenhängt. Von dem Tr. lobopedun cularis (*37*), der aus den Lobi inferiores

sich bis ins Vagusgebiet verfolgen läßt, ist anzunehmen, daß er Geschmacks- und Riechempfindungen assoziiert und bei der Nahrungssuche eine Rolle spielt.

Das **Mittelhirn** ist immer ein ansehnlicher Teil des Gehirns, bei Knochenfischen (**514**) sogar zuweilen der größte. Bei Selachiern legt sich das Hinterhirn oft weit über das Mittelhirn hinüber, während bei Ganoiden und Teleosteern umgekehrt das Mittelhirn das Hinterhirn überlagert. In der Regel zerfällt es durch eine Längsfurche in zwei Halbkugeln und wird daher wohl auch Corpora bigemina genannt. Unter dieser Furche springt das Dach bei Knochenfischen und Ganoiden nach innen in der Form eines Längswulstes (Torus longitudinalis) vor. Ein solcher kann aber auch fehlen (*Amia*). Das Dach wird gerechnet von der Commissura posterior bis zu Trochleariskreuzung. Das dorsale Vorderende des Kleinhirns springt bei Selachiern gar nicht, bei Knochenganoiden wenig, bei Stören und Teleosteern sehr stark in den Ventrikel des Mittelhirns vor. Diese Partie wird Valvula genannt. Das Dach (Tectum) wird von nervöser Substanz gebildet und ist mäßig dick, die Hauptmasse der letzteren liegt am Boden und an den Seiten (Tegmentum). Am Boden springt sie als Tuberculum posterius gegen den dritten Ventrikel vor und bildet die als Haube bezeichnete Region mit dem Nucleus ruber (**517**, *30*) und dem Corpus interpedunculare (*33*). Der Ventrikel des Mittelhirns ist bei Selachiern und Dipnoern geräumig, während er bei Teleosteern nur dorsal erweitert ist und ventral sich zum Aquaeductus Sylvii verengt.

Ueber die Funktionen des Mittelhirns ist zu sagen, daß es in erster Linie Endgebiet für die Opticusfasern ist, welche in der äußersten Schicht des Tectums sich ausbreiten. Außerdem empfängt es durch den Tractus cerebellotectalis (*32*) die vom Kleinhirn kommenden statischen Reize. So erklärt es sich, daß Entfernung des Mittelhirns beim Barsch starke Störungen des Gleichgewichts hervorruft, denn dieses beruht auf dem Zusammenspiel der statischen und der optischen Empfindungen. Der Boden des Mittelhirns ist Durchgangsgebiet für den Tractus spinothalamicus (*28*) und empfängt durch ein besonderes Bündel (*19*) Reize aus dem Kleinhirn. Er enthält weiter die Kerne für die beiden vordersten Augenmuskelnerven (III, IV). Das Corpus interpedunculare (*43*), in dem der Fasciculus retroflexus (*12*) endet, wird meist noch zum Mittelhirn gerechnet. Neben dem Eingang zum Aquaeductus Sylvii liegt bei Knochenfischen das Ganglion isthmi (*11*), welches Fasern vom Opticus erhält. Dach und Boden setzt der Tractus tectobulbaris (*36*) in Beziehung zueinander.

Das **Hinterhirn** der Fische ist sehr verschieden ausgebildet. Bei Dipnoern (**515**) ist es, wie bei Cyclostomen, sehr klein und wird von oben vom Mittelhirn verdeckt. Nur bei *Ceratodus* ist es etwas größer. Bei den Selachiern ist es viel ansehnlicher und erscheint, von oben gesehen, als ein rhombischer, ei- oder wurstförmiger Körper (**513**), der durch eine Medianfurche in zwei Hälften zerfällt und sich nach vorn über das Mittelhirn, nach hinten über das Nachhirn hinüber legt. Bei *Galeus*, *Lamna* und vielen Rochen treten außer der Längsfurche 4—20 Querfurchen auf, welche als Falten tief nach innen vorspringen und zuweilen merkwürdig asymmetrisch und gewunden verlaufen (**513** D), so daß eine Aehnlichkeit mit dem Kleinhirn der Vögel und Säuger entsteht. Dies zeigt sich namentlich bei *Carcharias* und *Lamna* auf

dem Sagittalschnitt, da jede Falte wieder mit sekundären Erhebungen besetzt ist, wodurch eine Art Arbor vitae zustande kommt.

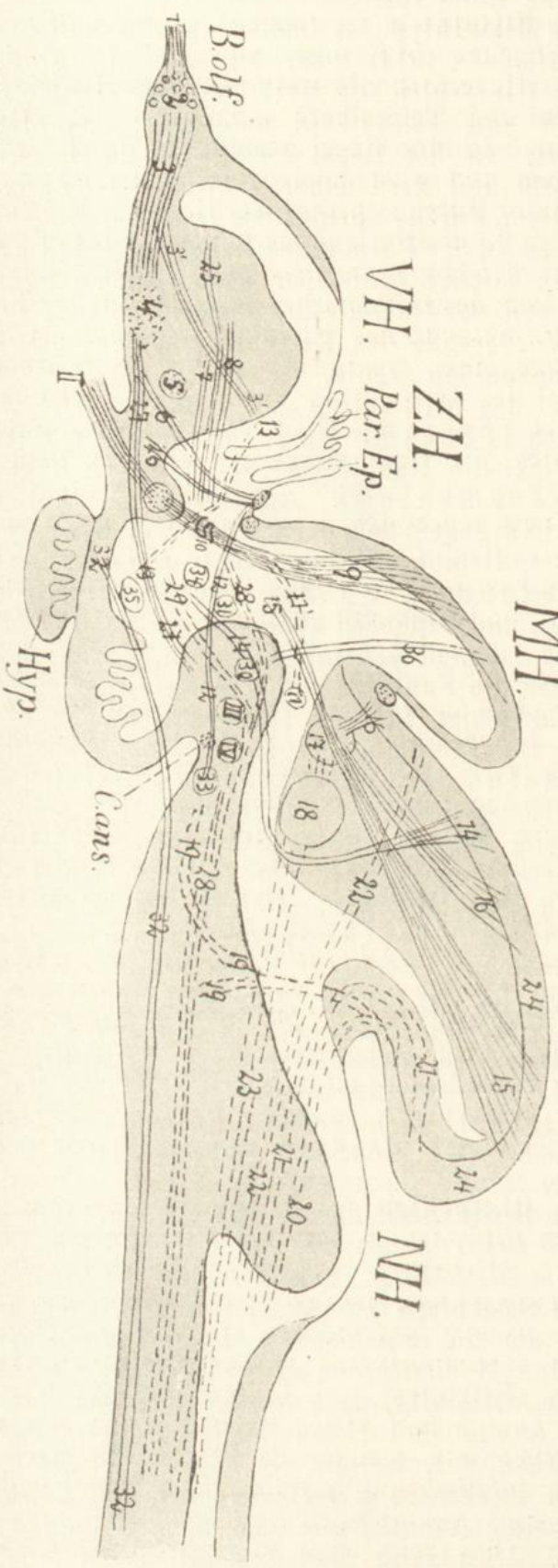
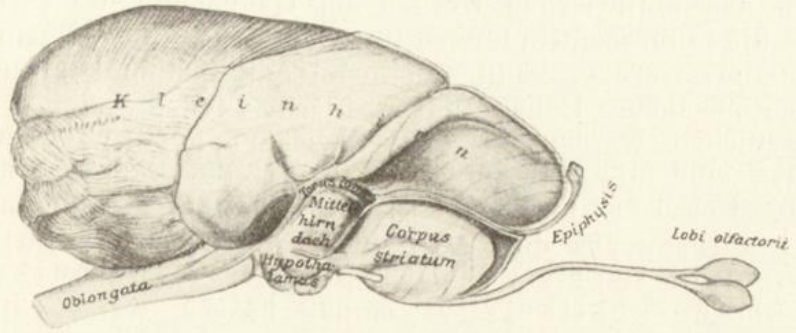
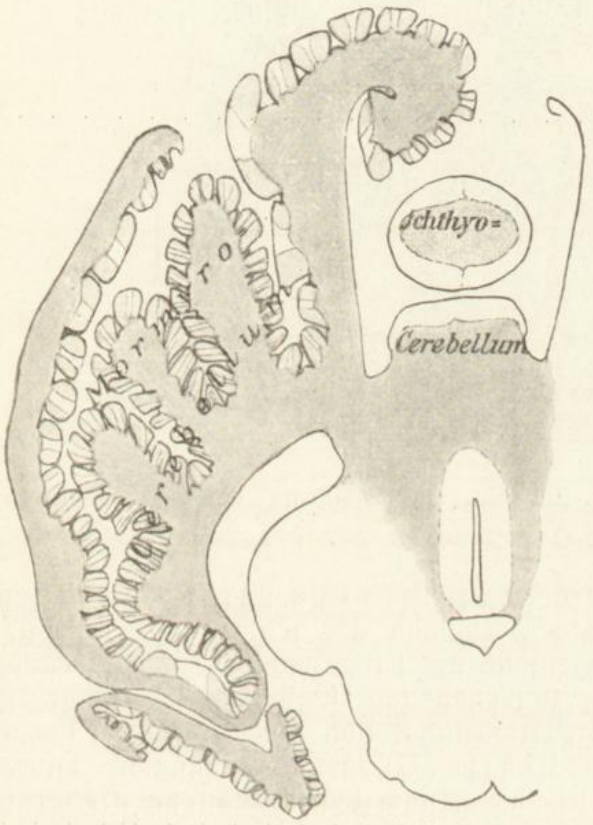


Fig. **517.** Schema des Faserverlaufs im Gehirn eines Knochenfisches (Cyprinide), kombiniert nach Goldstein, Franz, Holmgren u. a. Von vorn nach hinten leitende Fasern sind durchlaufend gezeichnet, aufsteigende gebrochen. Die Unterscheidung ist aber nicht immer sicher. *1* Fila olfactoria, *2* Glomeruli im Bulbus, *3* sekundäre Riechfasern, lateral, *3'* medial, *4* Lobus olfactorius, *5* Commissura anterior, *6* Tractus olfactohabenularis (Taenia thalami), *7* Tr. striohypothalamicus, *8* Tr. striothalamicus, *9* Tr. opticotectalis, *10* Ganglion geniculatum, *11* Ganglion isthmi, *11'* Tr. isthmo-opticus, *12* Fasciculus retroflexus (hab. pedunc), *13* Tr. pallii (unsicher), *14* Tr. diencephalocerebellaris, *15* Tr. mesencephalocerebellaris, *16* Tr. tegmentocerebellaris, *17* Uebergangsgebiet, *18* Rindenknoten, *19* Tr. cerebellotegmentalis, *20* Tr. vestibulocerebellaris, *21* Tr. lateralicerebellaris, *22* Tr. spinocerebellaris, *23* Tr. facialicerebellaris, *24* Molekularschicht, *25* Tr. hippocampothalamicus, *26* Tr. praeopticohabenularis, *27* Tr. olfactohypothalamicus, *28* Tr. spinothalamicus, *29* Tr. spinohypothalamicus, *30* Nucleus ruber, Haubenkern, *31* Nucleus dorsalis thalami, *32* Tr. lobopeduncolospinalis, *33* Corpus interpedunculare, *34* Nucleus anterior thalami, *35* Nucleus ventralis thalami, *36* Tr. tectobulbaris.

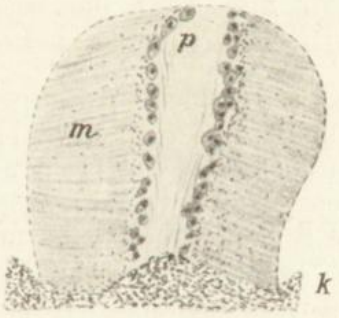
Bei Ganoiden und Teleosteern verdickt sich das Dach des Kleinhirns außerordentlich zu einer schräg nach hinten und oben vorspringenden Platte, die sich vorn als sog. Valvula (**514**) unter das Mittelhirn schiebt und hinten in die stark gefaltete blutreiche Decke der Rautengrube übergeht. Die Größe des Cerebellums steht in direkter Beziehung zur Beweglichkeit: schnelle Schwimmer (*Scomber, Thynnus, Exocoetus, Clupea*) und die weit wandernden Aale haben ein großes Cerebellum, *Gadus* ein mittleres und träge Fische (*Pleuronectes, Lophius, Scorpaena, Hippocampus*) ein kleines. Der Aquaeductus Sylvii setzt



A



B



C

Fig. 518. A Gehirn von *Mormyrus kanume* von der Seite, B Querschnitt durch das Kleinhirn. Körnerschicht grau, Molekularschicht heller. C Querschnitt durch eine Kleinhirnfalte eines Mormyriden (*Petrocephalus*). *k* Körnerschicht, *m* Molekularschicht, *p* PURKINJE-Zellen. Nach FRANZ.

sich wenig oder gar nicht in diese Verdickung hinein fort. Histologisch kann man immer eine innere Körnerschicht mit verschiedenen Zellsorten und den Bündeln der Nervenfasern und eine äußere Molekularschicht (**517**, *24*) mit Dendriten unterscheiden. **521** zeigt diese verschiedenen Zelltypen, unter denen besonders die PURKINJE-Zellen mit ihren

langen, gegen die Oberfläche aufsteigenden Dendriten und die bipolaren Associationszellen auffallen.

Dieses riesige Cerebellum der Knochenfische ist, wie schon hervorgehoben wurde, als ein übergeordnetes Zentralorgan anzusehen, denn es erhält Fasern aus den verschiedensten sensiblen Kernen und leitet seine Impulse zu den motorischen Kernen der Haube und des verlängerten Marks. Da die Sinnesempfindungen im Kleinhirn in der verschiedensten Weise assoziiert werden, kann es einen regulierenden Einfluß auf die Bewegungen ausüben. Daher führen Fische, denen Teile des Kleinhirns angestochen werden, schwankende oder abnorme Bewegungen aus. In **517** sind die afferenten und efferenten Bahnen schematisch eingetragen. Der Tractus tectocerebellaris (*32*) übermittelt die optischen Eindrücke aus dem Mittelhirn, der Tr. vestibulo-cerebellaris (*20*) die statischen aus dem Nucleus vestibularis. Der Tr. laterali-cerebellaris (*21*) enthält Fasern, welche direkt von den Sinnesorganen der Seitenlinie kommen. Der Tr. tegmento-

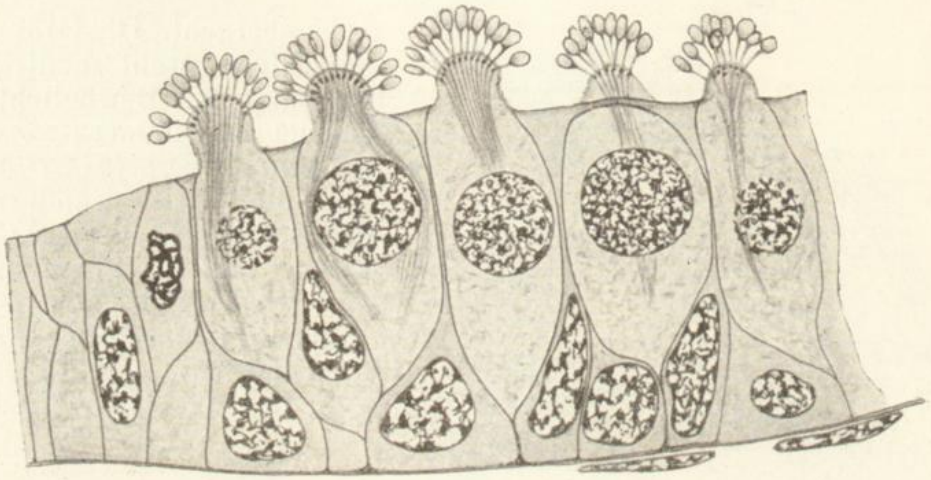


Fig. **519**. Stück der Wandung des Saccus vasculosus einer Muränenlarve nach Boeke.

cerebellaris (*19*) dürfte Eindrücke des Nervus facialis zuleiten, der Tr. spino-cerebellaris (*22*) solche der Körperhaut und der Tr. vago-cerebellaris (*23*) solche der Eingeweide. Sie alle enden in der „Molekularschicht", d. h. zwischen den Dendriten der Purkinjeschen Zellen, die wieder mit den Ursprungszellen der efferenten Faserzüge des Tr. cerebello-tegmentalis (*14*) zusammenhängen. Dieses ganze Assoziationszentrum der Fische erinnert auffallend an die Großhirnrinde der Landtiere, besonders der Säuger. Wie zu dieser der Anstoß vom Geruchsorgan ausgegangen ist, so hier wahrscheinlich von den Sinnesorganen der Seitenlinie, und bei beiden Gruppen führte die phyletische Differenzierung schließlich zu einem übergeordneten Universalzentrum (Franz). Das Kleinhirn der Fische ist also äußerlich und physiologisch ein „Großhirn". Zu dieser Auffassung paßt es freilich nicht recht, daß nach Steiner kleinhirnlose Fische sich ziemlich normal verhalten; man muß also zu der Annahme seine Zuflucht nehmen, daß wir dieses Verhalten, namentlich die Bewegungen, noch nicht scharf genug beobachtet haben. So erklärt sich vermutlich auch die riesige Größe des Cerebellums der Mormyriden (**518**), dessen Lobi-

laterales der Valvula das ganze Gehirn von oben zudecken und außerdem viele Falten an der Oberfläche der Molekularschicht bilden. In jeder Falte befindet sich ein wohl mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum, der von PURKINJE-Zellen (C, *p*) begrenzt wird, also zur Körnerschicht gehört und der von Molekularsubstanz (*m*) nach außen begrenzt wird. Der Facialiskern der Oblongata ist ebenfalls stark vergrößert und versorgt die epithelialen Sinnesorgane der meist langen, röhrenförmigen Schnauze, mit denen sich die Tiere am Boden schlammiger Gewässer orientieren. Wahrscheinlich werden diese Reize im Kleinhirn in der verschiedenartigsten Weise assoziiert, da es durch Fasern mit jenem Kern verbunden ist.

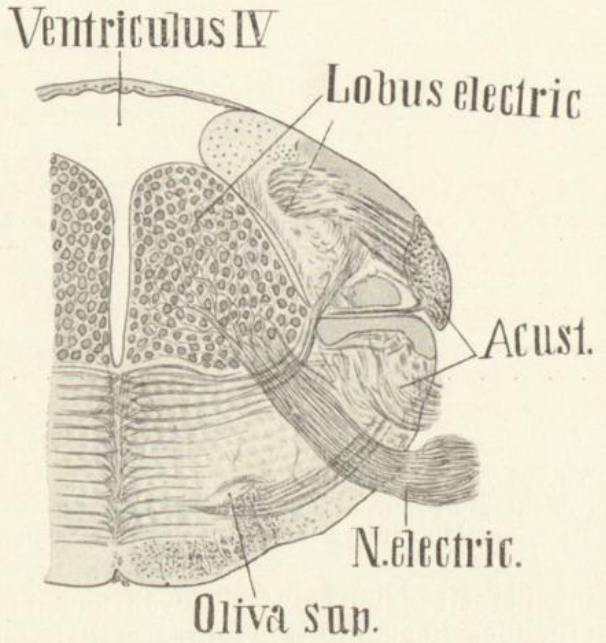


Fig. 520. Querschnitt durch die Oblongata von *Torpedo*, nach EDINGER.

Das **Nachhirn**, d. h. die Seitenränder der Rautengrube, können bei Selachiern, Ganoiden und Dipnoern nach vorn jederseits lappenartig vorspringen zu dem sog. „Rautenohr" oder Lobus acustico-lateralis, in dem der Acusticus und der Seitenast des Vagus wurzeln und dessen Oberfläche häufig gefaltet ist (**513, 515**). Der Boden der Grube erhebt sich bei Selachiern und Ganoiden (**522**) zu mehreren Längswülsten und besonders bei *Torpedo* zu einem Paar mächtiger Wülste (Lobi electrici), welche wahrscheinlich hypertrophische Vaguskerne sind und aus denen die Nerven zu den elektrischen Organen hervortreten (**520**). Die Ganglienzellen messen durchschnittlich 75 μ, sind also von ungewöhnlicher Größe, und haben 20–40 Dendriten außer dem einen Neuriten. Bei Karpfen und Welsen bildet der Boden einen mächtigen Kegel (Lobus impar, **514** A), was wohl mit der starken Entwicklung der vom Facialis versorgten Hautsinnesorgane zusammenhängt. Die Oblongata und die Rautengrube sind bei Selachiern, Ganoiden und Dipnoern viel langgestreckter als bei Knochenfischen. Der Plexus chor. des IV. Ventrikels ist bei Stören sehr stark entwickelt. *Protopterus* weist eine Eigentümlichkeit auf, indem jederseits der Ductus endolymphaticus des Labyrinths sich dem Plexus mit einer blasenartigen Erweiterung (**515**, Sacc. endol.) anschmiegt, von der viele zottenförmige mit Otolithen gefüllte Divertikel ausgehen, welche die ganze Rautengrube von oben bedecken und ohne miteinander zu kommunizieren sich in der Mitte ineinander schieben (Divert. Sacc. endol.). Diese Bildung verstärkt vermutlich die dem Labyrinthnerven zugeführten Reize bei Aenderungen der Lage.

3. Amphibien.

Das Gehirn der Amphibien (**523**) ähnelt dem von *Lepidosiren* und *Protopterus* (**515**) und daher auch dem von *Petromyzon* (**510**); es be-

kundet dadurch ursprüngliche Verhältnisse, besonders bei den Urodelen. Die Lobi oder besser Bulbi olfactorii sind groß, wenig abgesetzt von den Hemisphären und bei Anuren medial verwachsen. Der Olfactorius

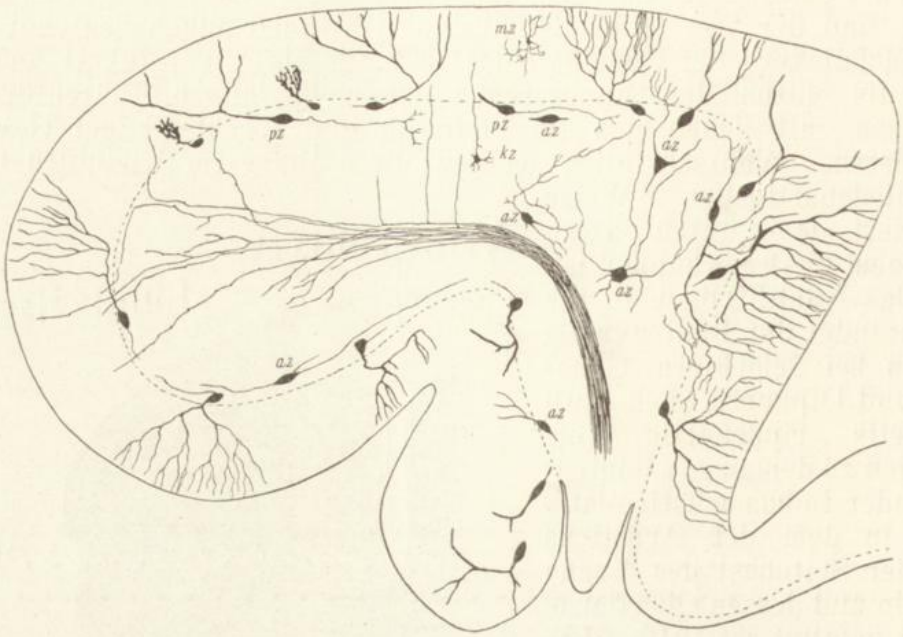


Fig. 521. Sagittalschnitt durch das Kleinhirn einer Forelle, nach FRANZ, ohne Valvula, um die Zelltypen zu zeigen. Die äußere Molekular- und die innere Körnerschicht sind durch Punktlinien getrennt. *az* Associationszellen, *kz* kleine Körnerzelle, *mz* Molekularzellen, *pz* PURKINJE-Zellen.

ist bei Urodelen einfach, während er bei Gymnophionen in 2 übereinander liegende Wurzeln zerfallen ist. Die Anuren (**523** A) besitzen ebenfalls 2 Wurzeln, jede mit einem Kern, von denen die vordere der-

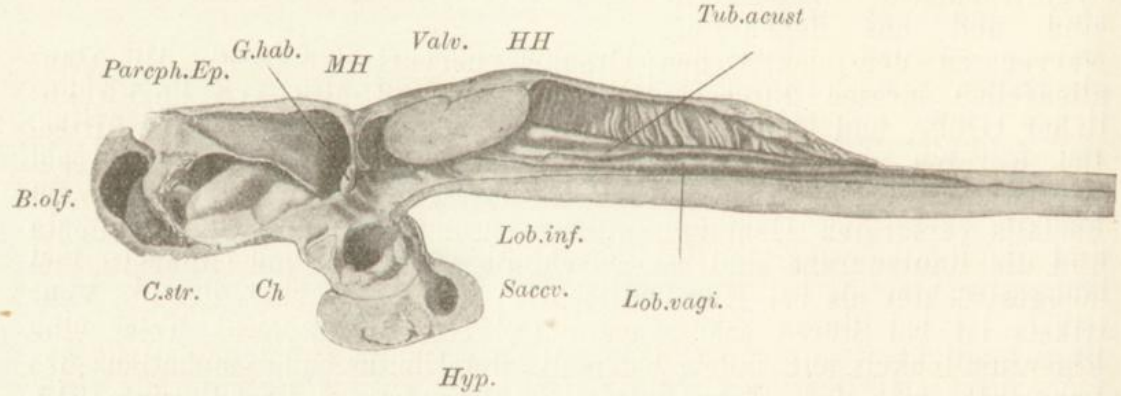


Fig. 522. Medianschnitt durch das Gehirn von *Acipenser*, nach JOHNSTON. *B.olf.* Bulbus olfactorius, *Ch* Chiasma, *C.str.* Corpus striatum, *Ep* Epiphyse, der helle dorsale Streifen, *G.hab.* Ganglion habenulae, *HH* Hinterhirn, vorn mit der Valvula (*Valv.*), *Hyp.* Hypophyse, *Lob.inf.* Lobus inferior, *MH* Mittelhirn, *Parcph.* Parencephalon, die große Höhle, unten begrenzt vom Velum transversum, *Saccv.* Saccus vasculosus, *Tub.acust.* Tuberculum acusticum.

jenigen der Urodelen entspricht, während die hintere mehr lateral gelegen ist und viel weiter hinten entspringt mit einer Bulbus accessorius genannten Anschwellung, welche ebenfalls typische Glomeruli aufweist. Eine graue Rinde fehlt den beiden langgestreckten Hemisphären, ob-

wohl deren Wände verdickt sind (**524**) und in der inneren Hälfte aus Zellen, außen aus Fasern und ausschwärmenden Zellen bestehen. Nur bei Gymnophionen ist ventral eine olfaktorische Rinde schwach angedeutet. Der Querschnitt zeigt eine mediale Längsfurche (Sulcus hippocampi, *sh*) und eine laterale (*sl*). Dadurch zerfällt die Hemisphäre in eine dor-

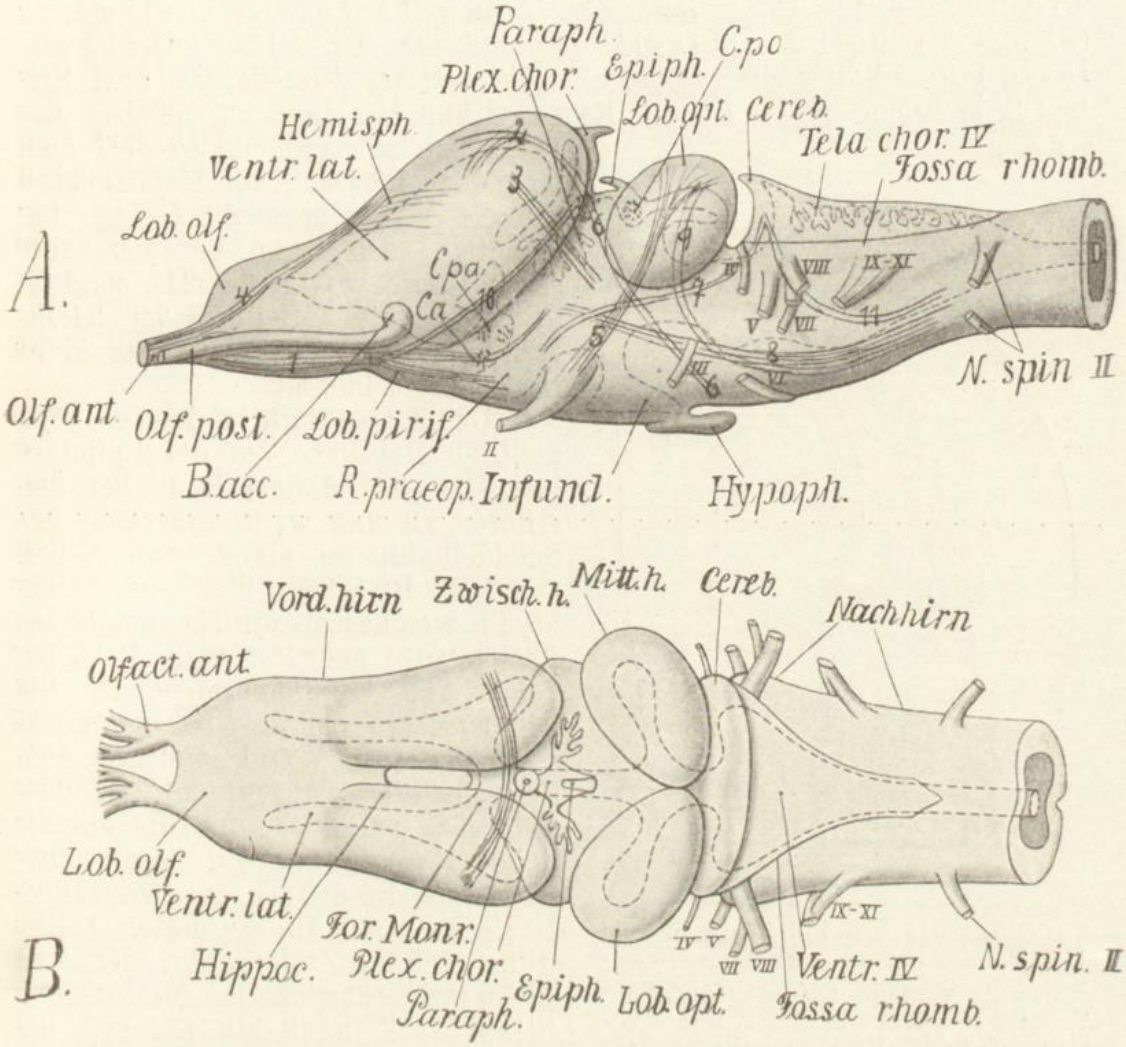


Fig. **523**. Gehirn des Frosches, A von der Seite, B von oben gesehen, kombiniert nach verschiedenen Autoren. *B.acc.* Bulbus accessorius, *Ca* Commissura anterior, *Cpa* Com. pallii anterior, *Cpo* Com. posterior, *R.praeop.* Recess praeopticus. *1* laterales und mediales Vorderhirnbündel von Riechfasern, *2* Tractus corticohabenularis, *3* Tr. corticothalamicus, *4* Tr. bulbocorticalis, *5* Tr. opticus, *6* Fasciculus retroflexus, *7* Tr. cerebello-diencephalicus, *8* Tr. spinothalamicus, *9* Tr. tectobulbaris, *10* Tr. olfactohabenularis, *11* Tr. spinocerebellaris.

sale Hälfte (Pallium), deren medialer Vorsprung (*m*) als Primordium hippocampi bezeichnet wird, weil hier viele tertiäre Riechfasern enden, und in eine ventrale. Ein nach innen vom Boden vorspringendes Corpus striatum fehlt. Ihm entspricht die Region *b*, während *e* das wenig abgesetzte Epistriatum ist.

Die beiden Hemisphären werden durch 3 Kommissuren in der Lamina terminalis verbunden. Die Com. anterior (**523**, *Ca*) liegt ventral, die Com. pallii anterior etwas mehr dorsal und beide noch unter dem Niveau der Foramina Monroi. Sie dienen beide zur

Kreuzung von Riechfasern. Hinter der Com. pallii ant. liegt noch eine Com. pallii posterior, welche nach Art eines Corp. callosum anderen Fasern zur Kreuzung verhilft. Als Hauptfaserzug ist das laterale und mediale Vorderhirnbündel (*1*) am Boden zu erwähnen, welches nach hinten bis zum Thalamus und Hypothalamus zu verfolgen ist und vermutlich auch aufsteigende Fasern enthält; ferner seien genannt der Tractus corticohabenularis (*2*), der Tr. corticothalamicus (*3*), der Tr. bulbocorticalis (*4*) und der Tr. olfactohabenularis (*10*). Von *1* und *4* laufen viele tertiäre Riechfasern zum Primordium hippocampi. Da ein Frosch schon imstande ist, gewisse Erfahrungen zu sammeln, so darf man die Zellen im Dach der Hemisphären als ein übergeordnetes Gebiet betrachten, auch wenn es noch keine echte Rinde aufweist (**524**), sondern nur zerstreute Zellen, da das Kleinhirn für eine solche Leistung nicht in Betracht kommt.

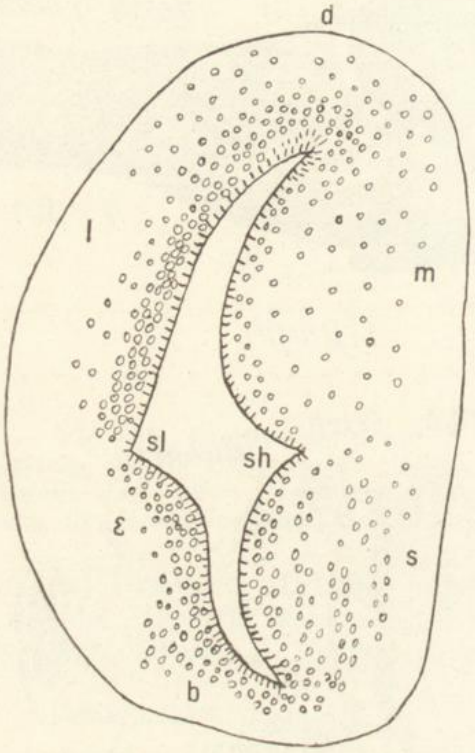


Fig. **524**. Schnitt durch die Hemisphäre von *Rana*, nach KUHLENBECK. *c* Nucleus basalis (Striatum), *d* Area dorsalis pallii, *e* sog. Epistriatum, *l* Area lateralis pallii, *m* Area medialis (Primordium hippocampi), *s* Septum, *sh* Sulcus hippocampi, *sl* Sulcus lateralis.

Das **Zwischenhirn** ist von oben deutlich sichtbar. Von der Epiphyse löst sich das distale Ende bei den Anuren ab und wird außerhalb der Schädelhöhle zu einem von Zellen erfüllten Bläschen, dem sog. Stirnorgan, welches als ein rückgebildetes Parietalauge gedeutet wird. Bei Urodelen und Gymnophionen ist die Epiphyse ein kleines Bläschen meist mit gefalteter Wand, welches dem Zwischenhirn aufliegt und in dasselbe sich öffnet (**525**). Eine eigentliche Paraphyse und ein Parencephalon fehlen im erwachsenen Zustande. Dort, wo man sie vermuten sollte, stülpt sich die Zwischenhirndecke zu einem stark entwickelten gefäßreichen Plexus nach innen ein, der sich bei Urodelen und Gymnophionen bis in die Lateralventrikel fortsetzt. Der Boden des Zwischenhirns bildet bei Anuren einen sehr großen Recessus praeopticus (**523** A). Lobi inferiores fehlen den Amphibien oder sind nur klein. Ein Saccus vasculosus wird vermißt.

Das **Mittelhirn** ist beim blinden *Proteus* sehr klein und ohne Opticusfasern, bei den Gymnophionen und Urodelen mäßig groß, während es bei den Fröschen zwei große Hervorwölbungen (Lobi optici) mit den Ausläufern des Sehnerven bildet. Der Hohlraum des Mittelhirns ist bei Urodelen und Gymnophionen (**525**) noch groß und einheitlich. Bei den Anuren entsteht zuerst eine Andeutung eines Aquaeductus Sylvii, indem die Hinterwand in 2 dicken Polstern, die miteinander verschmelzen, vorspringt (**523** bei *9*) und durch diese „Corpora postica" den Raum verengt.

Das **Kleinhirn** ist unbedeutend entwickelt [bei *Proteus* und Gymno-

phionen (**525**) fast fehlend] wegen der geringen Beweglichkeit. Bei Urodelen ist es jederseits angedeutet durch ein Divertikel des IV. Ventrikels, während bei den Anuren diese Aurikel fehlen, und dafür die mediane Region zu einer Platte mit Molekular- und Körnerschicht (PURKINJE-Zellen) verdickt ist. Wir erwähnen hier noch einige charakteristische Faserzüge, deren Verlauf durch den Namen und **523** angedeutet wird: den Tractus opticus (*5*) zum Mittelhirndach, wobei ein Teil der Neuriten das Ganglion geniculatum passiert; den Fasciculus retroflexus (*6*) von den Ganglia habenulae zum Mittelhirnboden; den Tr. cerebello-diencephalicus (*7*), den Tr. spinothalamicus (*8*), den Tr. tectobulbaris (*9*) und den Tr. spinocerebellaris.

Ein Vergleich von **523** mit **517** zeigt, wie viel einfacher die Leitungsbahnen der Amphibien sind als diejenigen der Fische. Ich möchte zwar nicht mit EDINGER das Amphibiengehirn für das niedrigste Vertebratengehirn erklären, denn es steht durch die sehr großen Hemisphären und das Primordium hippocampi höher als dasjenige von

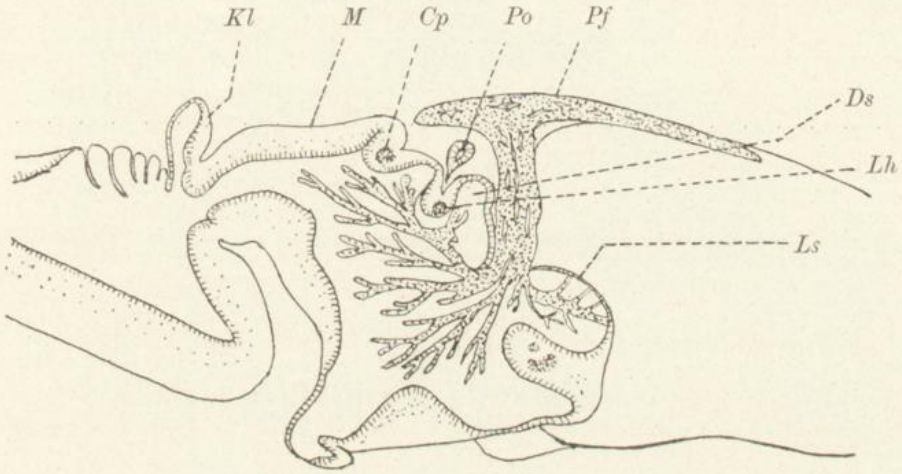


Fig. 525. Sagittalschnitt durch das Gehirn eines erwachsenen Gymnophionen (*Ichthyophis glutinosus*) nach BURCKHARDT. *Ch* Com. habenulae, *Cp* Com. posterior, *Ds* Dorsalsack (Parencephalon), *Kl* Kleinhirn, *Ls* Lamina terminalis, *M* Mittelhirn, *Pf* Paraphyse, umgewandelt in den Plexus chor. *Po* Pinealorgan (Epiphyse).

Petromyzon (**510**), erscheint aber vereinfacht gegenüber dem von *Protopterus* durch das Fehlen einer Hippocampusrinde, einer funktionierenden Epiphyse und eines Saccus vasculosus. Die rezenten Amphibien haben dieses letztere Organ, welches bei Wasserformen besonders ausgeprägt ist, durch Anpassung an das Landleben eingebüßt, die Epiphyse stark rückgebildet und die Paraphyse und das Parencephalon in den Plexus eingezogen. Aus dem Loch im Schädeldach der Stegocephalen geht hervor, daß diese noch ein Parietalauge hatten. Ein Rest der embryonalen Kopfbeuge (**497** B) erhält sich bei Gymnophionen (**525**) in dem stark nach innen vorspringenden Mittelhirnboden.

4. Reptilien.

Das Gehirn (**526—528**) hat noch eine große Aehnlichkeit mit dem der Amphibien, jedoch sind die Hemisphären viel stärker entwickelt als die übrigen Abschnitte und überdecken das Zwischenhirn, so daß

von diesem nur ein medianer Ausschnitt mit der Epiphyse von oben sichtbar bleibt. Der Bulbus olfactorius sitzt entweder der Hemisphäre direkt auf (**526**, *Chelone, Anguis, Amphisbaena*), in welchem Falle der Ventrikel sich meist in ihn fortsetzt, oder er zerfällt, wie bei *Hatteria* (**527**), *Varanus, Lacerta,* Krokodilen (**528**) in einen dem Geruchsorgan anliegenden Bulbus, einen dünnen Tractus und einen in das Gehirn übergehenden Lobus olfactorius. Die Corpora striata sind sehr groß und springen so weit in den Ventrikel vor, daß nur ein schmaler Spalt übrig bleibt. Sie zerfallen bei Eidechsen und Schlangen zuweilen durch eine Querfurche in ein vorderes kleineres Neostriatum und in ein hinteres größeres Archistriatum. Der

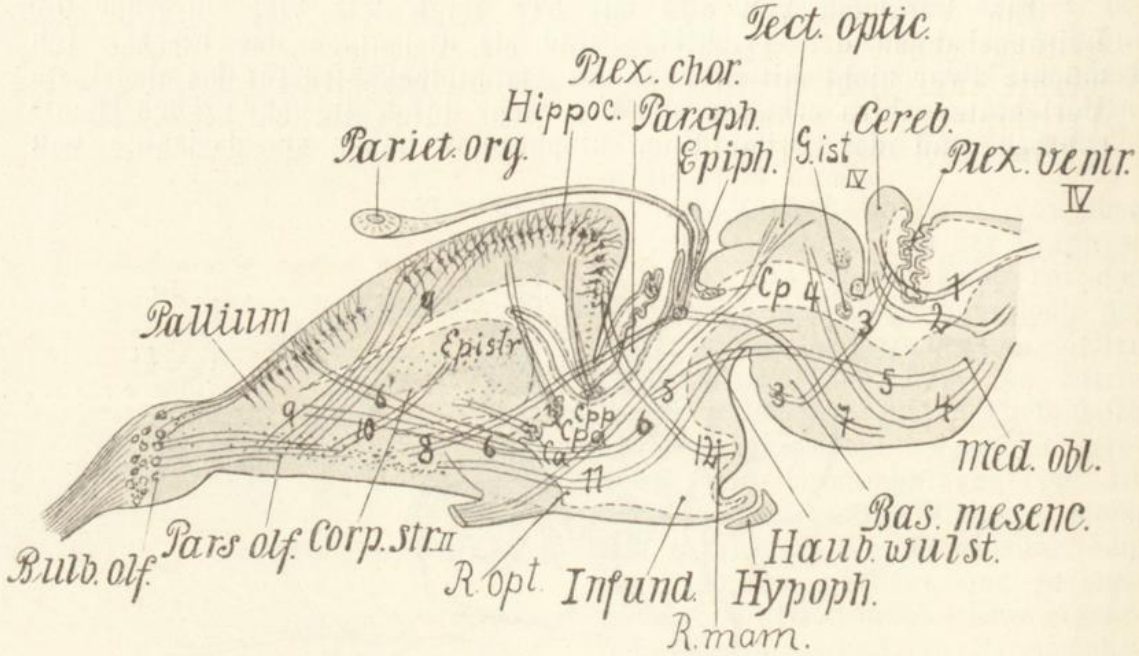


Fig. **526**. Schematischer Sagittalschnitt durch ein Reptiliengehirn, nach EDINGER, verändert. *Bas.mesenc.* Basis des Mittelhirns, *Ca* Commissura anterior, *Cpa* Com. pallii anterior, *Cpp* Com. pallii posterior am Boden der Paraphyse, *Cp* Com. posterior, *G.ist.* Ganglion isthmi, *R.mam.* Recessus mammillaris, *R.opt.* Recessus opticus, *1* Tractus spinocerebellaris. *5* Tr. trigeminocerebellaris, *3* Tr. tegmentocerebellaris (Bindearm), *4* Tr. tectospinalis, *5* Tr. thalamicospinalis, *6* Tr. striothalamicus, *6'* Tr. frontothalamicus (Basales Vorderhirnbündel), *8* Tr. habenulopeduncularis (Fasc. retroflexus), *8* Tr. olfactohabenularis (Taenia thalami), *9* Tr. olfactocorticalis, *10* Tr. olfactoepistrialis, *11* Tr. olfactopeduncularis, *12* Tr. corticomammillaris (Fornix).

ventrale Teil dieses Höckers (**529**) entspricht dem eigentlichen Striatum, der nach innen vorspringende dem Epistriatum, denn er steht durch Fasern (**526**, *10*) mit dem Lobus olf. in Verbindung. Die Decke (Pallium) ist viel reicher entfaltet als bei den Amphibien. Es tritt hier zuerst eine echte Rinde von Pyramidenzellen auf, welche mit dem Lobus olf. durch den Tractus olfactocorticalis (**526**, *9*) zusammenhängt. Diese Zellen kehren die Spitze der Pyramide mit dem Neuriten nach innen, die Basis nach außen und von ihr gehen mehrere reichverästelte Dendriten nach außen, mit denen sich die Fasern des Tractus verbinden (**526**). Fig. **529** zeigt, daß diese Rinde zerfällt in eine mediale Hippocampus-Portion (*m*) und in eine dorsale (*d*), welche dem Gyrus dentatus der Säuger entspricht. Dazu kommt eine laterale (*l*) ohne

Riechfasern, welche sich in das Epistriatum fortsetzt. Aus ihr geht bei den Säugern das Neopallium (Edinger) für die höheren psychischen Leistungen hervor, während die mediale und dorsale Portion mit den Riechfasern das sog. Archipallium bildet, das sich zum Ammonshorn einrollt und ein übergeordnetes Riechzentrum darstellt. Diese laterale Rinde ist wahrscheinlich schon bei der Eidechse der Sitz höherer Leistungen, denn wird das Vorderhirn entfernt, so sieht das Tier noch, aber erkennt nicht, und vermag keine Nahrung zu suchen (Steiner). Basal liegt eine Cortex olfactoria (*Co*), welche die sekundären Riechfasern aufnimmt; sie springt am hinteren Pol der Hemisphäre häufig als ein Schläfenlappen nach außen vor (**528**). In der Commissura anterior (**526**, *Ca*) kreuzen Fasern des Striatums und des Lobus olfactorius, in der Com. pallii anterior (*Cpa*) solche aus dem Hippocampus; bei Sauriern findet sich hinter der letzteren zuweilen noch eine Com. pallii posterior (*Cpp*) ebenfalls mit Fasern aus dem Ammonsgebiet.

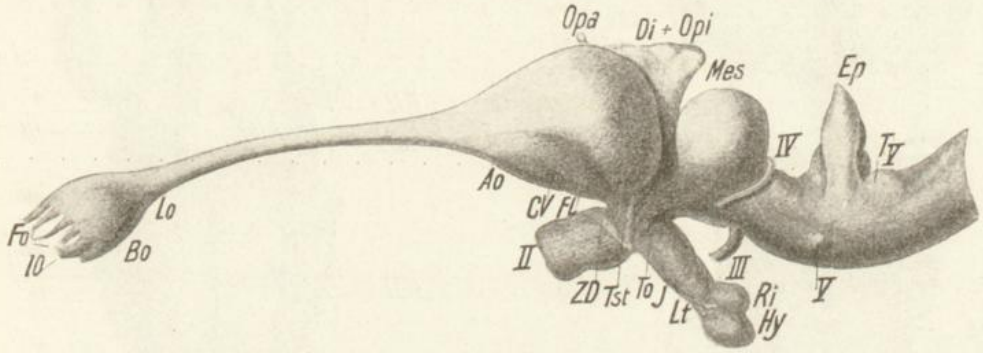


Fig. **527**. Gehirn von *Hatteria* nach Gisi, $2^1/_2 : 1$. *Ao* Area (Lobus) olfactoria, *Bo* Bulbus olfactorius, *CV* Vorderhirnbasis, *Di* + *Opi* Zwischenhirn und darüber gelagerte Epiphyse, *Ep* Cerebellum, *Fl* Fovea limbica, *Fo* Fila olfactoria, *Hy* Hypophyse, *J* Infundibulum, *Lt* Lobus terminalis der Hypophyse, *Lo* Lateraler Olfactorius, *Mes* Mittelhirn, *Opa* Parietalauge, *Ri* Recessus infundibuli, *To* Tractus opticus, *Tst* Tractus striothalamicus, *TV* Tuberculum Trigemini, *ZD* Zwischenhirndivertikel über dem Chiasma, *II* Opticus, *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, *V* Trigeminus.

Am **Zwischenhirn** sind Paraphyse, Parencephalon (zwischen beiden das Velum transversum), Parietalorgan und Epiphyse embryonal immer vorhanden. Später bildet sich die Paraphyse zurück, das Velum erzeugt vornehmlich den Plexus und das Parencephalon bleibt häufig groß und dient als Zirbelpolster. Das Parietalorgan erhält sich bei fast allen Sauriern mehr oder weniger als augenartiges Gebilde (s. Kapitel Sinnesorgane), während es bei den übrigen Reptilien fehlt; endlich die Epiphyse bleibt als kurzes drüsiges Gebilde überall erhalten, mit Ausnahme der Krokodile. Die Thalami optici sind stark entwickelt, bei Schlangen und noch mehr bei Schildkröten und Krokodilen sogar so sehr, daß sie in der Mitte verwachsen und den III. Ventrikel in einen oberen und einen unteren Raum zerlegen. Der letztere weist häufig eine Erweiterung mit stark vaskularisiertem, drüsigem Epithel auf. Ein Saccus vasculosus fehlt.

Das **Mittelhirn** erhebt sich dorsal zu zwei kräftigen Lobi optici und führt daher die Bezeichnung Corpora bigemina; nur bei Schlangen sind es infolge einer Querfurche 4 Hügel (Corp. quadrigemina). Die Hinterwand springt bei Krokodilen zu zwei mächtigen verschmolzenen Corpora postica vor, wodurch ein Aquaeductus

Sylvii gebildet wird. Infolge ihrer starken Entwicklung machen sich die Ganglia isthmi (**526**, *G. ist.*) der Chamäleonen schon äußerlich bemerkbar durch eine Erhebung.

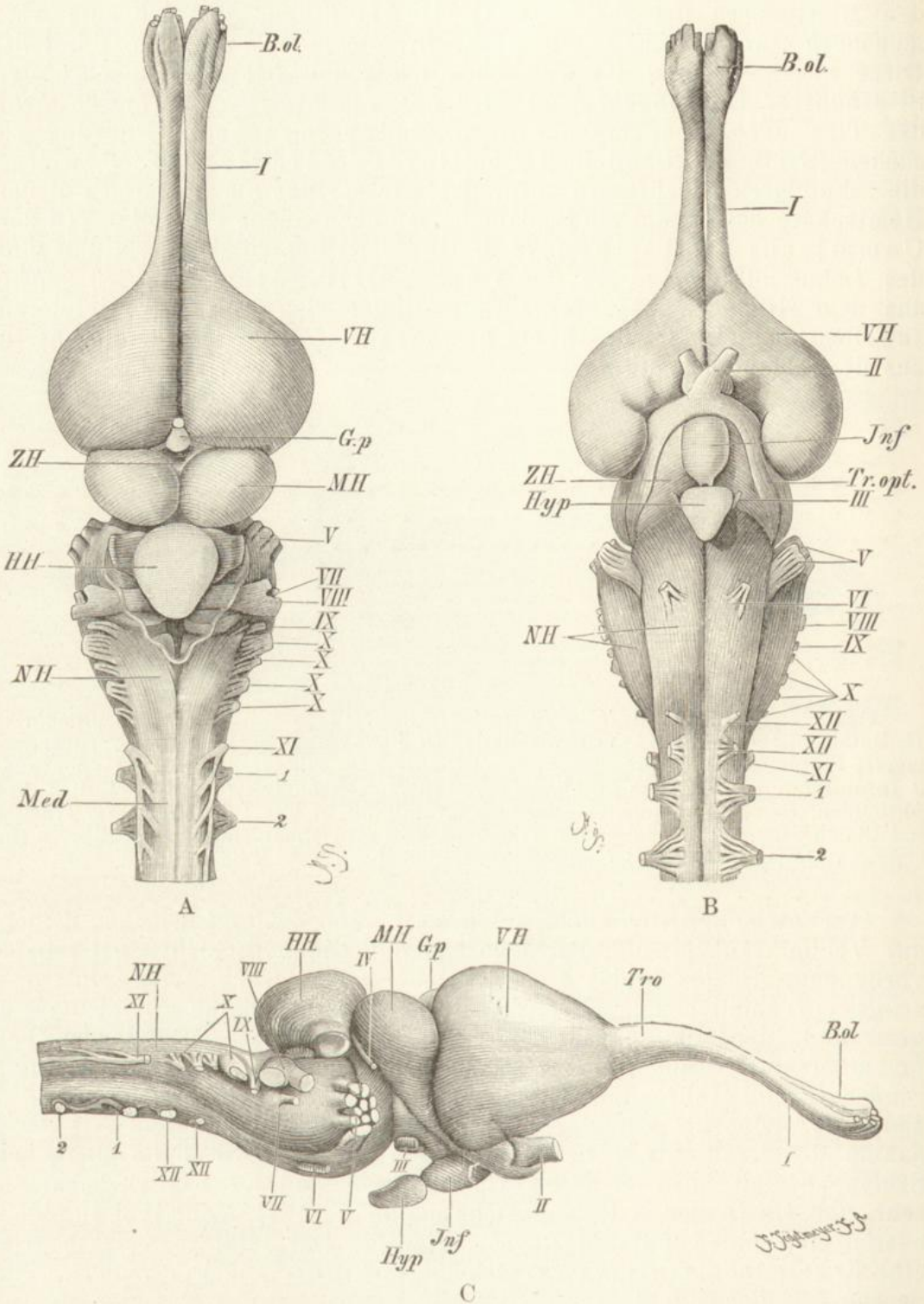


Fig. **528**. Gehirn vom Alligator. A von oben, B von unten, C von der Seite, aus WIEDERSHEIM. *B.ol.* Bulbus olf., *Gp* Glandula pinealis (Epiphyse), *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *Inf.* Infundibulum, *Med.* Rückenmark, *MH* Mittelhirn, *NH* Nachhirn, *Tro* Lobus olfact., *I* Tractus olfact., *Tr.opt.* Tractus opticus. *VH* Vorderhirn, welches hinten und ventral einen Lobus temporalis bildet, *ZH* Zwischenhirn, *I—XII* Gehirnnerven.

Das **Kleinhirn** zeigt recht verschiedene Verhältnisse. Bei *Hatteria* (**527**) ist es, wie bei Amphibien, eine kleine senkrecht stehende Verdickung: bei den Schlangen ist es ebenfalls klein und legt sich nach hinten über den IV. Ventrikel. Bei den Sauriern finden wir eine viel größere, solide Lamelle, die sich nach vorn über das Mittelhirn gelegt hat, so daß die Ventralfläche mit der Markschicht nach außen gekehrt ist. Endlich bei Schildkröten und Krokodilen wird das Cerebellum zu einem rundlichen, innen hohlen Körper, welcher die Rautengrube überlagert und bei letzteren zwei Querfurchen aufweisen kann, von denen die hintere einen Seitenlappen abgrenzt, der äußerlich an die Aurikeln (Rautenohren) der Fische (**513**) erinnert, aber nichts mit ihnen zu tun hat, denn diese beruhen auf dem Einfluß der Nervi laterales, welche bei Reptilien nicht mehr vorhanden sind. Stets findet sich eine innere Markschicht mit PURKINJE-Zellen und eine äußere Molekularschicht mit den Dendriten derselben (vgl. **521**).

In **526** sind einige der wichtigsten Faserzüge eingetragen worden.

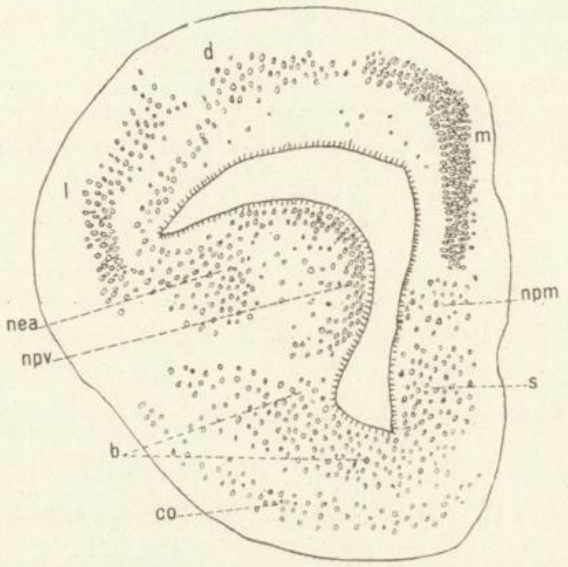


Fig. **529**. Frontalschnitt durch die Mitte der Hemisphäre von *Lacerta*, nach KUHLENBECK. *b* Basalganglion, *m* mediale Hippocompusrinde, *d* dorsale Rindenplatte (= *Fascia dentata* der Säuger), *l* laterale Rinde, *nea*, *npv* 2 Kerne des Epistriatums *co* Cortex olfactoria, *npm*, *s* Kerne des Septums.

5. Vögel.

Das Gehirn der Vögel (**530**) ist im Vergleich mit dem der Reptilien (**526**) ausgezeichnet durch die viel bedeutendere Größe, die namentlich auf Rechnung des Vorderhirns und des Hinterhirns zu setzen ist. Diese Teile sind so groß, daß sie von oben gesehen Zwischenhirn, Mittelhirn und einen großen Teil des Nachhirns verdecken. Nur der Bulbus olfactorius ist viel kleiner, da die Vögel in erster Linie „Augentiere" sind. Die Gestalt und Größe der Gehirnabschnitte ist sehr wechselnd in den verschiedenen Familien, und es ist bis jetzt nicht gelungen, diese Verhältnisse in einleuchtende Beziehungen zur Lebensweise zu bringen. Verhältnismäßig große Gehirne besitzen z. B. die durch Intelligenz ausgezeichneten Papageien, aber auch die Gänse und Strauße, die keinen aufgeweckten Eindruck machen. Das **Vorderhirn** übertrifft das Hinterhirn immer bedeutend an Masse, aber in sehr wechselndem Grade. Nach dem Gewicht ist das Verhältnis bei der Taube 4:1, bei der Krähe und dem Papagei ca. 10:1. Relativ am kleinsten ist das Vorderhirn der Strauße. Die Oberfläche der Hemisphären ist glatt. Eine seichte Längsfurche, die *Vallecula*, umgrenzt ein medianes Feld, welches von dem schwach verdickten Pallium eingenommen wird. Das Stammganglion (Corpus striatum) ist so enorm vergrößert, daß es in der ganzen vorderen Hälfte mit dem Pallium verwachsen ist, wodurch der Ventrikel auf einen schmalen Spalt eingeengt wird. Die Vallecula umgrenzt diese Verwachsungszone. Frontobasal springt der

Bulbus olf. als kleiner Kegel vor. Ein Schläfenlappen, Lobus temporalis, ist manchmal (Uhu, Enten, Papageien) sehr ausgeprägt. Auf der Ventralseite springen hinter den Riechlappen zuweilen zwei Längswülste mit inneren Kernen vor: der mediale Lobus parolfactorius und der laterale Lobus olfactorius (Nucleus basalis). Von ihnen beiden, namentlich aber vom ersteren, ziehen viele Fasern in das Epi-

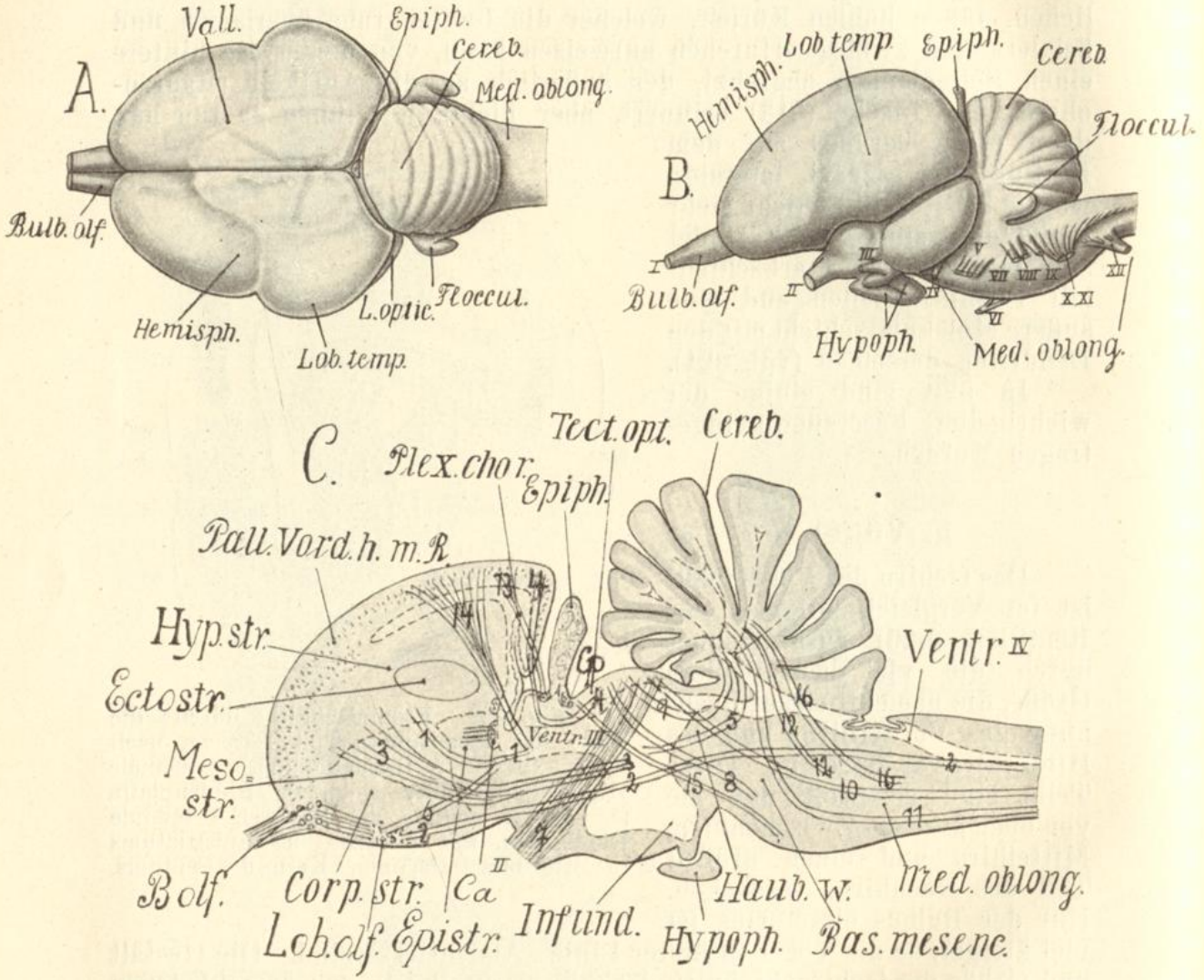


Fig. 530. Gehirn von *Anas domestica*. A von oben, B von der Seite, C Parasagittalschnitt. *Ca* Commissura anterior, darüber die Com. pallii anterior, *Cp* Com. posterior. *Ectostr.*, *Epistr.*, *Hypstr.*, *Messtr.* Ecto-, Epi-, Hyper-, Mesostriatum, *Val.* Vallecula. *1* Tractus striothalamicus und umgekehrt, *2* Tr. frontobulbaris u. umgek., *3* Tr. striomesencephalicus u. umgek., *4* Tr. tectothalamo-occipitalis u. umgek., *5* Tr. cerebellotegmentalis (Bindearm), *6* Tr. frontoepistriatalis, *7* Sehfasern, *8* Tr. tectobulbaris, *9* Tr. tectocerebellaris, *10* Tr. tectospinalis, *11* Tr. spinocerebellaris u. umgek., *12* Tr. quintocerebellaris, *13* Tr. corticohabenularis, *14* Tr. septomesencephalicus, *15* Fasciculus retroflexus, *16* Tr. octavocerebellaris. Orig., komb. n. versch. Autoren.

striatum (6). Der Lobus parolf. scheint Tastreize des Schnabels aufzunehmen (sog. Oralsinn von Edinger). Das Corpus striatum zerfällt in drei histologische Regionen, das dorsale Hyperstriatum, das ventrale Mesostriatum und das mehr außen liegende Ectostriatum. Das Mesostriatum entspricht wohl dem Stammganglion der Reptilien, während Hyper- und Ectostriatum Neubildungen sind, welche durch Vorwuchern der

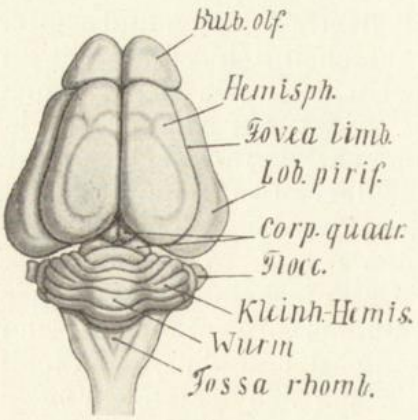
Rinde entstanden. Am hinteren und lateralen Rande, also unter dem Ectostriatum, breitet sich das Epistriatum mit seinen Kernen aus. Die Fasern desselben kreuzen in der Com. anterior (*Ca*), während in der darüber gelegenen Com. pallii (*Cpa*) Fasern aus der Rinde zur Gegenseite ziehen. Eine Rinde mit echten Pyramidenzellen ist hauptsächlich auf der Rückenseite occipital und medial entwickelt. Die erstere steht durch einen starken doppelläufigen Faserzug (*4*) mit dem Thalamus und weiter mit dem Tectum in Verbindung. Sehr wahrscheinlich entspricht er einer sekundären Sehbahn. Die außerordentliche Größe des Stammganglions läßt vermuten, daß auch in ihm, nicht nur in der Rinde, höhere psychische Leistungen zustande kommen, wofür auch spricht, daß alle corticalen Züge der Vögel Fasern aus dem Striatum aufnehmen. Wird die Rinde bei einer Taube entfernt, so wird das Tier stumpfsinnig, vermag aber noch zu fressen, zu baden u. dgl. Aber alles dies fällt weg nach Entfernung des Striatums. Entsprechend der geringen Ausbildung des Geruchsorgans steht der Bulbus olf. nicht mit der Rinde in direkter Verbindung, ebensowenig der Lobus, es fehlt also ein Hippocampus. Frontal ist die Rinde bei den meisten Vögeln sehr schwach entwickelt, nur bei Gänsen, Enten (**530**) und Papageien stärker.

Das **Zwischenhirn** ist durch den Druck des Vorderhirns sehr eingeengt und die kleine Epiphyse dem Hinterhirn angelagert. Der schmale Ventrikel ist wie bei Reptilien über dem Infundibulum an einer Stelle stark vaskularisiert. Die Hypophyse ist klein, das Chiasma total. Der Druck des Vorderhirns schiebt die Lobi optici des **Mittelhirns** nach außen, so daß sie unter dem Schläfenlappen des Vorderhirns hervorschauen (**530** B) und bei Sperlingen fast ganz verdeckt werden. Medial hängen sie durch eine dünne Membran zusammen. Sie sind groß bei den besonders gut sehenden Tagraubvögeln, viel kleiner bei Hühnern.

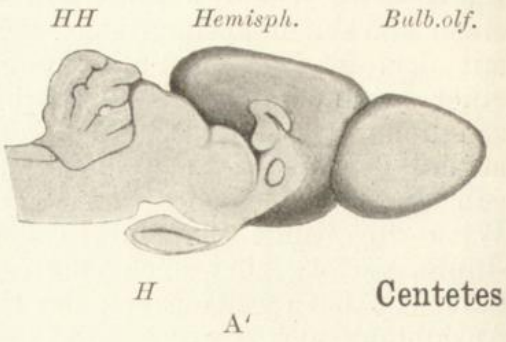
Das **Hinterhirn** ist beim Embryo zunächst glatt. Beim Hühnchen treten am 9. Tage zuerst drei Querfurchen auf, wodurch drei Lappen gebildet werden, von denen jeder sich in eine Anzahl Querlamellen faltet. Dadurch entsteht ein Bild ähnlich wie bei manchen Selachiern (**513** D) und bei Säugern. Der mittlere Lappen erhält die meisten Falten, der vordere in der Regel 4, der hintere 3, welche seitlich in den Aurikel (Flocculus) übergehen. Diese Rautenohren varieren sehr bei den verschiedenen Familien in Form und Größe (klein beim Strauß, gestielt beim Pfau). Bei großen Vögeln legt sich der mittlere Lappen oft über den hinteren hinüber. Durch die Faltenbildung und Verdickung der Wände infolge des Auftretens verschiedener Kerne wird der Hohlraum des Kleinhirns auf schmale Spalten eingeengt. Der histologische Aufbau aus einer Molekular-, Purkinje- und Körnerschicht zeigt die gewöhnlichen Verhältnisse. Die zuführenden caudalen Bahnen haben gegenüber den Reptilien sehr an Zahl und Stärke zugenommen und lassen sich nach hinten bis zum Lendenmark verfolgen. Offenbar spielen die Empfindungen in den Gelenken der Beine bei der Statik eine große Rolle. **530** C gibt eine ungefähre Uebersicht über die wichtigsten Faserzüge. Indem von allen sensiblen Nerven Reize zum Kleinhirn gelangen, können die Koordinationen erfolgen, welche durch die efferenten Bahnen den Muskeln zugeführt werden und deren Tonus bedingen. Wird das Cerebellum einer Taube auf einer Seite verletzt, so dreht sie sich im Kreise oder liegt auf der unverletzten Seite (**504**).

6. Säuger.

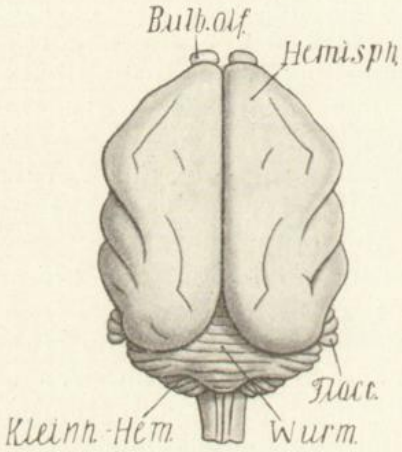
Das Gehirn der Säuger leitet sich ab von dem der Cotylosaurier, welches vermutlich dem der heutigen Saurier (**526**) in etwas vereinfachter Form entsprochen haben wird. Vergleichen wir es hiermit, so



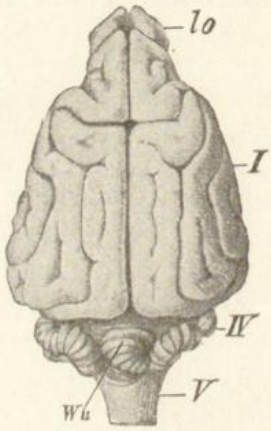
A Igel



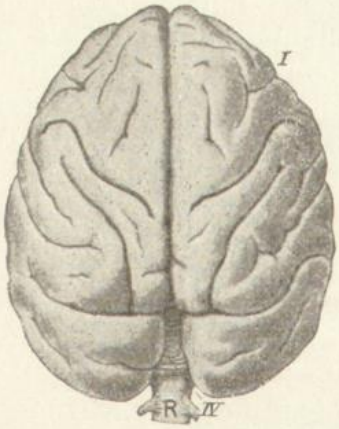
A' Centetes



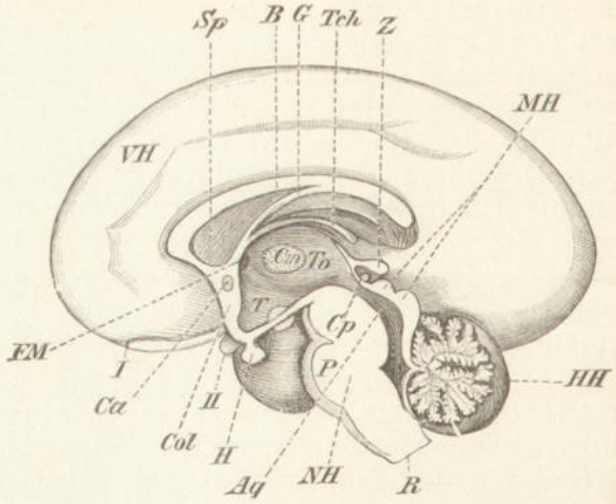
B Lemur



C Hund



D Pavian



E Mensch

Fig. 531 A—E.

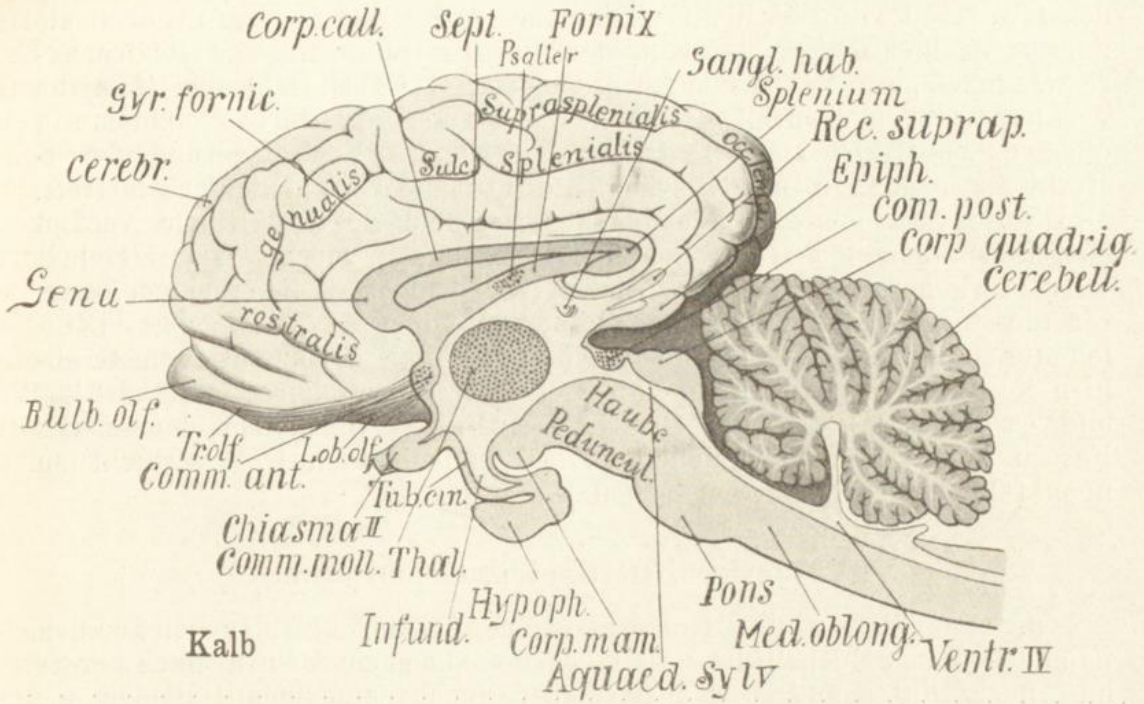


Fig. 531 F.

Fig. 531. Gehirne verschiedener Säuger. A Igel von oben, A' Centetes ecaudatus, Borstenigel, Medianschnitt, B Lemur fulvus, C Hund, D Pavian, E Mensch Medianschnitt, F Kalb, Medianschnitt. A, B, F aus BÜTSCHLI, teilweise verändert, A' nach LECHE, C, E aus WIEDERSHEIM, D aus HERTWIG. *Aq* Aquaeductus. *B* Balken (Corpus callosum), *Ca* Commissura anterior, *Col.* Columella des Fornix, in E gleich Lamina terminalis, *Cm* Com. media, *Cp* Com. posterior, *FM* Foramen Monroi, *G* Gewölbe, Fornix, *H* Hypophyse, *HH* Hinterhirn, *MH* Mittelhirn, *NH* Nachhirn, *P* Pons, *R* Rückenmark, *Sp* Septum pellucidum. *T* Trichter, *Teh* Tela (Fissura) chorioidea, *To* Thalamus opticus, *VH* Vorderhirn, *Z* Zirbeldrüse (Epiphyse), *I* Olfactorius, *II* Opticus.

zeigt sich als Hauptmerkmal die bedeutende Größenzunahme der Großhirnhemisphären und des Cerebellum (**531** A—F). Während aber bei den Vögeln das Anwachsen des Vorderhirns auf dem ventralen Corpus striatum beruht, sind es bei den Säugern die dorsalen Gebiete des Palliums, welche sich zu imponierender Größe entwickelt haben. Man bezeichnet diese neu hinzukommenden Gebiete als Neopallium im Gegensatz zu dem Archipallium der Amphibien (**523**), Reptilien (**526**) und Vögel (**530**), welches als übergeordnetes Riechzentrum dient. Dieses erhält sich bei Säugern nur in dem Hippocampus, der weitaus größte Teil des Palliums ist also eine Neubildung, die aus dem frontalen Teil des Reptilienpalliums hervorgeht und daher das Archipallium nach hinten drängt. Diese Tatsache charakterisiert das Säugerhirn in erster Linie. Hand in Hand damit gehen wichtige Komplikationen im Bau: die neopalliale Oberfläche der Hemisphären zeigt überall eine graue Rinde, in der sich übergeordnete Zentren für alle Sinnesorgane und die willkürlichen Muskeln, ferner Assoziationsgebiete für die höheren psychischen Leistungen herausbilden; die Zahl der Faserzüge, welche alle Teile des Gehirns miteinander verbinden, wird fast unübersehbar; das tertiäre Riechzentrum (Hippocampus oder Ammonshorn) wird sehr viel größer; die Rindenkommissur (Com. pallii) wird zu einer langen Verbindungsplatte beider Hemisphären (Corpus callosum und Fornix).

Das Dach des Zwischenhirns verkümmert infolge der Ueberlagerung des Großhirns, die seitliche Thalamusregion bleibt aber groß, weil sie zum Endgebiet der primären Sehstrahlung wird und die corticalen Erregungen empfängt und nach hinten leitet. Das Dach des Mittelhirns verkleinert sich ebenfalls, weil das stark vergrößerte Cerebellum von oben einen Druck ausübt. Die Folge ist die Verlagerung der Sehstrahlung nach vorn ins Zwischenhirn, in das Corpus geniculare laterale. Die Seitenwände und namentlich der Boden des Mittelhirns verdicken sich und engen den Hohlraum zum Aquaeductus ein. Das Cerebellum wird stark gefaltet und seine dicken Wände werden zu einem Zentrum für die Regulierung des Gleichgewichts und des Muskeltonus. Die Oblongata schwillt vorn zur Brücke (Pons) an, von der aus die vom Großhirn kommenden Erregungen zum Cerebellum übergeleitet werden (**542**), und es entsteht hinter der Brücke der Olivenkern, von dem ebenfalls Fasern zum Cerebellum ziehen. Dieser allgemeinen Uebersicht seien noch folgende speziellere Angaben hinzugefügt.

Vorderhirn (Großhirn, Cerebrum).

a. Ausbreitung der Hemisphären. Im Großhirn verdickt sich namentlich das Neopallium und wächst dabei nach vorn, nach der Seite und nach hinten aus. So entstehen recht verschiedene Bilder in der Dorsalansicht (**531**), je nach dem Grade der Vergrößerung. Beim Igel (A), *Centetes* (A'), manchen Beuteltieren sind die Bulbi olfactorii noch nicht von den Hemisphären verdeckt, das Kleinhirn ist noch völlig frei; es ist sogar noch ein Teil des Mittelhirns von oben sichtbar. Beim *Lemur* und Hund (B, C) werden die Riechlappen teilweise von oben verdeckt und vom Kleinhirn ist der größte Teil noch sichtbar. Beim Pavian (D) tritt der mittlere Teil (Wurm) des Kleinhirns noch etwas zutage, während beim Menschen (E) in der Ansicht von oben nur die Oberfläche der Großhirnhemisphäre zu erblicken ist. Das Gehirn des Menschen ist ungefähr 3mal so schwer als das des Orang und enthält etwa 5mal soviel Pallialmasse als bei diesem Affen. Die Suprematie des Menschen beruht auf seinen riesigen Hirnhemisphären.

b. Rhinencephalon. Die Basis des Großhirns umschließt die Riechzentren und wird deshalb als Rhinencephalon bezeichnet. Je nach der Ausbildung des Riechvermögens ist dasselbe sehr verschieden entwickelt. Der vorderste Teil springt als Bulbus (zuweilen auch Lobus genannt) olfactorius bei gut riechenden Säugern weit über den Vorderrand der Hemisphären vor (**531** A) und ist im Innern hohl, da sich der Ventrikel in ihn fortsetzt. Hier enden die einzelnen Fila olfactoria, d. h. die Neuriten der Sinneszellen der Riechschleimhaut, in den Glomeruli, nachdem sie durch die Löcher der Lamina cribrosa des Siebbeins hindurchgetreten sind. Nur *Ornithorhynchus* besitzt ein einheitliches Bündel von Riechfäden. Einige Neuriten kommen aus dem Jakobsonschen Organ und stellen den letzten Rest des Nervus terminalis der Wasserwirbeltiere dar, da dieses Organ ein Wasserriechapparat ist. Der darauf folgende verschmälerte Tractus olfactorius (**532**, **533**) erweitert sich nach hinten zum Lobus olfactorius, dessen hinterster, vom Schläfenlappen mehr oder weniger verdeckte Abschnitt als Lobus piriformis (s. hippocampi) bezeichnet wird. Die Geruchsfasern enden teils hier, teils laufen sie dorsalwärts bis zum Ammonshorn (**549**). Bei gut riechenden Säugern (Hund **532**; Tapir **534**) sind

alle diese Teile groß und nehmen den größten Teil der Großhirnbasis ein. Diese erscheint hinter den Riechzentren durchlöchert (Substantia perforata) durch das Eindringen von Blutgefäßen. An den Lobus olfact. schließt sich medialwärts eine Anschwellung an, der Lobus parolfactorius (auch wohl Tuberculum olfactorium genannt), welcher bei allen Säugern mit langer Schnauze (Maulwurf, Igel, Tapir [**534**], Elefant), sehr groß ist; da Fasern des Trigeminus, welche die Mundregion bzw. den Rüssel versorgen, bis zu ihm ziehen, so wird er als ein Zentrum des Spürsinns (Oralsinns) aufgefaßt. Bei manchen anderen Säugern ist er sehr klein und beim Menschen (**533**) kaum angedeutet.

Bei niederen Säugern ist eine seitliche Furche, die schon früher erwähnte Fovea limbica s. rhinalis (**531** A, **532** *RF*) deutlich ausgeprägt, welche das ventrale Riechgebiet von dem Pallium trennt. Bei geringerem Geruchsvermögen erscheinen alle Teile desselben reduziert. Bei den Primaten und dem Menschen (**533**) sind Bulbus und Tractus sehr klein, die Rhinalfurche ist verwischt und der Lobus parolfactorius äußerlich nicht sichtbar. Endlich bei Robben und Walen sind diese Regionen höchstens noch mikroskopisch nachweisbar.

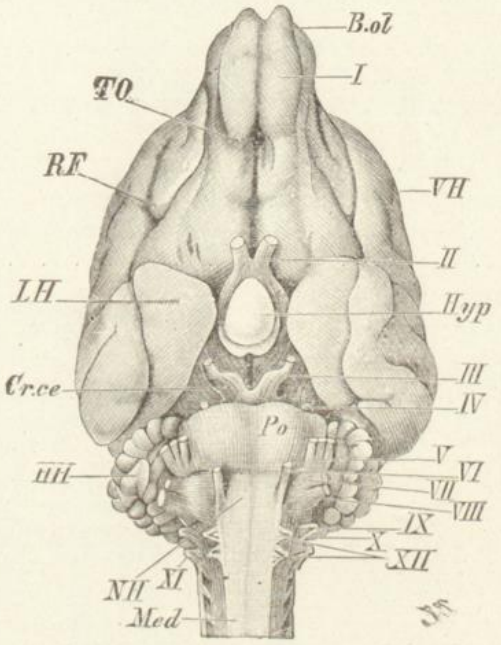


Fig. **532**. Gehirn des Hundes von der Unterseite, aus Wiedersheim. *B.ol* Bulbus olfactorius, *Cr.ce* Crura cerebri, Hirnschenkel, *HH* Hinterhirn, *Hyp* Hypophyse, *LH* Lobus hippocampi, *Med* Rückenmark, *NH* Nachhirn, *RF* Rhinalfurche, *TO* Tuberculum olfactorium (Lobus parolfactorius), *VH* Vorderhirn, *I*—*XII* Gehirnnerven.

Ein Ammonshorn (Hippocampus) fanden wir in schwacher Ausbildung schon bei Sauriern als eine Rindenschicht (**529** *m*) der medialen Hemisphärenwand. Bei Monotremen (Fig. **535**) zeigt sie sich in fortgeschrittener Form jederseits als eine Einstülpung vor der Lamina terminalis. Die durch die Einstülpung gebildete Spalte, welche sich in den Raum zwischen den beiden Hemisphären öffnet, wird Fissura hippocampi, ihre ventrale Lippe Fascia dentata, ihre dorsale Hippocampus genannt. Beide haben eine Rinde von Pyramidenzellen, und eine Faserschicht, welche die Grenze gegen den Ventrikel bildet und als Alveus bezeichnet wird. Der nach innen gegen den Ventrikel vorspringende Teil der Rinde ist das eigentliche Ammonshorn und umgreift hornartig gebogen die Fascia. Die letztere entspricht *m* der Fig. **529**, das Ammonhorn der dorsalen Rinde *d* einer Eidechse. Während diese Bildung bei *Ornithorhynchus* noch klein ist, wird sie bei den übrigen Säugern sehr viel größer und erstreckt sich bis in den Schläfenlappen hinein. Zum Zwecke der Oberflächenvergrößerung rollt sie sich gegen den Ventrikel ein, was an ein Widderhorn oder den Schwanz eines Seepferdchens erinnert; daher die Bezeichnung Cornu ammonis oder Hippocampus. In **537** von einem Beutelbären (*Phascolarctus*) geht die Verlängerung aus der Ausdehnung

der Fascia dentata hervor. Dabei tritt als eine Weiterbildung des medialen Randes der Fascia dentata die sog. Fimbria auf, eine dünne Platte mit Nervenfasern, welche zur Lamina terminalis ziehen und in ihr die Commissura palii anterior s. hippocampi bilden. Diese Commissur verbindet beide Ammonshörner untereinander und wird auch wohl Commissura dorsalis genannt, weil sie über der zur Vereinigung der Basalganglien und der Riechzentren dienenden Commissura anterior s. ventralis liegt (**535**, **536**). Der Schnitt **535** zeigt beide Commissuren gleichzeitig, die Com. pallii oben,

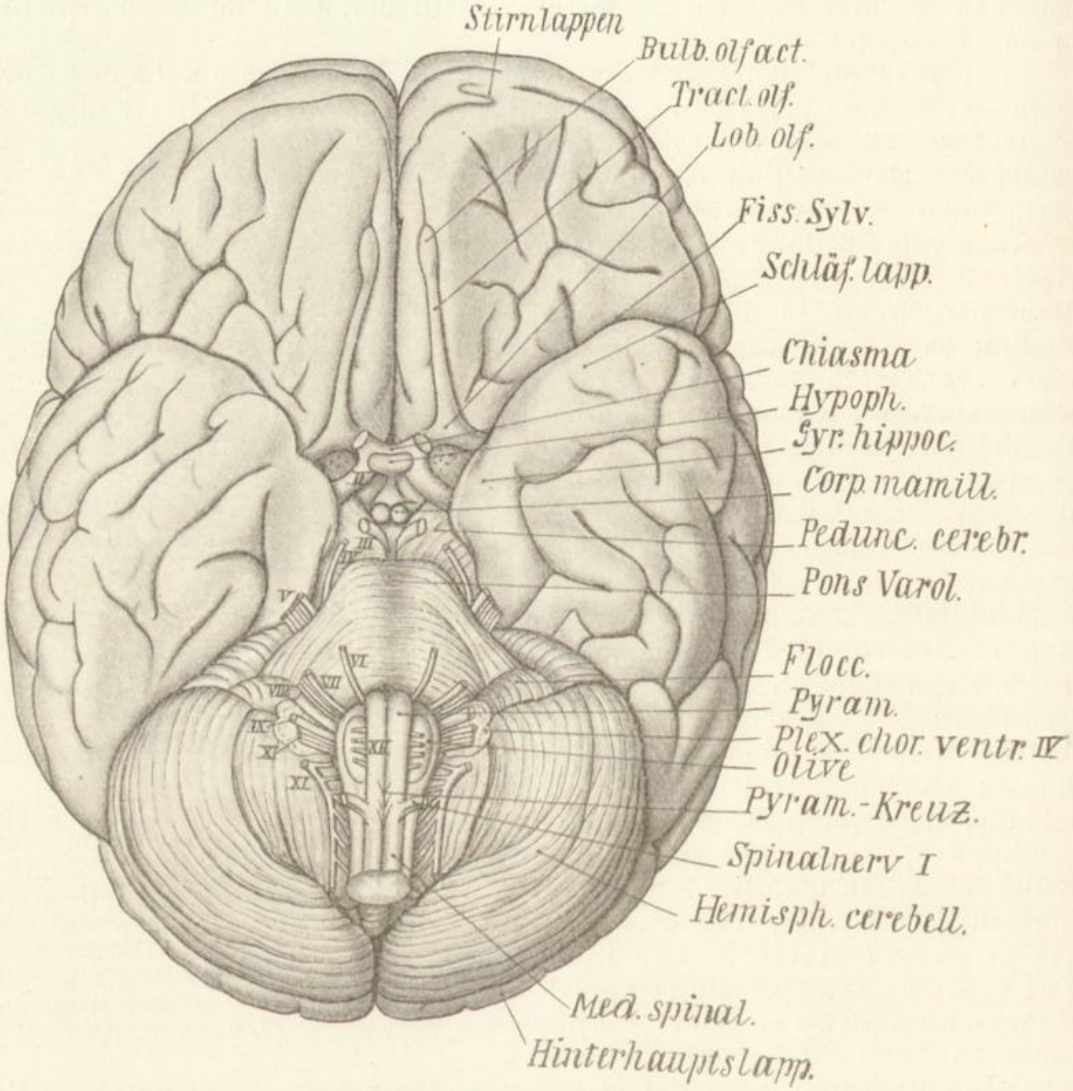


Fig. 533. Unterseite des menschlichen Gehirns, nach Toldt.

die Com. anterior unten; in letzterer, und zwar in der hinteren Hälfte, kreuzen auch neopalliale Fasern. Bei Beuteltieren ist die Com. ant. noch sehr dick, weil hier palliale Züge hindurchtreten, die bei höheren Gruppen das Corpus callosum benutzen. Zum Verständnis der Fig. **537** sei noch bemerkt, daß die Hemisphären den Thalamus des Zwischenhirns von oben und hinten umgreifen, wodurch zwischen beiden die Fissura chorioidea entsteht. Auf dem Horizontalschnitt durch ein menschliches Gehirn (**538**) erstreckt sich der Hippocampus nach vorn und ventralwärts bis in das Unterhorn des Schläfenlappens. Durch

diese Umbiegung wird es verständlich, daß auf dem Querschnitt (**539**) durch ein menschliches Gehirn die Fissura hippocampi ventral von der

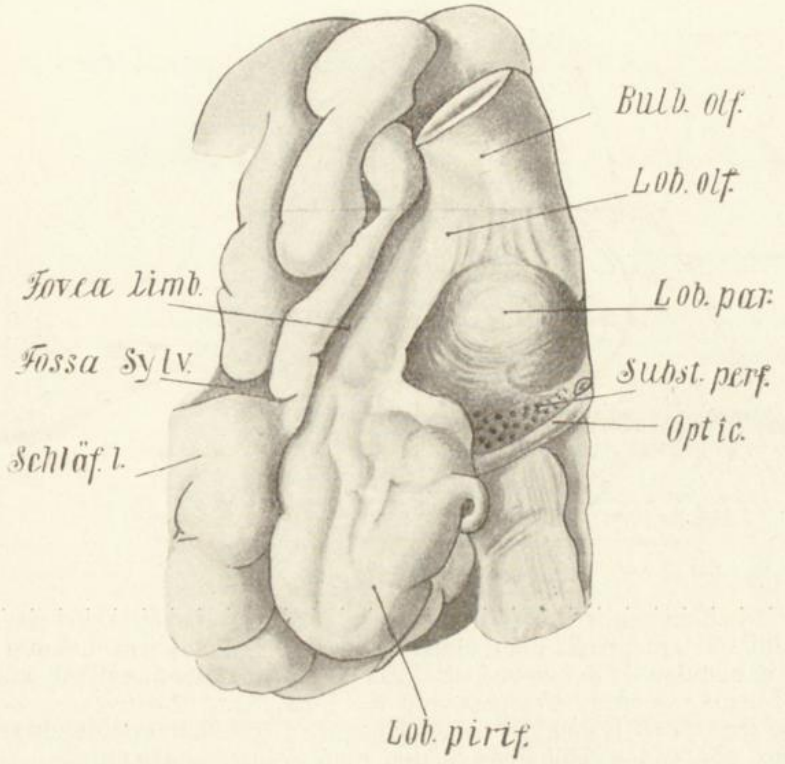


Fig. 534. Unterseite des Riechhirns von *Tapirus indicus*, nach BINDEWALD. *Lob.par.* parolfactorius, *Lob.pirif.* Lobus piriformis, *Subst.perf.* Substantia perforata.

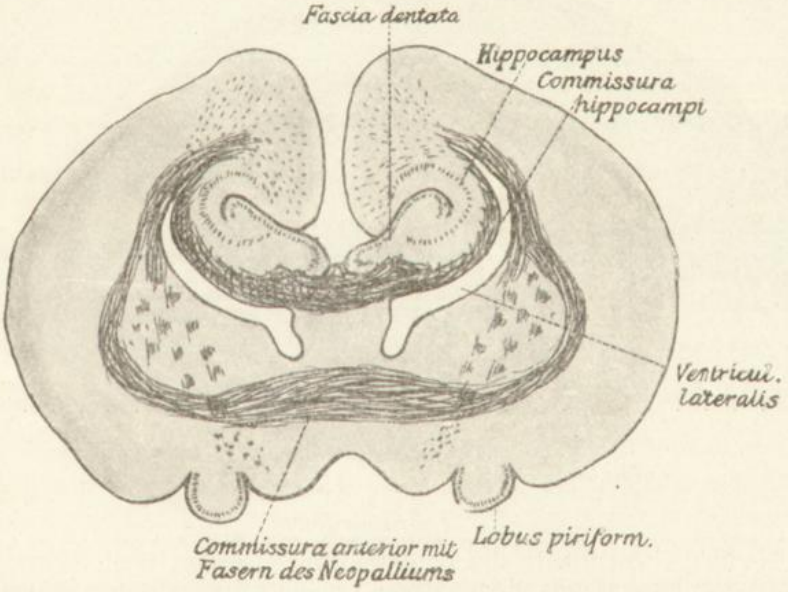


Fig. 535. Querschnitt durch die Kommissuren der Vorderhirnhemisphären von *Ornithorhynchus*, nach SMITH. Der Lobus piriformis wird nach außen von der Fissura rhinalis (Fovea limbica), nach innen von der Fissura endorhinalis begrenzt.

Fascia und der Fimbria liegt. Der angrenzende mediale Teil des Schläfenlappens heißt Gyrus hippocampi.

c) Die **Bildung von Lappen und gewundenen Falten** ist zu beurteilen als ein Mittel zur Vergrößerung der Oberfläche. Die mensch-

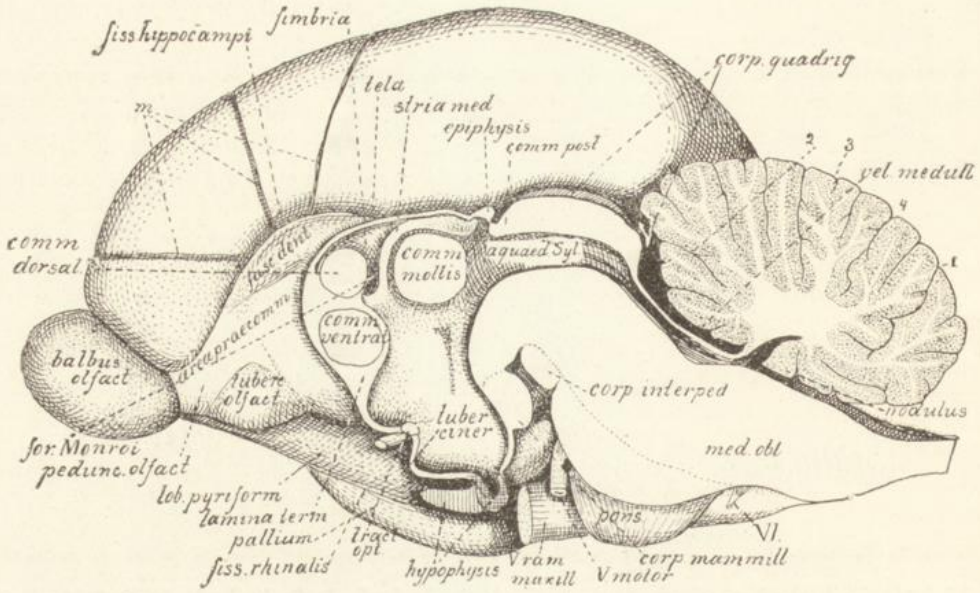


Fig. **536**. Medianschnitt durch das Gehirn von *Ornithorhynchus*, nach SMITH. Die Stria medullaris entspricht dem Dach des Zwischenhirns und endet rechts mit dem Ganglion habenulae. *Com.dorsal.* = Com. pallii ant. der Reptilien, aus welcher Balken und Fornix werden, *Com.ventral.* = Com. ant., *Pedunc.olf.* = Tractus olfactorius, *Tuberc.olf.* = Lobus parolfactorius, *Tela* gefäßreiche Membran, welche sich in der Fiss. chorioidea (**539** *Fch*) in den Seitenventrikel einstülpt.

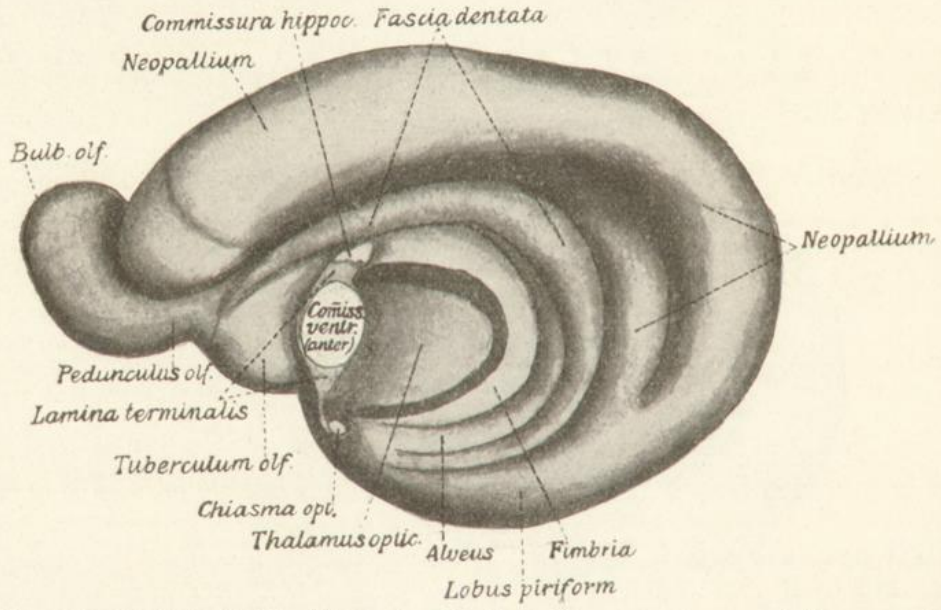


Fig. **537**. Mediale Gehirnfläche des Beutlers *Phascolarctus*, nach SMITH. *Alveus*, eine Schicht, in der Fasern aus dem Hippocampus durch dessen ventrale Lippe (Fascia dentata) in die Fimbria übertreten, um in dieser zur Com. hippocampi (= Com. pallii) zu verlaufen.

lichen Furchen zwischen den Windungen sind so tief, daß $^2/_3$ der Oberfläche von außen nicht sichtbar ist. Beim Menschen (**533**, **540**, **542**) und den höheren Affen werden ein Stirn-, ein Scheitel-, ein Hinter-

haupts- und ein Schläfenlappen unterschieden. Stirn- und Scheitellappen werden durch die Zentralfurche (Sulcus centralis) geschieden, während der Schläfenlappen seine vordere Abgrenzung durch die tiefe Fissura Sylvii findet. Weniger scharf ist die Abgrenzung des Occipitallappens, als dessen vordere Grenze der von der medialen Fläche heraufsteigende Sulcus parieto-occipitalis (**548**) gilt. Der Schläfenlappen fehlt noch bei manchen niederen Säugern (Insektenfressern, Nagern). **545** zeigt ihn (*lt*) in verschiedener Ausbildung. In dem Maße, wie er vorwächst und den Lobus piriformis (*lp*) überdeckt, wird der Winkel zwischen Stirnlappen und Schläfenlappen spitzer und

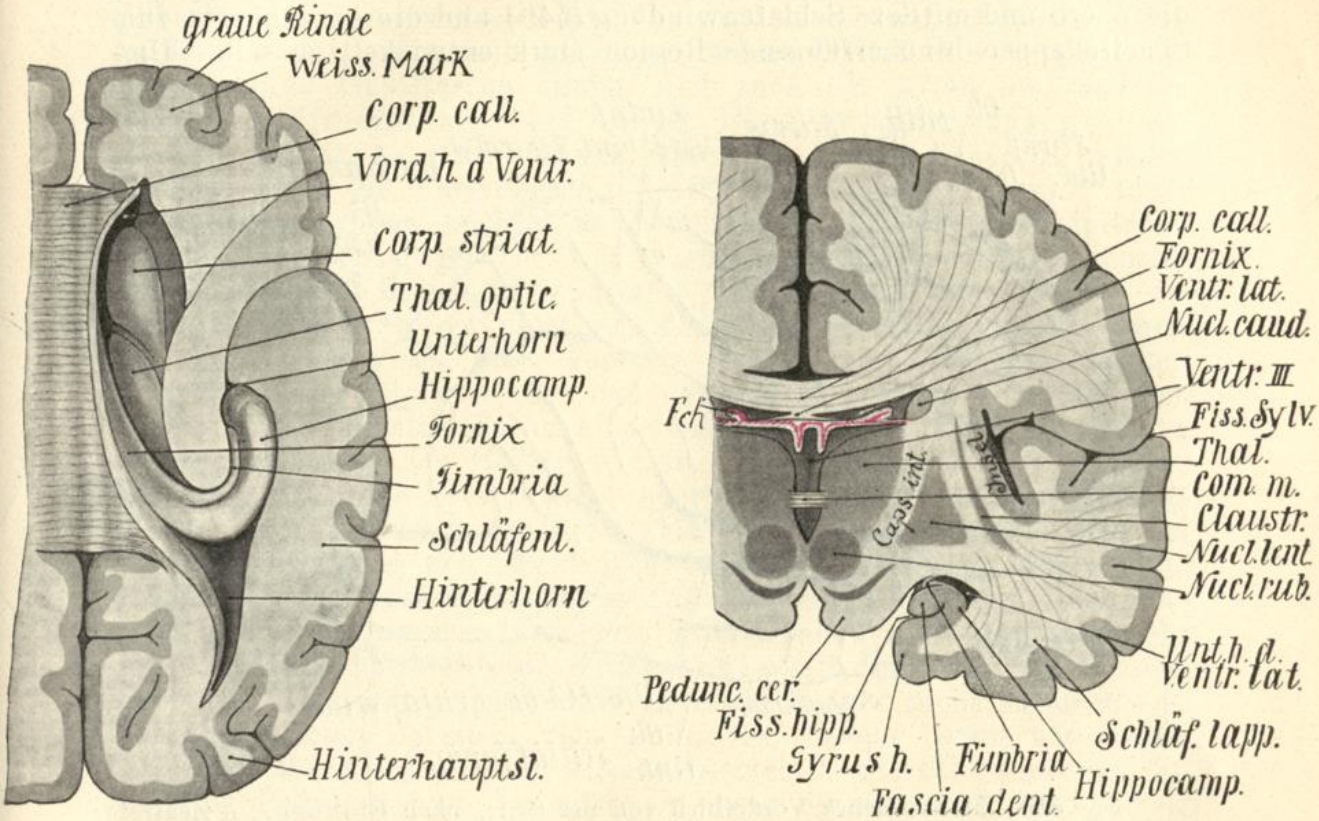


Fig. 538. Horizontalschnitt durch den Balken (Corp. callosum) und die rechte Hemisphäre des Menschen, nach GEGENBAUR. Vom Nucleus caudatus des Corpus striatum und vom Thalamus opticus ist ein Teil abgetragen, um den Hippocampus freizulegen.

Fig. 539. Querschnitt durch das Großhirn und Zwischenhirn des Menschen am hinteren Ende der Commissura mollis (*Com.m.*), nach GEGENBAUR, etwas verändert. Mit Rot ist die Tela chorioidea eingetragen, welche sich teils in den III. Ventrikel des Zwischenhirns, teils durch die Fissura chorioidea (*Fch*) in die seitlichen Ventrikel einstülpt. *Caps.int.* Capsula interna, *Claust.* Claustrumkern. *Gyrus.h.* Gyrus hippocampi.

es entwickelt sich eine SYLVISche Spalte. Auch die Furchen (Sulci) sind bei vielen primitiven Gruppen (Beuteltiere, Nager, Insektivoren u. a.) noch nicht ausgebildet, namentlich wenn die betreffenden Arten von geringer Größe sind (**531** A). Die Oberfläche der Hemisphären ist dann glatt (lissencephal). Wenn sie vorhanden sind, zerlegen sie die Gehirnoberfläche in Windungen (*Gyri*, **531** B—D, **540**), welche namentlich bei großen Arten ausgebildet sind. Ihre Entwicklung hängt also sicherlich nicht nur von der Ausbildung der Psyche ab, sondern

auch von der Körpergröße, indem die bedeutendere Muskelmasse eine Zunahme der sie versorgenden Rindenoberfäche verlangt. Das Großhirn eines Wals (**547**), eines Rindes und einer Ziege (**545**) besitzt z. B. recht gut entwickelte Windungen trotz geringer Intelligenz. Andererseits zwingen viele Beobachtungen zu der Annahme, daß ein Zusammenhang zwischen dem Oberflächenrelief und der psychischen Entwicklungshöhe besteht. Bei den Menschenaffen fehlt z. B. die untere Stirnwindung, welche beim Menschen (**544**) auf der linken Seite der Sitz des motorischen Sprachzentrums ist, und damit wohl auch die Erzeugung artikulierter Laute. Bei besonders hervorragenden Menschen zeigt der Stirnlappen häufig auffallend viele Furchen, und bei Musikern pflegen die obere und mittlere Schläfenwindung (**540**) und die benachbarte, zum Scheitellappen hinüberführende Region stark entwickelt zu sein. Um-

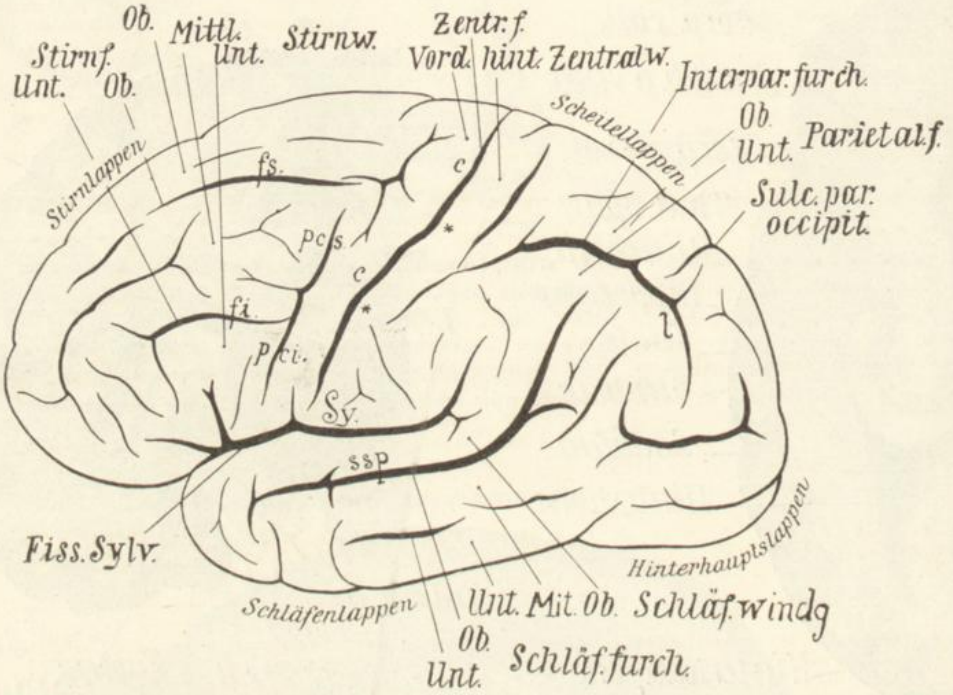


Fig. **540**. Menschliches Vorderhirn von der Seite, nach EDINGER. *c* Zentralfurche, ** oberes, unteres Knie derselben, *fs, fi* obere, untere Stirnfurche, *l* Lateralfurche, *pcs, pci* obere, untere Präcentralfurche, *ssp* Fissura suprasylvia posterior (obere Schläfenfurche). *Sy* Fissura Sylvii.

gekehrt geht aus dem Schädel des Eiszeitmenschen hervor, daß bei ihm der Stirnlappen kleiner war und wegen geringerer Entfaltung des Sprachzentrums mit dem Schläfenlappen einen größeren Winkel bildete als jetzt.

Bezüglich der **Homologisierung der Furchen** bestehen noch viele Schwierigkeiten, aber es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie sich in den Hauptzügen durchführen läßt, und daß die Windungen nicht unabhängig in jeder Ordnung erworben wurden. Alle Säuger haben drei „Primitivfurchen“: die Fissura hippocampi, die Fiss. rhinalis (Fovea limbica) und die Fiss. endorhinalis zwischen Lobus parolfactorius und Lob. olfactorius (bzw. Lob. piriformis). Diese drei stehen also in Beziehung zu den Riechzentren. Bei den glatten (lissencephalen) Gehirnen (**535**) sind sie die einzigen. Bei den gyrencephalen kommen Furchen hinzu zur Oberflächenvergrößerung, welche aber nicht auf dem Druck der Blutgefäße, sondern auf

ererbten Wachstumsanlagen beruhen. Auf die Medialfläche des Gehirns übt der Balken insofern einen Einfluß aus, als die Hauptfurche ihm parallel verläuft. Sie wird Sulcus splenialis genannt, weil sie hinter dem Splenium herumbiegt. Entsprechend liegt vorn der S. genualis und rostralis (**531** F, vom Rind). Ueber dem hinteren Splenialis liegt ein S. suprasplenialis, der sich in den S. occipitotemporalis fortsetzt. Auf der medialen Hirnfläche des Menschen (**548**) tritt uns der S. genualis und splenialis als einheitliche stark gebogene Furche entgegen, welche als S. cinguli oder callosomarginalis bezeichnet wird. Dagegen verlaufen die occipitalen Furchen etwas anders als beim Rinde. Wir sehen hier eine starke Gabelfurche, deren ventraler Ast (Fiss. calcarina posterior) besonders wichtig ist, weil zu seinen beiden Seiten die Sehstrahlung endet. Diese Gabelfurche findet sich auch bei Affen und anderen Säugern. Wir erkennen aber in der Fiss. subparietalis + calcarina anterior den hinteren Abschnitt des S. splenialis wieder, welcher durch die Vergrößerung des Occipitallappens in zwei Stücke auseinander gerissen ist und als Neubildungen den Parietooccipitalast und die Calcarina posterior erzeugt hat. Die frontale Großhirnoberfläche weist drei sehr konstante Furchen auf (**545** Ziege): die Fiss. praesylvia (*ps*), die Coronalis (*co*) und ihren hinteren Querast, die Ansata (*a*). Dazu kommen die Sylvia (*Sy*), eine darüber gelegene Suprasylvia (*ss*) und eine Lateralis (*L*). Bei den Carnivoren (**545** Katze, Fuchs) kommt eine neue Furche, die Cruciata (*cr*) hinzu, welche bei Huftieren fehlt. Die Coronalis kann mit der Lateralis verbunden sein (Fuchs) oder auch von ihr getrennt bleiben (Katze). Aus der Lage der Praesylvia geht hervor, wie sehr sich bei den Fleischfressern der Stirnlappen vergrößert hat. Die Suprasylvia beschreibt einen großen Bogen, so daß man einen vorderen, einen dorsalen und einen hinteren Abschnitt unterscheiden kann. Zwischen ihr und der Sylvia hat sich eine Ectosylvia mit ähnlichem Verlauf eingeschoben. Coronalis, Ansata und Lateralis hängen nicht zusammen in dem abgebildeten Exemplar von *Lemur*. Bei *Lemur varius* und *Indris* haben sich aber Coronalis und Ansata zu einer Centralis vereinigt, die bei allen Primaten eine besondere Stellung einnimmt (*c*) Aus dieser Entstehungsweise erklärt es sich, daß in sehr seltenen Fällen menschliche Gehirne beobachtet werden, in denen die Zentralfurche aus zwei Abschnitten besteht. Nicht ganz klar ist die Homologisierung der übrigen Frontalfurchen der Primaten und des Menschen. Indem der Stirnlappen immer größer wird, richtet sich die Praesylvia auf und wird so wahrscheinlich zur Praecentralis des Menschen (**540**, Mensch, *pci* + *pcs*). Die Frontalis inferior (*fi*) geht vielleicht aus dem Horizontalast der Praesylvia der Affen (**545**, Meerkatze) hervor. Die Frontalis superior wäre dann eine Neubildung. Ein eigentümlicher Prozeß tritt bei den Säugern in der Umgebung der Sylvia auf. Durch die mächtige Entwicklung der Stirnregion wird diese Spalte von vorn und obenher überdeckt, so daß die benachbarten Windungen in der Tiefe der Spalte verschwinden und hier die sog. Insula Reilii (**539**) bilden. Bei der Ziege (**545**) ist die Ectosylvia, bei der Meerkatze und dem Menschen außerdem auch der vordere Abschnitt der Suprasylvia durch Versenkung verschwunden. Es erhält sich nur der hintere Teil der letzteren (*ssp*), welcher dann als obere Schläfenfurche (*ts*) bezeichnet wird.

d) **Innerer Bau.** An dem Ventrikel jeder Hemisphäre werden unterschieden ein Vorderhorn (**538**), welches sich meist bis in den Bulbus olfactorius fortsetzt, ein Hinterhorn im Hinterhauptslappen und ein Unterhorn, welches in den Schläfenlappen eindringt. Diese Hohlräume sind enge Spalten wegen der außerordentlich verdickten Wände und wegen zweier nach innen vorspringender Vorwölbungen. Die eine ist das meist langgestreckte Basalganglion (Corpus striatum **538, 549**), welches sich vom Boden und der Seitenwand erhebt und den dorsalen Nucleus caudatus und den ventralen Nucleus lentiformis, dazu lateral die graue Platte des *Claustrum* umschließt (**539**). Ventral von diesen beiden letzteren liegt in der Querebene des Chiasma noch der Mandelkern (Nucleus amygdalae), welcher als Homologon des Epistriatums gedeutet wird. Er liegt etwas vor dem Hippocampus und ist daher in **539** nicht getroffen. Die andere Vorwölbung stülpt sich von der medialen Wand gegen den Ventrikel vor und ist das schon geschilderte Ammonshorn oder der Hippocampus. Die bei Monotremen (**535, 536**) noch kleinen Ammonshörner stehen, wie erwähnt, durch die Commissura pallii anterior untereinander in Verbindung. Hand in Hand mit der Verlängerung der Ammonshörner nach hinten infolge des Auswachsens der Hemisphären hat bei den Placentalia auch diese Kommissur eine Umbildung erfahren. Sie hat sich gegliedert in einen dicken dorsalen Streifen (Balken, Corpus callosum) und in einen zarteren ventralen (Gewölbe, Fornix), welche jederseits untereinander durch eine Membran (Septum pellucidum) zusammenhängen (**531** E, **538**, **539**). Während im Balken zahlreiche Querfasern die beiderseitigen Pallien verbinden, dient der Fornix in einer mittleren oder hinteren Partie (Psalterium) als Kommissur für die Ammonshörner. Die Entstehung dieser Bildung ist ein vielumstrittenes Kapitel, doch läßt es sich an der Hand der Ontogeni und vergleichenden Anatomie einigermaßen übersehen. Bei den Embryonen des Igels und Kaninchens (45 mm) treten Balken und Fornix als einheitliche Anlage zuerst auf, und zwar in einer Verwachsungsplatte der Lamina terminalis und der medialen Hemisphärenwände. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß diese Anlage der Com. pallii anterior der Saurier (**526** *Cpa*) homolog ist, denn die Com. pallii posterior derselben tritt nur vereinzelt auf. Dazu paßt es gut, daß bei Vesperugo noctua Balken und Gewölbe (Fornix) eine dorsalwärts aufgerichtete bogenförmige Platte bilden, welche vorn neopalliale Fasern, hinten solche aus dem Hippocampus führt. Beim Kaninchenembryo von 60 mm hat sich die Anlage in den vorderen Balken und den hinteren Fornix gespalten, beide bilden einen etwas nach hinten übergebogenen Kegel. Auf diesem Stadium bleiben *Erinaceus*, *Centetes* (**531** A') *Galeopithecus* und andere niedere Placentalier stehen. Indem nun die Hemisphären immer mehr nach hinten auswachsen, neigt sich der Kegel weiter über, so daß schließlich bei Rind, Mensch u. a. Balken und Gewölbe ungefähr horizontal verlaufen (**531**, E, F). Die Balkenfasern werden dann so zahlreich, daß sich der Balken vorn (Genu) und hinten (Splenium) zum Fornix herabbiegt. Die Membran zwischen Balken und Gewölbe wird erst bei Primaten dünn, so daß die Bezeichnung Septum pellucidum gerechtfertigt ist. Da die Ontogenie dieser Bildungen lehrt, daß im Balken und im Gewölbe die medialen Wände der Hemisphären verwachsen, so darf ein bei unvollständiger Verschmelzung zwischen ihnen befindlicher Raum nicht als Ventrikel bezeichnet werden,

da er ja mit dem Lumen des Nervenrohrs nichts zu tun hat. Auf die ventrale Commisura anterior zur Verbindung der Riechzentren (**531** *F*) wurde schon hingewiesen.

e) **Verbindungsbahnen.** Während die ganglienzellenreiche graue Substanz erstens die „Rinde“ (beim Menschen 2—4 mm dick) unter der Oberfläche von Großhirn und Kleinhirn, zweitens das „Höhlengrau“ um den zentralen Hohlraum herum, und drittens eine Anzahl „Kerne“ bildet, besteht die Hauptmasse des Gehirns aus weißer „Marksubstanz“ mit einem enormen Reichtum an Fasern, welche die Teile des Großhirns untereinander und mit den übrigen Abschnitten des Gehirns und des Rückenmarks verknüpfen. Sie sind natürlich besonders beim Menschen studiert worden, weshalb ich mich auf sie beschränke. **541** zeigt die Hauptzüge, welche in einer Hemisphäre verlaufen: die größeren Bündel gehen von einem Lappen in den anderen,

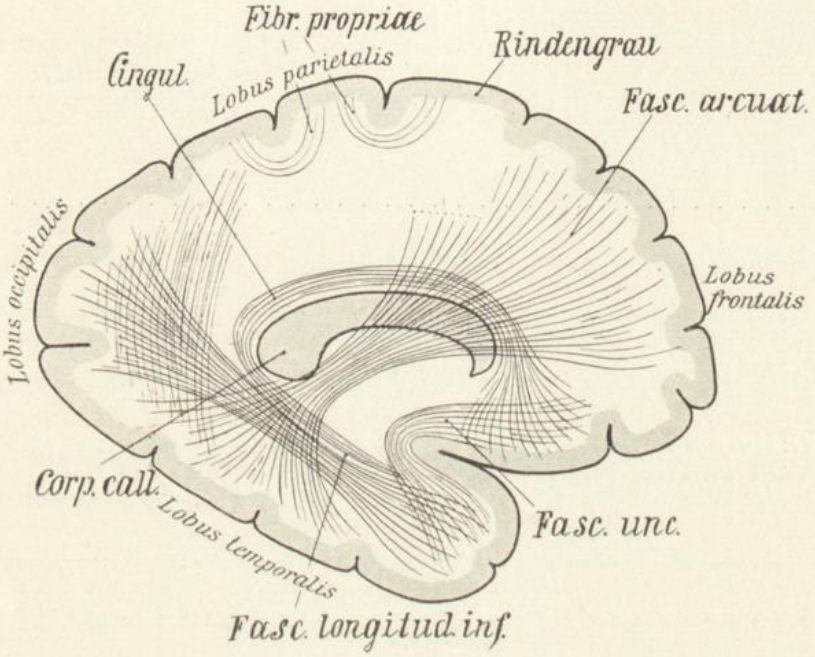


Fig. **541**. Associationsbahnen des menschlichen Großhirns, nach EDINGER. *Cingul.* Cingulum, *Fasc.unc.* Fasciculus uncinatus.

während die kleineren Fibriae propriae die benachbarten Gyri verbinden. **542** zeigt in schematischer Darstellung die wichtigsten Bahnen, welche teils die Erregungen in das Großhirn leiten (afferente Tractus, schwarz gezeichnet), teils von der Rinde nach hinten laufen (efferente Bahnen, rot). Von den ersteren sind uns schon einige bekannt, so die Hinterstränge (Tr. bulbothalamicus), welche in den Nucleus gracilis und cuneatus des verlängerten Marks eintreten und dann unter Kreuzung (**508**) zum roten Haubenkern des Mittelhirns und weiter zum Thalamus und zur Rinde sich verfolgen lassen. Auf diesem Wege (vgl. **491**) gelangen die Hautreize bis zur Großhirnrinde und kommen hier zum Bewußtsein. Aehnlich verhält sich der Tractus spinothalamicus (schwarz punktiert), während der Tractus spinocerebellaris in der Rinde des Kleinhirns ausstrahlt. Von hier gelangen die Reize zum Nucleus dentatus des Kleinhirns, aus dem die einzige efferente Bahn desselben zum roten Haubenkern und weiter zum Thalamus und zur Rinde führt. Da das Kleinhirn zur Regulation

der Bewegungen dient, so können seine Erregungen in der Großhirnrinde zum Bewußtsein kommen und von hier durch die Pyramidenbahn auf die Muskeln übertragen werden (rot **509**, **542**). Aus **542** ist ersichtlich, daß zahlreiche, radienartig ausstrahlende Züge sich zwischen dem Thalamus und der Rinde ausspannen (Tractus corticothalamici [schwarz durchlaufend] und thalamocorticales [schwarz durchbrochen]), was als Stabkranzfaserung bezeichnet wird. Gelangen z. B. Erregungen zum Sehzentrum des Hinterhauptlappens, so können sie mit Hilfe der Pyramidenbahn eine entsprechende Bewegung der Extremitäten auslösen. Durch die Tractus frontopontini und temporopontini (beide rot punktiert) gelangen die Erregungen

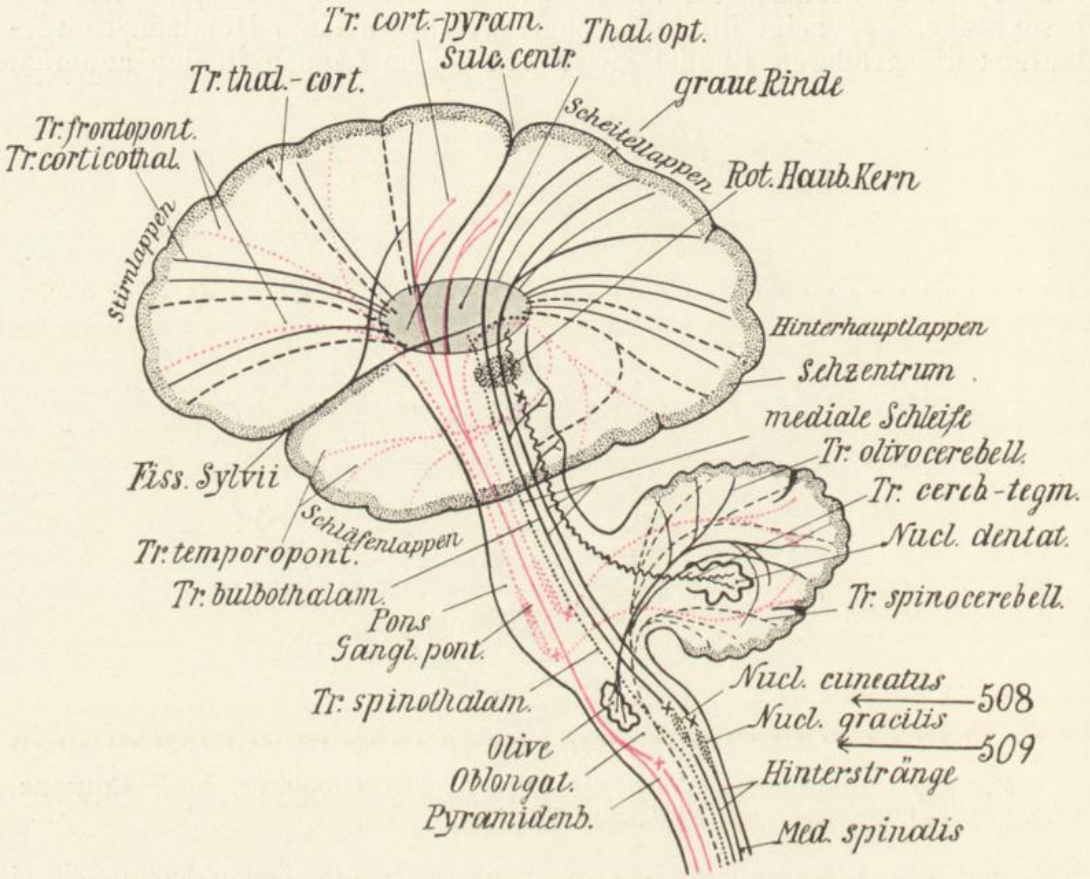


Fig. **542**. Schema der wichtigsten Bahnen zum (schwarz) und vom (rot) Großhirn des Menschen, nach GEGENBAUR, verändert. Seitlich ist die Lage der vorderen Schnittfläche der Abbildungen **508** und **509** angedeutet.

der Großhirnrinde zu den Ganglien der Brücke und von hier zum Kleinhirn. Als besonders wichtig erwähnen wir noch die Sprechbahn, Tractus corticobulbaris (**549**), von der linken dritten Stirnwindung zu den motorischen Kernen der Oblongata (Hypoglossus XII), die sekundäre Sehbahn (*11*) vom Ganglion geniculatum laterale und vom Dach des Mittelhirns zum Hinterhauptslappen und die tertiäre Hörbahn (*14*) vom Ganglion geniculatum mediale zum Schläfenlappen. Diese beiden letzteren vermitteln das Verständnis des Gesehenen bzw. des Gehörten. Bezüglich vieler anderer Bahnen vgl. die Erklärung von **549** auf S. 570.

f) **Die Rindenfelder.** Die physiologischen Experimente und die pathologischen Beobachtungen haben übereinstimmend gelehrt, daß die

Großhirnrinde schachbrettartig aus vielen einzelnen Regionen mit verschiedener Funktion sich zusammensetzt, und daß hier sich diejenigen psychischen Vorgänge abspielen, welche dem Menschen zum Bewußtsein kommen. In dem Rindengrau liegen mehrere (beim Menschen 6) Schichten von Ganglienzellen, von denen die mittleren überwiegend kegelförmig, mit der Spitze nach außen gekehrt sind (**543**). Sie werden „Pyramidenzellen" genannt. Während der Ontogenie wiederholt diese Rinde die früheren phyletischen Zustände: bei einem ganz jungen menschlichen Embryo finden wir noch keine Rinde, sondern nur ausschwärmende Zellen, ähnlich wie bei Amphibien (**524**); dann folgt mit 4—5 Monaten eine Anordnung wie bei Eidechsen (**529**). In der feineren Struktur der fertigen Rinde und namentlich auch in dem Reichtum an Fasern bestehen vielfache Unterschiede, so daß die meisten Rindenfelder histologisch charakterisiert sind. In **544** sind die wichtigsten menschlichen Rindenfelder angedeutet. Sie zerfallen in motorische, sensible und assoziative, je nachdem sie Muskelbewegungen, Sinnesempfindungen oder die höheren psychischen Erscheinungen vermitteln. Diese Zentren der Rinde sind denjenigen in den übrigen Gehirnteilen übergeordnet, und die Abhängigkeit der letzteren von ihnen wird um so größer, je mehr wir in der Wirbeltierreihe emporsteigen. Sie erreicht ihren höchsten Grad beim Menschen, bei dem alle bewußten Bewegungen und Empfindungen abhängig sind von einer Mitwirkung der Rinde. Sind beim Menschen die Fasern im Schläfenlappen, welche zum Sehzentrum führen, zerstört, so tritt dauernd Blindheit ein, während bei einem Hund nur das Sehvermögen stark geschädigt ist und bei einer Eidechse das Sehen auch ohne Großhirn möglich ist, da die Ganglienzellen im Zwischenhirn und im Mittelhirn

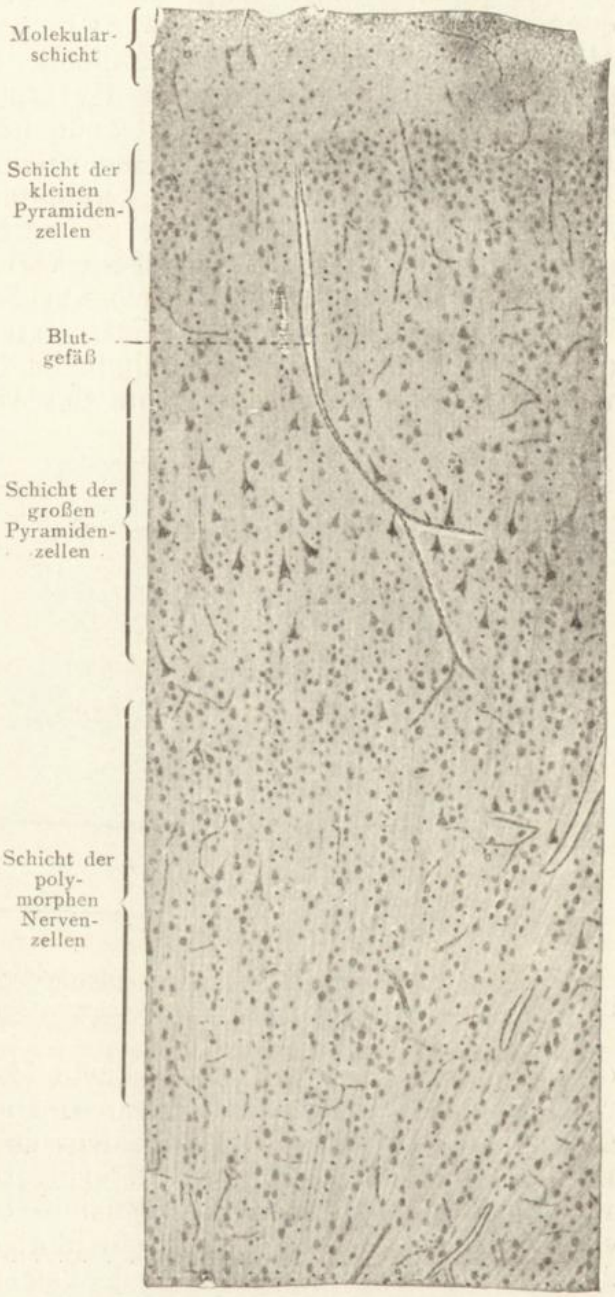


Fig. 543. Schnitt durch die Großhirnrinde des Menschen, nach STÖHR, $^{45}/_{1}$.

hierzu genügen. Erkrankungen in den sensiblen Herden führen beim Menschen häufig dazu, daß das Verständnis für die Sinneseindrücke fortfällt. Die Patienten werden „seelenblind“ oder „seelentaub“, d. h. sie können noch die Form oder die Farbe eines Gegenstandes, z. B. eines Löffels, angeben, wissen aber nicht, wozu er gebraucht wird, oder sie hören noch, können aber nicht unterscheiden, ob es sich um Musik oder um Hammerschläge handelt. Nach einer Verletzung der motorischen Rindenfelder tritt häufig nur Ungeschicklichkeit im Gebrauch der betreffenden Muskeln ein, in schwereren Fällen vollständige Lähmung der betreffenden Muskeln der anderen Seite. Seitdem Broca 1863 das Sprachzentrum auf der unteren Stirnwindung der linken Hemisphäre (vgl. S. 141) entdeckte und nachwies, daß durch Zerstörung desselben die Fähigkeit des Sprechens verloren geht, hat die Zahl der bekannten Rindenfelder sich sehr vergrößert. Sie zerfallen zum Teil in verschieden funktionierende Unterregionen. An der zum Hören dienenden temporalen Querwindung in der Tiefe der Sylvischen Spalte vermitteln die medialen Abschnitte das Verständnis der hohen Töne,

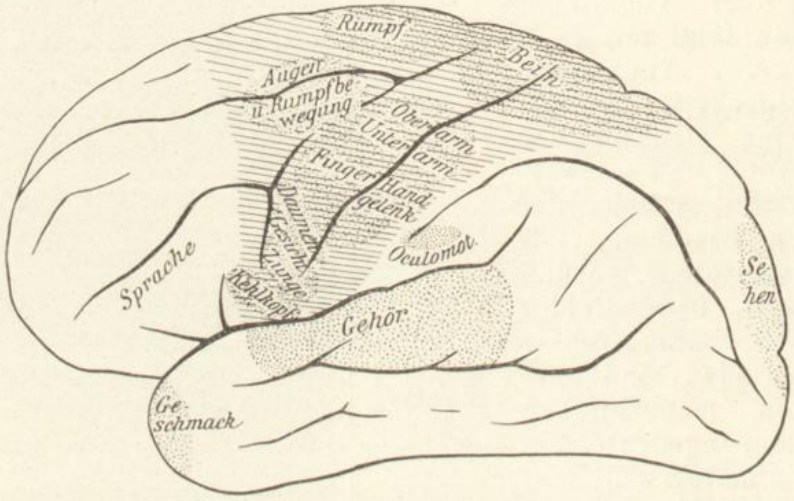


Fig. 544. Die menschlichen Rindenfelder im Großhirn für die Sinnesorgane und Muskeln nach Edinger, etwas verändert. Querschraffiert die Tastregion.

die lateralen das der tiefen. Partielle Erkrankung kann daher zum Verlust der einen Kategorie führen. Diese Windung ist in Form und Größe außerordentlich variabel, woraus sich der wechselnde Grad der musikalischen Begabung erklärt. Unaufgeklärt ist, warum diese Querwindung des Menschen links meistens einfach, rechts doppelt ist, also eine Asymmetrie vorliegt, welche derjenigen des Brocaschen Sprechzentrums entgegengesetzt ist. Es hat sich gezeigt, daß viele Zentren sich gegenseitig beeinflussen und voneinander abhängig sind. Zum vollständigen Sprechen gehört z. B. auch Unversehrtheit der Gehörregion, denn die Brocasche Gegend ist nur das motorische Sprachzentrum, welches die Zungenmuskeln so beherrscht, daß die richtigen Laute einer Sprache entstehen. Durch den enormen Faserreichtum der Rinde stehen alle Gehirnregionen untereinander in Verbindung. So erklärt sich das Zusammenspiel der verschiedenen Organe und Fähigkeiten. Wenn ich über einen Graben springe, so muß das Sehzentrum zur Abschätzung der Entfernung zusammenwirken mit dem motorischen Zentrum der Unterextremität. So wird es auch verständlich, daß die

Störung eines Zentrums pathologische Veränderungen in einem Organ hervorrufen kann, welches von jenem Zentrum nicht direkt abhängt. Aus **544** geht hervor, daß die Gegend der motorischen Zentren gleichzeitig die Tast- und Fühlsphäre ist, wenngleich sie sich nicht vollständig decken. Zwischen den hier eingezeichneten Zentren liegen nun noch große Teile der Gehirnoberfläche, welche ungefähr $^2/_3$ der-

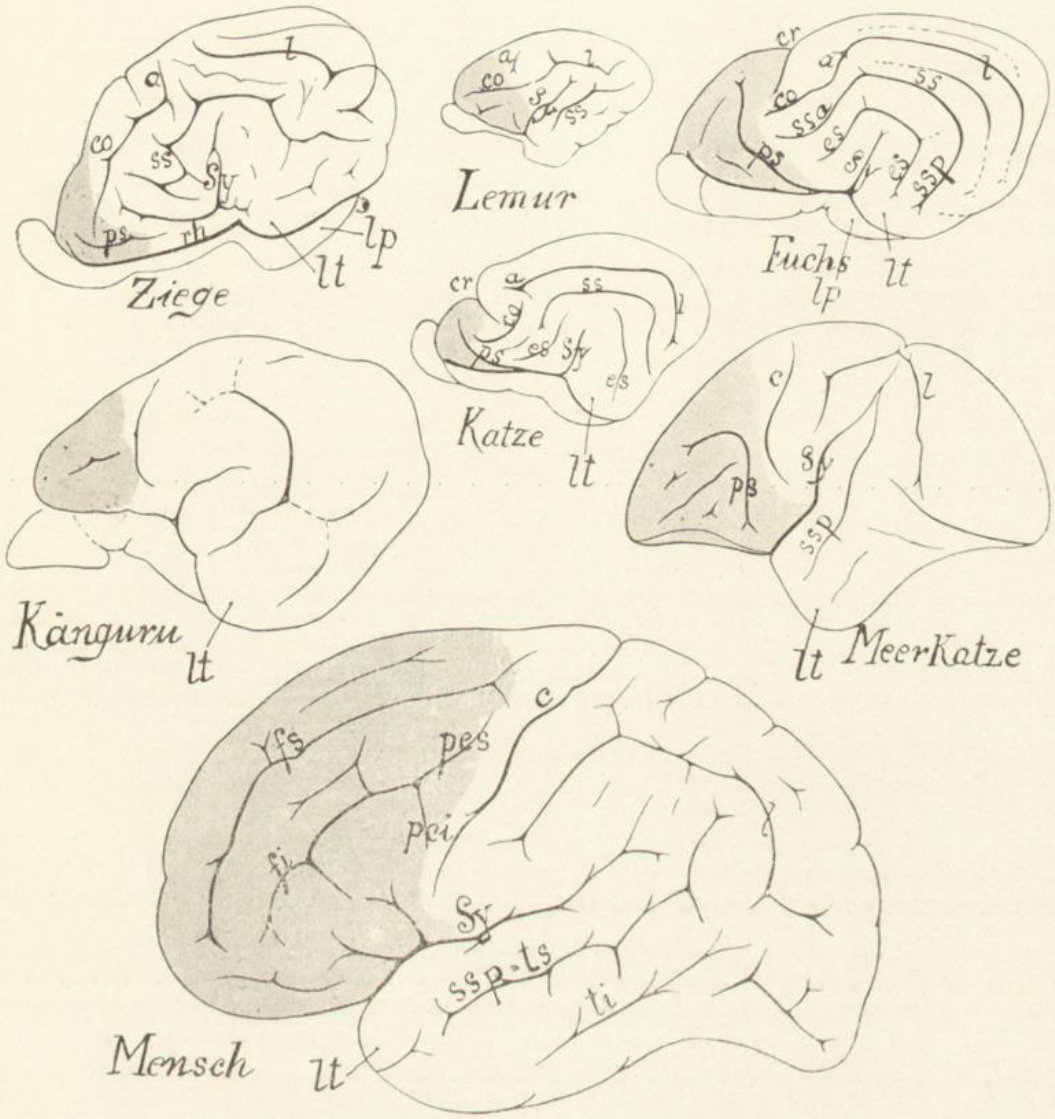


Fig. **545**. Furchung und Ausdehnung des Stirnlappens (grauer Ton) bei verschiedenen Säugern, nach EDINGER, verändert. *a* Fissura ansata, *c* Centralis (Coronalis + Ansata), *co* Coronalis, *cr* Cruciata, *es* Ectosylvia, *fi*, *fs* Frontalis inferior, superior, *l* Lateralis, *lp* Lobus piriformis, *lt* Lobus temporalis, *pci*, *pcs* Praecentralis inferior, superior, *ps* Praesylvia, *rh* Rhinalis, *ss* Suprasylvia, *ssa*, *ssp* Suprasylvia anterior, posterior, *ti*, *ts* Temporalis inferior, superior, *Sy* Sylvia.

selben ausmachen und keine oder nur geringe Beziehungen zu den sensiblen und motorischen Feldern besitzen. Auch hier lassen sich beim Menschen über 30 histologisch differente Regionen feststellen. Sie werden Assoziationszentren genannt, weil sie zur Verbindung zwischen den sensiblen und motorischen Feldern dienen und außerdem die höheren psychischen Fähigkeiten (Gedächtnis, Intelligenz, Willen, Selbstbewußtsein, Gemüt und andere) vermitteln. Es werden drei solche

assoziative Gebiete unterschieden, ein vorderes, welches den größten Teil des Stirnlappens umfaßt, ein mittleres in der Tiefe der Sylvischen Spalte, der sog. Insel, und ein hinteres auf dem Parietooccipital- und

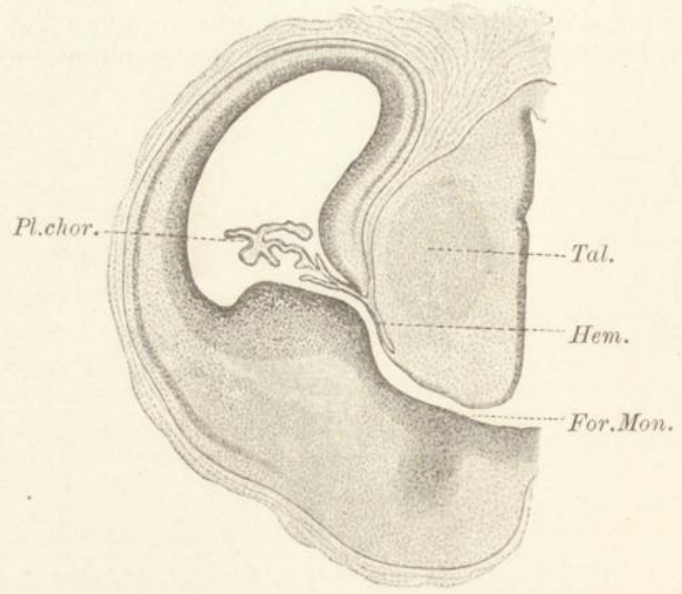


Fig. 546. Frontalschnitt durch einen Katzenembryo kurz vor der Verwachsung von Hemisphäre und Thalamus, nach Hochstetter. *For.Mon.* Foramen Monroi, *Hem.* mediale Hemisphärenwand, *Pl.chor.* Plexus chorioideus, *Thal.* Thalamus.

Temporallappen. Das vordere scheint ganz besonders der Sitz der Intelligenz zu sein, wie aus den Beobachtungen an Menschen und an Tieren hervorgeht. Der Stirnlappen ist bei letzteren sehr verschieden

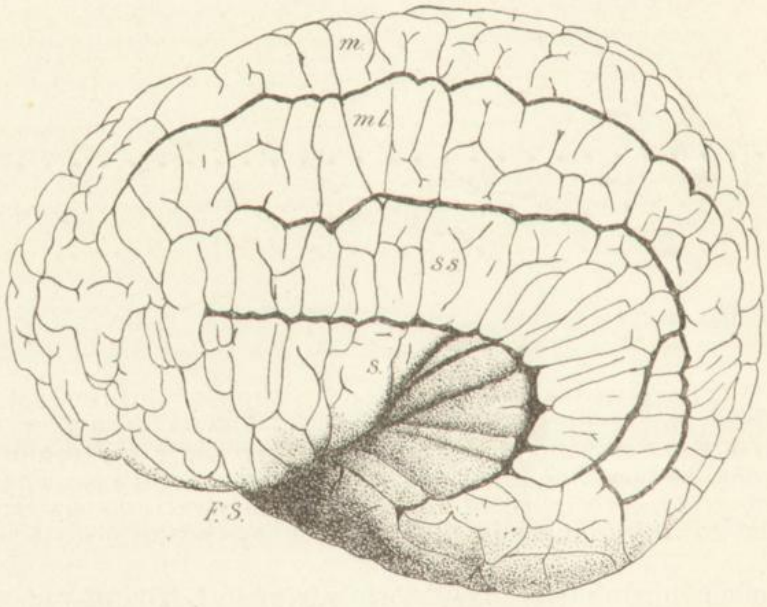


Fig. 547. Oberfläche d. l. Hemisphäre des Narwals, *Monodon monoceros*, nach Turner. *m* marginale, *ml* mediolaterale, *ss* suprasylvische, *s* Sylvische Windung, *FS* Fissura Sylvii

groß und seine Ausdehnung stimmt ungefähr überein mit den Erfahrungen über die Höhe des Verstandes (**545**, beim schlauen Fuchs bedeutend größer als bei der Katze).

Die übrigen Gehirnteile der Säuger.

Am **Zwischenhirn** ist die Epiphyse (Zirbeldrüse) bei den meisten Säugern ein sehr kleines Gebilde (**530**, **531** E). Sie fehlt nur bei Gürteltieren und andern Edentaten, vielleicht auch bei Sirenen. Bei *Phocaena* ist sie nur mikroskopisch nachweisbar. Relativ groß ist sie bei Huftieren und Nagern. Beim Menschen ist sie ca. 7 mm lang, eiförmig und an der Basis stielförmig verschmälert. Sie legt sich nach hinten zwischen die vorderen Vierhügel. Sie wird angesehen als eine Drüse mit innerer Sekretion, welche auf das Wachstum und die Fettbildung von Einfluß ist. Reste eines Stirnauges sind bei Säugern nicht mehr nachweisbar. Vor der Epiphyse bildet die dünnhäutige Decke des Zwischenhirns bei manchen Arten eine kleine Ausstülpung (Recessus suprapinealis **531**), welche wohl dem Parencephalon entspricht. Das dünne gefäßreiche Dach stülpt sich median in der gewohnten Weise in den III. Ventrikel ein zur Bildung eines doppelten Plexus, der durch die Foramina Monroi nach vorn in die Vorderhörner der Hemisphären eindringt. Da aber auch die Hinterhörner sich dem Dache anschmiegen, so findet sich jederseits noch eine neue Einstülpung, die Fissura chorioidea (**539** F. ch.), welche mit Blutgefäßen in die Hinterhörner sich einsenkt (Plexus chorioidei laterales). Die beiden gleichgroßen Ganglia habenulae sind sehr klein. Sie stehen immer in Zusammenhang mit dem Lobus parolfactorius, der sich mit dem Trigeminusendkern verbindet. Der V. Nerv läuft mit einem Ast in der Schnauzenregion aus. Daher sind jene Ganglien Hilfsapparate des Oralsinns. Die Sehhügel, Thalami optici, sind sehr beträchtliche seitliche Verdickungen (**538**) mit vielen Kernen, deren große Bedeutung als Zwischenstation zwischen der Rinde und den weiter nach hinten liegenden Gehirnabschnitten wir schon früher (**542**) kennen gelernt haben. Sie werden zuweilen, beim Menschen in 30 Proz., infolge medianer Verwachsung durch eine Commissura mollis oder media (**531**, **535**, **539**) untereinander verbunden, wodurch der dritte Ventrikel in eine obere und eine untere Region zerfällt. An ihrer Außenseite verwachsen die Thalami vollständig mit der Masse der Großhirnhemisphären, welche das Zwischenhirn von oben und von außen bedecken. Bei Embryonen, bei denen diese Verwachsung noch nicht eingetreten ist (**546**), liegen beide Abschnitte nebeneinander. Auf dem Querschnitt (**539**) durch das menschliche Gehirn hängt der Sehhügel durch einen Strang von weißer Substanz (Capsula interna) mit dem Nucleus lentiformis des Corpus striatum zusammen, und durch diese Kapsel treten die Faserzüge aus den Hemisphären in den Thalamus und weiter in den Boden des Mittelhirns. An der Hinterwand des Trichters (**533**, **535**) liegt eine unpaarige oder bei den Primaten paarige gangliöse Verdickung (Corpus mammillare oder candicans), in welcher Fasern aus dem Fornix und dem Thalamus endigen. Vor der Vorderwand des Trichters, welche als Tuber cinereum nach außen vorspringt, findet die Kreuzung (Chiasma) der Sehnerven statt, und dieser Wand schmiegt sich von unten die Hypophyse an, eine Drüse mit innerer Sekretion, deren Hypertrophie beim Menschen Akromegalie (extremes Wachstum gewisser Teile, z. B. der Finger oder des Unterkiefers) erzeugt.

Der Ventrikel des **Mittelhirns** ist so eng, daß er seit Alters her als Aquaeductus Sylvii bezeichnet wird. Das Dach bildet zwei

Paar Erhebungen (Vierhügel, Corpora quadrigemina), vor denen die Commissura posterior verläuft. Das hintere Paar, welches meistens das kleinere ist (nur bei Cetaceen ungewöhnlich groß, was mit der starken Entwicklung des Gehörnerven [vgl. **549** Tractus *12*] zusammenhängt) erhält Fasern aus den Acusticuskernen, das vordere solche vom Opticus. Die geringe Größe dieses Tectum opticum im Vergleich mit niederen Wirbeltieren erklärt sich daraus, daß die Mehrzahl der Neuriten des Sehnerven zur caudalen Region des Thalamus, nämlich zu einem Ganglion auf der Unterseite desselben, dem Corpus (Nucleus) geniculatum laterale, zieht. Beim Menschen enden hier etwa 70 Proz. der Sehfasern, bei niederen Säugern weniger, weshalb der Kern bei diesen kleiner ist. Der Rest zieht dorsocaudal und endet teils in den vorderen Vierhügeln, teils in dem dicht vor diesen liegenden Pulvinar. Von letzterem gehen wie vom Geniculatum sekundäre Sehbahnen zum Großhirn, aber nicht von jenen. Das Tectum opticum hat daher wohl nur Aufgaben der Photostatik, der Vermeidung grellen Lichts u. dgl., während Geniculatum und Pulvinar die gnostischen, zum Erkennen des gesehenen Gegenstandes dienenden Reize dem occipitalen Sehzentrum zuführen. Der Boden des Mittelhirns erhebt sich links und rechts zu den Hirnstielen Pedunculi oder Crura cerebri (**533**, **539**). In ihrer oberen Masse (Haube, Tegmentum) verlaufen viele sensible Fasern und strahlen hier aus in dem sog. roten Kern (Nucleus ruber tegmenti, **539**, **549**), wie schon früher (**542**) hervorgehoben wurde; in der unteren Schicht liegen die Pyramidenbahnen und andere Züge.

Das Kleinhirn (Hinterhirn) erlangt bei Säugern eine ungewöhnliche Größe und zerfällt dabei in einen mittleren Teil (*Vermis*, Wurm), welcher dem Cerebellum der übrigen Wirbeltiere entspricht, und in die zwei seitlichen Hemisphären, welche bei niederen Säugern (**531** A, B) noch klein sind. Außerdem kann man ontogenetisch zuerst einen vorderen, mittleren und hinteren Lappen unterscheiden, deren Oberfläche sich wie bei Vögeln durch zahlreiche Querfurchen stark vergrößert, die bei Myrmecophaga, Carnivoren, Ungulaten u. a. oft sehr asymmetrisch verlaufen. Da sie mit sekundären Furchen kommunizieren und tief eindringen, geben sie dem Sagittalschnitt ein charakteristisches baumförmiges Aussehen (Arbor vitae, **531** E, F, **536**). Diese Falten und die Gesamtgröße des Cerebellum entwickeln sich mit zunehmender Körpergröße progressiv; die kleine Fledermaus *Vesperugo pipistrellus* hat ein sehr einfaches kleines Cerebellum, der große Pteropus edulis ein stark gefurchtes, viel größeres. Manche Furchen des Wurms treten auf die Hemisphären über, weil diese seitliche Erweiterungen des mittleren Wurmabschnittes sind. Flocculus und Wurm sind die phyletisch ältesten Teile. Die Hemisphären sind Neubildungen, welche durch die Zuleitung von Reizen auf Fasern aus der Pons hervorgerufen wurden (**542**). Wo die Hemisphären seitlich und ventral in die Medulla oblongata übergehen, bilden sie jederseits eine Anschwellung (Flocculus, **531** B, **533**), welche bei Talpa und Soriciden gestielt, bei *Echidna* besonders groß ist. Der vierte Ventrikel setzt sich eine kurze Strecke in das Kleinhirn fort. Die dicke Masse des Kleinhirns hängt durch starke Faserzüge mit der Umgebung zusammen: die nach vorn zum Mittelhirn laufenden heißen die Bindearme, die seitlich zur Brücke herabziehenden die Brückenschenkel oder mittleren Kleinhirnarme, die nach hinten in die Oblongata über-

gehenden die Hinterarme oder Corpora restiformia. Der Faserverlauf des Cerebellum ist aus **542** in den Grundzügen zu entnehmen. Alle zuführenden Bahnen — die aus dem Großhirn und der Brücke kommenden sind rot eingetragen, die von hinten kommenden schwarz — endigen in der Kleinhirnrinde, in der die schon erwähnten Purkinjeschen Zellen (**506**) ihre Dendritenbäumchen nach außen kehren. Sie nehmen die Erregung auf und leiten sie mit ihren Neuriten nach innen zu den Kernen des Kleinhirns, besonders zu dem Nucleus dentatus s. lateralis. Von hier gehen dann die efferenten Bahnen nach der Haube. Die spinocerebellären Fasern treten in den Lobus anterior und posterior ein, diejenigen aus Vorderhirn und Pons in den Lobus medius und die Hemisphären, während die olivocerebellären sich überall ausbreiten. Der Flocculus ist dem Vestibularapparat übergeordnet.

Das verlängerte Mark beginnt vorn und ventralwärts mit einer stark vorspringenden Anschwellung, der sog. Brücke (Pons Varoli, **531**, **532**, **533**, **549**), welche im Innern jederseits einen großen Kern

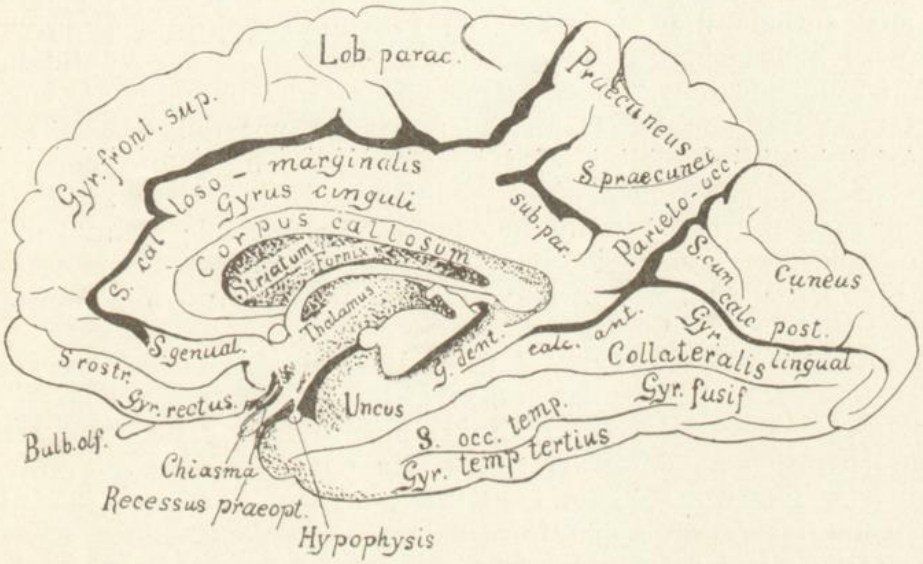


Fig. 548. Windungen auf der Medialfläche des menschlichen Großhirns, nach Kappers.

enthält. Aus **542** ist ersichtlich, wie zahlreiche aus der Großhirnrinde stammende Fasern hier auf die andere Seite treten und dann in die Kleinhirnhemisphären ziehen. Wir finden also in der Brücke starke Querfasern, welche die Verbindung zwischen Großhirn und Kleinhirn vermitteln und dabei die inneren Längsfasern der Medulla von außen umgreifen. Daher ist die Brücke um so mächtiger, je mehr das Großhirn entwickelt ist und daher fehlt sie noch bei Fischen, Amphibien und Reptilien und ist bei Vögeln nur angedeutet. Bei Betrachtung der Ventralseite folgen auf die Brücke nach hinten zwei längliche Anschwellungen, die Pyramiden (**532**, **533**) mit den sich hier kreuzenden Fasern, welche die Großhirnrinde mit dem Rückenmark verbinden (**509**, **542** rot). Bei den Primaten und manchen andern Säugern liegt nach außen von den Pyramiden noch eine kleine Verdickung, die Olive, deren innere Kernmasse auf dem Querschnitt als gefaltete hufeisenförmige Linie erscheint (**508**) und einen starken Faserzug zum Kleinhirn entsendet (**542**). Beim Menschen und den Primaten ist die Olive

stärker entwickelt als bei kurzbeinigen Säugern, so daß sie vielleicht in Beziehung zum aufrechten Gang steht. Die Rautengrube wird vom Kleinhirn fast völlig zugedeckt. Auf ihrem Boden bilden die Fasern aus den Kernen des Acusticus zwei kleine querstreifige Erhebungen. Da alle Gehirnnerven mit Ausnahme von I—IV aus dem Nachhirn entspringen, ist die Substanz desselben durchsetzt von zahlreichen Kernen derselben, deren ungefähre Anordnung aus **549** zu ersehen ist.

Physiologische Einheit des Gehirns. Das Gehirn der Säuger ist trotz seiner ungeheueren Kompliziertheit, welche in allen Kulturländern zur Gründung eigener Institute für Hirnforschung geführt hat, mehr als bei den andern Wirbeltieren eine physiologische Einheit: alle Hauptteile sind untereinander verknüpft und bedingen sich gegenseitig. Die Figur **549** soll dies veranschaulichen. Sie läßt auf den ersten Blick erkennen, daß zwei übergeordnete Gebiete vorhanden sind, das Vorderhirn für die Bewußtseinsvorgänge und das Hinterhirn für Statik, Muskeltonus und Zusammenspiel der Muskeln. Zwischenhirn und Mittelhirn sind Stationen zur Umschaltung und Weiterleitung. Die Oblongata enthält die vielen Kerne für die reflektorisch durch die Gehirnnerven ausgelösten Prozesse. Zur Erläuterung der Abbildung sei noch auf Folgendes aufmerksam gemacht. Die Figur zeigt die wichtigsten Nervenfaserzüge im Gehirn der Säuger, speziell des Menschen. Um die vielen Einzelheiten eintragen zu können, mußte der Hippocampus nach oben gezogen, Zwischenhirn und Mittelhirn zu breit gezeichnet werden. Manche in gleicher Ebene liegende Bündel mußten in verschiedene eingetragen werden. Die Pyramidenbahn ist fortgelassen und die cortico-pontino-cerebellaren Züge sind nur angedeutet, weil sie in **542** dargestellt sind.

Riechbahnen. Primär: *1* Fila olfactoria. Sekundär: *2* Tractus olf. Tertiär: *3* Tr. olfactoammonicus, im Fornix zum Hippocampus verlaufend. *4* Tr. olfactoamygdalinus, zum Mandelkern (*am*). Dieser ist wahrscheinlich homolog dem Epistriatum der Saurier. *5* Tr. olfactomammillaris und weiter zum Ggl. interpedunculare (*int*). *6* Tr. hippocampomammillaris, durch den Fornix herabsteigend.

Oralsinnbahnen. Durch den Trigeminus werden dem Lobus parolfactorius Erregungen zugeleitet und gelangen dann zu übergeordneten Zentren. *7* Tr. parolfactohabenularis. *8* Tr. habenulointerpedunc ularis. Im Ggl. interpedunculare findet wohl eine Korrelation mit den Riechreizen statt. *8'* Tr. habenulocorticalis.

Sehbahn. Primär: *9* zum Ggl. geniculatum laterale (*gen. lat*). *10*, ein Teil der Reize geht weiter zum Pulvinar und zu den vorderen Vierhügeln (C. q.), wo vielleicht Lichtintensitäten empfunden werden. Die Hauptmenge der Erregungen geht durch *11* (sek. Bahn) zum Occipitallappen, wo das Erkennen des Gesehenen eintritt.

Hörbahn. Primär zum Ggl. cochleare in der Schnecke. Sekundär: *12* zum Cochleariskern (*cochl.*). Tertiär: *13* zum Ggl. geniculatum mediale (*gen. med.*). Quartär: 14 zum Schläfenlappen, wo das Gehörte verstanden wird.

Bahn der Hautgefühle. Primär zu den Ggl. spinalia des Rückenmarks. Sekundär von hier durch die Hinterstränge (*15*) — vgl. **491**, **508**, **542** — zum Nucleus gracilis und cuneatus. Tertiär (*16, 17*) durch die Tr. bulbothalamicus und spinothalamicus in der medialen Schleife zum ventralen Thalamuskern (*vent.*). Quartär durch die „Haubenstrahlung" (*18*) zur Rinde. Da, wie angegeben und

aus **539** ersichtlich ist, die Hemisphären mit dem Thalamus verwachsen, so können die Haubenstrahlen direkt aus dem Thalamus in die weiße

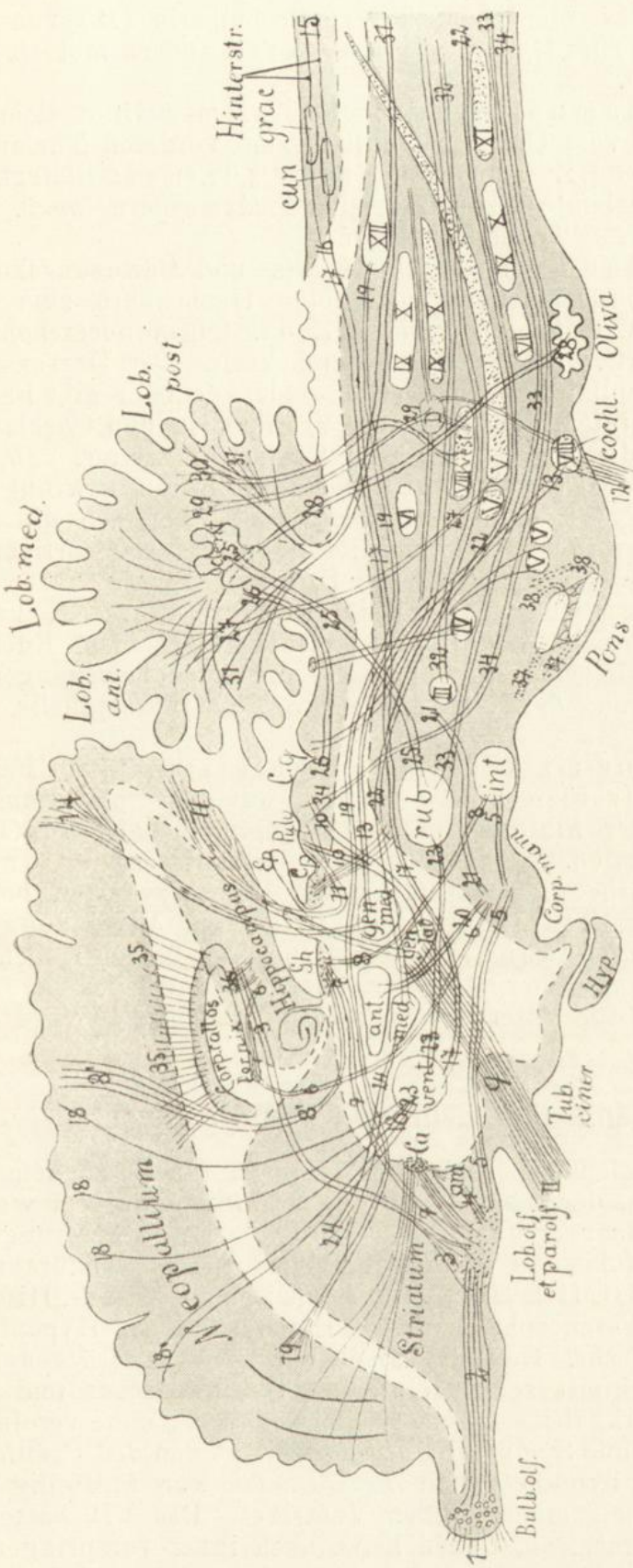


Fig. **549**. Schema der wichtigsten Bahnen im Gehirn der Säuger. Schläfen- und Occipitallappen sind nach oben gezogen. Die Hohlräume, mit Strichlinien umgrenzt, und die wichtigsten Kerne sind hell gehalten. *am* Nucleus amygdalae (Epistriatum), *ant.* Nucleus thalami anterior, *cochl.* Cochleariskern, *cun* N. cuneatus, *Ca*, *Cp* Commissura anterior, posterior, *Cq* Corpora quadrigemina, *Corp.callos.* Balken, *Corp.mam.* Corpus mammillare, *dent.* N. dentatus, *D* Deitersscher Kern, *Ep* Epiphyse, *Gh* Ganglion habenulae, *grac.* N. gracilis, *gen.lat.*, *gen.med.* N. geniculatus lateralis, medius, *Hyp.* Hypophyse, *int.* Corp. interpedunculare, *Pulv.* Pulvinar, *rub.* N. ruber, *Tub.einer.* Tuber cinereum, *vent.* N. thalami ventralis, *vest.* Vestibulariskern. Von den Kernen der Oblongata sind die motorischen weiß, die sensiblen punktiert. *II–XII* Gehirnnerven. Weitere Erläuterungen im Text S. 570ff. Orig. unter Benutzung von Angaben und Zeichnungen von Edinger, Kappers und Villiger.

Markmasse des Vorderhirns eindringen. Es geschieht dies hauptsächlich in der sog. Capsula interna zwischen Thalamus und Nucleus lentiformis.

Sprechbahn des Menschen, Tr. corticobulbaris (*19*) von der unteren Stirnwindung zum Hypoglossus (*XII*) und andern motorischen Kernen der Oblongata.

Andere Thalamusbahnen: *20*, Tr. mammillothalamicus (Vicq d'Azyr-Bündel) vom Corp. mammillare zum vorderen Thalamuskern (*ant*). Er steht im Zusammenhang mit *21*, Tr. mammillotegmentalis. *22*, Tr. spinothalamicus zum medialen Thalamuskern (*med*). *23*, Tr. rubrothalamicus. *24*, Tr. striothalamicus.

Cerebellarbahnen für Gleichgewichts- und Bewegungskorrelationen. *25*, Tr. rubrocerebellaris vom roten Haubenkern zum Ggl. denticulatum. *26*, Tr. tectocerebellaris. *27*, Tr. trigeminocerebellaris. *28*, Tr. olivocerebellaris. *29*, Tr. deiterocerebellaris. Der Deiterssche Kern (*D*) ist ein kompliziertes Korrelationsgebiet, denn er gibt Fasern nach vorn und nach hinten, außerdem zum Vestibularis- und Cochleariskern ab und leitet die Erregungen zum Hinterhirn weiter. *30*, Tr. vestibulocerebellaris, durch den das Labyrinth Einfluß gewinnt auf den Muskeltonus. *31*, Tr. spinocerebellaris. Dazu kommen die hier nur angedeuteten, aber in **549** rot punktiert eingetragenen corticopontinischen (*37*) und pontocerebellaren (*38*) Fasern.

Andere Bahnen vom und zum Rückenmark. *32*, Fasciculus longitudinalis dorsalis, vom Oculomotoriuskern (*III*) zum Rückenmark; diese phyletisch sehr alte Bahn setzt die Augenbewegungen in Beziehung zur Bewegung der Extremitäten. *33*, Tr. rubrospinalis. *34*, Tr. tectospinalis.

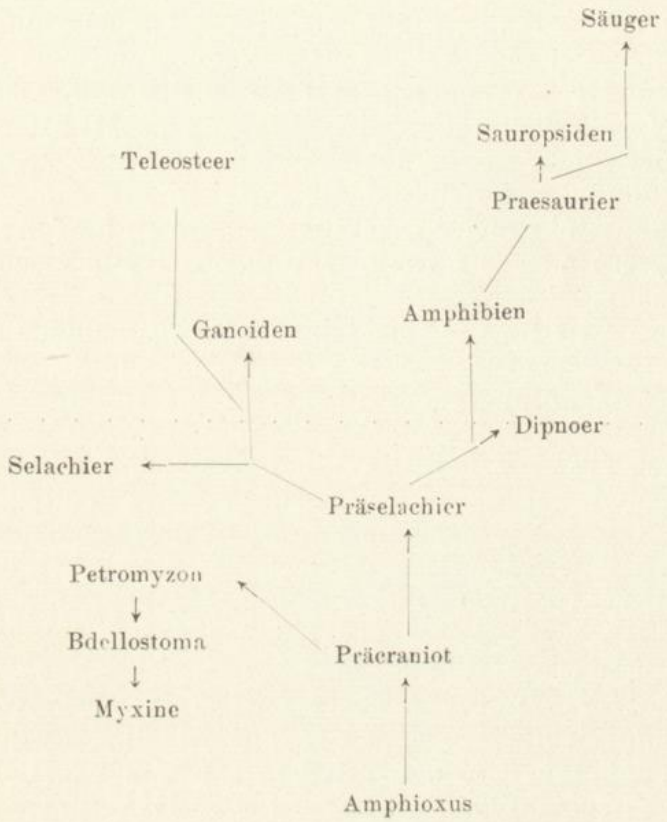
Wichtigste Kommissuren. Com. anterior (*Ca*) für Fasern aus dem Riechgebiet (vordere untere Portion), aus dem Epistratum, N. amygdalae (*am*) in der hinteren, unteren Portion und aus der Großhirnrinde (obere Portion, namentlich bei Beuteltieren). Corpus callosum (Balken) für die Hauptmasse der Fasern zwischen beiden Ventrikeln (*35*). Der Psalter (*36*) im Fornix zur Verbindung der Hippocampi. Die Com. habenularis zwischen den beiden Habenulae (*Gh*). Die Com. posterior (*Cp*) für Fasern aus der Haube. Die Brücke (Pons Varoli) für Fasern aus der Rinde auf ihrem Wege zum Cerebellum (**542**).

C. Phylogenie des Gehirns der Wirbeltiere.

Die im Vorstehenden gegebenen Schilderungen führen zu dem beistehenden Stammbaum, der gut paßt zu den Schlußfolgerungen, welche auf S. 220 aus dem Hautskelett gezogen wurden. Zur Erläuterung der einzelnen Stufen sei folgendes wiederholt, wobei wir die Abkürzungen brauchen: VH, ZH, MH, HH, NH; Vorder-, Zwischen-, Mittel-, Hinter-, Nachhirn. Parcph. Parencephalon, Eph. Epiphyse, Hph. Hypophyse, Saccv. Saccus vasculosus, Hem. Hemisphären, Rückm. Rückenmark. Der *Amphioxus* (**480**) mit seinem einfachen Gehirnbläschen und dem Rückenmark ohne markhaltige Fasern (weiße Substanz), ohne vereinigte Nervenwurzeln und ohne Sympathicus steht weit ab von den Cranioten.

Das Gehirn der hypothetischen *Präcranioten* war fünfteilig und jeder Abschnitt enthielt einen großen Ventrikel. Das VH hatte ein dünnes Dach, keine Hem., am Boden keine nach innen vorspringenden

Corpora striata, und die sek. Riechfasern verteilten sich überall in der seitlichen und in der ventralen nervösen Substanz. Der Ventrikel des VH war ein großer einheitlicher Raum. ZH groß. Parcph groß. Zwei Stirnaugen an langen Stielen (Nerven) und zwei seitliche Augen, Infundibulum und Hyph. vorhanden. Saccv. noch nicht sensibel. MH mäßig groß. HH sehr klein. NH sehr groß, aber allmählich in das Rückm. übergehend. Dieses noch ohne markhaltige Fasern (weiße Substanz).



Das Hauptproblem dieser Stufe gipfelt in der Frage: wie entstanden die fünf Gehirnabschnitte? Es liegt nahe, die Ausbildung der Gehirnblasen auf die durch die Sinnesorgane centripetal geleiteten Reize zurückzuführen, ähnlich wie bei den Wirbellosen (s. S. 473 *VI*). Der *Amphioxus* hat ein einblasiges Gehirn, weil er nur einfache taktische, vielleicht auch olfactorische Reize von der Kopfspitze nach hinten leitet. Bei den Cranioten entwickeln sich drei Arten von Sinnesapparaten außer den Tastsinneszellen: Riech-, Seh- und Lateralorgane, wobei das Labyrinth als Derivat der Seitenorgane anzusehen ist. Dem dreiblasigen ontogenetischen Stadium (**495**) des Gehirns muß eine phyletische Stufe entsprochen haben mit einfachen, in der Haut gelegenen Riech-, Seh- und Gleichgewichtsorganen. Die Präcranioten lebten wahrscheinlich pelagisch, wie ihre Vorfahren, die Prächordaten (vgl. S. 445). Daher erwarben sie zwei verschiedene Sehorgane, die lateralen zum Sehen nach unten und nach der Seite und Stirnaugen zum Sehen nach oben. Indem die Nerven der letzteren in der vorderen Region des Mesencephalon ausstrahlten, die der ersteren in der hinteren, entstand der Gegensatz von ZH und MH: aus dem dreiblasigen Gehirn wurde ein vierblasiges. Das ZH und das MH ge-

hören also ursprünglich zusammen, und wenn in der Ontogenie das ZH als ein Teil des Prosencephalon erscheint, so ist dies ein cänogenetischer oder unrichtig gedeuteter Vorgang. Daher sind bei niederen Fischen und Amphibien ZH und MH so wenig scharf gesondert. Aus dem vierblasigen Gehirn wurde das fünfblasige, indem im frontalen Dach des Rhombencephalon durch Verdickung der nervösen Substanz ein Associationszentrum, das HH, entstand, welches die von vorn (Auge, Nase) und von hinten (Labyrinth, Seitenlinie) kommenden Reize in Beziehung zueinander setzte. Das Dach von VH, ZH, MH und NH war ursprünglich dünn, gefäßreich. Indem sich in ihm immer mehr Nervenzellen an gewissen Stellen entwickelten, wurden die Blutgefäße auf das ZH und NH zusammengedrängt zur Bildung der Plexus chorioidei. Die Anwesenheit eines Plexus auch am MH der Cyclostomen findet so ihre Erklärung als Rest eines primitiven Zustandes, ebenso die Paraphyse und das Parencephalon, die ja häufig noch gefaltet und gefäßreich sind. Von den Präcranioten ging die phyletische Entwicklung des Gehirns nach zwei Richtungen, zu den Cyclostomen und zu den Präselachiern.

Unter den Rundmäulern zeigt *Petromyzon* den ursprünglichen Zustand noch einigermaßen, während *Bdellostoma* und noch mehr *Myxine* sekundär durch Rückbildung der Augen vereinfacht sind, aber ein ziemlich großes Cerebellum besitzen (**512**). Bei *Petromyzon* hat die starke Ausbildung der Nase zu zwei dickwandigen Hemisphären des VH geführt (**510**), in denen die sekundären Riechfasern ziemlich regellos nach hinten ziehen. Die Gattung bleibt primitiv in fast allen übrigen Verhältnissen: paarige, wenngleich stark rückgebildete Parietalaugen, großes Parcph., kein Saccv, Mittelhirnplexus, sehr kleines Cerebellum, langes Nachhirn, Rückm. ohne weiße Substanz.

Die hypothetische Gruppe der *Präselachier* war charakterisiert durch folgendes: VH groß, schwach entwickelte Corpora striata, sek. Riechfasern hauptsächlich ventral. ZH dorsal klein, zusammengedrängt, linkes Parietalauge verschwunden, rechtes zur langgestielten Epiphyse umgewandelt, Parcph. groß, Saccv. sensibel. MH sehr vergrößert, mit dickwandigem Tectum. HH etwas größer, aber noch klein. NH lang. Rückm. mit weißer Substanz. Von den Präselachiern ging die phyletische Entwicklung nach zwei Hauptrichtungen: die eine mit Selachiern, Ganoiden und Knochenfischen bildete keine Hem., erwarb aber dafür im HH ein großes übergeordnetes Zentralorgan, die andere mit den Dipnoern und Tetrapoden schuf sich dieses „Großhirn" aus den allmählich immer mehr anwachsenden Hemisphären.

Bei den Selachiern (**513** A) bleibt das VH groß, dickwandig vorn, seitlich und am Boden, der sich noch nicht zu deutlichen Corpora striata erhebt. Die Bulbi olf. springen hemisphärenartig seitlich vor. Das ZH ist dorsal schwach entwickelt, behält aber einen langen Epiphysenstiel. Das HH wird zu einem sehr großen, stark gefalteten Organ.

Ganoiden und Teleosteer erreichen eine höhere Stufe (**514** A) durch die stark sich erhebenden Corpora striata und die mächtige Entfaltung des Cerebellums, dessen Valvula sich unter das MH schiebt und den Hohlraum zum Kanal einengt. Die Epiphyse und das VH sind bei Ganoiden oft noch groß, während sie bei Knochenfischen kleiner werden, ebenso bei letzteren die Oblongata.

In der zweiten Hauptlinie stülpt sich bei den Dipnoern der mediane Ventrikel des Prosencephalon zu zwei mächtigen Hem. aus, in deren dicker Wand sich dorsal eine Schicht von Rindenzellen zu einem tertiären Riechzentrum (Hippocampus) entwickelt (**516**). Hierdurch und weiter durch das große Parcph., die langgestielte Epiphyse, das sehr kleine HH und das lange NH behält das Gehirn eine große Aehnlichkeit mit dem der Cyclostomen; aber die Hem. sind selbstverständlich homoiologe Bildungen, da eine direkte Ableitung der Lungenfische von cyclostomenartigen Vorfahren unmöglich erscheint. Das HH von *Ceratodus* ist viel größer als bei *Protopterus* und *Lepidosiren*, so daß es bei diesen vielleicht rückgebildet ist, weil durch den zeitweiligen Landaufenthalt die Zentren der Seitenlinie reduziert wurden. *Protopterus* (**515**) hat in dem Lobus postolfactorius eine besondere Eigentümlichkeit erworben.

Die Amphibien (**523**) bleiben im allgemeinen auf der Stufe der Dipnoer stehen, werden sogar etwas einfacher durch Rückbildung der 4 Zwischenhirnanhänge (Paraphyse, Parencephalon, Epiphyse, Saccus vasculosus), was als eine Folge des Landlebens anzusehen ist. Der Saccus verschwindet ganz. Die Stegocephalen hatten wohl noch ein in der Haut liegendes Parietalorgan, wie das Loch im Schädel beweist, und deshalb konnte es sich auf die Reptilien vererben; bei den rezenten Ampibien ist es stark verkümmert. Im Stammbaum darf der zu den Amphibien führende Ast nicht von den rezenten Dipnoern ausgehen, da diese in der Hippocampusrinde einen wesentlichen Fortschritt bekunden. Bei den Anuren engt sich der Ventriculus opticus hinten zum Aquaeductus ein.

Das Gehirn der Reptilien (**526**) ist noch sehr amphibienähnlich, entwickelt sich aber über das der Amphibien hinaus durch die sehr viel größeren Hemisphären mit sehr großen Corpora striata und einer dorsomedialen Hippocampusrinde, die vom Lobus olfactorius tertiäre Riechfasern aufnimmt. Außerdem kommt es zur Bildung einer lateralen Rinde (Neopallium), welche als erste Andeutung des Seelenorgans der Säuger anzusehen ist. Der Aquaeductus ist etwas deutlicher, das Cerebellum meist viel größer als bei den Amphibien.

Das Gehirn der **Vögel** (**529**) schließt sich an das der Reptilien (**526**) an. VH und HH sind stark vergrößert. Im ersteren ist die graue Rinde fast überall mit Ausnahme der ventralen Gebiete gut ausgebildet und die Corpora striata haben außerordentlich an Größe zugenommen, indem die frontale Rinde nach hinten vorgewuchert und als Hyperstriatum mit dem eigentlichen Basalganglion verwachsen ist. Daher scheint dieses an den höheren psychischen Leistungen Anteil zu haben. Der Bulbus olfactorius ist klein, ein Hippocampus fehlt. Das ZH ist stark eingeengt. Die Lobi optici sind durch den Druck des VH zur Seite gedrängt. Eine sekundäre Sehbahn (**529** C, 4) führt von ihnen zur Occipitalrinde des VH. Das HH ist groß, reich gefaltet und empfängt starke Faserbündel aus dem Rückenmark, wodurch es für die Gleichgewichtserhaltung von großer Bedeutung wird.

Auch das Gehirn der **Säuger** (**531** F) läßt sich nur an das der Saurier anschließen, nicht an das der Amphibien, da diese bezüglich des Corpus striatum, des Hippocampus und des Cerebellums noch weit im Rückstande sind. Es erhebt sich zur Höchstleistung der Natur auf diesem Gebiete durch die gewaltige Größe der Hemisphären, welche allseitig mit Rinde bedeckt sind und dadurch zum Seelenorgan für alle

bewußten und willkürlichen Vorgänge werden, und durch die starke Entwicklung des Cerebellums, unter dem hier zuerst eine Brücke auftritt, um Großhirnerregungen dem Hinterhirn zuzuführen. Die neu erscheinende Olive der Oblongata wirkt in demselben Sinne für die von hinten kommenden Reize. Durch den Druck der Hemisphären wird das Dach des Mittelhirns benachteiligt und bildet sich zurück, was zur Folge hat, daß die primäre Sehstrahlung nach vorn in den Thalamus verlegt wird. Das Anwachsen der Hemisphären beruht auf dem Neopallium, während das Archipallium (Lobus olfactorius, Hippocampus und Lobus parolfactorius) bei nicht gut witternden Säugern klein bleiben. Diese Entfaltung ist die Ursache, daß wenigstens die höheren Säuger sich dressieren lassen zu komplizierten Handlungen nach Zeichengebung oder in einigen Arten (Pferd, Hund, Affen, Mensch) Ueberlegung und Voraussicht bekunden. Sie hat anatomisch zur Umwandlung der Commissura pallii der Reptilien in das Corpus callosum und den Fornix geführt.

D. Gehirnnerven der Cranioten.

Für die Gehirnnerven ist charakteristisch, daß sie durch den Schädel hindurch nach außen treten und nicht wie die Spinalnerven aus der Vereinigung einer dorsalen und ventralen Wurzel hervorgehen; ferner sind sie nicht deutlich metamer angeordnet. Von Gehirnnerven sind bei Anamnia 10 Paare, bei Amnioten 12 Paare vorhanden, wenn wir von dem Nervus terminalis, dem Wasserriechnerven, zunächst absehen, denn der Accessorius (*XI*) ist bei jenen noch ein Ast des Vagus (*X*) und der Hypoglossus (*XII*) hat sich noch nicht gebildet. Die 12 Nerven heißen:

I	Olfactorius	reine Sinnesnerven, d. h. Neuriten von primären Sinneszellen
II	Opticus	
III	Oculomotorius	Gruppe der ventralen Augenmuskelnerven
IV	Trochlearis	
V	Trigeminus	Trigeminusgruppe, sensibel u. motorisch
VI	Abducens	
VII	Facialis	
VIII	Stato-Acusticus	
IX	Glossopharyngeus	Vagusgruppe, sensibel u. motorisch
X	Vagus	
XI	Accessorius Willisii	
XII	Hypoglossus (verschmolzene Spinalnerven).	

Diese Nerven haben, wie die vorstehende Uebersicht erkennen läßt, sehr verschiedenen morphologischen Wert. Olfactorius und Opticus nehmen eine Sonderstellung ein, denn ihre Nervenzellen sind zugleich primäre Sinneszellen und liegen im Riech- und Sehepithel. Ein Unterschied besteht zwischen ihnen insofern, als die Riechzellen der Epidermis angehören, während die Sehzellen aus dem Epithel des Zwischenhirnventrikels hervorgehen, da die Retina eine Ausstülpung desselben ist. Der Olfactorius, die primäre Riechbahn (**513** A) liegt daher außerhalb des Gehirns zwischen Riechepithel und Bulbus olfactorius, während der Opticus, die primäre Sehbahn, eine Verlängerung des Zwischenhirns nach außen ist. Die übrigen Hirnnerven können als stark modifizierte Spinalnerven angesehen werden, welche erst sekundär in die Schädelhöhle aufgenommen wurden. Sie sind, wie die Rückenmarksnerven von *Amphioxus* und *Petromyzon*, insofern sehr primitiv gebaut, als die dorsalen und ventralen Wurzeln noch nicht zur Ver-

einigung gelangt sind. Die Augenmuskelnerven Oculomotorius und Abducens haben den Charakter einer ventralen Spinalwurzel, welcher sich in der ventralen Lage ihrer Kerne und in ihrer ganz überwiegend motorischen Funktion ausspricht (**499**, blau). Wie sich ontogenetisch und vergleichend-anatomisch begründen läßt, ist auch der Hypoglossus aus der Verschmelzung mehrerer ventraler Spinalwurzeln hervorgegangen (**552**). Alle übrigen Gehirnnerven entsprechen dorsalen Wurzeln.

Metamerie des Kopfes der Cranioten.

Die Anordnung der Gehirnnerven wirft Licht auf eins der wichtigsten Probleme der Morphologie, auf den ursprünglich segmentalen

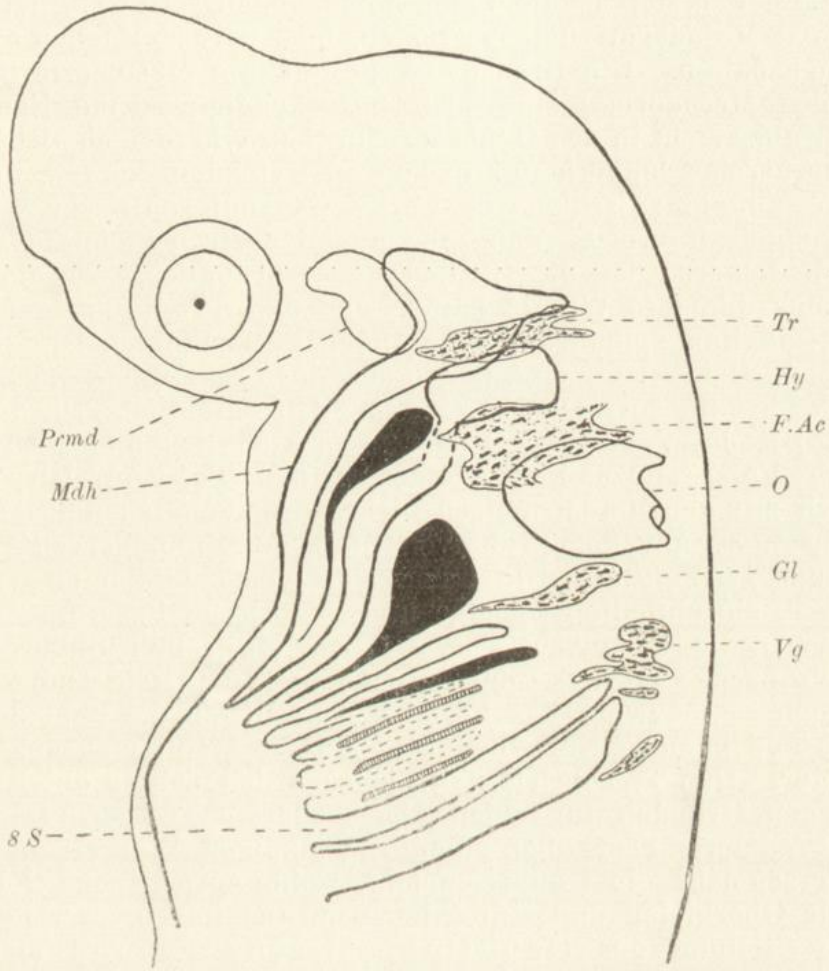


Fig. **550**. *Spinax*-Embryo von 8 mm Länge, nach BROHMER, um die Metamerie des Kopfes zu zeigen, welche sich in den Kopfhöhlen und Hirnnerven ausprägt. Zu der Prämandibularhöhle (*Prmd.*) gehört vielleicht das nicht eingezeichnete Ciliarganglion, zur Mandibularhöhle (*Mdh.*) der Trigeminus (*Tr*), zur Hyoidhöhle (*Hy*) der Facialis-Acusticus (*F.Ac*). Zwischen diesen beiden Höhlen das Spritzloch (schwarz). Zum Glossopharyngeus (*Gl*) gehört das Ohrbläschen (*O*), die erste Kiemenspalte und eine Kopfhöhle. *Vg* Vagus. *8 S* achte Kopfhöhle. Die 3 hinteren, noch geschlossenen Kiemenspalten sind schraffiert. Die Höhlen münden ventral in das Cölom.

Bau des Wirbeltierkopfes. Da der übrige Körper der Wirbeltiere deutlich metamer gebaut ist, glaubte man früher (GOETHE-OKENsche Theorie), daß der knöcherne Schädel sich auf die Verschmelzung von

Wirbeln zurückführen lasse. Dieser aber ist phylogenetisch aus einer ungegliederten Knorpelkapsel hervorgegangen, welche jetzt noch den Selachiern zukommt, und er entsteht auch ontogenetisch in dieser Weise; dadurch ist die frühere Auffassung, wie GEGENBAUR zuerst gezeigt hat, unhaltbar geworden. Eine Art Metamerie des Kopfes ist aber bei Haien zu erkennen an den Lippen-, Unterkiefer-, Hyoid- und 5 bis 9 Kiemenbogen, sowie an den Kiemenspalten. GEGENBAUR schloß daraus, daß der Kopf der Wirbeltiere aus einem vorderen ungegliederten Stück und 8—10 Segmenten sich zusammensetze. Die Embryologie hat diese Auffassung bestätigt. Im Kopfe der Cranioten treten Ursegmente wie im Rumpfe auf, mit einer inneren Höhle, deren mediale Wand Muskeln bildet. **550** zeigt eine Prämandibular- (*Prmd*), eine Mandibular- (*Mdh*), eine Hyoidhöhle (*Hy*) usf., welche ventral sich mit Ausnahme der ersten in die Leibeshöhle öffnen. Um sie herum verknorpelt das Mesoderm zu jenen Bogen, und zwischen ihnen entstehen die Kiemenspalten. Die Branchiomerie und die Mesomerie (Segmentierung des Mesoderms) sind also unverkennbar. Eine Neuromerie zeigt sich aber nicht in den Gehirnabschnitten, wie ja auch nicht in dem Rückenmarksrohr, sondern nur in den austretenden Nerven, und zwar am Kopfe nur in verschleierter Form, was auf zahlreiche sekundäre Veränderungen hinweist Man muß aus der Branchiomerie und der Mesomerie folgern, daß die Hirnnerven ursprünglich, wie die Spinalnerven, eine doppelte Wurzel hatten, und daß in der dorsalen Wurzel ein dem Ganglion spinale entsprechender Nervenknoten lag. Wie die nachfolgende Uebersicht zeigt, lassen sich die Verhältnisse ungezwungen so deuten, da alle dorsalen Nerven Ganglien enthalten. Da der Trigeminus (*V*) 2, der Vagus (*X*) 3 oder mehr Ganglien bildet, so müssen sie durch Verschmelzung entstanden sein. Die ventralen Wurzeln haben sich mit den dorsalen noch nicht vereinigt, stehen also in dieser Beziehung noch auf der primitiven Stufe der Spinalnerven von *Amphioxus* und *Petromyzon*. Die dorsalen Nerven sind immer gemischter Natur, d. h. sie enthalten sensible und motorische Fasern. Eine Ausnahme macht nur der Acusticus, welcher ein reiner Sinnesnerv ist, aber auch nach Lagerung und Entstehung kein selbständiger Nerv, sondern ein Seitenzweig des Facialis ist. Ueber die Zahl der Kopfsegmente und manche Einzelheiten gehen die Meinungen der Autoren auseinander. Den Trochlearis halte ich aus den weiter unten (S. 584) angegebenen Gründen für einen abgesonderten Teil des Trigeminus. Vielleicht entspricht er aber einer selbständigen Wurzel; dann wäre das Kiefersegment ein Doppelsegment, wofür spricht, daß 2 Knorpelbogen für Oberkiefer und Unterkiefer in ihm liegen. Zweifelhaft ist auch die Stellung des Ganglion ciliare. Es wird meist zum sympathischen System gerechnet (**553**), weil im Ophthalmicus profundus *V* ein Knoten vorkommen kann (*Laemargus*), und weil es meist Fasern aus dem Trigeminus und aus dem Oculomotorius erhält, also zwischen beiden liegt, wenn es nicht, wie beim Frosch, mit dem Oculomotorius verwachsen ist. Der Abducens liegt zwischen dem 3. und 4. Segment und kann daher zu dem einen oder zu dem anderen gerechnet werden. Der von ihm versorgte Augenmuskel Rectus externus ist der hinterste und wohl ursprünglich aus den Myomeren des 3. und 4. Segments entstanden. Da die Zahl der Kiemenspalten (und Vagusäste) bei den Haien bis auf 7, bei den Cyclostomen bis auf 14, beim *Amphioxus* noch viel höher steigt, bleibt es zweifelhaft, ob nicht ur-

sprünglich mehr als 7 Kopfsegmente vorhanden waren. Wir gelangen so zu der folgenden

Uebersicht der Kopfmetamerie (551).

		1	2	3	4	5—7 (8?)	8 (9) — ...
Kopfsegmente	Akromerit mit Nase, Auge	Prämandibularsegment vor dem Munde beiSelachiern mit Labialbogen	Kiefersegment mit Mund, Ober- und Unterkiefer	Hyoidsegment mit Spritzloch, Statocyste, Hyomandibulare und Hyoid	Segment der ersten Kiemenspalte	Segment der unteren Kiemenspalten	Spinooccipital-Segmente
dorsale Wurzel mit Ganglion	—	R. ophthalmic. prof. *V* Ganglion ciliare (?)	Rest des Trigeminus einschl. des Trochlearis für den M. obl. sup. Ganglion Gasseri	Facialis und Stato-acustic. (*VII, VIII*), mehrere Ganglien	Glossopharyngeus (*IX*), mit Ganglion	Vagus (*X*) oder mehr Ganglien	—
ventrale Wurzel	—	Oculomotorius (*III*) für die Augenmuskeln Rectus sup., int., inf., und Obl. inf.	—	Abducens zwischen 3 u. 4, für M. rect. ext.		—	Hypoglossus (*XII*) = eingewanderte ventrale Spinalnerven
Gehirnabschnitte	Vorderhirn, Zwischenhirn	Mittelhirn		Medulla oblongata			

Nach dem Gesagten wird man sich von der *Amphioxus*-ähnlichen Stammform der Wirbeltiere, dem schon mit einer Anzahl Kiemenspalten versehenen Prächranioten (S. 573), etwa folgendes Bild machen dürfen. Der vordere Körperpol lief, ähnlich dem Prostomium der Würmer, in ein ungegliedertes, zum Durchschneiden des Wassers geeignetes Stück aus, welches wir im Anschluß an HATSCHEK Akromerit (**551**) nennen wollen. An dasselbe schloß sich eine Kette von Segmenten, die vorn zum Kopf gehörten, da sie die Mundöffnung, das Labyrinth und die Kiemenspalten umschlossen, aber ohne scharfe Grenze in den Rumpf übergingen. Diese Segmente entstanden durch die schlängelnde Bewegung des pelagisch schwimmenden Geschöpfes und waren ursprünglich homonom wie beim *Amphioxus*. Die Entfaltung von Sinnesorganen bewirkte die weitere Differenzierung. Durch die vom Riechorgan ausgehenden Reize entstand das Vorderhirn. Der darauf folgende Abschnitt wuchs dem Licht entgegen („Neurobiotaxis"), bildete dorsale und laterale Augen und wurde so zum Zwischenhirn. Allmählich wurden die vordersten Rumpfsegmente in den Bannkreis dieser Veränderungen gezogen und wurden dadurch zu Teilen des Kopfes; ihre Muskeln stellten sich in den Dienst der lateralen Augen, die Dorsalnerven der ersten beiden Segmente wuchsen in das stark vergrößerte Akromerit hinein und wurden zum Trigeminus usf. Aus dem so in den Hilfsdienst des Auges tretenden Gehirnteil ging das Mittelhirn hervor. Die Oblongata entstand als vierter Gehirnabschnitt in den darauf folgenden Segmenten durch die Ausbildung lateraler Hautsinnesorgane, von denen eine Gruppe zum Labyrinth sich ent-

wickelte. Ganz zuletzt bildete sich das Cerebellum als übergeordnetes Korrelationsgebiet zwischen den von vorn und von hinten kommenden Sinnesreizen. Die Gliederung in die fünf großen Gehirnabschnitte hängt demnach mit der Segmentierung des Kopfes nur indirekt zusammen. Aber eine solche besteht, und wie bei den Arthropoden (s. S. 423) wirft die Ontogenie und vergleichende Anatomie der Gehirnnerven ein zwar nicht schattenfreies, aber doch helles Licht auf ihre Entstehung.

Gehirnerven.

I. **Der Riechnerv**, Nervus olfactorius, ist fast immer in zahlreiche Bündel von marklosen Nervenfasern (Fila olfactoria) aufgespalten, welche sich im Bulbus olfactorius in Dendriten auflösen (**510**, **513**, **517**, **523**, **526**). Der Bulbus ist ein ausgestülpter Teil des Vorderhirns, dessen Ventrikel sich häufig in ihn fortsetzt. Die Fila gehen frontal in die Sinneszellen der Riechschleimhaut (**513** *A*) über, deren Neuriten sie sind, während ihre caudalen Dendriten die Mitralzellen des Bulbus umspinnen und dadurch rundliche Geflechte (Glomeruli) bilden. Die Neuriten der Mitralzellen setzen sich auf der Ven-

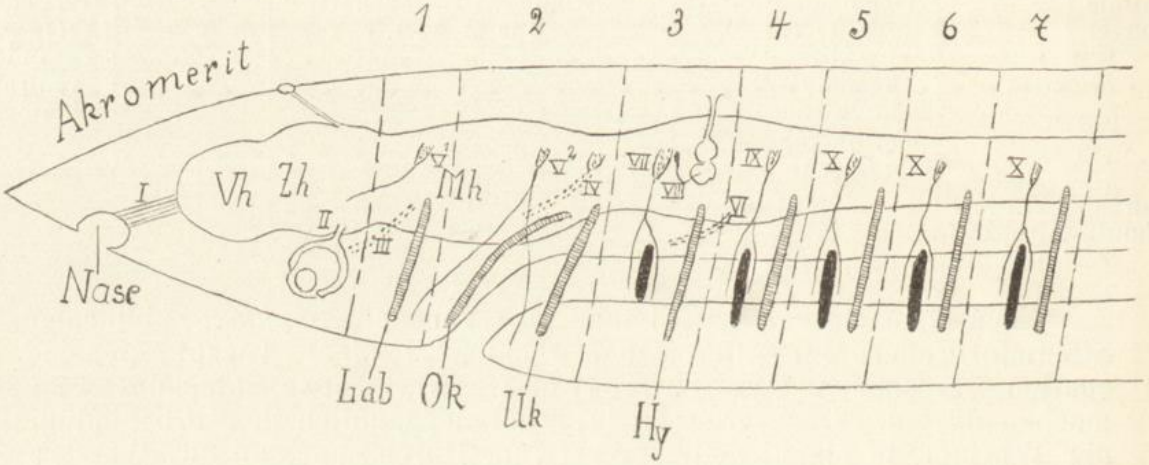


Fig. 551. Schema der Kopfmetamerie eines Präcranioten. *Hy* Hyoid, *Ok*, *Uk* Oberkiefer, Unterkiefer, *Lab* Lippenbogen, *Mh*, *Vh*, *Zh* Mittel-, Vorder-, Zwischenhirn, *I*—*X* Gehirnnerven, *1*—*7* Kopfsegmente. Orig.

tralseite der Hemisphäre nach hinten als Tractus olfactorius (sekundäre Riechbahn) bis zu den Ganglienzellen des Lobus olfactorius fort. Von diesem kann sich bei Reptilien (**526**) und Säugern (**549**) eine tertiäre Riechbahn zum Hippocampus erstrecken, worunter eine besondere, bei Säugern aufgerollte Partie der Hemisphärenrinde verstanden wird. Ein Vorläufer hierzu ist uns in dem Primordium hippocampi der Dipnoer (**516**) und Amphibien (**524**) begegnet. Bei gut witternden Säugern gliedert sich vom Lobus olfactorius noch ein hinterer Lobus piriformis ab (**534**). Die Fila olfactoria treten meist durch eine gemeinsame Schädelöffnung in den Bulbus über, so auch beim Schnabeltier. Bei Echidna und allen andern Säugern lagert sich die Nasenhöhle so dicht an den Schädel, daß eine Siebplatte (Lamina cribrosa) zum Durchtritt der Fila vorhanden ist. Das gegenteilige Extrem finden wir bei vielen Fischen (**513**, **518**) und auch bei Krokodilen (**528**) und *Hatteria* (**527**), daß nämlich das Riechorgan und das Vorderhirn so weit voneinander liegen, daß der Bulbus und der Tractus aus der Hemisphäre herausrücken und diese nach vorn

mit dem Lobus olfactorius abschließt. Die Cöcilier und Anuren nehmen dadurch unter allen Wirbeltieren eine Sonderstellung ein, daß der Riechnerv jederseits doppelt ist, indem er sich gespalten hat.

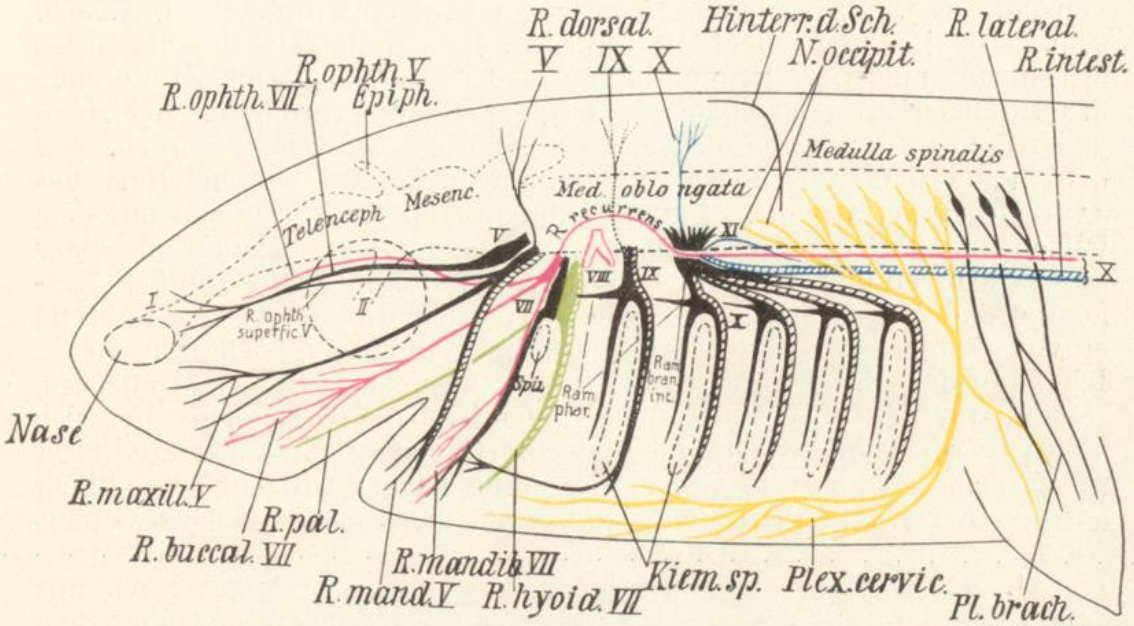


Fig. 552. Schema der hinteren Hirnnerven eines Hais vom Trigeminus ab, nach BÜTSCHLI, verändert. Die rein sensiblen Hirnnerven sind dunkel gehalten, die gemischten (sensibel und motorisch) gestrichelt. Trigeminus (*V*) tiefschwarz, Lateralissystem rot. Es umfaßt den für die Seitenorgane des Kopfes bestimmten Facialisteil (*VII*), den N. recurrens, den Acusticus (*VIII*) und den R. lateralis Vagi (*X*). Spritzlochteil des Facialis grün, Glossopharyngeus (*IX*) schwarz, Vagus (*X*) schwarz, Ramus intestinalis blau, spinoocipitale Nerven gelb, Spinalnerven schwarz, *Hinterr. d. Sch.* Hinterrand des Schädels. Die sympathischen Nerven sind fortgelassen, *Ram. pal., phar., bran. int.* Ramus palatinus, pharyngeus, branchiointestinalis.

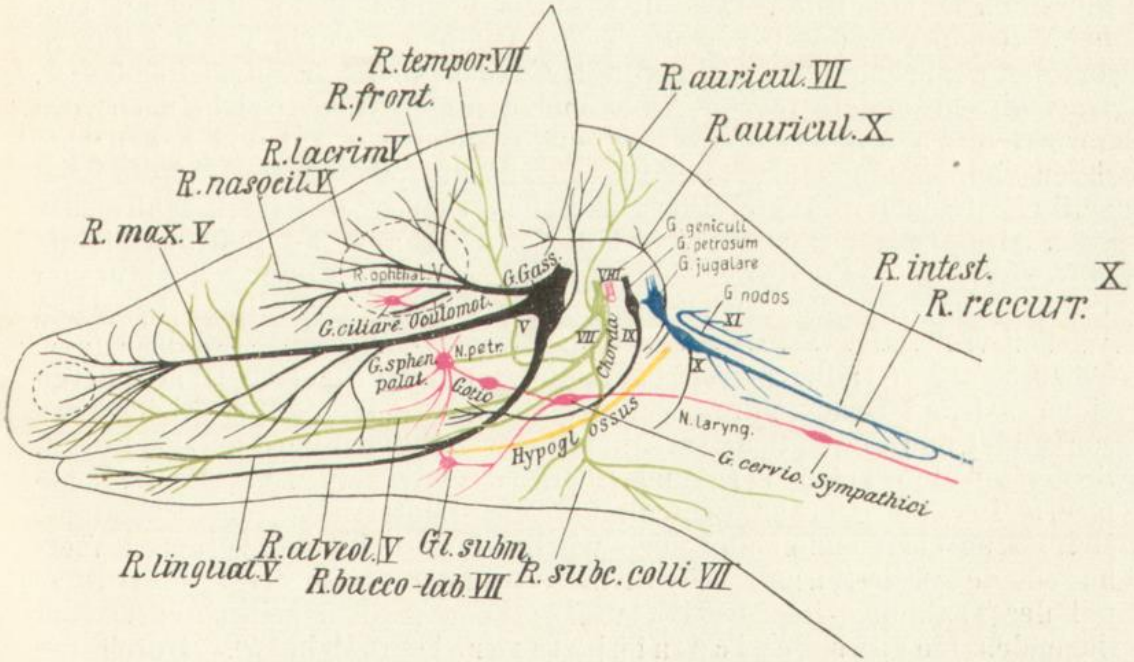


Fig. 553. Dieselben Nerven von einem Säuger, nach BÜTSCHLI, verändert. *N. laryng., petr.* Nervus laryngeus petrosus, superficialis major, *R. subc. colli* Ramus subcutaneus colli.

Nervus terminalis. Eine ähnliche Erscheinung liegt vermutlich vor in dem sog. N. terminalis. Er ist besonders groß bei Haien (**513** *B*) und entspringt nach innen vom Olfactorius. Er führt große Ganglienzellen, welche sich manchmal zu einem kleinen Ganglion konzentrieren. Da er in die Riechschleimhaut eintritt, muß er sensibel sein. Bei einem Knochenfisch (Osmerus) begleitet er den Olfactorius an seinem medialen Rande, bildet eigene Glomeruli am Hinterende des Bulbus und läßt sich bis zum Hypothalamus verfolgen. Bei *Amia* und Dipnoern ist er als ein sehr starker Nerv beobachtet worden. Bei den Landwirbeltieren übernimmt er eine neue Aufgabe als Nerv des JAKOBSONschen Organs. Bei Amphibien läuft er zusammen mit dem Olfactorius bis zum Hypothalamus. Ebenso ist er bekannt als Nerv des JAKOBSONschen Organs der Sauropsiden mit Ausnahme der Krokodile und Vögel, bei denen dieses Organ verkümmert ist, während er von Säugern für dieses Organ nur bei Embryonen nachgewiesen ist. Ich halte den N. terminalis nicht für einen selbständigen Gehirnnerven, sondern für den abgesonderten medialen Teil des Olfactorius, der sich bei Wasserbewohnern für eine spezielle Geruchsempfindung (vielleicht Aasgeruch, da die Haie besonders gut tote Tiere wittern) ausgebildet hat und bei Landwirbeltieren zum Nerven des JAKOBSONschen Organs wurde.

II. **Der Opticus** geht, wie die Entwicklung des Auges lehrt, aus dem Stiel der Augenblase hervor, welche jederseits etwas über dem Boden des Zwischenhirns hervorwächst. Er wird gebildet von den Neuriten der Retinazellen, welche primäre Sinneszellen (**360** *C*) sind. Ehe sie sich in die Wand des Zwischenhirns einsenken, treten sie auf die andere Seite hinüber, so daß der rechte Tractus opticus vom linken Auge kommt, und umgekehrt. Diese Kreuzung (Chiasma **554**) ist bei den Teleostei am deutlichsten, indem beide Nerven frei aneinander vorbei ziehen, der linke meist über dem rechten (bei Pleuronectiden der des wandernden Auges immer dorsal, oder der eine den andern durchbohrt (*Clupea*). Bei den übrigen Klassen durchflechten sich beide Sehnerven, und bei Säugern kommt hinzu, daß ein Teil der Fasern auf der Ursprungsseite bleibt, die Kreuzung also nur unvollständig ist. Dies gilt besonders für die Affen und den Menschen, welche nach vorn gerichtete Augen und dadurch ein einheitliches Gesichtsfeld haben; bei ihnen bleiben ungefähr $^3/_4$ der Fasern auf derselben Seite, während bei seitlich stehenden Augen (Pferd) die sich kreuzenden Fasern zahlreicher sind. Das Chiasma ist meist schon äußerlich auf der Gehirnunterseite (**532**, **533**) zu sehen, nur bei Cyclostomen und Dipnoi liegt es im Innern des Zwischenhirns. Das primäre Sehzentrum liegt bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme der Säuger im Dach des Mittelhirns (**517**, **523**, **526**, **530** *C*); bei diesen üben die stark vergrößerten Hemisphären einen solchen Druck auf das Mittelhirndach aus, daß es sich etwas rückbildet und die Opticusfasern zwingt, weiter nach vorn aufzusplittern. Schon bei den Teleosteern und Reptilien endet ein Teil der Opticusfasern in dem Corpus geniculatum am Hinterrande des Thalamus. Beim Menschen enden nur noch wenige Fasern in den vorderen Vierhügeln des Mittelhirns. Das primäre Hauptzentrum liegt im Hinterteil des Thalamus, im sog. Pulvinar, und in dem seitlich unter ihm liegenden Corpus geniculatum laterale (**549** bei *9*). Durch die sekundäre „Sehstrahlung" sind diese Herde verbunden mit dem übergeordneten Zentrum des Occipitallappens (**549** bei *11*). Beim Menschen

führt der Augennerv jederseits etwa eine halbe Million Fasern. Daß der Opticus als ein Auswuchs des Gehirns anzusehen ist, geht nicht nur aus seiner Ontogenie, sondern auch aus seinem Bau hervor: er enthält markhaltige Fasern und wird nach außen von den drei Gehirnhäuten (Pia, Arachnoidea und Dura) eingefaßt. Diese Opticusscheide dringt nach innen zwischen die Fasern vor, und zwar in einer für jede Klasse oder Ordnung charakteristischen Art. Bei den primitiven Gehirnen der Dipnoi und Amphibien sind diese Septen noch sehr einfach oder fehlen vielfach (Urodelen), während sie bei Haien, Vögeln, Säugern sich in der verschiedensten Weise vorschieben und die Fasern in Blätter oder Bündel zerlegen. Ueber die Bedeutung des Chiasmas herrschen unter den Physiologen sehr verschiedene Meinungen. Es ist klar, daß das vollständige Chiasma für das Sehen bedeutungslos ist, es kann nur den Vorteil gewähren, der mit dem so ungemein häufig verwendeten Prinzip der Kreuzung an sich verbunden ist, daß nämlich die betr. Nervenfaser Kollateralen von beiden Seiten empfängt. Es fragt sich, warum die temporalen Fasern bei den Säugern während der Stammesgeschichte immer mehr auf derselben Seite geblieben sind. Der dadurch erzielte Vorteil war wohl doppelter Art. Einmal empfing nun jede zentrale Sphäre Reize von beiden Gesichtsfeldern, was die einheitliche psychische Auffassung erleichterte, und zweiteus wurden die Reize von zwei korrespondierenden Retinapunkten derselben Sehrinde und vermutlich ungefähr demselben Punkte zugeführt, wodurch die Reizintensität verdoppelt wurde. Daher sehen wir einen schwach beleuchteten Gegenstand mit zwei Augen besser als mit einem.

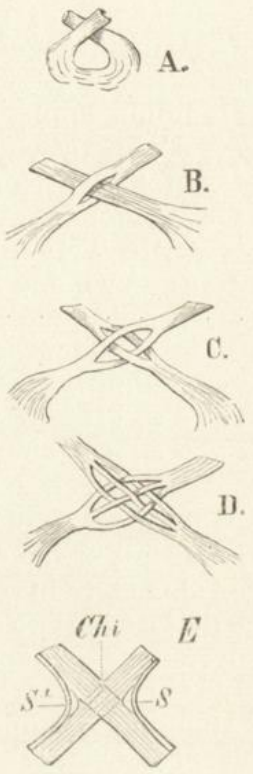


Fig. 554. Kreuzung der Augennerven (*Chiasma*) von A den meisten Fischen, B Hering, C *Lacerta agilis*, D agame Eidechse, E einem höheren Säuger. *Chi* Chiasma der inneren Fasern, *S*, *S'* ungekreuzte seitliche Fasern, halbschematisch, nach WIEDERSCHEIM.

Die Augenmuskelnerven: III Oculomotorius, IV Trochlearis und VI Abducens werden, wie oben erwähnt wurde, in der Regel als ursprünglich ventrale Spinalwurzeln angesehen. Bei III und VI ist die Ursprungsstelle am Mittelhirn, bzw. am Anfang der Oblongata rein ventral; bei IV aber liegt nur der Kern ventral, während die von ihm auslaufenden Fasern nach oben ziehen (**499**), um an der vorderen Basis des Kleinhirns intracerebral zu kreuzen und auf der andern Seite noch über der Wurzel des Trigeminus auszutreten. III versorgt vier Augenmuskeln (Rectus anterior, superior, inferior und Obliquus inferior), ferner bei Amnioten den Ciliarmuskel, den Sphincter pupillae und den Heber des oberen Augenlids. Er ist der wichtigste Nerv für die Hilfsorgane des Auges. IV versorgt den Obliquus superior und VI den Rectus posterior und den Retractor bulbi. Diese Nerven fehlen nur bei den Myxinoiden infolge der starken Verkümmerung des Auges. Der Rectus inferior wird bei Petromyzon von VI, nicht von III innerviert, woraus hervorgeht, daß dieser Muskel sich von hinten nach vorn verschoben und dabei seinen Nerven gewechselt hat. Der eigentümliche

Verlauf von IV erklärt sich am einfachsten unter der Annahme, daß der Obliquus superior aus der Kiemenmuskulatur hervorgegangen ist, nicht aus der somatischen. Daher seine dorsale Lage. Er gehört also zur visceralen Muskulatur. In Uebereinstimmung hiermit liegt der Trochleariskern bei *Petromyzon* rein dorsal über dem vierten Ventrikel im Velum anticum cerebelli weit hinter dem Kern von III und bei niederen Haien, *Hexanchus, Heptanchus,* finden wir ihn noch dorsal vom Oculomotoriuskern, wenngleich dicht hinter ihm. Er ist also ventralwärts und nach vorn gerückt. Unter den Amphibien zeigt *Cryptobranchus* den Trochleariskern noch in primitiver Lage, ein gutes Stück hinter und über dem Oculomotoriuskern, während sich beim Frosch dieselbe Wanderung nach vorn vollzogen hat, dgl. bei Amnioten. Sie erklärt sich aus dem allgemeinen Gesetz, daß gleichfunktionierende Organe zusammenrücken. Für die dorsale Natur des Trochlearis spricht ferner, daß in ihm zuweilen Ganglienzellen auftreten als Rudiment eines Ganglion spinale und daß er bei Anamnia sensible Fasern enthält für die Conjunctiva des Auges. Wenn nun der Trochlearis ursprünglich ein dorsaler Nerv war, so kann er wohl nur ein abgesonderter Teil des Trigeminus sein, nicht eine Neubildung.

Die Trigeminusgruppe (**552**, **553**) umfaßt 3 Nerven, den Trigeminus (V), den Facialis (VII), und den Statoacusticus (VIII), deren Ursprungsganglien ganz dicht nebeneinander liegen und bei Fischen und Urodelen sich mit ihren Wurzeln derartig durchdringen, daß sie sich kaum trennen lassen. Mit diesem Komplex hängt auch der Ramus lateralis vagi durch den Ramus recurrens zusammen. Erst bei den Landbewohnern wird die Sonderung der 3 Nerven deutlicher.

Der Trigeminus ist der Gefühlsnerv der Haut und der Schleimhäute des Kopfes. Er entspringt am Vorderende der Medulla oblongata mit 2 oder mehr Wurzeln und hat seinen Namen erhalten, weil er sich stets in 3 Hauptäste spaltet (**557**): einen oberen sensiblen Ramus ophthalmicus, welcher durch die Orbita hindurchtritt, für die Nebenorgane des Auges (Tränen- und Harderſche Drüse, Conjunctiva, oberes Lid) und die Schnauzenregion (respiratorischer Teil der Nase der Amnioten, Schnabel der Vögel), einen mittleren, ebenfalls sensiblen R. maxillaris für die Zähne des Oberkiefers und angrenzende Organe (Rüssel, Barthaare der Säuger, Schnabel der Vögel) und einen gemischten R. mandibularis für Zähne, Schleimhaut und Muskeln des Unterkiefers. Bei den Säugern spaltet er sich in einen Ast für die Zunge (R. lingualis) und einen Ramus alveolaris, welcher den Kanal des Unterkiefers durchzieht und dann die Zähne und die Unterlippe versorgt. Alle drei Zweige des 5. Hirnnerven entspringen aus dem großen Ganglion Gasseri, welches bei niederen Fischen aus zwei getrennten Nervenknoten, einem vorderen Ganglion ophthalmicum und einem hinteren Ganglion maxillo-mandibulare besteht. Bei Säugern stehen seine drei Aeste mit sympathischen Ganglien in Verbindung, wie aus **553** ersichtlich ist.

Wir haben oben (S. 579) den Trigeminus als einen dimeren Nerven aufgefaßt, dessen Ramus ophthalmicus dem prämandibularen Segment angehört, während die beiden Kieferäste dem mandibularen Segment entsprechen. Man nennt ersteren wohl Trig. I, letztere Trig. II. Diese Ansicht wird von den meisten Forschern geteilt. Einige halten ihn auch für trimer oder unter Hinzurechnung des Trochlearis und Abducens sogar für pentamer. Für die Dimerie sprechen folgende Tat-

sachen. Bei vielen niederen Wirbeltieren sind I und II noch deutlich getrennt (*Ammocoetes*, manche Selachier, Holocephalen, Ganoiden, Urodelen, *Hatteria*) und haben auch zuweilen jeder ein eigenes Ganglion (**551**). Ferner finden wir immer, auch bei äußerer Verschmelzung (Petromyzon, Anuren etc.) zwei innere Wurzeln in der Oblongata, welche sich verschieden verhalten: II löst sich schon in der Oblongata auf, I hingegen reicht bis ins Cervicalmark und gibt außerdem nach vorne eine Radix mesencephalica ab, welche (abgesehen von Säugern) im Mittelhirndach endet. Ontogenetisch werden I und II häufig selbständig angelegt, bei Gymnophionen sogar in verschiedener Weise, indem das Ganglion von I aus der Epidermis, das von II aus der Neuralleiste hervorgeht.

Es sei noch auf folgende Besonderheiten hingewiesen. Das G. Gasseri vereinigt sich bei Anuren mit dem G. geniculi des Facialis, in das außer V und VII noch der Abducens und der Sympathicus eintreten. Bei Anamniern spaltet sich Trigeminus I meist in einen dorsalen R. ophthalmicus superficialis für die vordere Kopfhaut, ohne aber an die Sinnesknospen heranzutreten, und in einen ventralen R. ophthalmicus profundus für die oben erwähnten Organe. Bei den Amnioten ist nur der letztere vorhanden. Bei vielen Knochenfischen treten aus dem Gangliengeflecht des Trigeminus dorsale sensible Aeste in das Fettgewebe der Schädelhöhle oder weiter zu den Sinnesknospen der Kopfhaut. Einer derselben kann als sog. R. lateralis trigemini sich längs der ganzen Rückenkante erstrecken und die dort befindlichen Muskeln und Sinnesknospen versorgen, wobei er mit den Spinalnerven zusammenhängt. Bei Gadiden können ähnliche Ausläufer des Trigeminus sich zu den paarigen Flossen und zur Bauchkante fortsetzen (**555**), wobei es freilich zweifelhaft ist, ob nicht alle diese nach hinten ziehenden Nerven zum Facialis gehören, denn die Wurzeln von V und VII liegen dicht zusammen. Es liegen hier also Verhältnisse vor, die an den R. lateralis vagi erinnern und wohl in derselben Weise zu erklären sind wie der Collectornerv (**493**) der Ganoiden, d. h. cutane Ausläufer der Spinalnerven haben sich zu einem Längsstamme vereinigt, und dieser ist sekundär mit einem Gehirnnerven in Verbindung getreten.

Der Facialis (VII) zeigt recht deutlich den Einfluß der Lebensweise, indem er bei den wasserbewohnenden Gruppen wesentlich komplizierter verläuft, als bei den Landbewohnern. Bei Haien besteht er aus zwei verschiedenen Elementen, von denen das eine (**551** schwarz und grün) das Spritzloch, das andere (rot) die Seitenorgane des Kopfes versorgt. Der Nerv des Spritzlochs umfaßt dieses von oben mit einem vorderen „prätrematischen", sensiblen R. mandibularis für die Seitenorgane des Unterkiefers und mit einem gemischten, hinteren, „posttrematischen", den Zungenbeinbogen begleitenden R. hyoideus. Er gibt ferner zur Schleimhaut der Mundhöhle den sensiblen R. palatinus, welcher dem R. pharyngeus von IX und X homolog ist. Zwei weitere, für die Seitenorgane des Kopfes bestimmte Aeste breiten sich über und unter dem Auge und am Unterkiefer aus und sind in **551** rot eingezeichnet worden (R. ophthalmicus superficialis und R. buccalis). Sie verbinden sich meist durch Anastomosen oder Aneinanderlagerung mit den benachbarten Trigeminusästen. Der basale Knoten des Facialis heißt Ganglion geniculi, ein von ihm ausgehender R. recur-

rens zieht nach hinten zum Vagusganglion, dessen R. lateralis die Seitenorgane des Rumpfes innerviert. Auf diese Weise steht das ganze System dieser Wassersinnesorgane in einheitlichem Zusammenhang. Bei den Landwirbeltieren hat der Facialis einfachere Aufgaben zu erfüllen, da die Seitenorgane fehlen. Es erhält sich daher hauptsächlich der hinterste, zum Zungenbein ziehende Abschnitt, welcher die Gesichts- und Halsmuskulatur versorgt (**553** grün) durch Rami temporales, buccolabiales (sehr stark beim Elefantenrüssel) und subcutanei colli. So läßt sich die Innervierung der mimischen Ausdrucksmittel des Menschen (das Stirnrunzeln, die Bewegung der Wangenmuskeln beim Lachen, das Schließen der Augen in letzter Linie ableiten von einem Nerven des Spritzlochs der Haie! Mit der Umwandlung des Spritzlochs zum äußeren Gehörgang bildet sich der R. praetrematicus zurück, läßt sich aber noch erkennen in einem Seitenast des R. palatinus, welcher bei Amphibien und Sauropsiden an jenen Gang herantritt. Dieser R. palatinus erhält sich als Nerv des Daches der primären Mundhöhle. Mit der Ausbildung eines sekundären Gaumens tritt er mehr und mehr in den Hintergrund, so daß wir ihn bei Säugern wiederfinden in dem sog. Nervus petrosus superficialis major, welcher vom Ganglion geniculi durch das Felsenbein hindurch zum G. sphenopalatinum zieht. Eine noch merkwürdigere Wandlung macht ein Seitenzweig des R. posttrematicus VII durch, der sog. R. mandibularis internus, welcher die Schleimhaut zwischen Hyoid und Unterkiefer versorgt. Bei Selachiern läuft er vom Kiefergelenk an der Vorderfläche des Hyoids entlang. Bei den anderen Fischen und Urodelen zieht er vom Kiefergelenk an der Innenseite des Meckelschen Knorpels entlang und verbindet sich dabei durch Anastomosen mit dem R. mandibularis V. Bei Anuren und Sauropsiden bleibt der Verlauf im wesentlichen derselbe und es erfolgt noch keine Beziehung zum Gehörgang; er verbindet sich bei letzteren mit dem Lingualis V. Endlich bei den Säugern sehen wir den Nerven als Chorda tympani dicht hinter dem Hammer-Amboß-Gelenk durch die Paukenhöhle hindurch zum Lingualis V ziehen, was als eine Folge der Aufhebung des ursprünglichen Kiefergelenks und der Vermehrung der Gehörknöchelchen anzusehen ist. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die letzteren und ebenso die Chorda nicht eigentlich durch das Lumen der Paukenhöhle hindurchziehen, sondern in einer eingestülpten Falte der Paukenhöhlenwand eingebettet sind.

Der Stato-acusticus (VII) ist als ein Ast des Facialis anzusehen, da er bei Fischen und Amphibien mit ihm an der Wurzel häufig noch eng zusammenhängt. Er spaltet sich in einen vorderen statischen R. vestibularis zum Utriculus des Labyrinths und einen hinteren, ursprünglich ebenfalls statischen R. cochlearis für Sacculus und Lagena, von dem von den Amphibien an ein Hörnerv sich abzweigt, der die Papilla basilaris bzw. die Cochlea versorgt. Näheres hierüber beim Gehörorgan. Die gebräuchliche Bezeichnung „Acusticus“ ist zwar kürzer als die hier gewählte, aber irreführend. Da nun die sensiblen Facialisäste und der Lateralis vagi für die Seitenorgane (einschließlich der Lorenzinischen Ampullen und Savischen Bläschen) bestimmt sind, so erscheint die Annahme begründet, daß das Labyrinth aus einem Seitenorgan hervorgegangen ist, denn alle diese Sinnesapparate dienen statischen Empfindungen; sie orientieren das Tier durch

Wahrnehmung der Bewegung von Flüssigkeiten (des umgebenden Wassers bei den Seitenorganen, der Endolymphe beim Labyrinth) über seine eigenen Bewegungen und seine Lage im Raum. Der Kern des Acusticus besteht aus drei gesonderten, aber untereinander zusammenhängenden Ganglien, dem Nucleus cochlearis, dem N. vestibularis und dem DEITERSschen Kern. Von den letzteren beiden ziehen Faserbündel (**549**, *29*, *30*) zum Cerebellum, während von dem Cochleariskern eine sekundäre Bahn (*13*) zum Mittelhirn verläuft. Bei Säugern führen vom Mittelhirn, und zwar vom sog. Corpus geniculatum mediale der hinteren Thalamusregion weitere Fasern zur Rinde des Schläfenlappens, wo das Verstehen der Gehöreindrücke zustande kommt (**549**, *14*).

Die Vagusgruppe umfaßt den Glossopharyngeus (IX), den Vagus (X), und den Accessorius (XI), deren Zusammengehörigkeit wie bei der Trigeminusgruppe daraus folgt, daß die Ursprungsganglien von IX und X in der Oblongata dicht zusammenbiegen und häufig auch verwachsen sind, während XI bei niederen Wirbeltieren ein Seitenast von X ist und erst bei den Amnioten als selbständiger Gehirnnerv auftritt. IX und X sind ursprünglich die Nerven der Kiemenspalten und Kiemen. Sie bilden in jedem Metamer drei Aeste: einen sensiblen dorsalen R. pharyngeus für die dorsale Rachenschleimhaut, einen sensiblen R. praetrematicus zur Schleimhaut und zur Haut und einen R. posttrematicus, welcher gemischt ist und Schleimhaut, Haut und Muskulatur versorgt.

Der **Glossopharyngeus** ist der Nerv der ersten Kiemenspalte, welcher sich mit seinem hinteren Ast bis zum Boden der Mundhöhle fortsetzt (**552**). Bei den Landbewohnern ist er der Nerv für die Muskeln des Zungenbeins und des Kehlkopfs und versorgt die Geschmacksorgane der Zunge, bei Säugern auch die Epiglottis. Daß IX und X verschiedene Nerven sind, geht daraus hervor, daß sie bei Fischen (abgesehen von vielen Teleosteern), Urodelen, *Hatteria* und andern Reptilien getrennt, wenn auch häufig dicht nebeneinander, von der Oblongata entspringen und dann meist durch getrennte Schädellöcher austreten; bei Anuren, Vögeln und Säugern liegen sie so dicht zusammen (bei ersteren verwachsen), daß sie ein gemeinsames Loch benutzen. Die Fische besitzen einen dorsalen Ramus pharyngeus (**552**), der nach vorn an das Spritzloch und die dorsale Schleimhaut des Rachens zieht. Er bleibt bei Amphibien und Amnioten erhalten als ein Nerv der Paukenhöhlenwand und dorsalen Mundschleimhaut, wobei es zu Anastomosen mit dem R. palatinus VII kommt. Bei Säugern entspringt er aus dem basalen Ganglion petrosum als sog. N. tympanicus (**553**), dem sich sympathische Fasern beigesellen und der einen Plexus tympanicus an der Labyrinthwand der Paukenhöhle erzeugt. Der Glosspharyngeus gibt bei manchen Haien, Ganoiden und Knochenfischen einen dorsalen Ast zu den Hautsinnesorganen des Kopfes ab. Bei Amphibienlarven und Perennibranchiaten versorgt der Nerv auch das erste Kiemenbüschel. Er fehlt den Myxinoiden, weil diese infolge der Verlagerung des Kiemenapparats nach hinten das Spritzloch und die vordersten Kiemenspalten verloren haben.

Der **Vagus** (X) scheint aus der Vereinigung mehrerer Nerven hervorgegangen zu sein, denn seine Wurzeln umfassen meist eine längere Strecke und er versorgt eine Anzahl segmental angeordneter Kiemenspalten in derselben Weise wie VII das Spritzloch und IX den ersten Kiemengang innerviert; außerdem tritt er an die verschiedenartigsten, teilweise

weit auseinanderliegenden Organe. Bei Fischen und wasserbewohnenden Amphibien entspringt von der dorsalen Portion seines Ganglion jugulare der Ramus lateralis (**552** rot), welcher die Sinnesorgane der Seitenlinie innerviert und zwischen der oberen und der unteren Muskelmasse des Körpers sich bis in den Schwanz erstreckt. Er gibt manchmal einen dorsalen (**555***nl'*) und einen ventralen Seitenast ab, welcher längs der Rücken- und Bauchkante verläuft für die hier gelegenen Sinnesknospen (vgl. das Kapitel über diese). Wie schon eben erwähnt wurde, hängt er durch den R. recurrens mit der Facialiswurzel und dadurch mit dem vorderen System der Seitenorgane zusammen. Von der unteren Portion des Vagusganglions entspringt der R. branchiointestinalis, von dem die Nerven derjenigen Kiemenspalten abgehen, welche auf die ersten folgen. Man kann die Zahl der zum Vagus vereinigten dorsalen Spinalnerven aus der Zahl dieser Spalten erschließen. Bei den Knochenfischen sind drei solche Aeste vorhanden, bei Selachiern 4—6, bei Cyclostomen noch mehr. Sie alle entspringen aus dem Ganglion vagi mit einem gemeinsamen Stamm, welcher nach hinten den starken Ramus intestinalis für Oesophagus, Magen, Darm, Pericard und Schwimmblase abgibt. Bei den Myxinoiden vereinigen sich auffallenderweise beide Intestinaläste hinter den Kiemen zu einem unpaaren Nerven, der bis zum After läuft und viele Zweige an den Darm abgibt. Ein Ramus dorsalis steigt bei Fischen häufig zur Schädeldecke und Kopfhaut empor, während in jedem Segment ein R. pharyngeus an die Schleimhaut des Schlundes herantritt. Mit dem Verlust der Kiemenatmung verschwindet der größte Teil dieser Nerven, und es erhält sich, abgesehen von einem kleinen zur Region des äußeren Gehörgangs bzw. zur Ohrmuschel laufenden Zweige (R. auricularis) und dem N. laryngeus, welcher aus dem R. posttrematicus hervorgeht und den Kehlkopf versorgt, nur der weit nach hinten vordringende Intestinalast bei den terrestrischen Wirbeltieren, welcher Luftröhre, Lungen, Herz, Schlund, Magen, Leber und Darm (mit Ausnahme des analen Endes, welches Sacralnerven erhält) versorgt und viele sekundäre Verbindungen mit dem Sympathicus eingeht. Sein multipler Ursprung spricht sich in einer größeren Anzahl von Wurzeln und darin aus, daß auf das basale Ganglion (bei Säugern G. jugulare genannt) meist noch ein zweites geflechtartiges G. nodosum folgt, das aus der Verschmelzung der Wurzeln der Kiemennerven hervorgegangen zu sein scheint. Daß der Intestinalast bei den Amnioten bis in die Bauchhöhle reicht, ist als eine sekundäre neurotaktische (Vordringen eines Nerven gegen die Reizquelle) Erscheinung aufzufassen. Bei den Fischen liegen die meisten von ihm versorgten Organe mit Ausnahme der Schwimmblase und des Darms noch an oder dicht hinter dem Kopf; die Schwimmblase als Derivat des Schlundes wird ursprünglich ebenfalls eine Ausstülpung dicht hinter dem Kopf gewesen sein. Erst als sich Hand in Hand mit dem Landleben ein Hals entwickelte, rückten diese Organe weiter vom Kopf ab und der Nerv breitete sich immer weiter auf den Darm nach hinten aus, weil dieser durch Nahrung und Exkremente gereizt wurde. Schwieriger ist die Tatsache zu erklären, daß ein Zweig eines Hirnnerven sich bis in den Schwanz eines Wirbeltieres ausdehnen kann. Vermutlich wurden die Seitenorgane ursprünglich von Ausläufern der Spinalnerven versorgt, welche sich untereinander zu einem gemeinsamen Längsnerven verbanden nach Art des Collektornerven der Gano-

iden (**493**), der sich mit dem Vagus vereinigte und von den Spinalnerven abtrennte. Eine ähnlichen Vorgang lernten wir schon (S. 585) beim R. lateralis V der Gadiden kennen. Für diese Auffassung kann angeführt werden, daß bei *Petromyzon* dünne Verbindungen zwischen den dorsalen Aesten der Spinalnerven und dem R. lateralis X vorkommen; ferner daß dieser ontogenetisch nicht durch Auswachsen aus dem Ggl. vagi, sondern durch Abspaltung von der Epidermis bei *Petromyzon* entsteht, und daß er bei den in mancher Hinsicht primitiven Myxinoiden fehlt.

Da der Vagus so verschiedenartige Organe mit motorischen und rezeptorischen Fasern versorgt, so sind seine Wirkungen sehr wechselnd. Beim Menschen veranlaßt er den Schling- und Hustenreflex, innerviert die Kehlkopfmuskeln, wirkt hemmend auf den Herzschlag und regt die Bewegungen des Magens und Darms und die Sekretion des Magen- und Pankreassaftes an. Als Antagonist dient der Sympathicus (vgl. S. 592). So weit der Vagus motorisch ist, funktioniert er unwillkürlich.

Der **Accessorius Willisii** (XI) ist bei den Anamnia ein Seitenast des Vagus, welcher den Musculus trapezius versorgt. Erst bei den Amnioten wird er selbständig und innerviert den aus jenem Muskel hervorgegangenen Musculus sterno-cleido-mastoideus (Säuger) oder die ihm entsprechenden Muskeln. Seine in mehrfacher Zahl vorhandenen Wurzeln liegen zum Teil außerhalb des Schädels am Anfang des Rückenmarks. Er fehlt noch bei *Petromyzon*.

Ueber die Entstehung und den Bau des **Hypoglossus** (XII) vgl. S. 456.

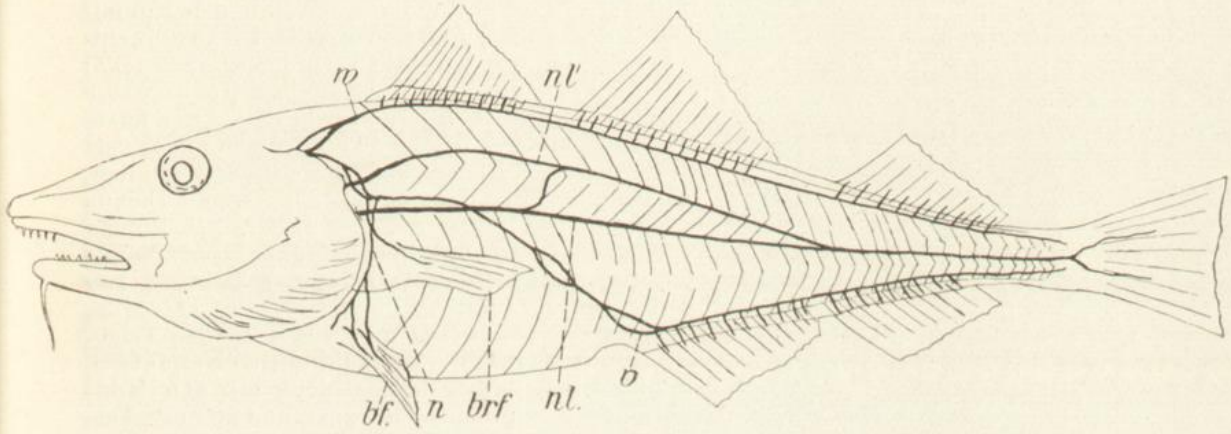


Fig. 555. Lateralnerven von *Gadus callarias*, nach STANNIUS. *bf* Bauchflosse, *brf* Brustflosse, *nl* Lateralis Vagi, welcher von einem oberen Ast (*nl'*) begleitet wird, *w* WEBERscher Nerv oder Lateralis Trigemini, von dem Seitenäste zur Brust- und Bauchflosse und zur Afterflosse (*v*) abgehen.

E. Sympathisches Nervensystem der Cranioten.

Das geschilderte somatische Nervensystem vermittelt in erster Linie die Beziehungen zwischen dem Körper und der Außenwelt. Ihm steht ein zweites System von sensiblen und motorischen Fasern gegenüber, welche die zur Selbsterhaltung und Vermehrung dienenden Organe des Körpers untereinander verbinden. Dieses sympathische oder viscerale Nervensystem versorgt den Darmkanal und die übrigen Eingeweide (Zirkulations-, Atmungs-, Nieren- und Geschlechtsorgane) einschließlich der Haut mit ihren Drüsen, Gefäßen und glatten Muskeln, dringt aber

vielfach mit seinen Fasern in die somatischen Nerven (**490** rot) ein, und einzelne derselben, z. B. der Vagus, bestehen überwiegend aus visceralen Elementen. Ein solcher Sympathicus fehlt noch dem *Amphioxus*, da dessen Darm (**484**) von Ausläufern der Dorsalnerven versorgt wird; auch bei Myxinoiden hat man ihn bis jetzt vollständig vermißt. Während die Eingeweidenerven bei den wirbellosen Tieren sich meist nicht scharf von den übrigen Nerven weder histologisch noch topographisch oder genetisch abtrennen lassen, haben sie bei den Wirbeltieren eine weit größere Selbständigkeit und manche Besonderheiten erlangt. Sie sind Abzweigungen der Spinalnerven und haben eine große Neigung Geflechte (Plexus) mit eingestreuten Ganglien zu bilden, verbinden sich häufig mit andern Nerven, namentlich mit dem Vagus, begleiten mit Vorliebe die Arterien, haben kein oder nur sehr wenig Mark, funktionieren unwillkürlich und versorgen daher in der Haut, in den Blutgefäßen und in andern Organen die glatte Muskulatur. Neuerdings hat man sympathische Fasern in den quergestreiften Muskeln beobachtet (**111**) und vermutet, daß sie die tonischen Kon-

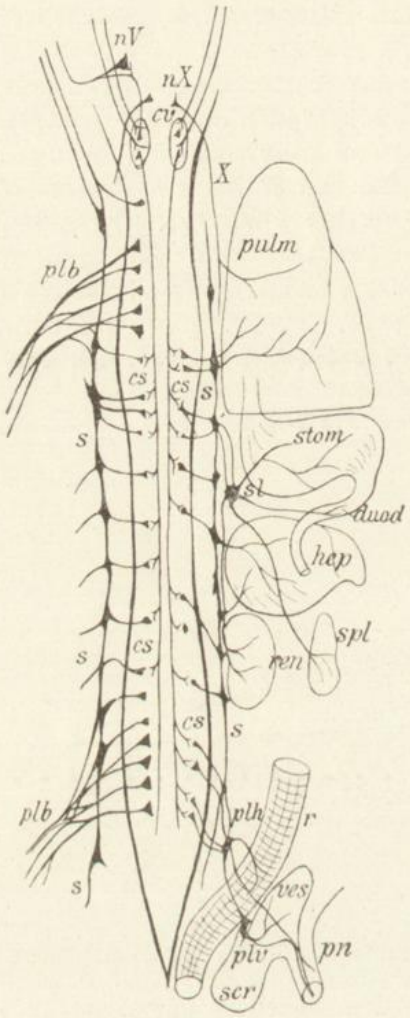


Fig. **556**. Schema des menschlichen Sympathicus nach BECHTEREW. Links ist der Grenzstrang (*s*) in seiner Verbindung mit den Spinalnerven dargestellt, welche vorn den Plexus brachialis (*plb*), hinten den Plexus lumbosacralis (*plb*) bilden. Vorn die drei Halsganglien (G. cervicale supremum, medius, inferius), von denen das letzte mit den ersten beiden Thoracalganglien verschmolzen ist. Rechts die Nerven der Ganglien, welche um die Arterien der Eingeweide Plexus bilden. *duod* Duodenum, *hep* Leber, *plh* Plexus hypogatricus für die Beckenorgane, *plv* Plexus vesicalis, *pn* Penis, *pulm* Lunge, *r* Rectum, *ren* Niere, *scr* Scrotum, *sl* Plexus solaris, *spl* Milz, *stom* Magen, *ves* Blase. *nV*, *nX* Kern des Trigeminus und Vagus. Die Abbildung soll erläutern, wie der Einfluß des Sympathicus auf den Kontraktionszustand der Gefäße zustande kommt. Das Hauptzentrum (*cv*) liegt in der Oblongata. Von hier geht eine Bahn durch das Rückenmark, welche in Verbindung steht mit den Wurzeln der sympathischen Fasern in demselben (*cs*).

traktionen (**111**) veranlassen. Die sympathischen Ganglien treten metamer (**556**) zu beiden Seiten der Wirbelsäule auf, wobei aber die ursprünglichen Zahlenverhältnisse durch sekundäre Verschmelzungen verändert werden können: bei Menschen und vielen Säugern, z. B. neben den 7 Halswirbeln nur 2 oder 3 sympathische Ganglien (**553**), von denen das Ganglion cervicale supremum durch Verschmelzung mehrerer Nervenknoten der Kopf- und der oberen Halsregion entstanden ist. Jedes sympathische Ganglion steht durch den Ramus visceralis s. communicans mit dem zugehörigen Spinalnerven im Zusammenhang, ungefähr dort, wo dieser durch die oberen und unteren Wurzeln gebildet wird (**490**, *Ra. visc*). Von dem Ganglion ziehen Nerven zum

Darm, zu den Blutgefäßen oder zu andern Organen, deren Fasern teils motorisch, teils sensibel sind. Die motorischen entspringen aus Ganglienzellen an der Basis des Hinterhorns und umfassen mit ihren Terminalästchen die Ganglienzellen in den sympathischen Ganglien. Von dort ziehen sie zur Muskulatur des Darms, wobei häufig noch weitere Ganglienzellen eingeschaltet sind. Es ist charakteristisch für die viscero-motorischen Neuriten, daß sie nicht direkt zum Endorgan vordringen, wie die somatomotorischen Fasern der Vorderhörner, sondern dieses erst unter Einschaltung von einer oder von mehreren Ganglienzellen erreichen. Die viscerosensiblen Fasern sollen hingegen sich direkt bis zum Spinalganglion fortsetzen und hier um die bipolaren Ganglienzellen aufsplittern. Aehnliche sensible Fasern kommen auch aus der Haut und ihren Organen.

Es lassen sich drei phyletische Stadien in der Ausbildung des sympathischen Nervensystems unterscheiden. Auf der tiefsten Stufe stehen die Petromyzonten, deren metamere Ganglien mit den dazu gehörigen dorsalen und ventralen Spinalnerven, aber noch nicht unter sich durch einen Längsstamm verknüpft sind. (Dieser primitive Zustand kann sich merkwürdigerweise auch in der Rumpfregion von *Python* erhalten.) Diese Ganglien liegen lateral und ventral von der Aorta und senden Nerven an die Eingeweide, die sich untereinander verflechten unter Bildung neuer Ganglien und außerdem sich verbinden mit dem R. intestinalis vagi. Die Ganglien fehlen noch in der Kopfregion. Dies gilt auch für die Selachier, bei denen aber insofern eine Weiterentwicklung vorliegt, als die Ganglien untereinander durch ein Geflecht kommunizieren. Bei allen übrigen Wirbeltieren finden sich die Ganglien auch in der Kopfregion; freilich liegt das Ganglion cervicale supremum (**553**, **556**) noch neben den vordersten Halswirbeln, aber das G. ciliare kann als sympathisches Ganglion des R. ophthalmicus V, das G. sphenopalatinum als dasjenige des R. maxillaris V angesehen werden. Alle Ganglien neben der Wirbelsäule hängen zusammen auf jeder Seite durch den sympathischen „Grenzstrang“ (Truncus sympathicus, **556**), welcher neben der Aorta verläuft und bei Perennibranchiaten noch geflechtartig sein kann. Bei geschwänzten Amphibien, Krokodilen und Vögeln kann hierzu noch jederseits ein paralleler Nebenstrang kommen. Der Grenzstrang endet am Hinterkopf mit dem Ganglion cervicale supremum (**553**), welches durch Ausläufer mit dem Trigeminus, Facialis und andern Hirnnerven in Verbindung steht. Es ist zweifelhaft, ob auch einige kleinere Ganglien (Ganglion submaxillare, oticum) sympathischer Natur sind. Die von den im Thorax gelegenen Ganglien ausgehenden N. spanchnici begleiten die Arterien der Eingeweide und bilden zwischen ihnen den großen Plexus coeliacus s. solaris (**556** *sl*) und den Plexus hypogastricus (*plh*).

Die beiden Nervensysteme, das sympathische und das somatische, wirken vielfach als Antagonisten: so beschleunigt beim Menschen der Sympathicus den Herzschlag, während der Vagus ihn verlangsamt; in den äußeren Geschlechtsorganen bewirkt der Sympathicus die Kontraktion von Muskeln, während einige sakrale Spinalnerven sie zur Erschlaffung bringen; die Pupille wird durch den Sympathicus erweitert, durch den Oculomotorius verengt. Die Peristaltik des Darms wird durch den Sympathicus gehemmt, aber durch den Vagus in den oberen Abschnitten, durch den N. pelvicus im unteren Colon und

Rectum angeregt. Man faßt daher neuerdings alle diese zum Sympathicus antagonistisch wirkenden Nerven (Oculomotorius, Chorda tympani, Vagus, N. pelvicus) als Parasympathicus zusammen. Wenn oben hervorgehoben wurde, daß der Sympathicus unabhängig ist vom Willen, so folgt daraus nicht, daß er ganz unabhängig ist vom Großhirn. Die alltägliche Erfahrung lehrt, daß Schreck, Furcht und andere psychische Erregungen ein Erblassen, Erröten, Stuhldrang, Stillstand des Herzens u. a. hervorrufen können. **490**, **491** und **556** zeigen, wie die sympathischen Fasern mit dem Rückenmark und dadurch indirekt mit dem Gehirn zusammenhängen. Im Hypothalamus des Zwischenhirns scheinen die Zentren für Schweißsekretion, Kontraktion der Gefäße, der Blase u. dgl. zu liegen.

G. Die phyletischen Veränderungen des Nervensystems bei Wirbellosen und Wirbeltieren.

Das Nervensystem ist sicherlich das konservativste Organ des Tierkörpers, welches durch die Veränderungen der Lebensweise viel

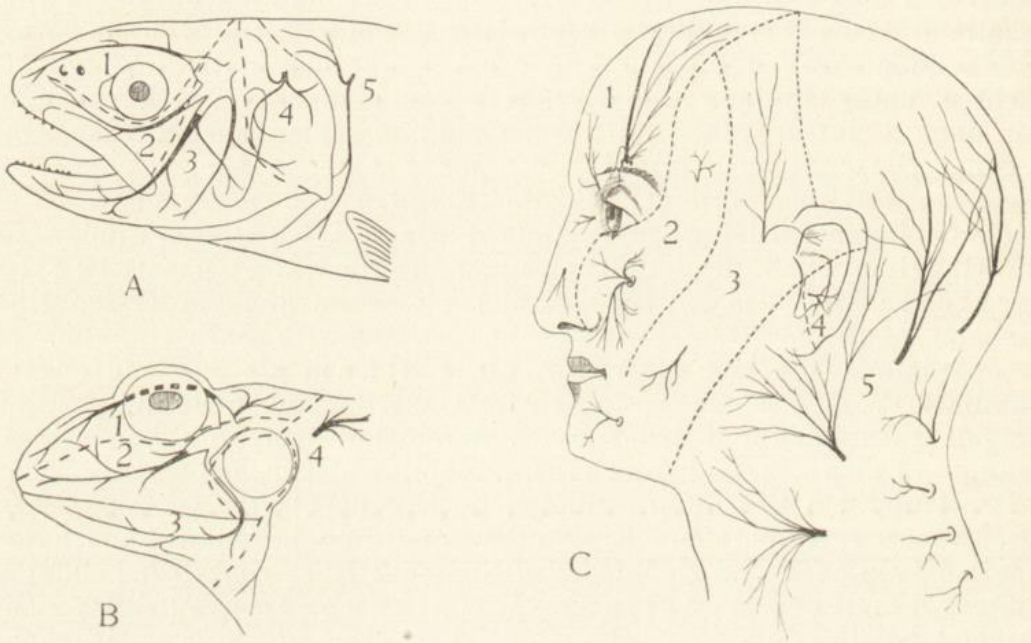


Fig. 557. Hautnerven des Kopfes, nach JOHNSTON. A Teleosteer, B Frosch, C Mensch *1. 2, 3* Gebiet des Trigeminus: *1* Ramus ophthalmicus, *2* R. maxillaris, *3* R. mandibularis, *4* Vagus, *5* Spinalnerven des Halses.

schwerer beeinflußt wird, als irgendein anderes Organ. Daher ist es auch besonders geeignet, die Homologien der Organe aufzudecken, d. h. es läßt sich an ihm feststellen, welche Organe bei verwandten Formen aus demselben Organ der Stammform hervorgegangen sind, denn homologe Organe werden im allgemeinen gleich innerviert. Z. B. sind die Arme und der Trichter der Tintenfische als umgewandelte Teile des Schneckenfußes anzusehen, weil sie von den Pedalganglien versorgt werden. Diese geringe Veränderlichkeit des Nervensystems hat wohl darin seinen Grund, daß die Zentren und Nerven im allgemeinen die Tätigkeit der Organe beherrschen, und zwar um so mehr, auf je höherer Stufe die Formen stehen, derart, daß die Muskeln, Drüsen, Sinnes- und andere Organe nicht zu funktionieren vermögen ohne nervöse Impulse.

Das Nervensystem ist also diesen Organen übergeordnet, und gerade darauf beruht seine Hauptaufgabe, das harmonische Zusammenspiel aller Teile zu bewirken. Diese Ueberordnung bedingt eine gewisse Unabhängigkeit gegenüber den äußeren Verhältnissen. Wenn eine zum Schwimmen dienende Extremität sich im Laufe der Phylogenie in ein Geh-Bein oder in einen Flügel verwandelt, so brauchen die Nerven und Zentren äußerlich kaum sich zu verändern. Diese Konstanz und Unabhängigkeit des Nervensystems hat aber seine Grenzen, denn in den feineren histologischen Verhältnissen werden die Ganglien und Nerven stets von den phyletischen Veränderungen ihrer Organe beeinflußt, und haben diese eine gewisse Höhe erreicht, so prägen sie sich auch in der gröberen Anatomie der Zentralorgane aus. Wenn das Auge oder das Geruchsorgan degeneriert, so verschwindet über kurz oder lang auch der zugehörige Nerv. Entwickelt sich ein Organ progressiv weiter, so entstehen gleichzeitig neue Nerven und Zentren. Ein Vergleich der Fig. **552**, **553** zeigt, wie stark die Gehirnnerven der Wirbeltiere durch den Uebergang vom Wasser zum Land beeinflußt worden sind. In **557** ist dargestellt, wie im Laufe der Phylogenie die Innervationsgebiete sich verschieben können: die Hautnerven des Kopfes werden beim Fisch und Frosch fast ganz vom Trigeminus geliefert, während beim Menschen die ersten Halsnerven die Hinterfläche des Kopfes erobert haben.

Aus der Vergleichung der verschiedenen Tierklassen lassen sich einige phyletische Stufen ableiten, welch das Nervensystem ganz allgemein nacheinander zu durchlaufen pflegt, wobei natürlich kleine Abweichungen in der Reihenfolge bei den verschiedenen Gruppen vorkommen können. Ich habe zwar auf S. 472 schon eine Uebersicht der Phylogenese des Nervensystems der Evertebraten gegeben und auf S. 572 diejenige des Gehirns der Wirbeltiere geschildert, aber es erscheint mir wünschenswert, hier noch einmal die Hauptetappen der stammesgeschichtlichen Veränderungen des Nervensystems zusammenzustellen.

Erste Stufe: diffus verteilte Ganglienzellen, deren Anordnung an der Basis der Epidermiszellen (**360** *d*, **369**, Polypen) erkennen läßt, daß sie aus diesen entstanden sind.

Zweite Stufe: Die Sinnesorgane und Sinneszellen der Haut bedingen eine Konzentration der Ganglienzellen zu Marksträngen (Medusen **334**, Echinodermen **367**, Nemertinen **387**, *Peripatus* **411**, Chiton **434**, *Nautilus* **469**) und auf höherer Stufe zu Ganglien (Anneliden, Arthropoden, Mollusken). Wir finden daher zuerst eine Mischung von diffusem und konzentriertem Nervensystem (Medusen, Chiton). Die Zentren und ihre Verbindungsstränge liegen anfangs dicht unter der Epidermis (**369**, Seestern) und rücken allmählich in die Tiefe (**389**), wo sie mehr geschützt sind. Nach demselben Prinzip erfolgt bei Wirbeltieren der Verschluß der Medullarrinne. Die Anordnung der Ganglien und ihrer Konnektive richtet sich nach dem allgemeinen Bauplan des Körpers, jedoch bekunden das Gehirn und Rückenmark der Wirbeltiere ihre Metamerie nur in den austretenden Nerven, bleiben selbst aber ungegliedert oder zerfallen erst sekundär in Abschnitte.

Dritte Stufe: Konzentration der Ganglien zu größeren Zentren, (**403** *D*, *F*; **454**, **461**). Die Zentren vergrößern sich oder bilden sich zurück je nach dem Grade der funktionellen Beanspruchung.

Vierte Stufe: Zunehmende Komplikation im äußeren und im inneren Bau der nervösen Zentralorgane in demselben Maße wie Sinnesorgane entstehen oder sich vervollkommnen. Sie prägt sich äußerlich durch Größenzunahme, Bildung von Lappen oder verschiedenen Abschnitten aus. So entstehen bei Wirbeltieren die Vorderhirnhemisphären ursprünglich als Geruchszentren, das Zwischenhirn entwickelt sich durch die von den seitlichen Augen und dem Parietalorgan aufgenommenen Lichtreize, das Mittelhirn ist das Opticuszentrum. Innerlich entstehen mit der gesteigerten Reizzufuhr und Lebenstätigkeit neue Gruppen von Ganglienzellen, so die Pilzkörper der Insekten (**425**–**427**) mit der Zunahme der Instinkte, die Lobi electrici von *Torpedo* (**520**) Hand in Hand mit der Entstehung der elektrischen Organe aus Muskeln der Brustflosse. Dabei können unabhängig voneinander dieselben morphologischen Bildungen bei verschiedenen Familien auftreten, z. B. große Lobi optici für die Fazettenaugen der Krebse und der Insekten, Windungen zur Vergrößerung der Oberfläche am Kleinhirn der Vögel und Säuger, ferner am Großhirn der Säuger an den höheren Formen jeder phyletischen Linie. Umgekehrt verkümmern die Nerven und ihre Zentren, wenn die peripheren Organe sich rückbilden; so die Nerven für die Seitenorgane und die Kiemenspalten beim Uebergang der Wirbeltiere ans Land (**552**, **553**). Die progressive Entfaltung der Zentren erfolgt nach dem Gesetz der Neurobiotaxis, d. h. je mehr Reize zuströmen, desto größer wird die Zahl der Ganglienzellen und diese wandern mit ihren Dendriten der Reizquelle entgegen, während sich die Neuriten in entgegengesetzter Richtung im Sinne des Erregungsstromes verlängern.

Fünfte Stufe: Entstehung sekundärer Zentren in den Zentralorganen, welche den primären übergeordnet sind und die Erregungen mehrerer Zentren assoziieren. So scheinen die pilzförmigen Körper im Insektengehirn dem sog. Zentralkörper übergeordnet zu sein (**425**, **426**). Die Großhirnrinde entwickelt sich bei den Säuger allmählich zu einem alle übrigen Teile beherrschenden Apparat. Dem Bulbus olfactorius ist der Lobus olfactorius übergeordnet, diesem wieder der Hippocampus.

Sechste Stufe: Bei den Wirbeltieren macht sich das Nervensystem der Eingeweide (Sympathicus) in hohem Maße morphologisch und physiologisch unabhängig von den somatischen Nerven, welche die Beziehungen zur Außenwelt vermitteln. Diese Arbeitsteilung führt dazu, daß die quergestreifte Muskulatur (**111**) und die meisten Eingeweide der Wirbeltiere doppelt innerviert werden.

Als allgemeinstes Ergebnis der Phylogenese des Nervensystems der Tiere möchte ich den Satz aufstellen, daß die stammesgeschichtliche Differenzierung erfolgt durch die Funktion und in steter Abhängigkeit von ihr. Die den Ganglienzellen zugeführten Erregungen zwingen diese, ihre Ausläufer immer weiter im Sinne der Stromrichtung zu verlängern. Daher schickt eine Sinneszelle ihren Neuriten nach innen, daher werden die dem Vorderhirn von vorn zugeführten Reize immer weiter nach innen geleitet, während die von hinten zur Oblongata kommenden immer weiter nach vorn streben und bei den Säugern in der Großhirnrinde angelangt diese zu progressiver Entfaltung veranlassen. Wo im Zwischen- und Mittelhirn beide Reizströme zusammenstoßen, entwickeln sich die Korrelationszentren. Die Reize der Außenwelt erzeugen zunächst Sinnesorgane,

vorausgesetzt, daß Epidermiszellen vorhanden sind, die für sie empfänglich sind. Die Sinnesorgane stoßen Zellen nach innen ab, die zu Ganglienzellen werden und sich zu Zentren anordnen. Die Zentren bleiben in vollkommener phyletischer Abhängigkeit von den Sinnesorganen und entwickeln sich im Anschluß an sie progressiv oder regressiv. Ontogenetisch aber entstehen die Zentren als erbliche Bildungen und ebenso alle ihre histologischen Einzelheiten und ihre Verbindungen untereinander. Bedenkt man, wie kompliziert dies Nervensystem schon bei vielen Wirbellosen, etwa einem Insekt (**428, 429**), gebaut ist und welche Fülle von Erbfaktoren vorhanden sein müssen für die Nervenbahnen im Gehirn der Fische (**517**) oder gar der Säuger (**549**), so ist es klar, daß eine bloße Selektion von Mutationen zur Erklärung nicht ausreicht. Wer garantiert dafür, daß nicht eine zufällige Verbesserung an einer Stelle Hand in Hand ging mit mehreren Verschlechterungen, zumal doch die Möglichkeiten zur Verschlechterung eines komplizierten Apparats viel zahlreicher sind als zu einer Vervollkommnung? So ist nach meiner Auffassung die Phylogenese des Nervensystems eine der stärksten Stützen des Lamarckismus. Dadurch wird die Bedeutung der Selektion nur eingeengt, aber nicht aufgehoben.

Literaturverzeichnis.

Das folgende Verzeichnis gibt nur die Stichworte der Titel von Abhandlungen an, die in Zeitschriften erschienen sind, z. B. M. Fürbringer, Morphologische Streitfragen. 1. Nervus trochlearis, Morpholog. Jahrbuch, Bd. 30, 1902, S. 85 ist zusammengezogen in: Fürbringer, Trochlearis, MJb 30, 1902, 85. Die Titel von selbständig erschienenen Büchern sind hingegen vollständig angegeben worden.

Wenn keine Zeitschrift angegeben ist, so ist die vorhergehende gemeint. ° = dem Verfasser nicht zugängig. Das Verzeichnis wurde beendet im April 1922. Während des Weltkrieges stand mir die ausländische Literatur nicht zur Verfügung, und dieser Mangel hat bis jetzt kaum beseitigt werden können. Seit 1914 fehlt daher sehr viel englische, französische und italienische Literatur. Das Verzeichnis umfaßt hauptsächlich neuere Literatur, etwa seit 1890; von älteren Schriften nur besonders wichtige.

Abkürzungen von Zeitschriften, Sammelwerken.

AAnz Anatomischer Anzeiger, Jena, G. Fischer.
AbhBiol Abhandl. z. theoret. Biologie, Berlin, Borntraeger.
Abh.Senckenberg Abhandl. der Senckenbergischen naturforsch. Ges. Frankfurt a. M.
AfA Arch. f. Anatomie.
AfEM Archiv für Entwicklungsmechanik, Leipzig, Engelmann.
AfAPh Arch. f. Anat. u. Physiologie (anat. u. phys. Abtlg.).
AfmA Arch. f. mikros. Anatomie, Bonn, Cohen.
AfP Arch. f. Protistenkunde, Jena, G. Fischer.
AfZ Arch. f. Zellforschung, Leipzig, Engelmann.
AH Anat. Hefte, herausgegeben v. Merkel u. Bonnet, Wiesbaden, Bergmann.
AmJA American Journ. of Anatomy.
AmNat American Naturalist.
AMNH Annals and Magazin of natural History.
AnScn Annales des Sciences naturelles, Zoologie.
ArbWien Arbeiten aus dem zool. Institut Wien.
ArbWürzburg Arbeiten aus dem zool. Institut Würzburg.
ArchRass Archiv f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie, München, Lehmann.
ArchBiol Archives de Biologie.
ArchBiont Archiv für Biontologie.
ArchNat Archiv f. Naturgeschichte.
ArchPhys Pflügers Arch. f. Physiologie.
AZexpér Arch. de Zoologie expérimentale.
ArkZ Arkiv för Zoologie, Stockholm.
BCbl Biologisches Centralblatt, Leipzig, Thieme.
BiolBull Biological Bulletin.
BullFB Bulletin scientifique de France et Belgique.
BullHarvard Bulletin of the Museum of comp. Zoology at Harvard College in Cambridge, Mass.
Bronn Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches, Leipzig, Winter.
DenkschrJena Denkschriften der med.-nat. Ges. Jena, Fischer.
Diss Dissertation.
ErgAE Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Wiesbaden, Bergmann.
ErgZ Ergebnisse der Zoologie, Fischer, Jena.
FFNeapel Fauna und Flora des Golfes von Neapel.
HdN Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena, Fischer.
JenaZ Jenasche Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Jena, Fischer.
JexpZ Journal of experimental Zoology.