

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre

Plate, Ludwig

Jena, 1924

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Shelf Mark: Ui VI 1988 -2-

J. Geruchsorgane der Wirbeltiere.

[urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373)

scheiden. Sie zerfallen in äußere und in innere Geschmacksorgane. Die ersteren liegen außerhalb der Mundhöhle und hauptsächlich bei solchen Insekten, welche flüssige Nährstoffe zu sich nehmen, z. B. an der Spitze der Zunge und Nebenzungen bei Hymenopteren (2), an den verbreiterten Endlappen (Labellen), welche an der Spitze des Fliegenrüssels sitzen und als umgewandelte Lippentaster angesehen werden; auch die an den Tastern der Käfer und Orthopteren befindlichen Grubenkegel sind hierher zu rechnen, falls sie nicht zum Riechen dienen.

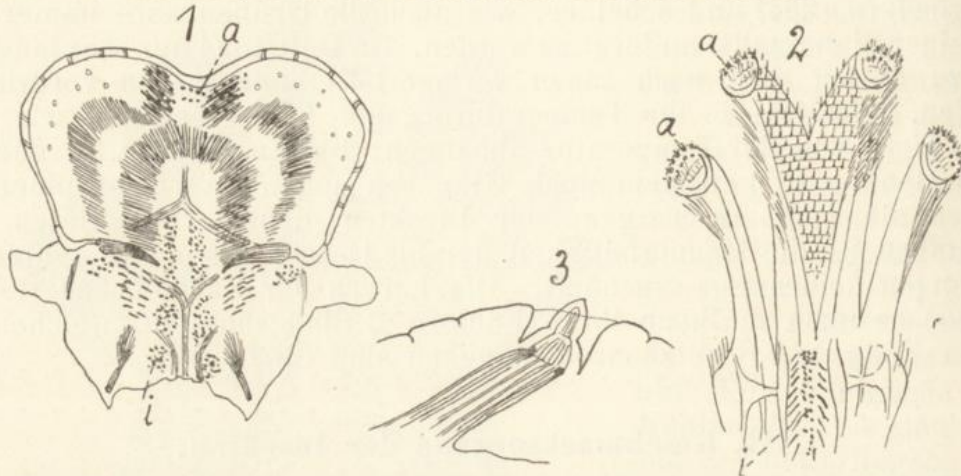


Fig. 270. Geschmacksorgane der Insekten nach NAGEL. 1 Gaumen der Heuschrecke *Acridium caerulescens*. 2 Zunge mit Nebenzunge von *Vespa vulgaris*. 3 Geschmackskegel vom Lippentaster des Käfers *Acilius*. *a* äußere, *i* innere Geschmacksorgane.

Die inneren Geschmacksorgane (270) kommen bei fast allen Insekten vor, und bei denjenigen mit kauenden Mundwerkzeugen sind sie die einzigen, weil der feste Bissen erst in die Mundhöhle gebracht werden muß, um geprüft zu werden. Sie finden sich besonders am Gaumen (Epipharynx), d. h. auf der Innenseite der Oberlippe, daneben auch ventral an der Basis der Zunge.

J. Geruchsorgane der Wirbeltiere.

Das Geruchsorgan der Wirbeltiere läßt sich nicht mit Sicherheit auf irgendein Organ einer wirbellosen Klasse zurückführen. Da aber die Wirbeltiere, wie aus vielen Tatsachen hervorgeht, sich zusammen mit den Tunicaten von den Prächordaten und diese von Turbellarien ableiten (vgl. I, S. 488), so wird man annehmen dürfen, daß die Urwirbeltiere (Praecraniota) ursprünglich paarige Riechgruben am Kopfe besaßen. Beim *Amphioxus* und bei den Cyclostomen liegen, wie weiter unten gezeigt werden wird, sekundär veränderte Verhältnisse vor. Nach dieser Auffassung ist das Geruchsorgan das einzige Sinnesorgan der Vertebraten, welches von den Wirbellosen übernommen wurde, und daher ist es auch mit primären Sinneszellen versehen. Diese bilden zusammen mit Stützzellen jederseits in der Nähe der Oberlippe die Auskleidung einer Grube, welche das umgebende Medium prüft und vom ersten Gehirnnerven versorgt wird. Sie hat von Anfang an eine olfaktorische und eine respiratorische Bedeutung, dient nicht bloß zum Riechen und zum Aufspüren der Nahrung, sondern auch zur Untersuchung der Qualität des Atemwassers. Die Gruben liegen ursprünglich in einiger Entfernung vor dem Munde auf der Außenseite des

Kopfes. Da aber die Atmungsorgane der Wirbeltiere von der Mundhöhle aus ihre Sauerstoffzufuhr erhalten, so bahnt sich bei den Selachiern eine Verbindung mit der Mundhöhle an, welche bei den Dipnoi zu einer inneren Nasenöffnung (Choane) führt. Bei den Vierfüßlern wird die Sonderung in einen respiratorischen vorderen und unteren und einen olfaktorischen hinteren und oberen Abschnitt allmählich immer mehr ausgeprägt und der erstere vom Trigeminus übernommen; er dient nicht nur zur Prüfung der Qualität der Atemluft, sondern auch zu ihrer Anwärmung und Reinigung. Hand in Hand damit vollzieht sich eine Vergrößerung der Oberfläche durch Muscheln, welche bei den Reptilien von der Riechschleimhaut überzogen sind, bei Vögeln und Säugern sich an der Doppelfunktion des ganzen Organs beteiligen. Das Riechepithel greift schon bei den Amphibien auf die Umgebung der Choanen über und entwickelt sich hier zu einem besonderen ventralen Geruchsorgan, dem sog. JACOBSONSchen Organ, welches die bei der Ausatmung ihm von der Mundhöhle aus zugeführten, der Nahrung entstammenden Riechstoffe beurteilt. Bei den Reptilien trennt es sich vom Geruchsorgan und erreicht den höchsten Grad seiner Ausbildung, um bei Vögeln und höheren Säugern (Affen, Mensch) mehr oder weniger zu verkümmern. Diese Rückbildung hängt wohl zusammen mit der stärkeren Entwicklung der Geschmacksorgane und der Art der Nahrungsverarbeitung (s. darüber am Schluß).

Das Riechepithel tritt histologisch in zwei Formen auf, als kontinuierliches Epithel und als diskontinuierliche Sinnesknospen. Im ersteren Fall bilden Sinneszellen und Stützzellen ein gleichmäßiges sensibles einschichtiges Epithel, im zweiten Fall drängen sich die Sinnes- und Stützzellen auf sog. Knospen (293) zusammen, und zwischen ihnen befinden sich indifferente ein- oder mehrschichtige Epithelstrecken. Die Cyclostomen, Selachier und viele physostome Knochenfische haben ein kontinuierliches Riechepithel, so daß wir diesen Zustand für den ursprünglichen halten. Dieser hat sich bei den Ganoiden, vielen Physoclisten und niederen Urodelen zu den Sinnesknospen weiterentwickelt. Es tritt aber nun das Merkwürdige ein, daß bei höheren Urodelen, den Anuren und allen Amnioten die Sinnesknospen sich so sehr ausgebreitet haben, daß die indifferenten Zwischenstrecken verdrängt wurden, so daß auf der höchsten Stufe wieder ein gleichmäßiges Epithel angetroffen wird, welches sich von dem Ausgangsstadium äußerlich nicht unterscheidet. Die Ontogenie spricht für die Richtigkeit dieser Auffassung, denn *Trigla* und *Belone* haben in der Jugend ein kontinuierliches Epithel, später Sinnesknospen; umgekehrt hat die jugendliche *Salamandra* Knospen und im Alter eine gleichmäßige Riechschleimhaut.

I. Acrania.

Die unpaare Kopfgrube (sog. KÖLLIKERSche Geruchsgrube) liegt etwas nach links verschoben über dem Vorderende der Gehirnblase (I, 480 ol; 485 F), an der Stelle, wo das Nervenrohr in der Jugend durch den Neuroporus ausmündet. Wahrscheinlich ist bei der pelagischen und primitiver gebauten Larve (*Amphioxides*-Stadium) diese Verbindung zwischen Grube und Ventrikel dauernd offen, während sie sich bei *Amphioxus* später schließt. Die Grube wird von Flimmerepithel ausgekleidet, und die Zellen in der Tiefe derselben setzen sich nach KOHL und EDINGER durch Nervenfasern bis zu einer konischen Erhebung

des Gehirns fort, was von FRANZ bestritten wird. Aus dem Fehlen einer Innervierung kann man schließen, daß es sich um ein nichtfunktionierendes Organ handelt, wobei nichts dafür spricht, daß es sich um das Rudiment einer Geruchsgrube handelt. Die asymmetrische Lage ist eine Folge des medianen Flossensaumes, welcher die Grube zur Seite drückt. Sie fehlt bei *Asymmetron cultellus* und *lucayanum*, während *A. bassanum* sie besitzt. Man kann also nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse gar nicht behaupten, daß der *Amphioxus* monorhin sei; eher ist er arhin, denn nichts beweist, daß er überhaupt riechen kann. Daß er seine Nahrung wittert, ist von vornherein unwahrscheinlich, da er diese wahllos in den Mund strudelt und sie vermutlich mit den Sinnesknospen des Velums und der hinteren Cirren prüft, also schmeckt. Die Prüfung des Atemwassers kann durch die Sinnesknospen der äußeren Cirren und durch die allgemeine Hautsensibilität des Rostrums erfolgen. Die Haut des *Amphioxus* ist für chemische Reize der verschiedensten Art empfänglich, und zwar das Kopfbereich mehr als die nach hinten liegenden Regionen. Durch Entfernung des Rostrums und der Kopfgrube wird die Reizbarkeit durch eine dünne Lösung von Salpetersäure nicht herabgesetzt. Die morphologische Deutung der Kopfgrube ist ebenfalls ganz unsicher. Für eine Zurückführung auf die paarigen Kopfgruben der Turbellarien (vgl. S. 259) spricht die Angabe EDINGERS, daß zuweilen auf der rechten Seite des Kopfes eine ähnliche, aber seichtere Grube auftritt, die sich ebenfalls nicht mit dem Gehirn verbindet. Sollte diese Angabe richtig sein, so könnte man annehmen, daß ursprünglich paarige Kopfgruben vorhanden waren und in Anpassung an das Leben im Sande die eine sich fast immer ganz rückbildete, während die andere rudimentär wurde. Jene Angabe ist aber nie wieder bestätigt worden. Ich halte nach allem jene Grube für einen bedeutungslosen Rest des Neuroporus. HATSCHKE hat eine Flimmergrube am Dach der Mundhöhle (I, 485 S) und am vordersten Teil des Räderorgans als Geschmacks- oder Geruchsorgan gedeutet. Es hat sich aber herausgestellt, daß sie drüsiger Natur ist. Nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen besitzt also der *Amphioxus* keine eigentlichen Geruchsorgane, sondern nur eine Hautempfindlichkeit für chemische Reize.

II. Cyclostomi.

Bei den Rundmäulern erscheint die Nase unpaar und besteht aus drei Teilen: einem Eingangsrohr, welches mit einer Oeffnung (271 no) in der Mediane des Kopfes ausmündet, einem Riechsack und einem Nasengaumengang (po), welcher bei den Petromyzonten blind endigt, während er bei den Myxinoideen (276 hs) sich in den Schlund öffnet. Der Riechsack wird von zwei Olfactorii versorgt und zerfällt durch ein medianes Septum in zwei Hälften, so daß die Frage berechtigt ist, ob hier von einer Monorhinie gesprochen werden kann. Ontogenetisch entsteht das Organ aus einer unpaaren Anlage, einer Platte von Ectodermzellen (Plakode), welche sich zu einer Grube (277 A, RO) einstülpt und später durch eine dorsale Scheidewand in eine linke und eine rechte Hälfte zerfällt (272). Die Plakode liegt bei *Petromyzon* ungefähr an der Verschlussstelle des Neuroporus, bei *Bdellostoma* weiter ventral. Es ist wohl sicher, daß die jugendliche Monorhinie nichts zu tun hat mit der KÖLLIKERSCHEN Grube des *Amphioxus*, sondern un-

abhängig von ihr aus einer sekundären Verschmelzung ursprünglich paariger Organe hervorgegangen ist. Da ich die Praechordata (s. Stammbaum I, S. 488) von einer turbellarienartigen Stammform ableite, so ist anzunehmen, daß sie wie die Anneliden zwei flimmernde Riechgruben besaßen. Bei denjenigen Nachkommen, welche Strudelorganismen

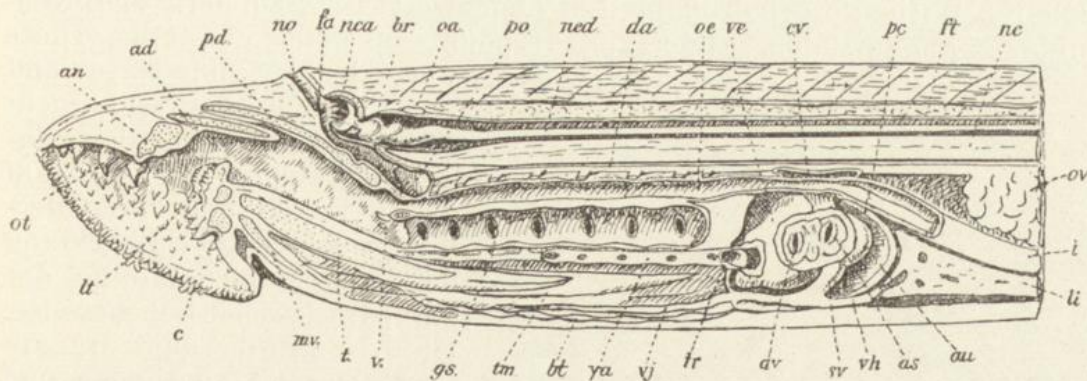


Fig. 271. Längsschnitt durch die Vorderregion von *Petromyzon marinus* nach GOODRICH. *ad* vorderer Dorsalknorpel, *an* Ringknorpel, *as* Oeffnung zwischen Sinus venosus und Atrium, *au* Atrium, *av* Atrioventricularöffnung, *bb* Kiemenkorb, *br* Gehirn, *c* Mundcirrhen, *cv* Oeffnung der Vena cardinalis in den Sinus venosus, *da* Aorta, *fa* Falte, *ft* Fettgewebe, *gs* Kiemenspalte, *i* Darm mit Spiralfalte, *li* Leber, *lt* Zungenzähne, *mv* mittlerer Ventralknorpel, *nc* Chorda, *nca* Nasenkapsel, *ned* Rückenmark, *no* Nasenöffnung, *oa* Occipitalknorpel, *oe* Schlund, *ot* Hornzähne, *ov* Ovar, *pc* Pericard, *pd* hinterer Dorsalknorpel, *po* Nasengaumengang (Hypophyse), *sv* Sinus venosus, *t* Zungenknorpel, *tm* Zungenmuskel, *tr* Bulbus arteriosus mit Klappe, *v* Velartentakeln, *va* ventrale Aorta, *ve* Ventrikel, *vh* Vena hepatica, *vj* Vena jugularis. Knorpel punktiert.

wurden (Tunicaten, *Amphioxus*), bildeten sie sich zurück. Sie erhielten sich aber bei den Präcranioten, welche ihre Nahrung mit Hilfe der Riech- und Sehorgane aufsuchten. In der Ontogenie der Cyclostomen treten vor der Mundbucht (277 A) zwei dorsalwärts gerichtete Ectodermeinstülpungen auf, die sich sekundär mit einer gemeinsamen Oeffnung vereinigen. Die vordere liefert den Nasensack und ist längere Zeit unpaar; später wächst sie nach beiden Seiten aus und bildet ein medianes Septum. Die hintere Einstülpung entspricht dem Hypophysenkanal der übrigen Wirbeltiere, denn von ihrem Hinterende schnürt sich drüsiges Gewebe ab, welches sich dem Boden des Infundibulums anlegt (vgl. I, S. 514). Indem beide Divertikel mehr nach innen rücken, wächst ihre gemeinsame Oeffnung zu dem Eingangsrohr aus, das bei *Myxine* (276 *nac*) besonders lang wird. Die ventrale Lage der Nasenanlage halte ich für primitiv, weil diese Organe bei den Haien ventral liegen, und ihre Anlagen bei Knochenfischen (284 C, a) und *Ceratodus* dieselbe Lage haben. Für *Acanthias*-Embryonen wird eine dorsale Lage der Nasensäckchen angegeben, die später zu einer ventralen wird. Ich bezweifle die Richtigkeit der Deutung. Wegen der Scheitelbeuge ist es schwer, eine sichere Grenzlinie zwischen Rücken und Bauch zu ziehen. Embryonen von *Scyllium* und von *Spinax* (2 mm) zeigen sie deutlich ventral vom Auge. Die Prüfung des durch den Mund ein-

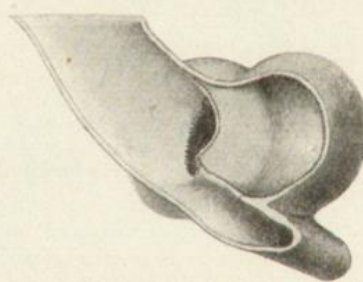


Fig. 272. Geruchsorgan einer *Ammocoetes*-Larve von ca. 4 cm Länge. Die Grenze des Riechepithels ist punktiert. Nach LUBOSCH.

gesogenen Atemwassers macht eine ventrale Lage vor demselben von vornherein wahrscheinlich. Die nur bei *Cyclostomen* vorkommende Verbindung von Nase und Hypophyse ist die Ursache, warum das Geruchsorgan derselben äußerlich unpaar erscheint. Es folgt daraus weiter, daß die innere Nasenöffnung von *Myxine* nicht der Choane der höheren Wirbeltiere morphologisch gleichwertig ist, sondern eine Neubildung am distalen Ende des Hypophysenkanals darstellt. Diese

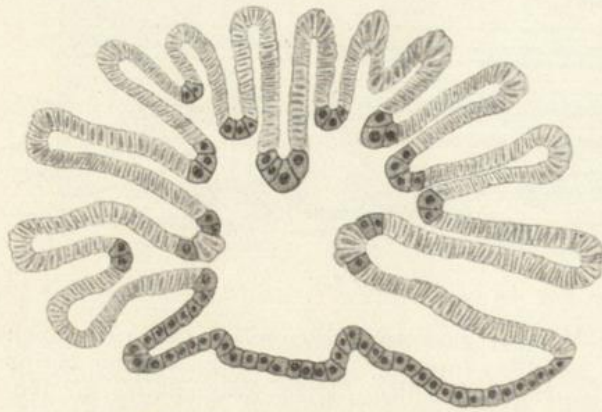


Fig. 273. Querschnitt durch das Geruchsorgan einer *Ammocoetes*-Larve von 15 cm Länge. Das dunkle Epithel ist indifferent und geschichtet, das helle ist das Riechepithel. Nach LUBOSCH.

Vereinigung von Nase und Hypophyse beruhte wohl nicht auf einem funktionellen Zusammenarbeiten, sondern auf der Vergrößerung der Oberlippe bei der Entwicklung des Saugmundes infolge der halbparasitischen Lebensweise. Diese Vergrößerung drängte beide Organe zusammen und gleichzeitig dorsalwärts, wie die Ontogenie deutlich erkennen läßt. In 277 A liegen die beiden Anlagen noch weit von einander. Die beiden ursprünglichen Geruchsorgane mußten erst sich vereinigen, ehe sie mit der Hypophyse

verwachsen. Die Vermutung liegt nahe, daß diese Monorhinie ebenfalls durch den Saugmund veranlaßt wurde; indem der ursprüngliche quere Mundspalt kreisförmig auswuchs, drängte er beide Geruchsgruben nach vorn und innen zusammen. Die Monorhinie ist also bei den *Cyclostomen* eine sekundäre Erscheinung, eine Folge des Parasitismus. Bei *Petromyzon* verwächst das Septum später streckenweise mit dem

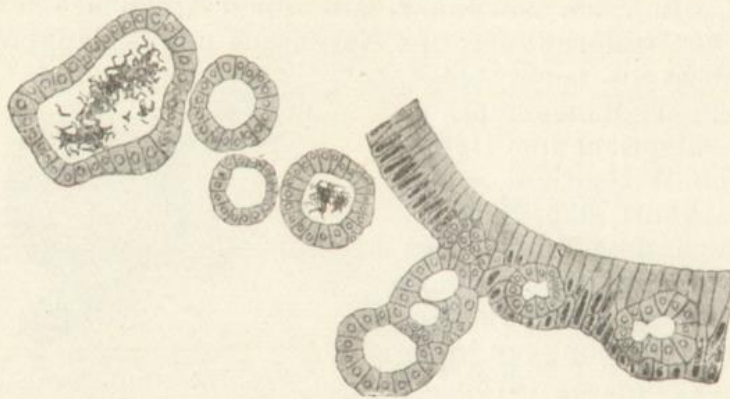


Fig. 274. Follikel am Grunde der Taschen in den Nasensäcken von *Petromyzon* nach LUBOSCH.

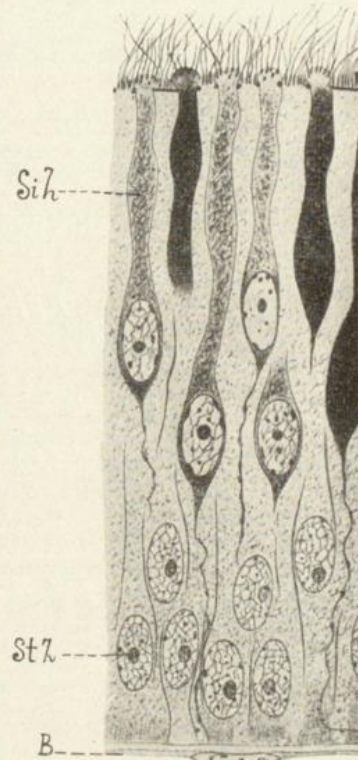
Boden, und es schnüren sich von ihm Falten ab, welche allmählich auf die Außenwand jeder Sackhälfte hinüberwandern (273). So erklärt es sich, daß dasselbe indifferente geschichtete Epithel, welches das Septum am distalen Ende bedeckt, auch auf der Innenkante dieser Falten beobachtet

wird, während es sich an den Seitenflächen und am Boden der Taschen zu einem hohen Riechepithel entwickelt. Diese Taschen schnüren an ihrem nach außen gekehrten Grunde vielfach follikelartige Bläschen ab (274), welche zuweilen mit schwärzlichen Massen gefüllt sind. Es sind wahrscheinlich rudimentäre Bildungen, jedenfalls keine funktionierenden Drüsen. Beide Riechsäcke werden von einer Knorpelkapsel (271 nca) umgeben. Wo sie sich in das Eingangsrohr öffnen, erhebt

sich vom Boden eine hohe Falte (*fa*), welche Schmutzteilchen von der sensiblen Schleimhaut fernhält. Der Nasengaumengang erweitert sich hinten sackartig und funktioniert als Pipette, indem er durch die Kiemenkorbmuskulatur abwechselnd aufgebläht und zusammengepreßt wird und dadurch das Wasser einsaugt bzw. auspreßt. In dem gleichmäßigen, nicht zu Knospen angeordneten Riechepithel (275) finden sich distale primäre Sinneszellen und gewöhnliche Stützzellen. Beide tragen Cilien. Dieses einheitliche Riechepithel kann als ein Erbteil der wurmartigen Vorfahren angesehen werden.

Bei den Myxinoiden (*Myxine*, *Bdellostoma*) liegt die Nasenöffnung (276) ganz vorn an der Spitze der Schnauze, und der Zuleitungsgang (*nac*) verläuft horizontal und wird von Knorpelringen gestützt. Eine ventrale Falte an seinem Hinterende fehlt. Die Riechsäcke verhalten sich ganz ähnlich wie bei *Petromyxon*. Der Nasengaumengang (*hs*) mündet mit weiter, durch eine Klappe verschließbarer Oeffnung in die Rachenhöhle dicht vor dem Velum (*v*) und leitet das Atemwasser zu den Kiemen, was als ein im Vergleich mit den Neunaugen funktionell höherer Zustand anzusehen ist.

Fig. 275. Riechschleimhaut von *Petromyxon fluviatilis* nach BALLOWITZ, etwas verändert. *Siz* Sinneszellen, *Stx* Stützzellen (gewöhnliche Epithelzellen), *B* Wandung der subepithelialen Bluträume.



III. Selachii.

Ein anscheinend monorhiner Zustand kommt beim Embryo von *Spinax* (ebenso bei *Polypterus*) darin zum Ausdruck, daß die erste Anlage des Geruchsorgans eine unpaare Plakode ist, die aber sehr bald auf jeder Seite sich zu einer Grube einsenkt. Das Epithel zwischen

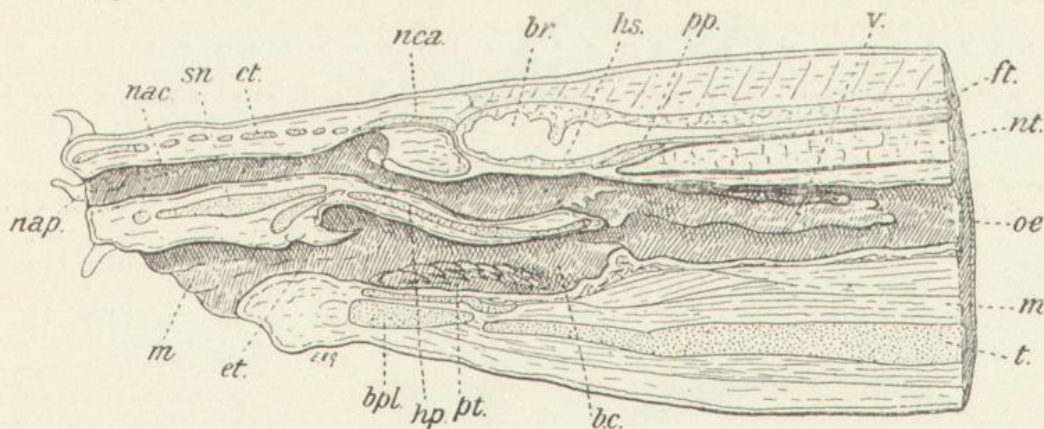


Fig. 276. Medianschnitt durch den Kopf von *Bdellostoma forsteri* nach GOODRICH. *bc* Mundhöhle, *bpl* Basalplatte der Zunge, *br* Gehirn, *ct* Ringknorpel des Nasengangs, *et* medianer Hornzahn, *ft* Fettgewebe, *hp* Knorpelplatte unter *hs* Nasengaumengang, *m* Mund, *nac* Nasengang, *nap* Nasenloch, *nca* Nasenknorpelkapsel, *nt* Chorda, *oe* Oesophagus, *pp* Parachordalknorpel, *pt* Hornzähne, *sn*, *t* Knorpel, *v* Velum. Die Knorpelstücke sind punktiert.

beiden Riechgruben wird flach, und beide Organe werden dadurch selbständig. Es kann sich in diesem Falle wohl nur um eine äußerliche

Aneinanderlagerung der beiden Anlagen handeln, denn bei anderen Arten (*Acanthias*) treten beide Gruben von vornherein voneinander getrennt auf. Nach der eben entwickelten Auffassung ist die Monorhinie der Cyclostomen nichts Ursprüngliches, und wir haben keinen Anlaß, sie den Präcranioten oder gar den Präselachiern (vgl. I, S. 573) zuzuschrei-

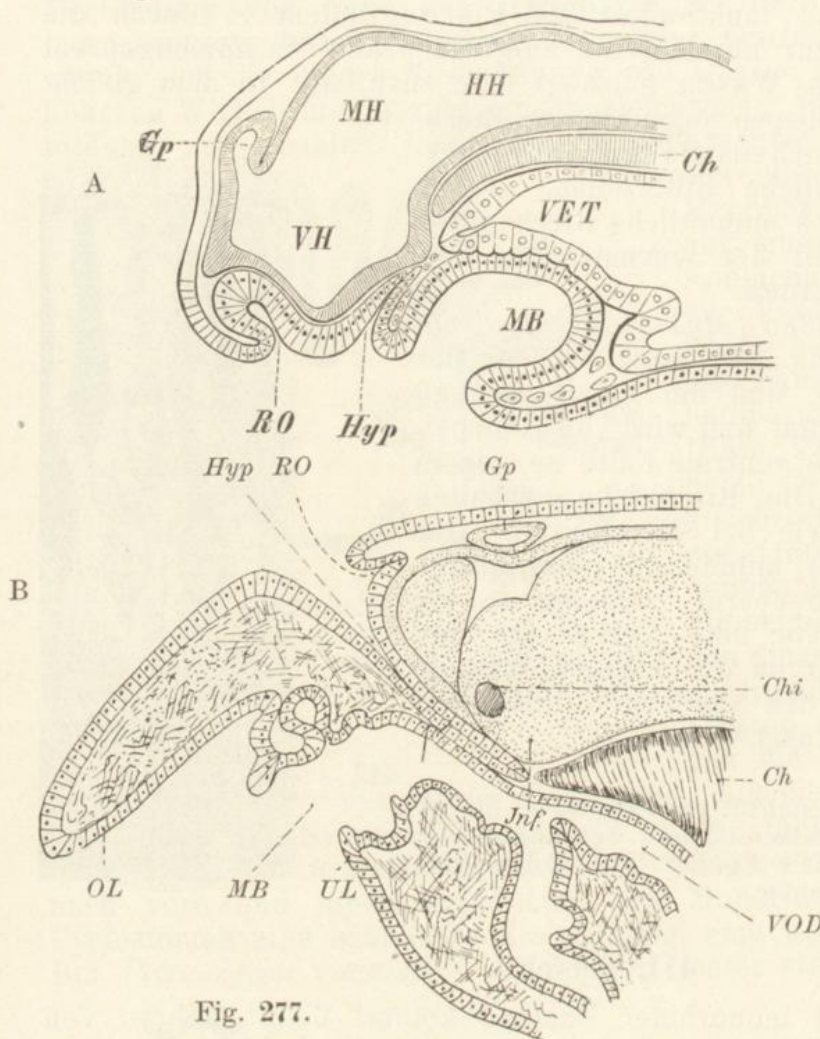


Fig. 277.

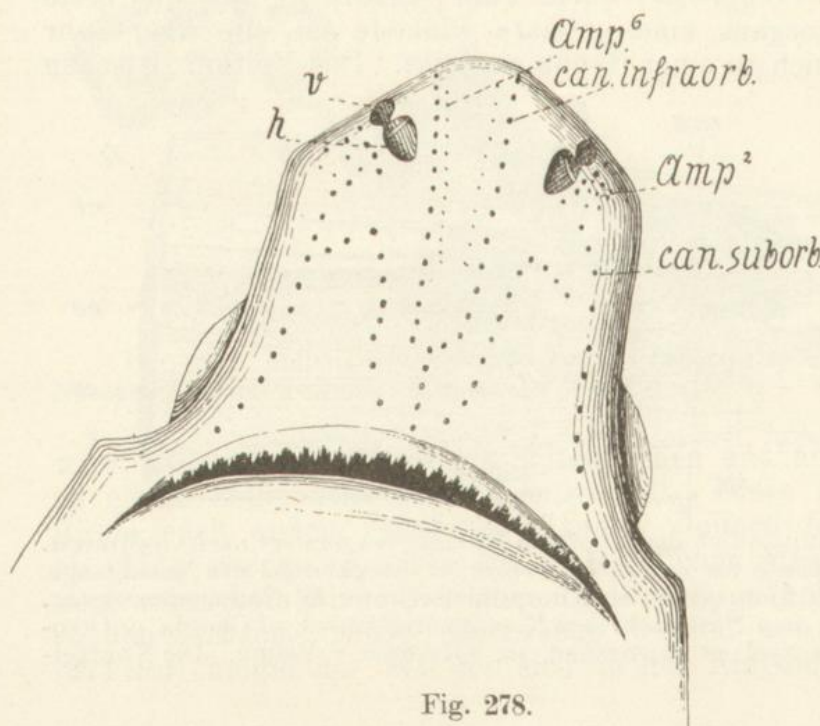


Fig. 278.

Fig. 277. Median-schnitt durch die Mundbucht (MB) der Larve von *Petromyzon planeri* nach v. KUPFFER und DOHRN. A Erste Anlage der Riechgrube (RO) und der Hypophyse (Hyp) vor der Mundbucht (MB). B Die Hypophyse (Hyp) hat sich infolge der sehr starken Entwicklung der Oberlippe (OL) dorsalwärts aufgebogen und nimmt den Riechsack (RO) auf. Gp Glandula pinealis, Chi Chiasma, Inf Infundibulum, UL Unterlippe, VOD Vorderdarm, Ch Chorda, VET vordere Entodermtasche, VH, MH, HH Vorder-, Mittel-, Hinterhirn.

Fig. 278. Kopf von *Spinax niger* von unten. Orig. amp², amp⁶ LORENZINISCHE Ampullen (vgl. 63), can. infraorb., can. suborb. Infraorbital-, Suborbitalkanal der Seitenlinie, h, v hintere, vordere Oeffnung der Riechgrube.

ben. Die Riechgruben finden sich bei den Haien und Rochen auf der Unterseite der Schnauze, was mit dem unterständigen Maul zusammenhängt. Bei dem japanischen Tiefseehai, *Chlamydoselachus anguineus*, welcher ein vorderständiges Maul besitzt, liegen sie auf der Dorsalseite dicht über der Oberlippe, haben sich also, wie bei Knochenfischen, mit der Wanderung des Mauls verschoben. Bezüglich ihrer Entfernung vom Munde kann man drei verschiedene Gruppen unter-

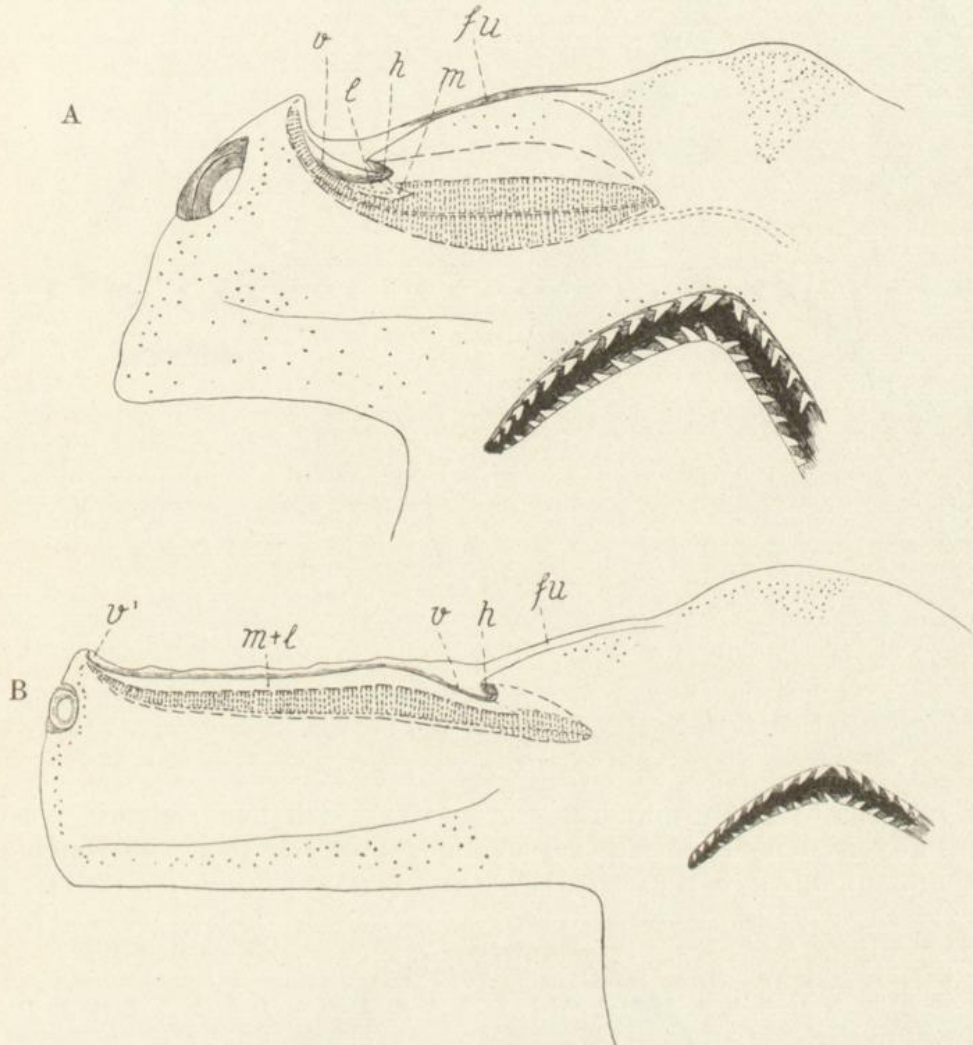


Fig. 279. A Kopf von *Sphyrna (Zygaena) malleus* L. von unten, $\frac{1}{2}$ nat. Gr. *v* Einstömungsöffnung der Nase, *h* Ausströmungsöffnung, *fu* Furche am Kopf, *l* und *m* lateraler und medialer Lappen. Die inneren Teile des Organs sind mit Strichkonturen eingezeichnet. B Kopf von *Sphyrna blochii* CUV. von unten, $\frac{1}{2}$ nat. Gr. *v*, *v'* Eingangsspalte der Nase, welche nach innen von den Lappen *m* und *l*, die beide gleich groß sind und von denen nur einer eingezeichnet wurde, eingefasst wird. Diese Falten verlängern sich nach innen in einen Zipfel. *h* Ausströmungsöffnung, *fu* Furche. Orig.

scheiden. Als primitiv kann die Lage weit vor dem Munde angesehen werden, wie sie bei *Pristiophorus*, *Laemargus*, *Carcharias*, *Acanthias*, *Spinax* (278) und unter den rochenähnlichen Formen bei *Rhynchobatus* beobachtet wird. Auch der Hammerhai, *Sphyrna (Zygaena) malleus* (279 A), gehört hierher, dessen schlitzförmige Nasenöffnung dicht vor dem Auge der Vorderkante des Kopfes angelagert ist. Die Größe der Riechgrube, welche fast ganz geschlossen ist und nur eine kleine Ein-

gangsöffnung hat, beweist, daß die absonderliche Kopfform auf der bedeutenden Entwicklung des Geruchsorgans beruht. Bei *Sphyrna blochii* Cuv. (279 B) hat sich mit der Verlängerung des Kopflappens die Nasengrube vergrößert und einen langen, schlitzförmigen Eingang (von

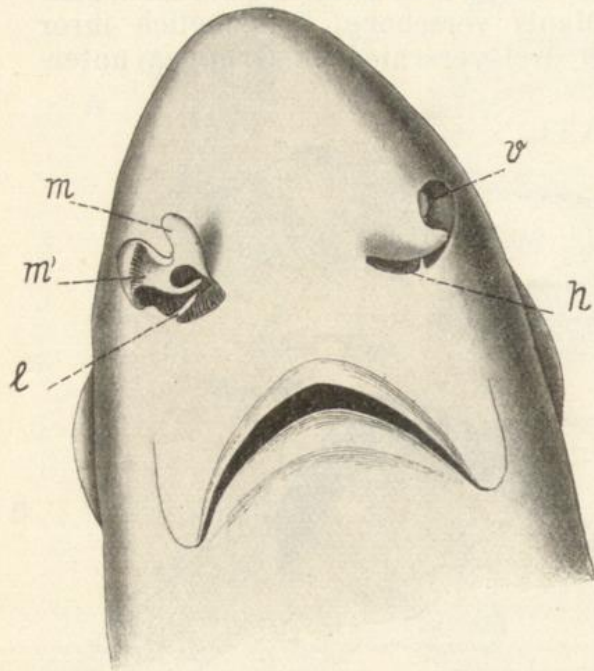


Fig. 280.

Fig. 280. Kopf von *Mustelus laevis* von unten. Orig. Bezeichnungen wie bei 279.

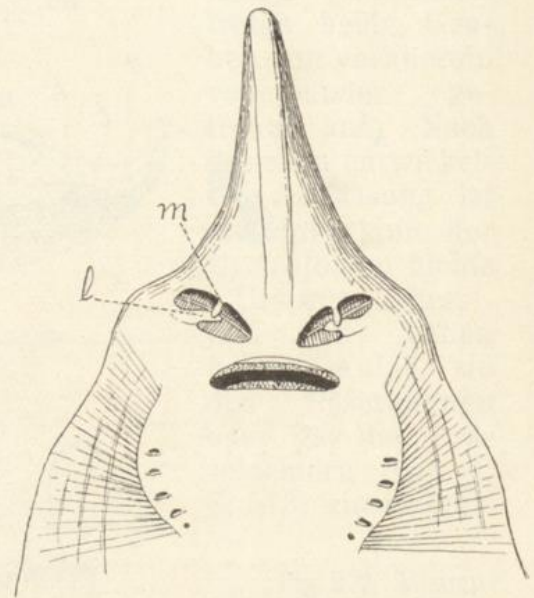


Fig. 281.

Fig. 281. Kopf von *Rhinobatus granulatus* von unten (Photographie eines getrockneten Exemplars). Orig. Bezeichnungen wie bei 279.

h bis *v*) erhalten. Bei einer zweiten Gruppe haben sich die Nasengruben gegen den Mund zu verschoben, bleiben aber von ihnen getrennt und unabhängig: *Pristis*, *Mustelus* (280), *Rhinobatus* (281). Bei

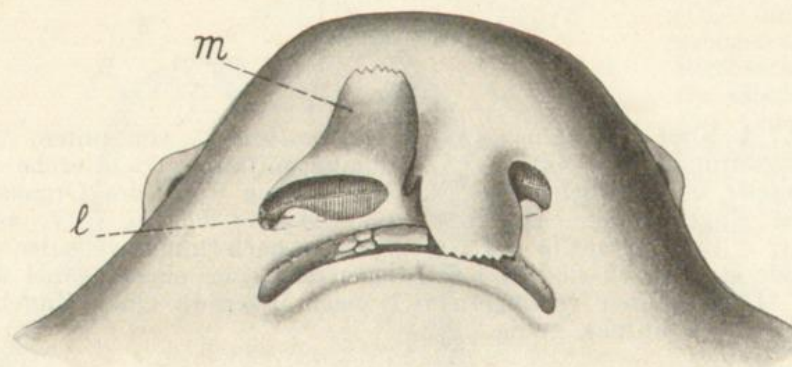


Fig. 282. Kopf von *Myliobatis aquila* von unten. Orig. Bezeichnungen wie bei 279.

einer dritten Gruppe sind die Nasengruben bis an den Mund gerückt, und durch eine überhängende Falte (282 *m*) wird das Wasser aus der Nase zum Mund geleitet: *Scyllium*, *Cestracion* und die meisten Rochen.

Das Geruchsorgan wird dadurch in Beziehung zur Mundhöhle gebracht, indem das eingesogene Atemwasser zunächst die Nase durchströmt. Zum Verständnis dieser Bildung sei auf folgendes hingewiesen. Der ovale oder schlitzförmige Naseneingang ist meist schräg zur Körpermediane (278) oder quer (279, 282) gestellt, so daß man einen vorderen medialen und einen hinteren lateralen Rand unterscheiden kann. Beide verlängern sich in eine von Knorpel gestützte Falte, welche sich so gegenüberliegen, daß die größere mediale Falte die kleinere laterale mehr oder weniger zudeckt. Es entsteht dadurch eine unvollkommene Scheidewand, und das Nasenloch zerfällt in eine vordere äußere Oeffnung (*v*) zum Einströmen des Wassers und eine hintere innere (*h*) zum Ausströmen. Diese Falten oder „Nasenfortsätze“ spielen auch bei den höheren Wirbeltierklassen eine wichtige Rolle. Bei den Haien sind sie anfangs nur klein (278, 281), so daß beide Oeffnungen weit offenstehen. Allmählich aber wird die mediale Falte immer größer und bedeckt die hintere bzw. mediale Oeffnung, so daß nur die vordere freibleibt. Bei *Mustelus* (280) besteht die mediale Falte aus einem äußeren Lappen (*m*) und einem inneren (*m'*), während die hintere laterale Falte (*l*) verhältnismäßig klein ist. Bei den Arten der dritten Gruppe ist die mediale Falte so groß, daß sie bis über die Mundöffnung herüberhängt. Das Atemwasser muß daher ganz oder teilweise die Nase durchströmen, die Respiration ist also wie bei den Landwirbeltieren in den Dienst des Witterns der Nahrung getreten. Daneben dient jene Falte zum Schutz der Riechfalten und ist daher besonders ausgebildet bei den bodenbewohnenden Rochen. Steckt man Baumwolle in die Nasenlöcher eines Haies, so entstehen leicht Entzündungen, ein Beweis, daß sie empfindlich sind. Bei den verschiedenen Arten läßt sich die allmähliche Vervollkommnung dieser Einrichtung verfolgen. Bei *Myliobatis aquila* (282) legt sich die große mediale Falte einfach an die kleine laterale Falte an zur Bildung des Nasolabialkanals. Bei *Scyllium* greift die mediale in eine rinnenförmige Vertiefung der lateralen; dasselbe gilt für *Raja clavata* und den Stechrochen *Urolophus halleri*, bei welchen Arten aber noch eine tiefe Rinne hinzukommt, welche von der Nase zum äußeren Mundwinkel führt. Das Atemwasser durchfließt die Rinne und tritt dann in den Mund. Die Rinne durchbricht aber noch nicht wie bei *Chimaera* die Oberlippe. Eigenartig verhalten sich die Falten der Hammerhaie. Sie ragen zipfelförmig in die Nasengrube hinein (279 A, B, *m* und *l*), legen sich aneinander und bilden so eine Scheidewand zwischen Ein- und Ausströmungsöffnung. Im Inneren der Nasengrube der Haie finden sich zwei Reihen von hohen Falten, welche mit Sinnesepithel überzogen sind. Sie stehen senkrecht auf einer glatten Leiste, welche mehr oder weniger quer zur Längsachse des Körpers verläuft, so daß man jene Reihen als eine vordere und eine hintere unterscheiden kann (278, 281, 283). Es ist nichts darüber bekannt, ob sie sich physiologisch verschieden verhalten. Der große Bulbus olfactorius (I, 513, S. 529) legt sich dicht an die Riechgrube heran und zerfällt bei einigen Arten in zwei Portionen (I, 513 D). Haie sammeln sich oft in großer Zahl und überraschend schnell in der Nähe eines Kadavers, was für ihr Witterungsvermögen spricht. Man hat beobachtet, daß sie sogar gegen die Strömung in der Entfernung einer viertel Seemeile herankommen. Verstopft man beide Nasengruben mit Baumwolle, so verlieren sie die Witterung. Verstopft man nur die eine, so bewegen sie sich überwiegend im Kreise nach der Seite

des offenen Organs. *Mustelus canis* findet seine Nahrung fast nur, wenn nicht ausschließlich, durch die Nase.

Bei den **Holocephalen** (*Chimaera*) besteht ebenfalls eine Verbindung der Nasengruben mit der Mundöffnung, aber in anderer Art als bei den Haien und Rochen der oben erwähnten dritten Gruppe, was sich daraus erklärt, daß sie wahrscheinlich von paläozoischen Cestracioniden abstammen. Die beiden runden, senkrecht zur Bauchseite stehenden Nasenlöcher (283 *nas*) liegen dicht nebeneinander in geringem Abstände vor der Mitte der Oberlippe; jede führt in einen Gang, welcher parallel dem Gaumen etwa 2 cm weit nach hinten führt und am Ende etwa ein Dutzend Falten (*f*) trägt. Die Ventralseite des Ganges öffnet sich durch einen Spalt in die Mundhöhle, welcher zuerst schlitzförmig (bei *a*), weiter nach hinten breiter und oval (bei *b*) wird. Diese Oeffnung

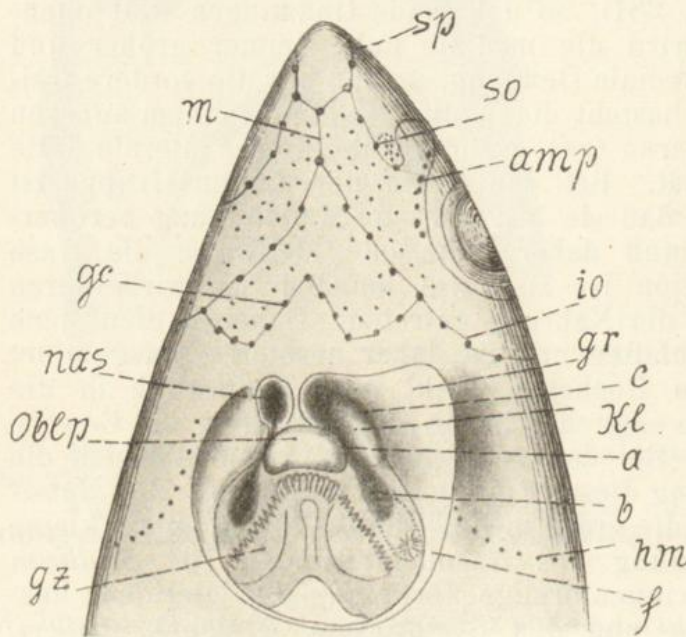


Fig. 283. Kopf von *Chimaera monstrosa* von unten. *a*, *c* Furchen, *b* Choane, *gr*, *kl* große, kleine Falte, *gz* Gaumenzähne, *hm* Ausläufer des Hyomandibularkanal, *nas* Nasenloch. Der Hintergrund der Nasengrube mit den Riechfalten *f* ist punktiert eingetragen. *Oblp* Oberlippe, *so* Supra-, *io* Infra-orbitalkanal. Orig.

b unterscheidet sich von der echten Choane der Vierfüßler dadurch, daß sie noch vor den Riechfalten liegt und die direkte Fortsetzung des äußeren Nasenlochs ist. Eine große Falte (*gr*) legt sich von außen etwas über das Nasenloch und die Oberlippe hinüber, wie auf der linken Seite der Fig. 283 dargestellt ist. Hebt man diese Falte auf (rechte Seite), so erblickt man eine kleine Falte (*kl*) an der Innenfläche der großen, wodurch eine Rinne (*c*) gebildet wird, welche vom Außenrand des Nasenlochs in die Mundhöhle führt. Diese ganze Bildung ist dadurch verschieden von derjenigen der Haie und Rochen, daß die Nasolabialrinne die Oberlippe durchbrochen

hat, denn die kleine Falte (*kl*) ist ein abgetrennter Teil derselben. Die große Falte ist eine Neubildung, und die beiden Falten der Haie und Rochen fehlen. Beim Vorwärtsschwimmen wird das Wasser den Nasengang durchströmen und durch *b* in die Mundhöhle eintreten und mit dem Kiemenwasser abfließen. Beim Zerkleinern der Nahrung können Riechstoffe durch *a* und *b* an das Sinnesepithel herangebracht werden.

IV. Teleostei.

Das Geruchsorgan der Knochenfische zeigt bei Embryonen zuerst die primitive ventrale Lage vor dem unterständigen Munde (284 C, *a*). Indem dieser dann nach vorn rückt, drängt er die Riechgrube zur Seite

und dann zur Rückenfläche des Kopfes. Der mediale und der laterale Rand der rinnenförmigen Grube, welche den beiden Nasenfortsätzen der Haie homolog sind, wölben sich vor und verwachsen meist miteinander, und so entsteht zwischen Nasale, Lacrymale (= Orbitale I) und Palatinum (72) ein mit Sinnesfalten bedecktes und durch zwei Nasenlöcher nach außen mündendes Organ, das sich bei vielen Arten noch durch Ausstülpung accessorischer „Nasensäcke“ kompliziert. Das vordere Nasenloch liegt meist über den Riechlamellen, welche sich zu einer ovalen (284 B) oder runden (288) Rosette gruppieren und je in eine Spitze (*L*) auslaufen. Der hintere Rand des vorderen Nasenloches erhebt sich häufig zu einer senkrechten, nach oben gerichteten Falte (*H*), welche beim Vorwärtsschwimmen das Wasser der Rosette zuleitet. Bei vielen Fischen, namentlich bei Aalen, Welsen, *Anableps*, *Ophiocephalus* ist das vordere Nasenloch zu einer Röhre ausgezogen. Das hintere Nasenloch liegt entweder in geringer Entfernung von dem vorderen oder ist nach hinten gegen das Auge zu gewandert. So liegt z. B. beim Aal die vordere Öffnung als kurze Röhre an der Oberlippe, die hintere Öffnung vor dem Auge. Bei *Gasterosteus* ist nur das vordere Nasenloch in Form einer Röhre vorhanden, das hintere fehlt. Bei *Solea* sind beide Löcher röhrenförmig. *Belone*, *Hemiramphus* und *Exocoetus* besitzen eine einfache offene Grube, aus deren Mitte sich ein pilzförmiger Zapfen mit Lamellen erhebt (285). Da die Seitenlinie sich bis in diese Grube fortsetzen kann, muß sie aus der äußeren Haut

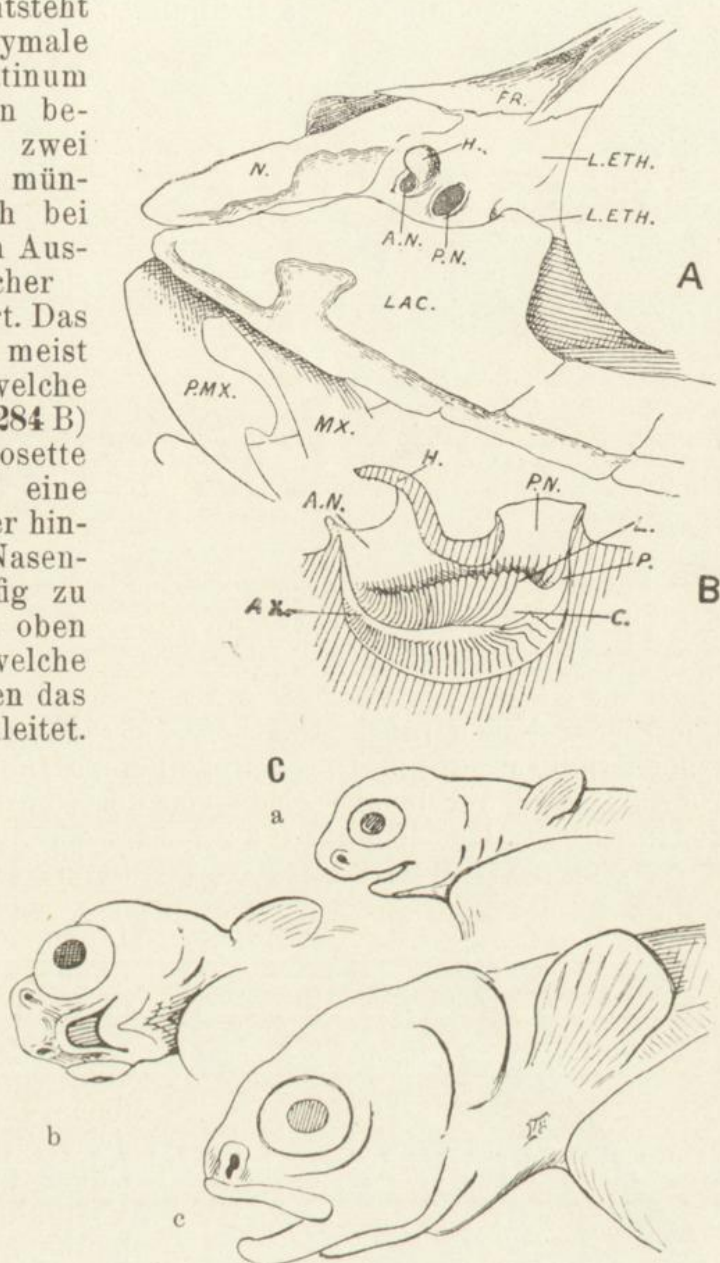


Fig. 284. Geruchsorgan von *Gadus aeglefinus* nach BURNE. A Lage desselben am Kopfe. B geöffnet. N Nasale, FR Frontale, LAC Lacrymale, L.ETH Ethmoidale laterale, MX Maxillare, PMX Praemaxillare, AN, PN vorderes, hinteres Nasenloch, H Lappen zwischen beiden, AX Achse der Riechlamellen, L deren Spitze, C deren zentraler, P deren peripherer Teil. C Köpfe junger Lachsembryonen nach HIS, ¹⁰/₁, um die Verschiebung der Nasenlöcher zu zeigen. a, b 12 bis 14, c 20 mm lang.

hervorgegangen sein, so daß der Zustand als eine sekundäre Vereinfachung anzusehen ist. Die Plectognathen zeigen recht verschiedene Verhältnisse. Manche Gattungen (*Balistes*, *Triacanthus*) besitzen wie gewöhnlich zwei Oeffnungen im Niveau der äußeren Haut

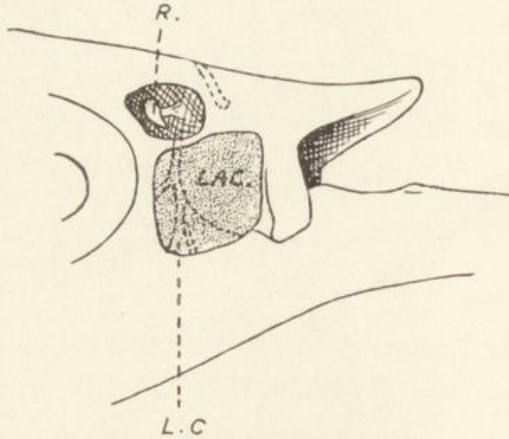


Fig. 285.

Fig. 285. Geruchsorgan von *Hemiramphus* nach BURNE. LAC Lacrymale, LC Seitenlinie, R pilzförmiger Riechzapfen.

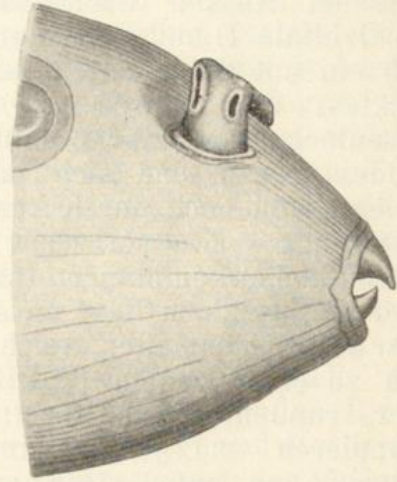


Fig. 286.

Fig. 286. Riechtentakel von *Diodon maculatus* nach WIEDERSHEIM.

über jeder Nasengrube. Bei *Spheriodes* hat sich das ganze Organ zu einer Papille erhoben. Dies leitet über zu *Diodon* (286), dessen kurzer Nasententakel am distalen Ende von der röhrenförmigen Grube durchgezogen wird, welche sich durch zwei senkrechte Oeffnungen, eine vordere

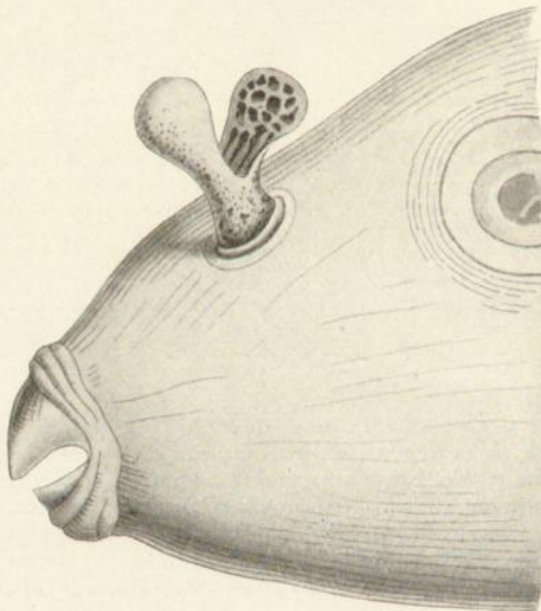


Fig. 287. Riechlappen von *Tetrodon hispidus* nach WIEDERSHEIM.

kleinere und eine hintere größere, nach außen öffnet und auf ihrer Innenfläche niedrige Falten mit Sinneszellen trägt. Bei den meisten *Tetrodon*-Arten haben sich die beiden Oeffnungen vereinigt, so daß der Sockel in zwei flache Lappen ausläuft (287), auf deren Innenflächen die Sinneszellen in netzartig gruppierten Vertiefungen sitzen. Durch Rückbildung ist bei *Tropidichthys* das ganze Organ auf eine seichte Grube mit einer Oeffnung vereinfacht. Ähnlich wie *Diodon* trägt auch *Lophius* die Geruchsgrube mit beiden Oeffnungen auf der Spitze eines kleinen Tentakels.

Erweiterungen der Nasengrube, sog. Nasensäcke, fehlen noch bei vielen Knochenfischen (Aale, manche Welse, Cypriniden, *Esox*, *Scopelus*, *Gadus*, *Exocoetus*). Wo sie sich finden, treten sie in sehr verschiedener Größe und Form auf, entbehren aber stets eines sensibelen Epithels.

Bei den Acanthopteri kommt meist ein dorsaler, dem Ethmoid angelagerter Sack vor und ein ventraler lacrymaler (288). Der erstere wird durch die Bewegungen der Prämaxille, der letztere durch die

Maxille zusammenge-
drückt und ausgedehnt,
wodurch die Wasserdurch-
strömung unterstützt wird.
Bei *Merlucius*, *Zeus* und
Pleuronectiden pro-
duzieren die Säcke außer-
dem sehr viel Schleim.
Bei *Cyclopterus* (288) ist
der untere Sack außer-

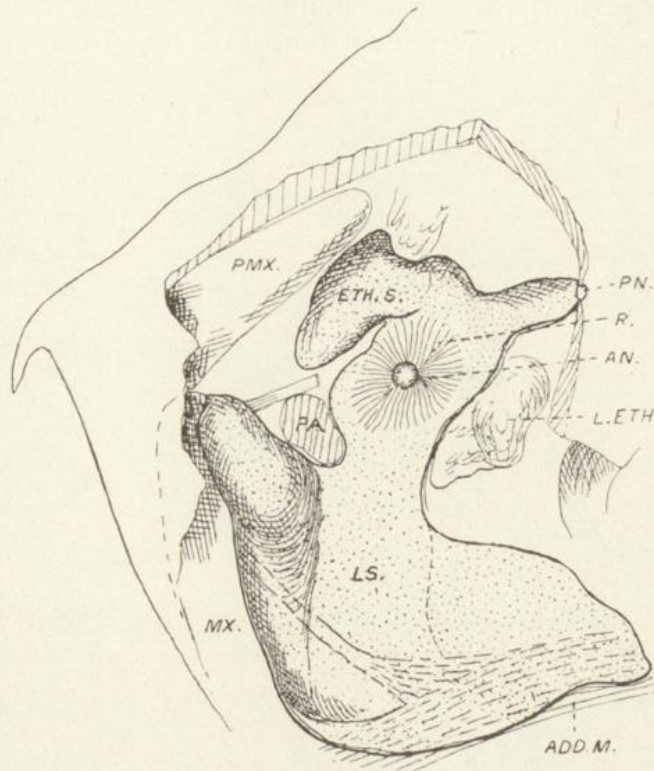


Fig. 288. Linkes Riechorgan von *Cyclopterus lumpus* nach BURNE. PMX Prämaxillare, MX Maxillare, PN Palatinum, L.ETH Ethmoideum laterale, AN, PN vorderes, hinteres Nasenloch, R Riechlammellen, ETH.S, L.S ethmoidaler, lacrymaler Nasensack, ADD.M Adductor mandibulae.

ordentlich groß und reicht bis an die Gaumenhaut. Wo Nasensäcke fehlen, strömt das Wasser beim Vorwärtsschwimmen in das vordere

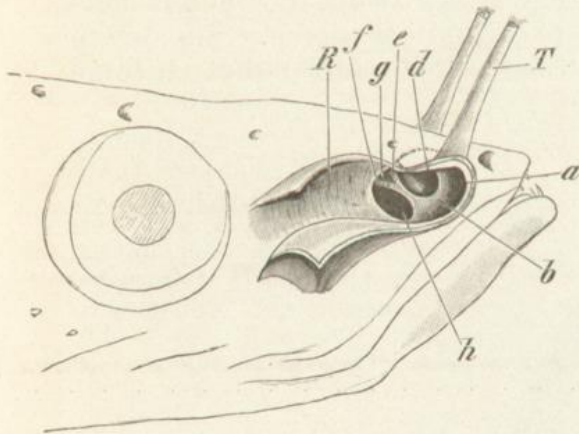


Fig. 289.

Fig. 289. Kopf von *Polypterus bichir* mit aufgeschnittener Nasenvorhöhle. Diese besteht aus einer Rinne *R*, welche sich vor dem Auge unter einer halbmondförmigen Falte öffnet und nach vorn zu (bei *d*) durch den hohlen Tentakel *T* nach außen mündet. Bei *a* vorderer Blindsack der Vorhöhle. Die Membran *b* spaltet sich in die Lamelle *e* und *f*. *g* und *h* sind Löcher, welche in die eigentliche Nasengrube führen. Nach WALDSCHMIDT. Vergr. $\frac{3}{1}$.

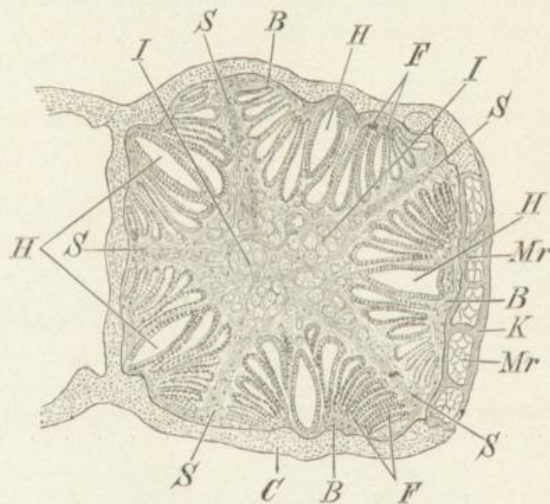


Fig. 290.

Fig. 290. Querschnitt durch den Riechsack von *Polypterus* nach WALDSCHMIDT. *C* Knorpel, *K* Knochen, *Mr* Markraum, *S* Septum, *B* Bindegewebe, *H* und *F* Spalten, *I* Olfactoriusbündel.

Nasenloch hinein und durch das hintere aus. Beim Aal soll die Wasserzufuhr nur durch Flimmerepithel erfolgen.

Für einige Knochenfische (*Balistes*, *Spheroides*, *Amiurus*) ist durch Versuche gezeigt worden, daß sie die Nahrung aus einiger Entfernung

zu wittern vermögen. Bei *Fundulus* spielt daneben das Auge bei der Nahrungssuche eine Rolle.

V. Das Geruchsorgan der **Ganoiden** zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie bei den Knochenfischen. Bei *Lepidosteus osseus* liegen die beiden Oeffnungen einer Grube an der Spitze der Schnauze. Auch bei *Acipenser* und *Polyodon* finden wir sie dicht beieinander, aber weit nach hinten, kurz vor dem Auge. Bei *Polypterus* (289) und *Amia* sind beide Nasenlöcher voneinander gerückt, und das vordere ist in eine Röhre ausgezogen. Bei ersterer Art besteht das Organ aus einer Vorhöhle und einem tiefer gelegenen Riechsack, welche durch fünf bindegewebige Septa (290 S) in Abteilungen zerlegt wird, in denen fächer-

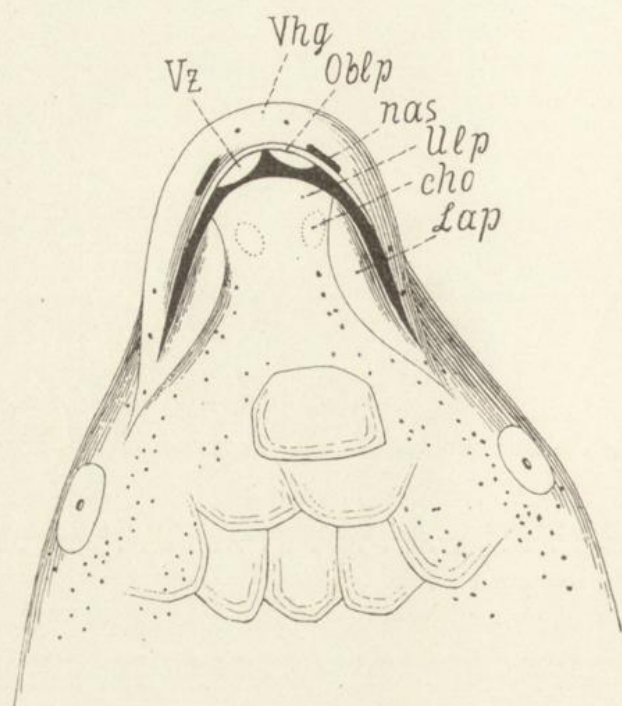


Fig. 291. Mund und Riechorgan von *Ceratodus forsteri*. cho Choane (durchschimmernd gedacht), Lap Lappen des Unterkiefers, nas Nasenöffnung, Oblp Oberlippe, Ulp Unterlippe, Vhg Vorhang, Vz Vomerzahn. Orig.

artig angeordnete Spalten horizontal nach hinten laufen. Sie öffnen sich nach vorn in die Vorhöhle und tragen in ihrem Epithel einzelne Geruchsknospen.

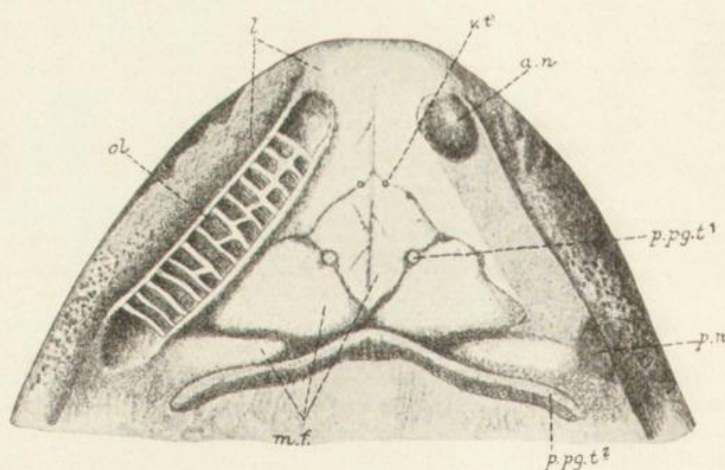


Fig. 292. Gaumen von *Protopterus* nach PARKER. Die linke Nase ist geöffnet. an, pn vordere, hintere Nasenöffnung, l Oberlippe, ol Geruchsorgan, mf Schleimhautfalten, ppgt¹, ppgt² Palatopterygoidzähne, vt Vomerzahn

VI. Bei den **Dipnoi** finden wir sehr eigenartige Verhältnisse, welche sich aber an diejenigen von

Chimaera anschließen. Es tritt uns hier zum erstenmal eine echte, in der Mundhöhle liegende Choane entgegen, was offenbar damit zusammenhängt, daß die Nase zeitweise die Luftatmung vermittelt. Bei *Ceratodus forsteri* (291) werden die äußeren Nasenlöcher (nas) überdeckt von einem sehr großen oberlippenartigen Vorhang (Vhg), welcher

als eine Falte der Kopfhaut anzusehen ist, denn er trägt deutlich Poren der Seitenlinien. Die eigentliche Oberlippe (*Oblp*) ist eine sehr schmale Falte zwischen den Nasenlöchern und Vomerzähnen. Das äußere Nasenloch führt in einen länglichen Sack, welcher an seinem Hinterende durch die Choane (*cho*) etwas vor und nach außen von dem großen Palatinalzahn ausmündet. Die Wand des Sackes trägt eine Längsfalte und jederseits etwas über 20 Querfalten. Solange der Fisch Wasser den Kiemen zuführt, wird ein Teil desselben durch die Nase geleitet werden. Ebenso wenn Luft in die als Lunge dienende Schwimmblase getrieben wird. Denkt man sich die großen Falten am Naseneingang von *Chimaera* (283 gr) in der Mediane verwachsen, so entsteht daraus der Vorhang des *Ceratodus*, und durch Verwachsung der kleinen Falte von *Chimaera* (*kl*) mit der Oberlippe wird die Nasolabialrinne (*a*) zu einer Röhre mit einer hinteren Choanenöffnung. Die ganz verschiedene Lage der Riechfalten und die sonstigen Unterschiede zeigen aber, daß es sich hier nur um konvergente Ähnlichkeiten handelt. In der Ontogenie von *Ceratodus* tritt zuerst eine offene Nasolabialrinne auf, deren Ränder später verwachsen bis auf eine vordere und eine hintere Oeffnung. Derselbe Modus findet sich bei allen höherstehenden Wirbeltieren mit Ausnahme der Amphibien. Bei *Protopterus* (292) und *Lepidosiren* sind die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei *Ceratodus*; der Nasensack wird von einer gefensterten Knorpelkapsel umschlossen. Zahlreiche Querfalten ordnen sich im Innern senkrecht zu einer Längsfalte. Bei *Protopterus* liegen die Nares in der Mundhöhle, aber nach außen vom Oberkiefer, da eine Oberlippe fehlt.

VII. Histologie der Riechschleimhaut der Fische.

Sie enthält zwei Sorten von Zellen, gewöhnliche Epithelzellen (Stützzellen) und primäre Sinneszellen, deren basale Nervenfasern in den Olfactorius einmünden. Beide Zellsorten bilden ein hohes Cylinder-epithel, dessen Kerne in sehr verschiedener Höhe liegen. Bei Cyclo-

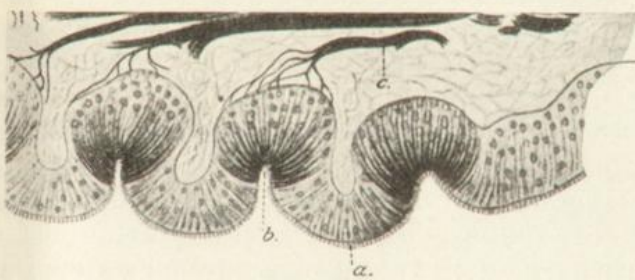


Fig. 293.

Fig. 293. Längsschnitt durch eine Falte aus der Riechgrube des Störs nach DOGIEL. *a* indifferentes Flimmer-epithel, *b* Geruchsknospen.

Fig. 294. Zellen aus einer Geruchsknospe des Störs nach DOGIEL. *a* Stützzellen, *b*, *c* Sinneszellen, *d* Ersatzzellen.

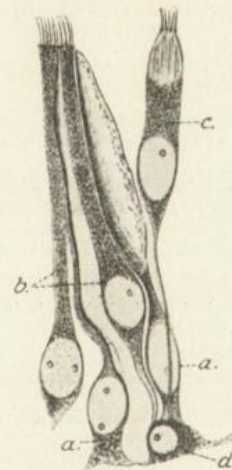


Fig. 294.

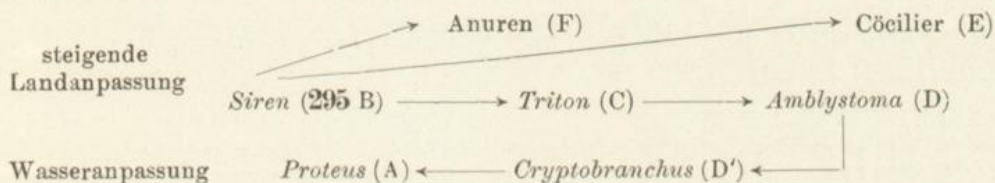
stomen, Selachiern und manchen Physostomen liegt insofern ein einfacher, an die Würmer erinnernder Zustand vor, als sich Stützzellen und Sinneszellen gleichmäßig über die ganze Riechschleimhaut verteilen. Davon leitet sich ein höherer Zustand bei Ganoiden (293) und

vielen Knochenfischen ab, bei denen diese beiden Zellen „Geruchsknospen“ (*b*, *b'*) bilden, welche abwechseln mit einem indifferenten einschichtigen Flimmerepithel (*a*). Dadurch wird eine kräftigere Durchspülung der Nasengrube bewirkt, welche kompensatorisch auftreten mußte, weil durch die dorsale Verlagerung der Einfluß des Mundes beim Einziehen des Atemwassers sehr verringert wurde. Fig. 294 zeigt die Zellen aus einer Geruchsknospe des Störs: bei *b* und *c* die Sinneszellen, welche am freien Ende Cilien tragen, bei *a* die Stützzellen mit oder ohne Cilien. Die kleine basale Zelle *d* ist wohl als Ersatzzelle einer Stützzelle anzusehen. Die Stützzellen können an der Basis gespalten sein. Bei dem Hecht laufen die Sinneszellen in einen Stift aus. Ontogenetisch entstehen die Knospen aus einem gleichmäßigen Sinnesepithel (*Belone*, *Trigla*) und deuten dadurch an, daß sie den höheren Zustand darstellen. Die Knospen enthalten primäre Sinneszellen und können daher nicht durch Umbildung der Endknospen der Haut (53), welche sekundäre haben, entstanden sein. Für *Protopterus* wird angegeben, daß die Riechzellen an manchen Stellen diffus, an anderen zu Knospen angeordnet sind, was vermuten läßt, daß sich hier der höhere Zustand der Knospen zu entwickeln beginnt.

VIII. Die Amphibien

besitzen ein zwar kurzes, aber wohlentwickeltes Geruchsorgan, welches durch eine innere Oeffnung (Choane) mit der Mundhöhle kommuniziert und sich zu einem großen, meist lateral gelegenen „Nebenraum“ (Nasengang) erweitert, welcher an einer begrenzten Stelle mit Riechepithel ausgekleidet ist. Diese Stelle erweist sich als erster Anfang des JACOBSONSchen Organs, welches sich noch nicht, wie bei den meisten Reptilien, in die Mundhöhle öffnet. Nebenraum und JACOBSONSches Organ sind Landanpassungen: ersterer leitet den Expirationsstrom nach außen und beriecht dabei mit jenem Organ die angebissene Nahrung. Die Choane der Amphibien entsteht ontogenetisch in etwas anderer Weise als bei den Dipnoi und den Sauropsiden. Bei diesen Gruppen setzt sich die Riechgrube in Gestalt einer Rinne bis in die Mundbucht fort. Indem nun die Ränder der Rinne sich zu einem „inneren und äußeren Nasenfortsatz“ (PETER) erheben und diese Fortsätze verwachsen, wird eine hintere Oeffnung, die Choane, gebildet, welche noch im Bereiche der ectodermalen Mundhöhle liegt. Die Cöcilier zeigen im wesentlichen dasselbe Verhalten. Bei den Urodelen und Anuren hingegen, und ähnlich auch bei den meisten Säugern, tritt keine Rinne auf, sondern die Riechgrube verlängert sich sackartig nach innen und bricht in den Anfang des entodermalen Darmabschnitts durch. Ich sehe hierin eine cänogenetische Veränderung und stimme daher PETER nicht bei, welcher wegen dieses geringfügigen Unterschiedes die Choane jener Amphibien als eine Neubildung ansieht. Die Cöcilier beweisen, daß die Amphibienchoane homolog derjenigen der Dipnoi ist, und damit können alle primären Choanen von den Lungenfischen bis zum Menschen als homolog gelten. Auf die sekundären der Annioten gehen wir später ein. Mit dem Landleben hat das Geruchsorgan eine neue Aufgabe übernommen, nämlich die Zu- und Ausleitung der Atemluft. Diese Funktion scheint sogar die wichtigste zu sein, denn Versuche lehren, daß die auf dem Lande lebenden Amphibien ihre Nahrung mit dem Auge, nicht mit der Nase

finden; nur die Kaulquappen und die im Wasser lebenden Formen können ihre Nahrung auf einige Entfernung hin wittern, wobei sie aber nicht das Atemwasser durch die Nase leiten, denn dieses tritt direkt in die Mundhöhle ein. Das Geruchsorgan liegt zum Teil in einer Knorpelkapsel (296, 297; Knorpel schraffiert), welche bei Perennibranchiaten noch gegittert und nicht mit dem Schädel verwachsen ist und dadurch an die Dipnoi erinnert, während sie bei den höheren Formen mehr oder weniger solide ist und sich fest in den Schädel einlagert. Zum Unterschied von den Fischen erhebt sich die Riechschleimhaut, abgesehen von gewissen Perennibranchiaten (295 A) und Cryptobranchiden (D'), nie zu einem System von Falten, und im Gegensatz zu den Amnioten fehlen noch die Muscheln, wenn wir darunter Falten mit Knorpel einlagerung verstehen. Das Verschwinden der zahlreichen Querlamellen der Fische Nase ist eine Anpassung an das Landleben, denn diese würden in der Luft verkleben. Die äußeren Nasenlöcher (Nares) sind klein, verschließbar, liegen bei Urodelen ziemlich weit auseinander auf der Rückenseite des Schnauzenrandes; nur bei *Proteus* und *Necturus* ventral. Bei *Amphiuma* sind beide Oeffnungen groß und liegen dicht nebeneinander. Auch bei Anuren (296) haben sie sich einander genähert, und indem beide Nasenkapseln verschmelzen, entsteht zwischen den Riechorganen ein knorpeliges Septum (297 S). In 295 habe ich die verschiedenen Formen, in denen uns das Geruchsorgan der Amphibien entgegentritt, in der Dorsalansicht schematisch dargestellt. In die große Mannigfaltigkeit der Zustände bringt nur die phyletische Betrachtungsweise Klarheit, wobei wir, wie bei den Gehörorganen (S. 184), anzunehmen haben, daß unter den Urodelen viele Formen durch Rückwanderung ins Wasser sekundär vereinfacht wurden. So ergeben sich zwei Reihen:



Natürlich kann die Wasserrückwanderung auch sehr jungen Datums sein und äußert sich dann noch nicht in diesen Organen; so bei *Siredon* und bei *Siren lacertina*, welche Art uns schon (S. 185) durch das Fehlen des Plectrums seine terrestrischen Vorfahren verriet. Bei dieser Art (B) ist eine ventromediale Ausstülpung, welche wir zum Unterschied von der eigentlichen Nasenhöhle als Nebenraum (in B mit Punktlinien angedeutet) bezeichnen wollen, hinzugekommen; die Ausstülpung wird von indifferentem Epithel ausgekleidet. Ihre laterale Hälfte breitet sich weiter nach vorn aus als die mediale. Nur am inneren und vielleicht auch am äußeren Seitenrande trägt sie ein Riechepithel, welches sich nicht wesentlich von dem der Nasenhöhle unterscheidet. Dieses Sinnesepithel und die auf der Innenseite zu ihnen gehörigen Drüsen-schläuche (*Gl.jac*) zeigen, daß wir es hier mit dem ersten Auftreten eines JACOBSONSchen Organs (Organon vomeronasale) zu tun haben. Nasenhöhle und Nebenraum hängen durch einen Spalt (*sp*) zusammen, welcher sich bis zur Choane fortsetzt. Erstere zeigt vorn noch einige Querfalten. Ein Tränenkanal ist nicht vorhanden, kam aber vermutlich den Vorfahren zu und hat sich Hand in Hand mit der Verkleinerung des Auges rückgebildet. Da bei allen Wirbeltieren das

JACOBSONSche Organ als mediale Ausstülpung auftritt und bei *Siren* diese Lagerung in der sensibelen Hälfte des Nebenraums beibehalten wird, stellen wir diese Gattung an die erste Stelle, obwohl sich der Nebenraum stärker abgeschnürt hat als bei den folgenden Stufen. Bei *Onychodactylus*, *Triton* (C) und *Salamandra* breitet sich der Nebenraum lateral von der Nasenhöhle aus und begleitet ihn fast in ganzer Länge. Er wird zwar angelegt bei den Salamandern als eine ventral- und medialwärts gerichtete Ausstülpung, später aber dreht sich das ganze

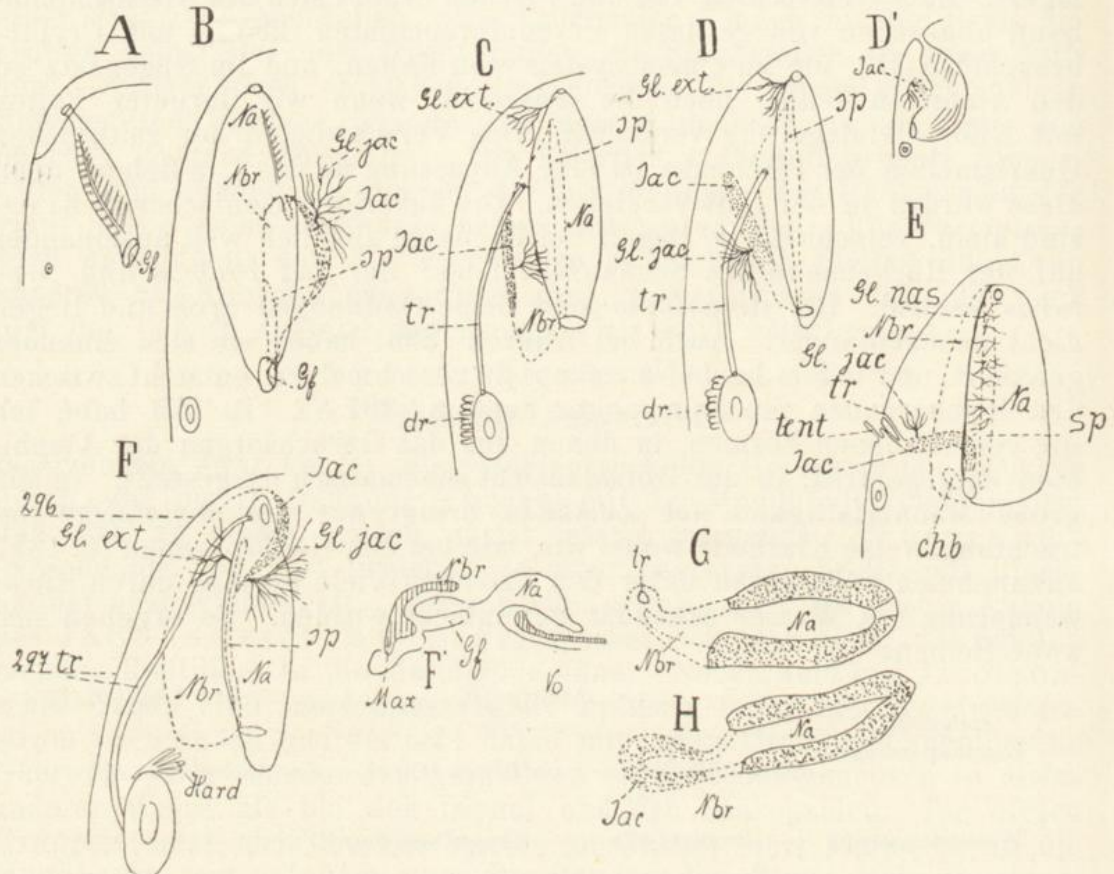


Fig. 295. Schemata des Geruchsorgans der Amphibien in der Dorsalansicht. F', G, H Querschnitte. Original, kombiniert nach WILDER, SEYDEL, ANTON u.a. Die Nasenhöhle ist ausgezogen, der Nebenraum (Nbr) und das JACOBSONSche Organ (Jac) mit Strichlinien gezeichnet. Beide kommunizieren durch den Spalt sp. A *Proteus*. B *Siren*. C *Triton*. D *Amblystoma* (*Siredon*). D' *Menopoma*. E *Ichthyophis*. F *Rana*. F' Querschnitt durch die Choane von *Rana*, um die Entstehung der Gaumenfalte (Gf) aus dem Boden des Nebenraums zu zeigen; nach GAUPP. G, H Querschnitte durch die Nase von *Amblystoma opacum* nach ZUCKERKANDL. G liegt kopfwärts von H. Riechepithel punktiert, Nebenraum (Nbr) mit Punktlinien. Na Nasenraum, chb Choanen(schleim)beutel, Gl.ext äußere Nasendrüse, Gl.jac JACOBSONSche Drüse, Gl.nas Nasendrüse, Max Maxillare, tent Tentakel, tr Tränengang, Vo Vomer, dr Augendrüse, Hard HARDERSche Drüse.

Organ, so daß die Nebenhöhle nach außen verlagert wird (eine solche Drehung wird vermißt bei *Salamandrina perspicillata*). An ihrer Außenseite oder auch an der Ventralseite breitet sich das JACOBSONSche Riechepithel mit der zugehörigen Drüse aus. Als neue Elemente kommen hinzu eine in den äußeren Naseneingang mündende Drüse (Gl.ext) und ein vom vorderen Augenwinkel zu der Nebenhöhle ziehender Tränennasengang (tr). Es könnte merkwürdig erscheinen, daß das Sekret der Augendrüsen zur Nase abfließt, jedoch ist dies eine Folge

der Lagerungsverhältnisse. Der Tränenangang entsteht aus der Rinne, welche bei der Verwachsung des Oberkiefers zurückbleibt und an deren dorsalem Ende das Auge liegt (307). Das Sekret muß also diese Bahn benutzen bei der gewöhnlichen Haltung des Tieres, und es wird in die Nase geflossen sein schon vor der Existenz eines Kanals. Dieser mag sich gebildet haben infolge des Reizes des abfließenden Sekrets auf die Haut der Rinne. Bei *Amblystoma opacum* (295 G, H), *Siredon* (D) und *Spelerpes* sind die Verhältnisse ganz ähnlich, nur hat sich das JACOBSONSche Organ als ein selbständiger Schlauch von der Nebenhöhle abgeschnürt. Bei *Spelerpes* ist der Nebenraum mit dem JACOBSONSchen Organ und der Einmündung des Tränengangs auf die choanale Region beschränkt.

Die Cryptobranchiden *Cryptobranchus*, *Menopoma* (D') und die mit ihnen verwandte Gattung *Amphiuma* schließen sich an unter der Annahme, daß eine verstärkte Rückanpassung an das Wasserleben das JACOBSONSche Organ erheblich verkleinert und ein Wiederauftreten von Falten bedingt hat. Der Nebenraum hat sich auf eine laterale Rinne mit indifferentem Epithel rückgebildet. Der Tränenkanal ist ganz verloren gegangen. Eine Glandula externa ist nur noch bei *Amphiuma* vorhanden. Die Falten, welche bei *Menopoma* besonders groß sind, tragen indifferentes (Flimmer-?) Epithel mit eingestreuten Riechknospen und im Bindegewebe viele Kapillaren, welche bis ins Epithel sich fortsetzen. Bei den Proteiden *Proteus* (A) und *Necturus* ist die Rückanpassung noch weiter gegangen, indem Nebenraum, JACOBSONSches Organ, äußere Drüse und Tränenkanal fehlen und die Falten sich sehr vergrößert haben. Damit ist wieder ein Zustand erreicht, der sich an die Dipnoi (292) anschließen ließe. Entgegen der DOLLOSchen Regel (I, S. 11) ist die Natur wieder ganz oder annähernd zum Ausgangsstadium zurückgekehrt. Selbst die Nares sind auf die Ventralseite der Schnauze gerückt. Die Rückbildung des Tränengangs mag dabei bedingt sein durch die Verkleinerung des Auges in trüben (*Necturus*) oder unterirdischen (*Proteus*) Gewässern. Der Nebenraum und damit das JACOBSONSche Organ verschwanden, weil die Lungenatmung hinter der Kiemen- und Hautatmung in den Hintergrund trat.

Unter den Cöciliern ist bei *Ichthyophis* (E) das embryonale JACOBSONSche Organ eine ventromediale Ausstülpung (ähnlich wie B), dann beginnt eine Drehung nach außen ähnlich wie in Fig. D. Noch später schnürt sich das JACOBSONSche Organ ab und verläuft in der Hauptsache quer (E). Eine besondere Eigentümlichkeit ist, daß der in zwei Tränenröhren gesplante Tränenangang vom lateralen Ende des JACOBSONSchen Organs entspringt und dicht vor dem kleinen Tentakel an der Oberlippe ausmündet. Auf frühen Stadien läßt sich der Gang aber bis zum Auge verfolgen und wandert erst bei der Rückbildung des Auges nach vorn. Ich sehe in diesem merkwürdigen Verhalten keine Anpassung, sondern nur ein Beispiel der bei Rudimentationen so häufigen „Disharmonien der Teile“. Der Tränenangang mündet meist in der Nähe des Vorderendes des JACOBSONSchen Organs in den Nebenraum und konnte daher bei der Abspaltung dieses Organs leicht mit ihm verbunden bleiben. Es erhielt sich nur das Vorderende des Tränengangs bei der Verkleinerung des Auges und spaltete sich. Als weitere Besonderheiten treffen wir an der Choane eine drüsige Ausstülpung (Choanenbeutel, *chb*) an. Zahlreiche Drüsen-schläuche (*Gl.nas*) münden in die Dorsalwand der Nasenhöhle ein und sind wohl als eine

vergrößerte äußere Drüse anzusehen. Eine andere Cöcilie, *Hypogeophis alternans* (älterer Embryo), verhält sich einfacher als *Ichthyophis*, indem der Nebenraum, der Choanenbeutel und der Tränengang fehlen. Das JACOBSONSche Organ mündet als großer dickwandiger Blindsack in den hinteren Abschnitt der Nasenhöhle.

Wie die Cöcilier, so müssen sich auch die Anuren frühzeitig als selbständiger Zweig abgespalten haben (vgl. den Stammbaum S. 307).

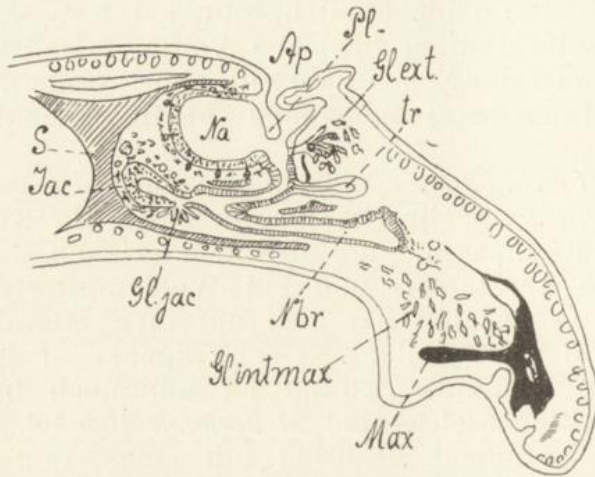


Fig. 296.

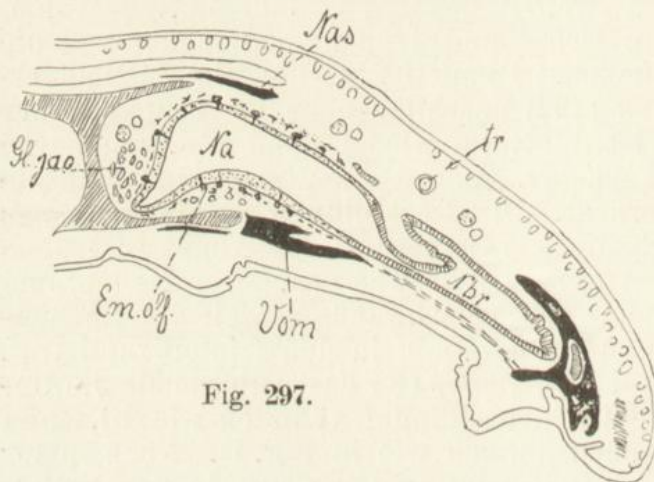


Fig. 297.

Bei den Fröschen nämlich breitet sich der Nebenraum nicht nur seitlich, sondern auch in primitiver Lage als ein großer medialer Sack ventral von der vorderen Hälfte der Nasenhöhle aus und trägt hier das JACOBSONSche Riechepithel in einem medialen Divertikel. Die Querschnitte 296 und 297, deren ungefähre Lage in Fig. F angedeutet ist, mögen die genaueren Verhältnisse veranschaulichen. Der erste geht durch den hinteren Teil des äußeren Nasenlochs, das durch eine schräg gestellte Falte (Plica obliqua, Pl) von innen verschlossen wird. Dazu kommt ein hier nicht sichtbares Knorpelstück am lateralen Rande der Oeffnung, welches durch den Zwischenkiefer nach innen

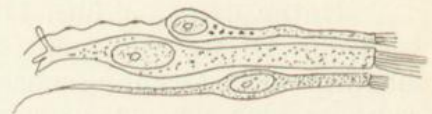


Fig. 298.

Fig. 296, 297. Querschnitte durch das Geruchsorgan von *Rana* nach GAUPP. 296 geht durch die äußere Nasenöffnung (Ap), 297 liegt etwas vor der Choane. Knorpel schraffiert, Knochen schwarz, Riechepithel in der Nasenhöhle (Na) und im JACOBSONSchen Organ punktiert, indifferentes Epithel des Nebenraums (Nbr) gestrichelt. Em.ol, Eminentia olfactoria, G.intmax Glandula intermaxillaris, Max Maxillare, Nas Nasale, Pl Plica obliqua, S Septum der Nasenkapseln, Vom Vomer. Vergr. $14\frac{1}{4}$.

Fig. 298. Zwei Riechzellen von *Rana fusca* und zwischen ihnen eine Stützzelle, nach DOGIEL.

gedrückt werden kann. 297 ist ein Querschnitt etwas vor der Choane. Die Nasenhöhle (Na) kommuniziert durch eine spaltförmige Verengung des Nebenraums (Nbr 296, 297) mit diesem. Wie aus dem Querschnitt F' verständlich wird, setzt sich der Boden des Nebenraums als Gaumenfalte (Gf) noch etwas hinter die Choane fort. Dieser Teil des Nebenraums wird auch als Gaumenrinne bezeichnet. Diese Bildungen finden sich schon bei manchen Salamandrinen. Sie spielen

bei der Entstehung des sekundären Gaumens der Amnioten eine große Rolle. Bei *Proteus* (A), *Necturus*, *Siren* (B) liegt die Gaumenfalte an der medialen Seite der Choane, weil der Nebenraum, wenn er überhaupt vorhanden ist (*Siren*), auf dieser Seite liegt. Man kann daraus schließen, daß *Proteus* und *Necturus* früher einen solchen Nebenraum gehabt haben, sonst würden sie nicht die mediale Gaumenfalte besitzen. Die Nasenhöhle der Anuren setzt sich als Blindsack noch über die Choane nach hinten fort; sie ist überall von Riechepithel bedeckt, welches hinten sich zu einer wulstförmigen Eminentia olfactoria (*Em.olf*) erhebt. Der Tränengang mündet in der Höhe des äußeren Nasenlochs in den medialen Abschnitt des Nebenraums (295 tr) und entspringt an der tiefsten Stelle des Augenlids.

Die Nasenhöhle der Amphibien wird vom oberen Ast des Olfactorius versorgt und trägt fast überall ein hohes Riechepithel. Bei den Anuren ist es einschichtig mit drei Sorten Zellen, deren Kerne auf verschiedenen Höhen liegen: die Sinneszellen (298) tragen kurze Härchen und verschmälern sich unter dem Kern etwa in mittlerer Epithelhöhe zu einer Nervenfasern; die Stützzellen haben einen mehr basalen Kern und tragen Härchen, die viel länger sind als die der Sinneszellen; die kurzen Basalzellen sind wohl Ersatzzellen. In dem Bindegewebe nach außen vom Riechepithel liegen zahlreiche Melanophoren. Der Nebenraum hat ein einschichtiges Epithel mit Flimmer- und Schleimzellen, deren Kerne in verschiedenen Höhen liegen, und wird außen nicht von Pigment begleitet. Bei den ganz oder überwiegend im Wasser lebenden Arten (*Proteus*, *Triton*, *Cryptobranchus*) ist dieses Riechepithel anders beschaffen: die Sinneszellen sind wie bei den höheren Fischen beschränkt auf zahlreiche Sinnesknospen (vgl. 293), zwischen denen sich indifferentes Epithel ausbreitet. Bei den Perennibranchiern fehlen die BOWMANSchen Drüsen. Bei den übrigen Amphibien sind diese zelligen, schlauch- oder flaschenförmigen Glandulae olfactoriae überall vorhanden und erhalten das Riechepithel feucht. Sie sind in 296, 297 angedeutet und fehlen im Nebenraum. *Salamandra* zeigt einen Uebergang bezüglich der sensibelen Elemente: in der Jugend deutliche Knospen, später ein einheitliches Riechepithel. Bei den Anuren ist das Riechepithel stets kontinuierlich, ohne Knospen, auch bei den Larven, und erhält sich von nun an in dieser Form bei allen Amnioten. Es repräsentiert den höheren Zustand, indem die Inseln von indifferenten Zellen zwischen den Sinneszellen fortgefallen sind und erscheint dadurch der Ausgangsform der ganzen Differenzierung, dem gleichmäßigen Sinnesepithel der Cyclostomen (275) und Selachier sehr ähnlich. Die phyletische Entwicklung ist hier also ebenfalls rückläufig: zuerst kontinuierliches Riechepithel (Cyclostomen, Selachier), dann Knospen (Teleosteer, Dipnoi, Urodelen), endlich wieder die kontinuierliche Form. In dem von einem ventralen Ast des Olfactorius versorgten JACOBSONSchen Organ findet sich echtes Riechepithel, aber ohne Glandulae olfactoriae. Dafür besitzt es eine große, aus vielen Schläuchen zusammengesetzte JACOBSONSche Drüse (*Gl.jac*). Die Atemluft strömt bei der Inspiration wahrscheinlich überwiegend durch die Nasenhöhle und bei der Expiration durch den Nebenraum, so daß das JACOBSONSche Organ vermutlich ein sekundäres Geruchsorgan ist, welches die in der Mundhöhle befindlichen Stoffe prüft, z. B. Insekten und Würmer mit riechenden und giftigen Sekreten. Da die Landamphibien nach allen kleinen Tieren schnappen, die sich vor ihnen be-

wegen, so werden sie manches Unzuträgliche zu sich nehmen und nachher wieder ausspucken. Das Organon vomeronasale ist eine Erwerbung des Lebens auf dem Lande und bildet sich daher zurück, wenn die Urodelen wieder im Laufe der Phylogenie zum Wasser zurückwandern (s. oben). Es ist üblich geworden, die Nasenhöhle als olfaktorischen, den Nebenraum als respiratorischen Abschnitt zu bezeichnen, obwohl beide von der Atemluft durchströmt werden und beide zum Riechen dienen. Vermutlich ist die Sinnesempfindung in beiden Abschnitten verschiedener Art: die Nasenhöhle ist Distanzorgan und wittert verdünnte Riechstoffe, während das JACOBSONSche Organ die mehr konzentrierten, in nächster Nähe in der Mundhöhle befindlichen Stoffe prüft. Die Verhältnisse bei *Ichthyophis* (295 E) bedürfen noch weiterer Untersuchung: vielleicht geht ein Teil der ausströmenden Luft durch das JACOBSONSche Organ und entweicht durch die Tränenröhre nach außen. Da bei manchen Arten (*Triton*, *Onychodactylus*) das JACOBSONSche Epithel direkt an das eigentliche Riechepithel anstößt, ist ersteres als ein abgesprengter Teil des letzteren anzusehen. Die äußere Nasendrüse (*Gl.ext*) mündet immer in der Nähe des äußeren Nasenlochs aus und liefert wohl ein Sekret, welches den Verschluß desselben beim Aufenthalt unter Wasser unterstützt und auf dem Lande Schmutzteilchen festhält.

IX. Reptilien.

1. Allgemeines. Es sei vorausgeschickt, daß sich bei allen Amnioten die Nase in derselben Weise entwickelt, welche sehr an das Verhalten der Selachier erinnert. Wir lernten bei diesen (282, 283) eine Nasolabialrinne kennen mit einer medialen (*m*) und einer lateralen (*l*) Nasenfalte. Bei den Amnioten finden wir auf frühen Stadien (307) zwei ähnliche Rinnen, zwischen denen ein Stirnfortsatz von oben herabwächst, der jederseits faltenartig (*MNF*, *PG*) vorspringt. Die laterale Nasenfalte wird durch den Außenrand der Nasengrube und den Oberkieferfortsatz (*OKF*) gebildet. Indem diese laterale Falte und der Stirnfortsatz sich vereinigen, entstehen die primären Choanen (308 *Ch*). (Auf gewisse Abweichungen bei Säugern werden wir später eingehen.) Das ganze Munddach, in dem sie liegen, wird der primäre Gaumen genannt. Am Außenrande dieser Choanen springt ein Gaumenblatt vor, dessen Anfänge wir schon bei den Amphibien als Gaumenfalte (305, 1 *gbl*; 295 *F* *GF*) antrafen und das bei den Amnioten sehr verschieden ausgebildet ist. Im Maximum vereinigen sich beide Gaumenblätter in der Mediane zu einem sekundären Gaumen bei Krokodilen und Säugern (305, 6 *g*"), wobei sie bei jenen in der Ontogenie sofort medialwärts vorwachsen, während sie bei Säugerembryonen zunächst nach unten wachsen, also neben der Zunge herabhängen, und erst später nach innen sich verlängern und schließlich sich über der Zunge vereinigen. Diese Umlagerung oder Horizontalstellung der Gaumenfalten erfolgt nicht grobmechanisch durch Muskelkontraktion der Zunge oder durch Druck der Vorderextremität, sondern durch Wachstum: der Unterkiefer verlängert sich und senkt sich dabei, wodurch die Zunge nach unten gezogen wird; dann wuchert das Mesoderm an der Basis der Falten und bewirkt die horizontale Lage. Da die Nomenklatur nicht einheitlich ist, so sprechen wir im folgenden immer dann von einem „sekundären Gaumen“, wenn das Mund-

dach ganz (305, 2, 4 u. 6) oder überwiegend (7) von den Gaumenblättern geliefert wird, und von einem „primären Gaumen“, wenn er vornehmlich aus dem Vomerpolster besteht (1 u. 3 g'). Ganz scharf sind diese Gegensätze nicht, wie wir gleich sehen werden. Der Raum zwischen Vomerpolster und sekundärem Gaumen heißt *Cavum* (Ductus) *nasopharyngeum* oder Gaumenhöhle. Er öffnet sich durch eine (2, 7 *ch*) oder zwei (6) sekundäre Choanen in die sekundäre Mundhöhle. Der sekundäre Gaumen wird von den Maxillen und häufig auch von den Palatina und Pterygoidea gestützt, der primäre von den Prämaxillen und Vomera.

Das Geruchsorgan der Reptilien läßt sich nur in seinen allgemeinsten Zügen auf dasjenige der Amphibien zurückführen. Es besitzt zwar auch den ventralen respiratorischen Nebenraum der letzteren (302 Nr; 311 *Pars resp*), erreicht aber durch den Besitz eines Vor-

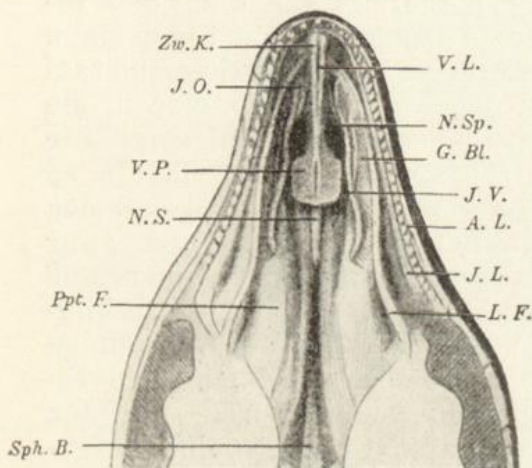


Fig. 299.

Fig. 299. Munddach von *Lacerta ocellata* nach BUSCH. *Zw.K.* Zwischenkieferknopf, *J.O.* Einmündung des JACOBSONSchen Organs, *V.L.* Vomerleiste, *V.P.* Vomerpolster, *N.S.* Nasengangscheide, *N.Sp.* und *J.V.* Choanenspalte, *Ppt.F.* Palatopterygoidfeld, *Sph.B.* Sphenoidbucht, *G.Bl.* Gaumenblatt, *A.L.*, *J.L.* Außen-, Innenlippe, *L.F.* Lippenfalte.

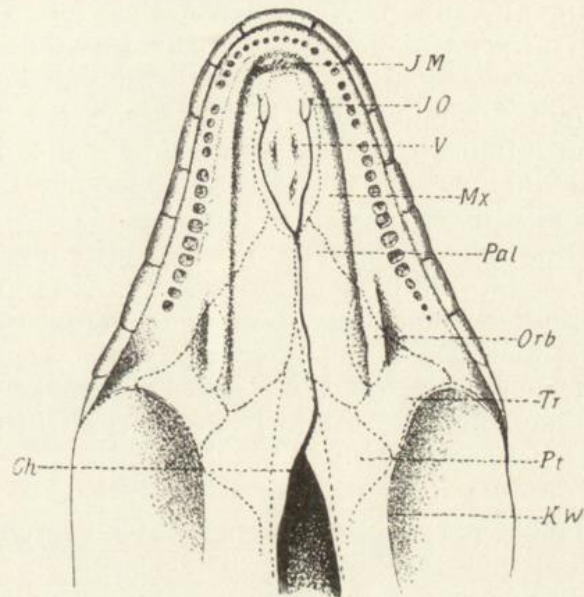


Fig. 300.

Fig. 300. Munddach von *Lygosoma rufescens* nach VOELTZKOW. *Ch* Choane, *JM* Intermaxillare, *JO* JACOBSONSches Organ, *V* Vomer, *Mx* Maxillare, *Pal* Palatinum, *Orb* Orbita, *Tr* Transversum, *Pt* Pterygoid, *Kw* Kaumuskeln. Knochen punktiert eingetragen.

hofs (304 *Vh*) und einer Muschel (C) einen höheren Ausbildungsgrad. Die Muschel springt von der lateralen Wand der Nasen- (*Nh*) oder Riechhöhle vor, welche auf den Vorhof folgt und mit Riechepithel ausgekleidet ist. Dazu kommt, daß das JACOBSONSche Organ (*Jac*) mit Ausnahme von *Sphenodon* und den Schildkröten sich vollständig von der Nasenhöhle abgetrennt hat, ventral von ihr liegt und selbständig in die Gaumenrinne (*R*) ausmündet. Der Vorhof (*Vh* in 304, mit durchbrochenen Linien gezeichnet) schließt sich an das äußere Nasenloch an und ist mit indifferentem, nur von Becherzellen durchsetztem Platten- oder Zylinderepithel ausgekleidet. Er ist durch Vergrößerung aus dem kurzen Eingangsrohr der Amphibien entstanden. In ihn mündet eine große äußere Nasendrüse (*Gl. ext*), welche als Homo-

logon des gleichnamigen Gebildes der Amphibien (295) angesehen werden kann. In dem Vorhof bleiben die in der Atemluft enthaltenen Schmutzteilechen an der feuchten Oberfläche hängen und können mit dem Expirationstrom nach außen befördert werden. Das ganze Geruchsorgan liegt in einer knorpligen Nasenkapsel, von der eine Lamelle in die Muschel (*Concha*, *C*) sich fortsetzt (302). Als Muschel sehen wir nur solche mit oder ohne Riechepithel überzogene Vorsprünge der Nasenhöhle an, welche im Innern von Knorpel bzw. bei höheren Klassen von Knochen gestützt werden. Dabei ist es gleichgültig, ob die Muschel eine breite Ausstülpung der Wand (302) oder blattförmig ist, denn die letztere Form geht ontogenetisch häufig aus jener hervor. Bei den Reptilien treten uns die Nasenmuscheln nur als einfache, etwas gebogene, aber noch nicht eingerollte Bildungen der Außenwand entgegen. Da die äußere Nasendrüse sich mit Vorliebe in sie einlagert, erblickt GEGENBAUR den Anstoß zur Entstehung einer Muschel in der Größenzunahme der Drüse. Wahrscheinlicher ist es, daß die Muschel nach dem Prinzip der Oberflächenvergrößerung durch den Reiz des Inspirationsstroms entstanden ist, und der so frei werdende Raum dann sekundär von der Drüse ausgenutzt wurde. Mit Rücksicht hierauf bleibt noch festzustellen, ob auch bei *Sphenodon* (304 A) eine in die Muschel eingelagerte Drüse vorhanden ist. Der Tränenkanal zeigt, wie das JACOBSONSche Organ, die Neigung sich von der Nasenhöhle zu trennen; nur bei *Sphenodon*, manchen Lacertiliern (305, 3 tr) und den Krokodilen mündet er noch im Bereich der Choane aus und zwar ursprünglich (*Sphenodon*, Agamiden) ganz vorn an der Gaumenrinne neben dem JACOBSONSchen Organ (304 A, B). Bei Schlangen, Schildkröten und Krokodilen liegt die Nasenhöhle wie bei den Amphibien vor dem Bulbus olfactorius (304 G, H), während sie bei manchen Eidechsen von diesem mehr oder weniger überlagert wird. Bei den Reptilien zeigen die primären und sekundären Choanen eine ausgesprochene Tendenz, im Laufe der phyletischen Entwicklung von vorn nach hinten in die Nähe des Kehlkopfs zu wandern unter Ausbildung eines zuerst weichen, dann auf höherer phyletischer Stufe durch Einlagerung von Knochen harten sekundären Gaumens. Die Choanen der Amphibien liegen vor der Orbitalregion (295) neben den Vomera im weichen Munddach, setzen sich aber häufig als eine Rinne nach hinten fort, welche lateral von einer niedrigen „Gaumenfalte“ (295 Gf) begleitet wird. Diese Falte wird bei den Reptilien zu einem viel längeren und größeren Gaumenblatt (299, 302, 305 G.Bl), welches vorn und hinten sich noch über die primäre Choane fortsetzt und so eine Gaumenrinne lateral begrenzt. In dem vorderen Ende dieser Rinne (304 R) mündet bei Eidechsen das JACOBSONSche Organ aus. *Sphenodon* besitzt ein sehr schmales, weiches Gaumenblatt, welches die Choane nicht verdeckt. Bei den Sauriern wird es etwas breiter (305, 3 gbl) und legt sich über die primäre Choane hinüber. Schon derartige Gaumenblätter haben eine respiratorische Bedeutung, indem sie sich den Seitenrändern der Zunge (*Z*) anschmiegen und dadurch einen von der übrigen Mundhöhle abgesonderten Weg für die Atemluft begrenzen. Fig. 302 zeigt einen Querschnitt durch die Gaumenrinne (*R*) und primäre Choane (*Ch*) von *Lacerta*. In das Gaumenblatt erstreckt sich ein Fortsatz des Maxillare, während das Dach der Rinne etwas vom Vomer gestützt wird. Bei manchen anderen Eidechsen ist das Gaumenblatt noch kleiner als bei Lacertiden und weist in einigen

Familien Besonderheiten auf. So verwachsen die Gaumenblätter bei *Ameiva* und *Tupinambis* vorn mit dem drüsenreichen Vomerpolster,

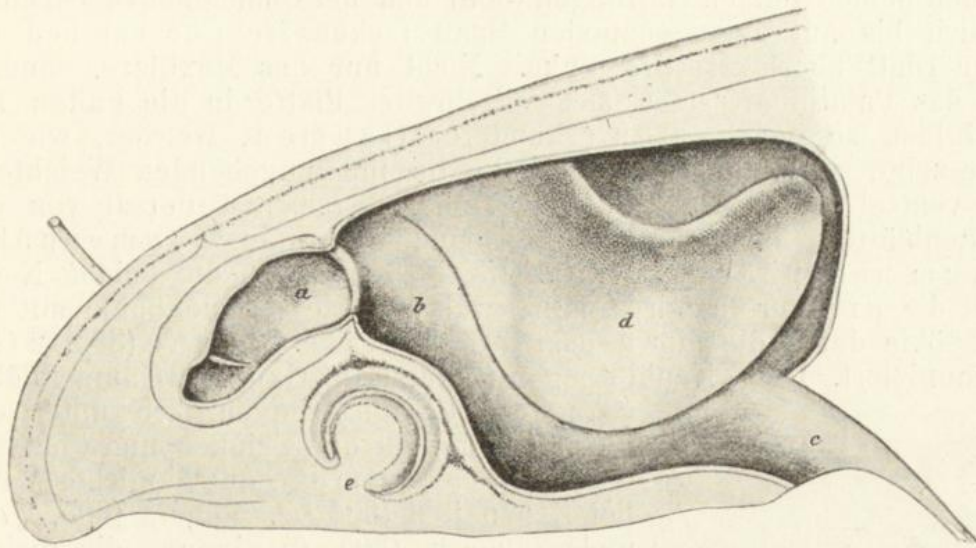


Fig. 301. Senkrechter Schnitt durch die Schnauze von *Lacerta viridis* nach LEYDIG, etwas verändert. Man sieht von der Mediane aus in das Geruchsorgan. *a* Vorhof, *b* Nasenhöhle, *c* Choane, *d* Muschel (die Anheftungsstelle der Muschel an der Außenwand ist punktiert), *e* JACOBSONSches Organ, schräg angeschnitten.

wodurch die Mündung des JACOBSONSchen Organs von der Choane abgespalten wird. Auf der höchsten Stufe stehen die Scinke, deren

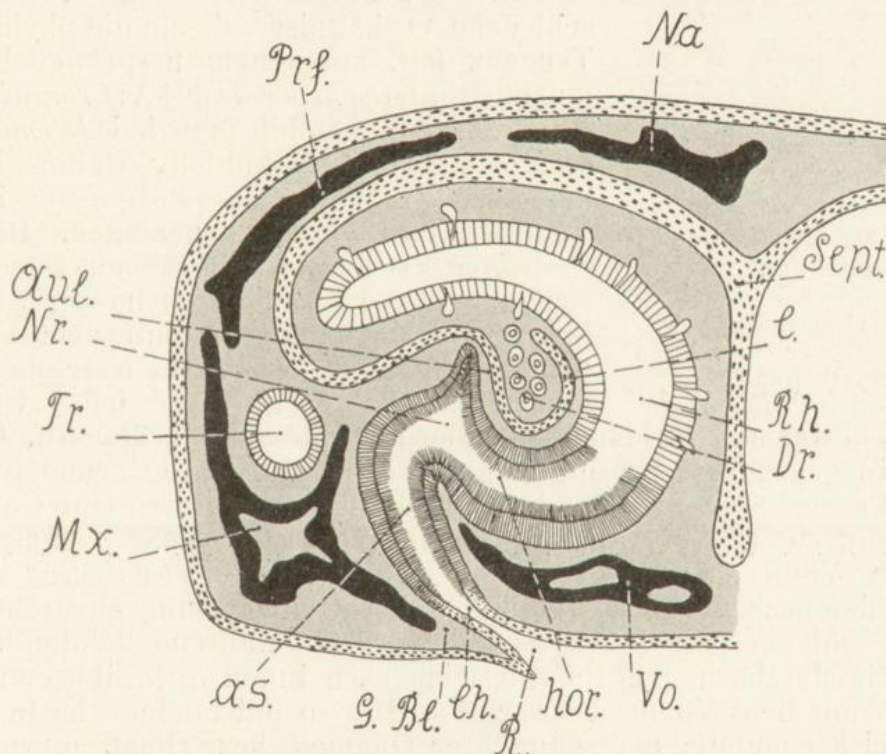


Fig. 302. Schematischer Schnitt durch das Hinterende der Nase einer *Lacerta*, Orig., unter Benutzung von Abbildungen von BORN, BEECKER und ECKHARDT. *Ch* Choane mit Plattenepithel, *as* aufsteigender, *hor* horizontaler Schenkel des mit Flimmer-epithel ausgekleideten respiratorischen Nebenraums (*Nr*). *Aul* Aulaxdivertikel, *Rh* Riechhöhle, *Tr* Tränengang, *C* Concha, *Sept* knorpeliges Septum, *Na* Nasale, *Prf* Prä-frontale, *Mx* Maxillare, *Vo* Vomer, *G.Bl* Gaumenblatt, *R* Gaumenrinne, *Dr* Nasendrüse

Gattungen *Egernia*, *Mabuia*, *Tiliqua* und *Lygosoma* (305, 2) eine vollständige Reihe mit immer breiter werdenden Gaumenblättern bilden. Bei den beiden letzten Gattungen (300) und bei Chamäleonon berühren sie sich bis auf einen schmalen Spalt (sekundäre Choane) und das rechte Blatt überlagert das linke. Nicht nur das Maxillare, sondern auch das Palatinum setzen sich mit breiter Platte in die Falten fort und bilden so den harten sekundären Gaumen, welcher, wie die Figur zeigt, schmaler sein kann als die ihn umgebenden Weichteile. Den ventral vom Primärgaumen (Vomerpolster) und dorsal von den Gaumenblättern liegenden Raum nennen wir die Gaumenhöhle (Cavum nasopharyngeum). In sie öffnen sich die beiden Nasen durch die primären Choanen, während die Gaumenhöhle mit der Mundhöhle durch die hier unpaare sekundäre Choane (305, 2 *Ch''*) kommuniziert. Diese Neubildungen (sekundärer Gaumen, Gaumenhöhle, sekundäre Choane) finden sich unter den

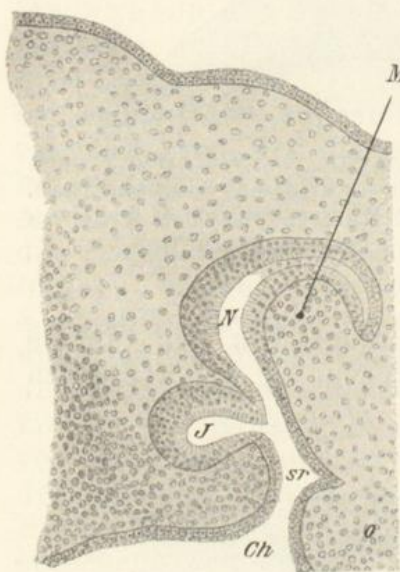


Fig. 303. Querschnitt durch die Nase eines *Lacerta*-Embryos nach BORN. *N* Nasenhöhle, *M* Muschel, *J* JACOBSONSches Organ, *O* Oberkieferfortsatz, *sr* Rinne am unteren Muschelrand.

Sauriern nur bei den Scinken und Chamäleonon und außerdem in ganz ähnlicher Weise bei Krokodilen (304 *H*), Vögeln (305, 7 *ch''*) und Säugern (305, 6), indem die beiden Gaumenblätter vollständig verwachsen. Dabei zerfällt die anfangs unpaare sekundäre Choane bei Krokodilen und Säugern in zwei Öffnungen durch Ausbildung eines medianen Septums. Wir sprechen dann von zwei Ductus nasopharyngei.

Die primäre Choane zeigt recht verschiedene Verhältnisse, da sie die phyletische Tendenz hat, aus einem ursprünglich sehr langen Schlitz (*Sphenodon*, 304 *A*; *Crassilingues*, *B*; unter den Schildkröten bei *Dermochelys coriacea*) zu einer kurzen, weiter hinten liegenden Öffnung zu werden, um in die Nähe des Kehlkopfes zu gelangen. Bei den *Fissilingues* (*C*) und Amphibianen (*D*) schließt sich der vordere Teil der primären Choane, indem die Maxillarregion mit dem Vomerpolster verwächst, es bleibt aber die Gaumenrinne (*R*) noch mehr oder weniger deutlich bestehen. Bei den Schlangen (*E*) und Schildkröten (*F*, *G* und 305, 4, 5) geht dieser Prozeß noch weiter: die primäre Choane ist vollkommen geschlossen und ihre Lage wird nicht mehr durch eine Gaumenrinne angedeutet. Aber auch hinter ihr verwächst jedes Gaumenblatt mit dem Vomerpolster zu einem langen „Choanengang“ (*Chg*), welcher demnach als eine Umbildung der Gaumenrinne anzusehen ist. Bei den Schlangen bleibt das Munddach weich, während bei den Schildkröten die Maxillaria und Palatina sich nach innen verbreitern und die letzteren mit dem Vomer verwachsen. Die so entstandene harte Platte wird meist ebenfalls als sekundärer Gaumen bezeichnet, obwohl sie eine ganz andere Bildung ist als der sekundäre Gaumen der Scinke (305, 2), Krokodile und Säuger (305, 6). Bei diesen Gruppen werden die Gaumenblätter so breit, daß sie sich übereinander legen (Scinke) oder untereinander verwachsen, wodurch ein Teil der Mundhöhle, die Gaumenhöhle, abgetrennt und dem Geruchsorgan angegliedert wird.

Bei Krokodilen und Säugern zerfällt sie durch ein medianes Septum in zwei Ductus nasopharyngei, die hinten mit den sekundären Choanen

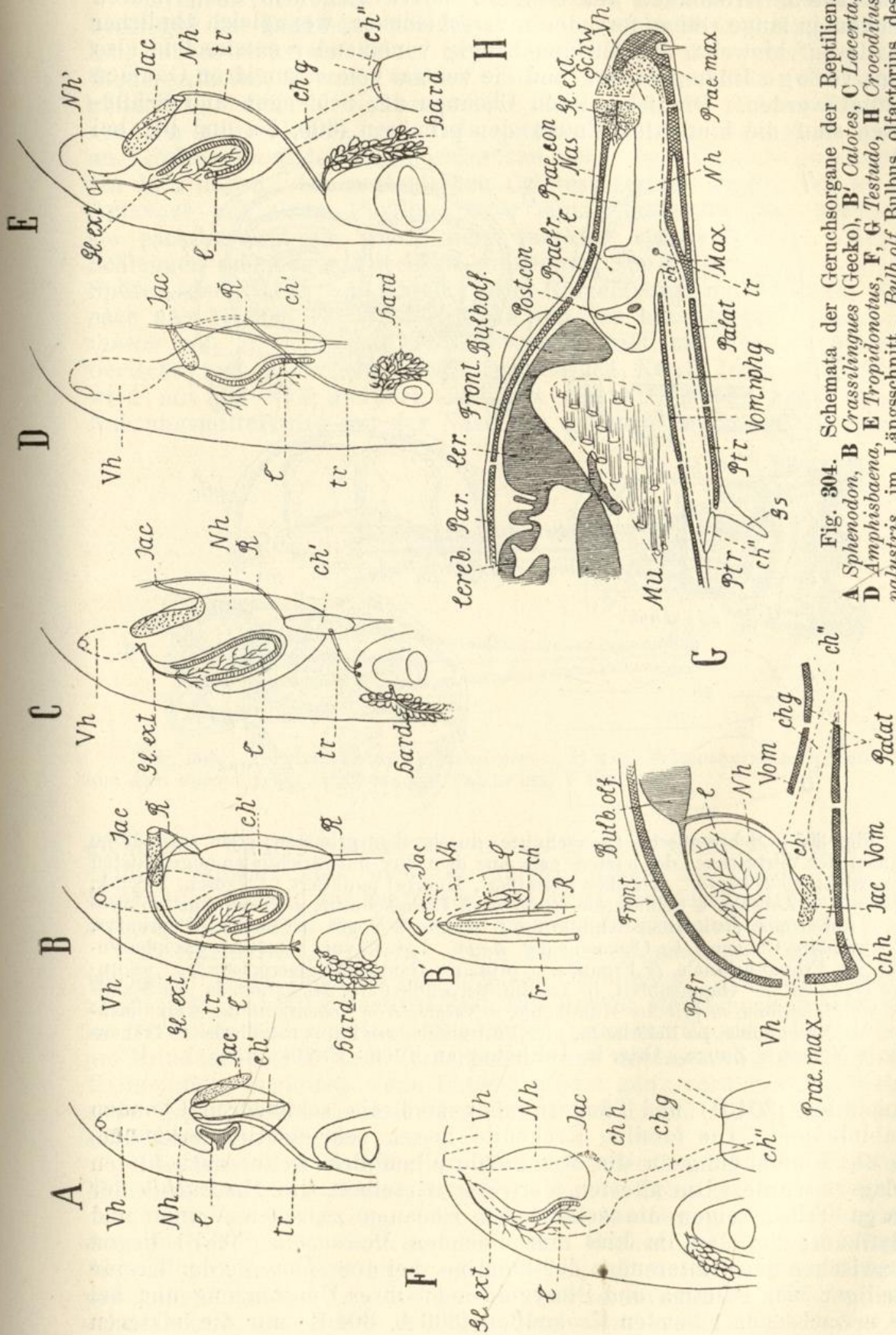


Fig. 304. Schemata der Geruchsorgane der Reptilien.
 A *Sphenodon*, B *Crassiliques* (Gecko), B' *Calotes*, C *Lacerta*,
 D *Amphisbaena*, E *Tropidonotus*, F, G *Testudo*, H *Crocodylus*
palustris, im Längsschnitt. Bulb.olf Bulbus olfactorius des
 Choanengang, chh Choanenöhle, Gl.ext äußere Nasendrüse,
 olfactorisch, R Gaumenrinne, tr Tränenasengang, Vh Vorhof
 (respiratorisch). Die meisten Figuren sind in der Ansicht von oben entworfen. Die mit durchbrochenen Linien umzogenen Teile (Vorhof,
 Choane) haben kein Sinnesepithel. In H bedeutet Max Maxillare, Pteryg Pterygoid, Vel.pal Velum palatinum, Mu Muschel. Orig. im
 Anschluß an verschiedene Autoren.

(304 H, *ch''*) enden. Diese Gänge werden ventral und dorsal von Knochenplatten gestützt, wie die Figuren erkennen lassen. Bei Schlangen, Schildkröten, Krokodilen und Säugern setzen sich also die primären Choanen in lange Gänge fort, deren verschiedener, wenngleich ähnlicher Bau darauf hinweist, daß sie unabhängig voneinander entstanden, also homoiologe Bildungen sind und die ventral vom sekundären Gaumen gestützt werden. Die sekundären Choanen der Schlangen und Schildkröten sind die hintersten Enden der primären (305, 5 a und b); bei

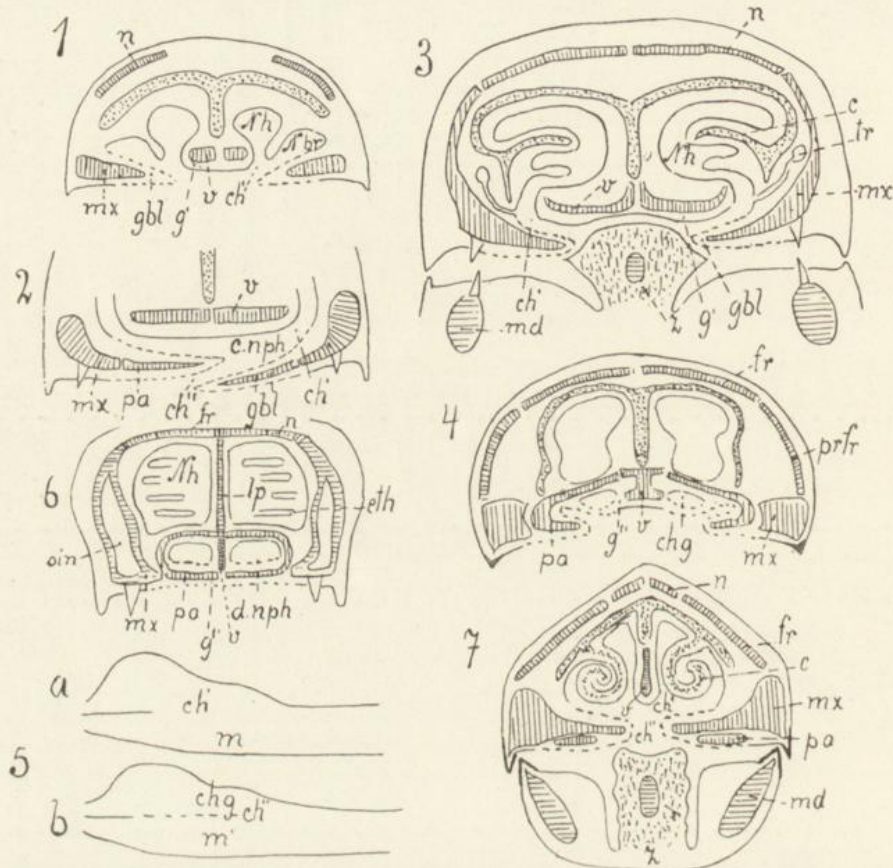


Fig. 305. Schematische Querschnitte durch den primären oder sekundären Gaumen der Wirbeltiere; der letztere geht aus dem hier mit Strichlinien angedeuteten Gaumenblatt (*gbl*) hervor. Knochen schraffiert, Knorpel punktiert. 1 Frosch, 2 Scink, *Lygosoma*, 3 *Lacerta*, 4 Schildkröte, *Chelone*, 5 Längsschnitte, a durch eine embryonale, b durch eine erwachsene Schildkröte, 6 Säuger, 7 Vogel. *c* Concha, *ch'* primäre, *ch''* sekundäre Choane, *chg* Choanengang, *n.nph*, *d.ph* Cavum (Ductus) nasopharyngeum, *eth* Ethmoturbine, *fr* Frontale, *g'* primärer Gaumen (Vomerpolster), *g''* sekundärer Gaumen, *gbl* Gaumenblatt, *lp* Lamina perpendicularis des Ethmoids, *mx* Maxillare, *md* Mandibula, *m* primäre Mundhöhle, *n* Nasale, *Nbr* Nebenraum der Amphibien-nase, *Nh* Nasenhöhle, *pa* Palatinum, *prfr* Präfrontale, *sin* Sinus maxillaris, *tr* Tränen-gang, *v* Vomer, *z* Zunge. Orig. in Anlehnung an FUCHS, SEYDEL u. a.

Krokodilen (304 H) und Säugern aber sind die sekundären Choanen Neubildungen. Die fossilen Krokodile lassen sehr deutlich erkennen, wie die Einmündung in die Mundhöhle allmählich weiter nach hinten verlagert wurde. Die ältesten Vertreter derselben, die *Parasuchia* der älteren Trias, zeigen die sekundären Choanen zwischen Vomer und Palatinum; bei den im Lias erscheinenden *Mesosuchia* (306 B) liegen sie zwischen den Hinterenden der Palatina; bei den *Eusuchia* der Kreide beteiligen sich Palatina und Pterygoidea an ihrer Umgrenzung und bei den erwachsenen lebenden Krokodilen (306 A, 304 H) nur die letzteren

Knochen; in der Ontogenie aber wächst der sekundäre Gaumen von vorn nach hinten aus, so daß Onto- und Phylogenie parallel verlaufen.

2. Riechvermögen. Obwohl eingehende Versuche über das Riechvermögen der Reptilien noch fehlen, weisen viele Beobachtungen darauf hin, daß es meist auf keiner besonderen Höhe steht. Scharf riechende Stoffe (Alkohol, Formol) werden freilich von allen Arten sofort wahrgenommen. Bei der Nahrungssuche lassen sich die meisten Reptilien von den Augen leiten, und viele greifen daher nur bewegliche Beute an. *Sphenodon* findet die Fleischstücke nicht, wenn sie nicht unmittelbar vor ihm liegen. Die ceylonischen Caloteseidechsen konnte ich an der Schnauze mit einem Phyllium oder einer Stabheuschrecke berühren; sie packten erst zu, wenn diese Insekten sich bewegten. Manche Schlangen scheinen gut riechen zu können, da sie imstande sind, den Spuren der Mäuse zu folgen. Die Ringelnatter unterscheidet bloß nach dem Geruch die Wasserfrösche von den braunen und *Bombinator igneus* von *B. pachypus*. *Testudo graeca* frißt mit Vorliebe faulende tierische und pflanzliche Stoffe, namentlich Kot. Jeder Gegenstand wird mit der Nase berührt, und aus einem Gemenge verschiedener Nahrungsmittel wird mit der Nase das am meisten Zusagende heraus-

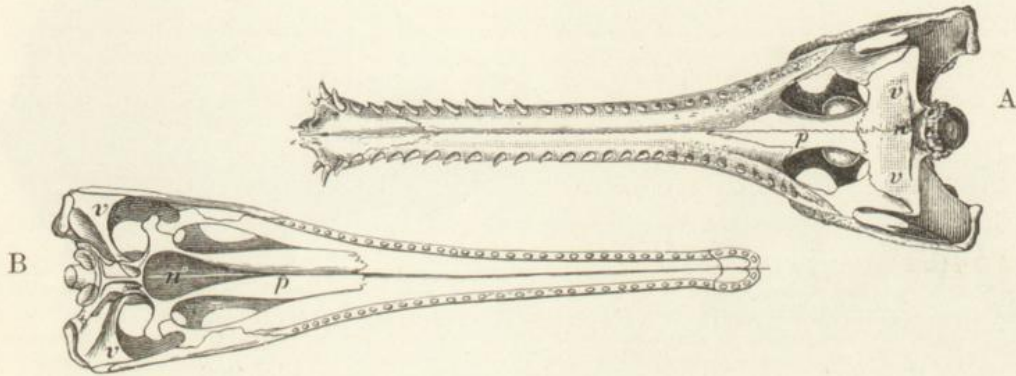


Fig. 306. A Schädel eines Gavials (recent), B eines *Pelagosaurus temporalis* Blv. aus dem oberen Lias. n Choane, p Palatinum, v Pterygoid.

gefunden. Andere Schildkröten bissen in einen Sack, welcher Fleisch enthielt, hinein, aber nicht in einen solchen mit Sand. Bei den Krokodilen scheint das Riechvermögen trotz der Moschusdrüse schlecht ausgebildet zu sein im Gegensatz zu dem Gesicht und dem Gehör.

3. Spezielle Angaben. Nach diesen allgemeinen Bemerkungen werfen wir einen Blick auf die einzelnen Ordnungen. *Sphenodon* (304 A) zeigt recht primitive Verhältnisse. Der Vorhof steckt noch größtenteils in der dicken äußeren Haut. Die langen primären Choanen liegen vorn am Munddach neben dem Vomerpolster und werden von einer schmalen Gaumenfalte begleitet. Jede Choane nimmt ganz vorn das JACOBSONsche Organ und außerdem den Tränenkanal auf. Die Muschel ist schüsselförmig vertieft.

Die Nase der **Saurier** ist recht verschieden bei den einzelnen Familien, was hauptsächlich mit der Länge der Schnauze und der Größe der Augen zusammenhängt. Fig. 301 stellt das Organ von *Lacerta* von der Mediane aus gesehen dar. Auf den Vorhof (a) folgt nach hinten die viel größere eigentliche Nasenhöhle (b) mit der breiten nach hinten gebogenen Muschel (d), welche die äußere Nasendrüse (302 Dr) umschließt und den Raum in eine obere olfaktorische Riechhöhle (Rh)

und einen unteren respiratorischen, mit Flimmerepithel ausgekleideten Nebenraum (*Nr*) trennt, welcher sich winklig umbiegt und dadurch in einen horizontalen (*hor*) und einen von unten aufsteigenden Schenkel (*as*) zerfällt. Der letztere mündet in die mit Plattenepithel bekleidete Choane (*Ch*) und weiter in die Gaumenrinne (*R*) aus, welche von der Mundhöhle schräg nach oben und außen emporsteigt und vom Vomer und Maxillare gestützt wird. Bei der erwachsenen *Lacerta* (304 C) ist die Choane kurz und liegt weit hinten und nimmt die Mündung des Tränenganges (305, 3 *tr*) in sich auf. Die Gaumenrinne (*R*) aber setzt sich nach vorn bis zur Querebene des hinteren Vorhofendes fort und umfaßt hier die Oeffnung des JACOBSONSchen Organs. Dieses ist ein kleines Gebilde (301 e), dessen Bodenfläche wulstförmig nach innen gestülpt ist und hier von Knorpel gestützt wird. Die dorsale Wand desselben trägt hohes Riechepithel. Durch einen kurzen Gang öffnet es sich weit vor der Choane in die Gaumenrinne. Auf frühen embryonalen Stadien (303) liegen die Verhältnisse anders: die Choane ist noch ein langer Spalt, in den, wie bei *Sphenodon*, das JACOBSONSche

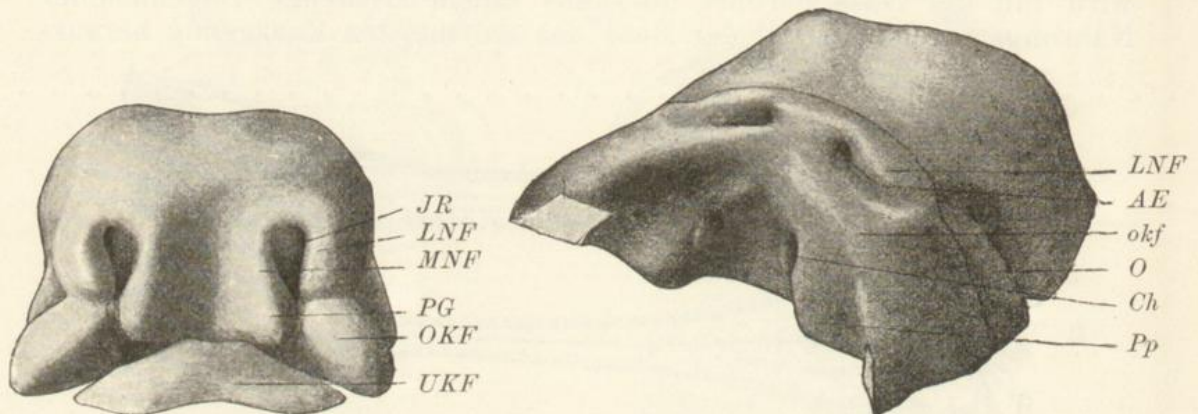


Fig. 307.

Fig. 308.

Fig. 307. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryos von 10,5 mm Länge, nach PETER. ¹²/₁, Ventralansicht. JR JACOBSONSche Rinne, LNF, MNF lateraler, medialer Nasenfortsatz, PG Processus globularis, das stark gewölbte untere Ende von MNF. OKF, UKF Oberkiefer-, Unterkieferfortsatz. Die punktierte Linie deutet die Ausdehnung der Nasengrube gegen die Mundhöhle an.

Fig. 308. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge, nach PETER. ¹²/₁. AE äußeres Nasenloch, Ch primäre Choane, LNF lateraler Nasenfortsatz, O Auge, Pp Processus palatinus.

Organ direkt einmündet, und zwar an seinem Vorderende. Später schließt sich der Spalt zum größten Teil und verwandelt sich in die Gaumenrinne, wobei die Choane nach hinten verlagert wird und die Mündung des JACOBSONSchen Organs sich vorn erhält. Bei den meisten *Fissilingues* und *Brevilingues* liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei *Lacerta*, aber bei *Varanus* erhält sich die Gaumenrinne nur etwas vor der Choane und verschwindet weiter nach vorn bis zum JACOBSONSchen Organ völlig. Die äußeren Nasenöffnungen liegen an der Schnauzenspitze; nur bei *Monitor* am inneren Augenwinkel, und ein Kanal läuft von hier neben und nach außen von dem Vorhof nach vorn, um in dessen Vorderende einzumünden. Bei den meisten *Crassilingues* (304 B) finden sich teilweise primitive Zustände: die sehr lange Choanenspalte nimmt in ihr Vorderende (*Draco*, *Calotes*, *Chamaeleo*) oder dicht davor (*Ceratophora*, *Liolaemus*, *Sceloporus*) den Tränengang auf, und

dicht vor diesem liegt das JACOBSONSche Organ; teilweise ist die Nase weiter entwickelt, indem der Vorhof sich verlängert hat und die Nasenhöhle mehr oder weniger von oben bedeckt. Bei den Chamäleoniden ist der Vorhof so lang geworden, daß er sich schlängelt, während die Muschel wenig ausgeprägt und das JACOBSONSche Organ stark rückgebildet ist. Bei *Calotes* (B') ist die Muschel sehr klein und bei anderen Agamiden (*Ceratophora*, *Cophotis*, *Otocryptis*) ganz verschwunden, dafür springt der aufsteigende Schenkel als selbständiger Blindsack weit nach vorn vor und vergrößert die respiratorische Oberfläche, was zur weiteren Folge hat, daß er nur hinten mit der Riechhöhle in Verbindung steht. Der Vorhof der Geckonen liegt vor der Nasenhöhle, wie bei *Lacerta*, während der Tränenkanal und das JACOBSONSche Organ sich weit vor der Choane in die Gaumenrinne öffnen.

Die Amphisbänen (304 D) besitzen in der Knorpelhülle stellenweise große Löcher, und auch die Knorpelschüssel des JACOBSONSchen Organs ist schwach entwickelt. Die Muschel wird als ein sehr einfacher Wulst geschildert; bei einer *Amphisbaena vermicularis* finde ich sie ebenso groß wie bei einer Schlange. Der Tränenkanal mündet

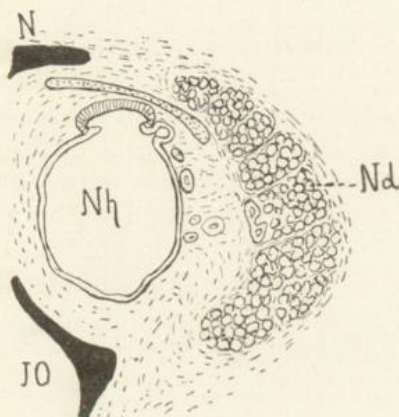


Fig. 309.

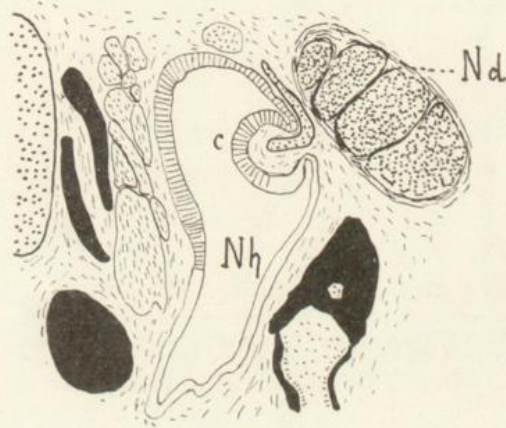


Fig. 310.

Fig. 309. Querschnitt durch die Nasenhöhle der Wasserschlange *Enhydris hardwicki* GRAY, und Fig. 310 der Homalopside *Cerberus rhynchops* CUV., nach KATHARINER. Das Sinnesepithel ist gestrichelt. N Nasale, Nh Nasenhöhle, Nd Nasendrüse, c Muschel, JO JACOBSONSches Organ.

bei *Trogonophis* etwas vor der Choane und dicht hinter dem JACOBSONSchen Organ in die Gaumenrinne. Bei manchen *Amphisbaena*-Arten liegen beide Öffnungen noch weiter vor der Choane und die Gaumenrinne zwischen diesen Mündungen fehlt, was in dem Schema durch eine Punktierung angedeutet worden ist. Zusammenfassend können wir sagen, daß sich in der phyletischen Entwicklung der Saurier die ursprünglich sehr lange Choane von vorn nach hinten schließt und dadurch nach hinten wandert, wobei ihr die Öffnung des Tränenkanals mehr oder weniger folgt. Auch nach dem Verschuß bleibt die Gaumenrinne zwischen Choane und JACOBSONSchem Organ erhalten, und dieses behält seine Lage vorn unter dem Hinterende des Vorhofs. Die Sonderung der eigentlichen Nase in einen oberen sensiblen und einen unteren respiratorischen Abschnitt wird zur Folge haben, daß der Inspirationsstrom durch ersteren, der Expirationsstrom durch letzteren geht. Die Scinke schlagen einen eigenartigen Weg ein, in dem beide Gaumenblätter sich bis zur Mediane verbreitern und so eine Gaumen-

höhle erzeugen, welche durch eine unpaare sekundäre Choane ausmündet. Rückbildung der Muschel bis zum völligen Schwund kommt bei Agamiden vor.

Bei den **Schlangen** zerfällt die Nasenhöhle (304 E) in einen vorderen Abschnitt (*Nh'*), welcher physiologisch die Stelle des fehlenden Vorhofs vertritt, und in die eigentliche Nasenhöhle (*Nh*) mit der stark entwickelten Muschel. Beide Räume werden von Sinnesepithel bedeckt. Das äußere Nasenloch bildet einen Kanal, in den eine große Nasendrüse ausmündet und der sich meist rinnenförmig auf die Außenfläche des Kopfes fortsetzt. Der respiratorische Teil unter der Muschel bildet bei *Tropidonotus natrix* einen kurzen, bei *Python* einen längeren Blindsack nach vorn, ähnlich wie bei manchen Agamiden (304 B'). Hinten endet das Organ in einem langen, von faltigem indifferenten Epithel

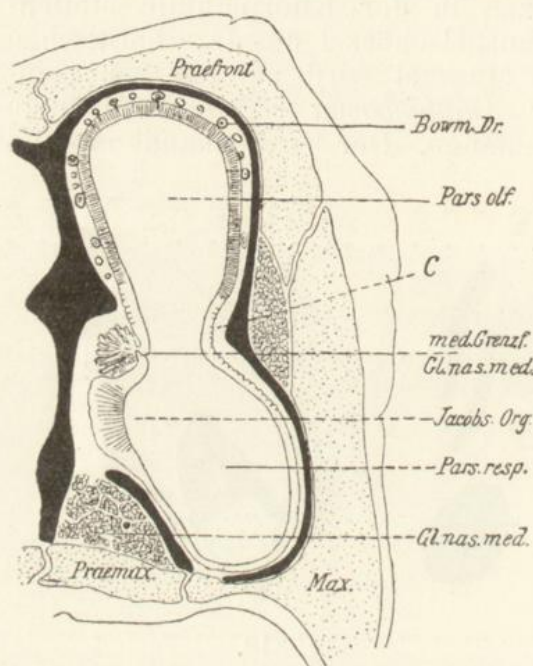


Fig. 311. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des Geruchsorgans von *Testudo graeca* nach SEYDEL. *Nh* Riechhöhle mit Riechepithel, *chh* Choanenhöhle mit respiratorischem Epithel, *C* Concha, *Bowm. Dr.* BOWMANsche Drüsen, *Gl. nas. med.* mittlere Nasendrüse, *Jacobs. Org.* JACOBSONSches Organ.

ausgekleideten Choanengang (*chg*), welcher dadurch entsteht, daß das Gaumenblatt der embryonalen Gaumenrinne mit dem Vomerpolster verwächst und so jederseits einen Kanal bildet. Diese beiden Choanengänge sind also ähnliche Bildungen wie die Gaumenhöhle der Scinke und erklären das Fehlen einer Gaumenrinne im erwachsenen Zustand. Die beiden Palatina liegen nicht in derselben Ebene wie Vomer und Basisphenoid, sondern ventral und nach außen von ihnen. So entsteht am Dach der Mundhöhle eine tiefe Längsrinne, in welche sich vorn dicht nebeneinander die beiden Choanengänge öffnen. Das sehr große JACOBSONSche Organ liegt unter dem Geruchsorgan und besitzt wie bei den Eidechsen eine wulstförmig nach innen eingestülpte Bodenfläche, während die Decke das stark entwickelte Riechepithel trägt. Es öffnet sich frei in die Mundhöhle dort, wo beim Embryo die Gaumenrinne vorn endet. In diese Mündung öffnet sich auch von

innen her der Tränengang, welcher am Conjunctivalsack beginnt und hier eine große HARDERSche Nickhautdrüse aufnimmt. Diese wird also dadurch zur Speicheldrüse, indem ihr Sekret in die Mundhöhle fließt (vgl. den Abschnitt über das Reptilienauge). Die ganze Nase und auch das JACOBSONSche Organ liegen in einer mehrfach durchbrochenen Knorpelkapsel. Ueber die Besonderheiten der verschiedenen Familien ist noch wenig bekannt. Nur die Wasserschlangen sind genauer untersucht worden (Hydrophiiden, Acrochordiden, Homalopsiden, *Tropidonotus viperinus*). Wenn sie unter Wasser sind, so werden Nasenloch und Vorhof durch umgebendes Schwellgewebe automatisch geschlossen. Muskelfasern, welche dieses durchsetzen, können beim Atemholen den Verschuß aufheben. Das Sinnesepithel der Nasenhöhle ist

um so beschränkter, je mehr die betreffende Art auf das Wasserleben angewiesen ist. Bei *Enhydryis* (309) bildet es z. B. nur eine kurze Rinne im vorderen Abschnitt. Die Nasenmuschel fehlt bei Hydrophiiden und *Chersydrus*, während sie bei *Cerberus rhynchops* (310) sehr klein ist. Nasendrüse (*Nd*) und JACOBSONSches Organ sind gut ausgebildet.

Die äußeren Nasenöffnungen der **Schildkröten** liegen dicht nebeneinander (304 F, G) über der Mitte des Oberschnabels. Bei *Trionyx* und bei *Chelys fimbriata* stehen beide Öffnungen auf der Spitze eines kleinen Rüssels. Jede Öffnung führt in einen Kanal, welcher sich trichterförmig (*Vh*) nach hinten erweitert und dann nach oben in die geräumige Nasenhöhle, nach unten in einen von indifferentem Epithel ausgekleideten Raum übergeht, welchen wir Choanenhöhle (*chh*) nennen wollen, weil er sich nach hinten in den Choanengang fortsetzt und wie dieser Gang ontogenetisch aus der Gaumenrinne hervorgeht, indem das Gaumenblatt medial mit dem Vomerpolster verwächst (305, 4, 5). Die Lage der sekundären Choanen (*ch''*) ist schon oben geschildert worden. In die Vorhöhle mündet eine große äußere Nasendrüse. Die Muschel (*C*) springt nur als ein flacher Wulst gegen die Nasenhöhle vor, wie aus dem Querschnitt 311 C ersichtlich ist. Die Nasenhöhle wird auch wohl als Pars olfactoria, die Choanenhöhle weniger passend als Pars respiratoria bezeichnet. Auf der medialen Wand der letzteren findet sich bei *Testudo* eine mit Sinnesepithel ausgekleidete Rinne, welche als JACOBSONSches Organ gedeutet wird. Dieses steht hier also noch auf einer sehr primitiven Stufe, indem es sich in die ursprüngliche Choane öffnet, wie bei *Sphenodon* (304 A) und *Lacerta*-Embryonen (303). Die Innervierung erfolgt durch einen medialen Ast des Olfactorius (304 G). Zu dem Organ gehört noch eine Drüse (311 *Gl. nas. med.*), welche von anderen Reptilien nicht erwähnt wird, aber vielleicht der JACOBSONSchen Drüse der Amphibien homolog ist. Bei *Emys* hat sich das JACOBSONSche Epithel sehr stark ausgebreitet und kleidet mit einem oberen, einem unteren und einem vorderen Wulst fast die ganze Choanenhöhle aus. Ein Tränenkanal fehlt den Schildkröten; er ist vermutlich bei den Stammformen wegen der Vorliebe für den Aufenthalt im Wasser nicht zur Ausbildung gelangt.

Das Geruchsorgan der **Krokodile** ist in Anpassung an den langen Gesichtsschädel sehr in die Länge gezogen. Die Nasenlöcher liegen als zwei sichelförmige Schlitze auf einem Höcker der Schnauzenspitze, so daß das Tier sie leicht aus dem Wasser herausstrecken und Luft einziehen kann (181). Ein senkrecht nach unten steigender, von Muskeln und Schwellgewebe (304 *Schw*) umgebener Gang nimmt eine Nasendrüse auf und führt in den nach vorn ausgebuchteten Vorhof (*Vh*). Die Nasenhöhle (*Nh*) zerfällt in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt und öffnet sich zwischen beiden in einen langen Ductus nasopharyngeus (*nphg*). Der linke und rechte Gang vereinigen sich zu einem kurzen gemeinsamen Endstück, welches hinter dem Gaumensegel (*Gs*) in die Rachenhöhle ausmündet. Beim Schlucken unter Wasser verschließt das Gaumensegel diese Öffnungen und verhindert das Eindringen von Wasser in die Nasenhöhle, da das Riechepithel keine Berührung mit Wasser verträgt. Die Außenwand der Nasenhöhle bildet drei von Knorpel gestützte muschelartige Gebilde, welche wir Praeconcha, Concha und Postconcha nennen wollen. Die Concha (*C*) spaltet sich an ihrem freien Ende in zwei Lamellen. Die Praeconcha hängt von oben herab und läuft nach vorn flach aus. Sie

umschließt, ebenso wie die Postconcha, einen Nebenraum (Sinus), welcher mit der Nasenhöhle durch eine Oeffnung in Verbindung steht und von gewöhnlichem Epithel ausgekleidet wird. Neben diesen beiden Sinus kommen noch ein oder zwei andere vor, welche der Nachuntersuchung bedürfen. Das über der primären Choane (*ch'*) befindliche Loch (*tr*) führt vermutlich in den Tränengang. Der Bulbus olfactorius des Großhirns schmiegt sich an die Hinterwand der Nasenhöhle an. Das JACOBSONSche Organ ist, wenn überhaupt, in rudimentärer Form vorhanden. Es wird beschrieben von den Embryonen als kleine dorsale rinnenförmige Ausbuchtung am Anfang des Choanengangs, welche bei jungen Tieren einige Millimeter lang ist und später verschwindet. Da diese Bildung, wie bei *Sphenodon*, in der Region der primitiven Choane liegt, ist die Deutung wahrscheinlich richtig.

X. Aves.

Das Geruchsorgan der Vögel (312) schließt sich an dasjenige der Saurier (304 B) an, indem es aus einem Vorhof und einer Nasenhöhle besteht, welch' letztere

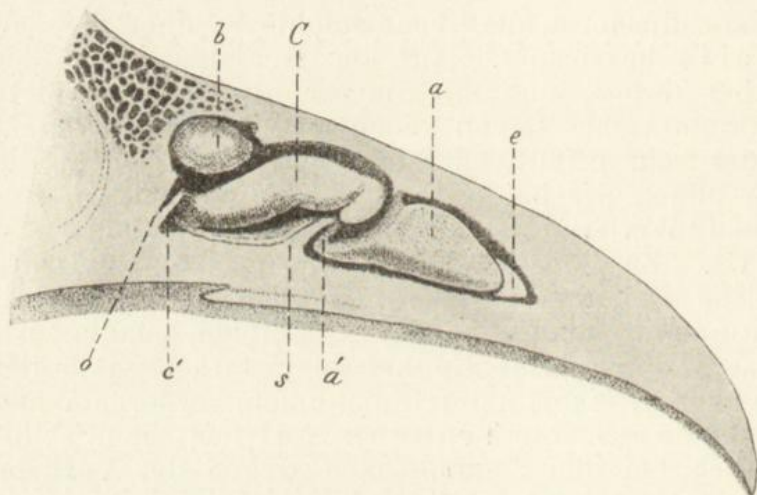


Fig. 312.

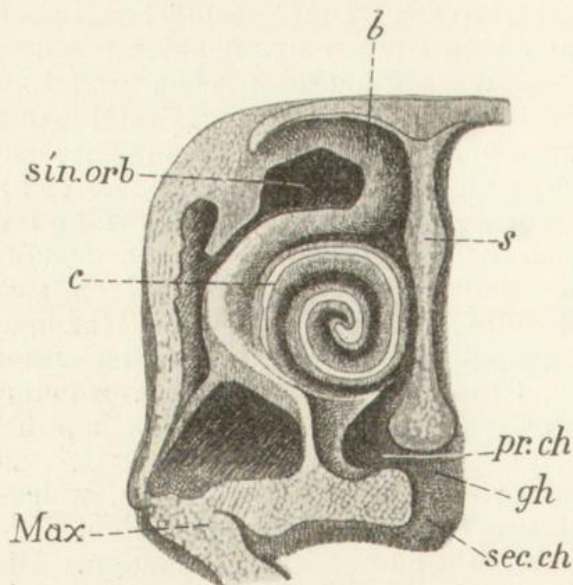


Fig. 313.

mit einer sehr langen primären Choane ausmündet. Beide Abschnitte sind aber physiologisch nicht mehr scharf gesondert, indem der größte Teil der Nasenhöhle respiratorische Bedeutung besitzt durch Anwärmung und Säuberung der Atemluft. Das Organ erreicht eine höhere Stufe durch Aus-

bildung einer Vorhofmuschel und einer zweiten Muschel in der Nasenhöhle, so daß drei Muscheln vorhanden sind, die Vorhofmuschel (Praeconcha, 312 a), die eigentliche Muschel (Concha C) und die hintere Muschel (Riechhügel, Post-

Fig. 312. Längsschnitt durch die Nase von *Meleagris gallopavo*. Fig. 313. Querschnitt durch die Nasenhöhle von *Gallus domesticus* nach GEGENBAUR. *a* Vorhofmuschel, *b* Riechhügel, *C* eigentliche Muschel, *ch* Choane, *e* äußeres Nasenloch, *gh* Gaumenhöhle, *n* Eingang zum Orbitalsinus, *pr.ch* primäre Choane, *s* Septum, *sin.orb* Sinus orbitalis.

concha b). Ein Fortschritt im Vergleich zu den Eidechsen spricht sich auch aus in der Gaumenhöhle, welche dadurch entsteht, daß jeder Oberkiefer einen Fortsatz nach innen abgibt, wodurch ein schmaler Spalt, die unpaare sekundäre Choane (305 7 ch", 313, 314 sec. ch), gebildet wird. Eine vollständige Rückbildung hat das JACOBSONsche Organ erlitten. Beim Embryo tritt auf dem Stadium der offenen Nasenrinne an der medialen Wand eine seichte Grube vorübergehend auf (ähnlich wie in 303, aber viel flacher), welche als letzter Rest desselben gedeutet wird. Diese Rückbildung hängt wohl, wie auch bei Schildkröten, mit der ursprünglich vegetabilischen Nahrung zusammen, welche ganz oder in großen Stücken verschluckt wird und keine oder nur schwache Riechstoffe in der Mundhöhle entwickelt. Der Schnabel dieser beiden Klassen ist jedenfalls eine Anpassung an die pflanzliche Ernährung. Das Riechvermögen der Vögel ist wie bei den Reptilien im allgemeinen nur gering, doch fehlen nach dieser Richtung noch genaue physiologische Versuche. Die geringe Größe der Lobi und Bulbi olfactorii (vgl. I, S. 548) spricht ebenfalls nicht dafür, daß es gut ent-

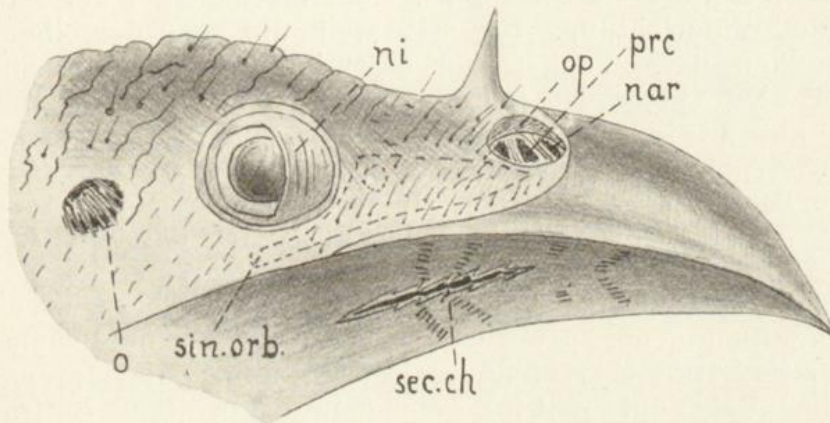


Fig. 314. Geruchsorgan einer Truthenhenne, etwas unter nat. Gr. sec.ch sekundäre Choane, nar Eingang zum Vorhof, op Operculum des Nasenlochs, prc Präconcha, Vorhofmuschel, sin.orb Sinus orbitalis mit dem Eingang zur Postconcha, ni Nickhaut, o Gehöreingang. Orig.

wickelt ist. Manche Wildvögel lassen sich nur mit dem Winde anpirschen, andere verlassen ein Nest, dessen Eier mit den Fingern berührt worden sind.

Die meist runden oder ovalen äußeren Nasenlöcher liegen etwas vor oder an der Basis des Schnabelrückens, nur bei *Apteryx* sind sie sekundär bis an die Spitze des Schnabels gerückt, vielleicht weil der Kiwi seine Nahrung wittert. Sie sind in Form und Größe bei den verschiedenen Familien sehr verschieden: klein bei Singvögeln, groß bei den meisten Sumpf- und Raubvögeln (s. Flamingo I, 235 E, S. 262); in der Regel nackt oder auch von einer Schuppe (Operculum) bedeckt oder bei Raben, Staren und Lerchen von Federn zum Schutz gegen Schmutz. Eine Gruppe von Meeresvögeln wird als Tubinares bezeichnet, weil die Nasenlöcher in Röhren ausgezogen sind, und zwar sind bei den Albatrossen (I, 235 A, S. 258) beide Röhren getrennt, während sie bei den Sturmvögel vereinigt sind. Das Septum setzt sich in diese gemeinsame Röhre bis zur Spitze fort, nur bei *Oceanites* hat die Röhre eine gemeinsame Oeffnung. Die Nares sind bei *Pandion*, *Ardea*, *Larus* spaltförmig und können durch eine weiche Haut ge-

geschlossen werden, um das Eindringen von Wasser zu verhüten. Bei Enten, Wasserhühnern, Kranichen, Reiher, Störchen u. a. fehlt die Scheidewand zwischen beiden Löchern („Nares perviae“), so daß die Vorhöfe hier miteinander zusammenhängen. Merkwürdigerweise sind die Nares bei *Sula* zugewachsen und der Vorhof und die hinterste Muschel fehlen, was auf eine starke Rückbildung des ganzen Organs infolge der Fischnahrung bzw. des Wasserlebens hinweist. Fig. 314 zeigt das Nasenloch einer Truthenne (*Meleagris gallopavo*). Es wird von oben von einem Horndeckel (*op*) zugedeckt und zerfällt in zwei vollständig voneinander getrennte Eingänge: der vordere (*nar*) ist das eigentliche Nasenloch und führt in den Vorhof, der hintere bedeutend größere führt in die mit Schleimhaut ausgekleidete Höhle der Vorhofmuschel und läßt in der Tiefe eine schräg nach unten steigende Falte erkennen. Der Schleim ist durchsetzt von Schmutzteilchen, welche wohl nur der Atemluft entstammen können. Da der Schnabel meist nach unten gehalten wird, wird der Schleim herabfließen und sich vor das Nasenloch legen und so als Filter der Atemluft dienen. Vielleicht dient diese feuchte Höhle auch, wie der Nasenspiegel der Säuger, zur Prüfung der Windrichtung. Fig. 312 stellt die Nase derselben Art von innen gesehen dar. Vorhof und eigentliche Nasenhöhle sind durch einen ventralen Querwulst (*s*) voneinander getrennt. In den Vorhof ragt von außen die große Muschel hinein, deren Hohlraum und Bedeutung wir soeben kennen gelernt haben. Sie wird von Knorpel gestützt und hängt hinten mit dem Querwulst zusammen (*a'*). Das Vorhofepithel, welches sie überzieht, ist nicht sensibel und trägt Cilien. In der Nasenhöhle liegt zu unterst die eigentliche Muschel (*C*), welche der Concha der Reptilien homolog ist. Beim Embryo wird sie von Riechepithel überzogen, später aber macht dieses gewöhnlichem Schleim-epithel Platz. Hinten verbindet sie sich mit dem Septum (*c'*) und dahinter findet sich ein Spalt (*o*), welcher in den orbitalen Luftraum führt. Die Concha ist ein von der Außenwand entspringendes, von Knorpel gestütztes Blatt, welches zweimal eingerollt ist (313). Unter der Muschel öffnet sich der Tränennasengang. Beide primäre Choanen (*pr. ch*) liegen, durch das weiche Septum (*s*) getrennt, dicht nebeneinander und führen in die Gaumenhöhle (*gh*), welche durch die spaltförmige, von gezackten Rändern eingefasste sekundäre Choane (*sec. ch*) mit der Mundhöhle kommuniziert. Die hintere oder obere Muschel (*Postconcha*) springt bei Hühnern halbkugelig in das Lumen vor (*b*) und trägt das Riechepithel. Sie wird daher auch als Riechhügel bezeichnet. Sie bildet gleichzeitig die Wand für einen außen liegenden, zum Orbitalsinus gehörigen Luftraum (*sin. orb.*). Im Vergleich mit den Sauriern (301) sind diese dorsale Erweiterung der Nasenhöhle mit dem Riechhügel und die Vorhofmuschel die für Vögel charakteristischen Bildungen. Die genannten Teile des Geruchsorgans zeigen in Größe und Gestalt bei den einzelnen Familien oft recht beträchtliche Verschiedenheiten. Die vordere Muschel (*Praeconcha*) fehlt bei dem Secretär und bei *Podargus cuvieri*, weil der Vorhof sehr klein ist. Auch bei *Buteo* und *Strix* ist dieser Abschnitt viel kleiner als die Nasenhöhle, und die sichelförmig gebogene Vorhofmuschel ist von mäßiger Größe. Stets hängt sie hinten mit dem Querwulst zusammen. Die mittlere Muschel (*Concha*) ist meist recht ansehnlich und verläuft horizontal oder schräg nach hinten oder unten geneigt; der Grad der Einrollung wechselt: einmal bei *Picus*, $1\frac{1}{2}$ bei *Gallus*, $2\frac{1}{2}$ bei *Anser*. Bei *Columba* ist sie

eine einfache, nicht eingerollte Falte und bei *Psittacus* hat sie die Form eines dicken ovalen Wulstes, während beim Wellensittich nur der Embryo eine Einrollung aufweist. Die hintere Muschel liegt über dem hinteren Ende der Concha und ist von sehr wechselnder Form (rundlich bei Hühnern, dreieckig bei Raubvögeln, länglich bei *Caprimulgus*). Sie ist sehr klein bei *Picus* und *Corvus* und fehlt bei *Columba*, *Sylvia*, *Fringilla*. Die Vögel besitzen eine Nasendrüse, welche am Nasenloch mit zwei Kanälen in den Vorhof einmündet und der äußeren Drüse (304 Gl. ext.) der Reptilien homolog ist. Beide Kanäle vereinigen sich zu einem Ausführgang, welcher nach hinten zur Orbita läuft, an deren oberen Rand die Drüsen sich meist ausbreiten. Bei Papageien, Raub- und Sumpfvögeln kann sie in der Augenhöhle liegen, bei *Falco* in der Oberkieferhöhle. *Larus*, *Numenius*, *Sterna* besitzen sie zwischen den beiden Augen unter der Kopfhaut in einer Furche der Stirnknochen. Bei den Tauben ist sie winzig klein.

XI. Säuger.

1. Morphologische Grundzüge. Das Geruchsorgan der Säuger spielt beim Aufsuchen der Geschlechter und Wittern der Beute und der Feinde eine außerordentliche Rolle. Es ist daher höher entwickelt als bei irgendeiner anderen Klasse der Wirbeltiere, und die Nasenhöhle steht häufig der für das Gehirn bestimmten Schädelhöhle nur wenig an Umfang nach (315) oder übertrifft sie sogar noch (Schaf). Sie liegt bei niederen Säugern vor dem Gehirn (315). Je mehr aber dieses an Größe zunimmt, desto mehr überlagert es die Nasenhöhle, so daß diese

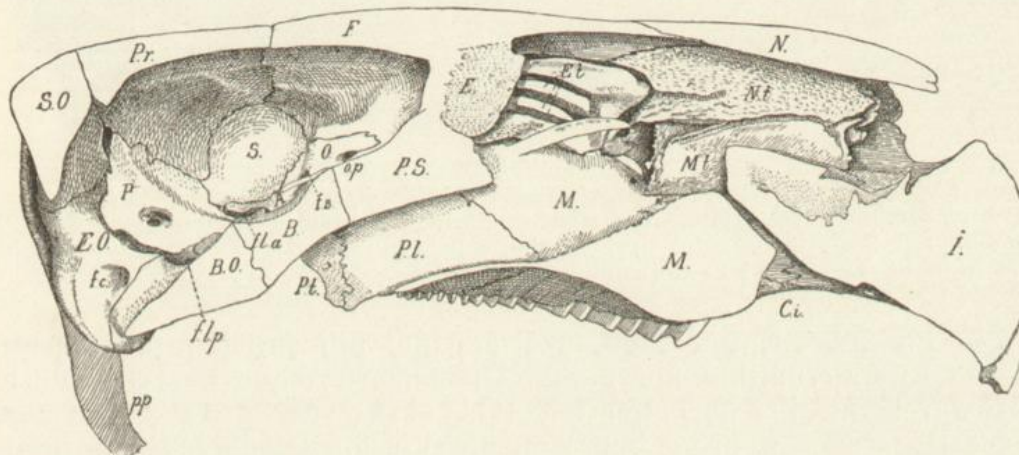


Fig. 315. Längsschnitt durch den Schädel von *Hydrochoerus capybara* nach WEBER. B Basisphenoid, BO Basioccipitale, Ci Canalis incisivus, E Lamina perpendicularis des Ethmoid, EO Exoccipitale, Et Etmoturbinalia, F Frontale, I Intermaxillare, M Maxillare, Mt Maxilloturbinalia, N Nasale, Nt Nasoturbinalia, O Orbitosphenoid, P Petrosum, Pl Palatinum, Pr Parietale, Ps Präsphenoid, Pt Pterygoid, S Squamosum, SO Supraoccipitale.

mit ihrem hinteren Abschnitt eine subcerebrale Lage erhält (319). Sie wird im allgemeinen hinten begrenzt von dem Ethmoidknochen (315 E) und dem darunter liegenden Präsphenoid (Ps), oben und seitlich vom Nasale (N) und Frontale (F), unten vom Maxillare (M) und Intermaxillare (I). Das Ethmoid besteht aus einer mittleren senkrechten Platte (Lamina perpendicularis, 315 E), an welche nach vorn sich das knorpelige Septum anschließt, und aus einer rechten und linken, von vielen

Löchern durchbohrten Siebbeinplatte (*Lamina cribrosa*, 316, 327), durch welche die Fäden des Olfactorius hindurchtreten. Nur bei *Ornithorhynchus* tritt der Riechnerv, wie bei Reptilien und Vögeln, durch ein Loch des Ethmoids hindurch. Die Siebbeinplatte hat bei niederen Säugern (315) eine ungefähr senkrechte Stellung; je mehr der Bulbus olfactorius sich über die Nasenhöhle hinüberschiebt, um so mehr neigt sie sich nach vorn (316, 324), bis sie endlich beim Menschen (319) fast horizontal liegt. Das knorpelige Septum geht ventral in das Pflugscharbein (*Vomer*) über, welches als Belegknochen am unteren Ende des Septums paarig entsteht, später aber zu einer unpaaren Platte verschmilzt (305 6), und trennt zusammen mit der *Lamina perpendicularis* beide Höhlen vollständig voneinander. Die Nasenhöhle der Säuger hat wie bei den übrigen Vierfüßlern eine respiratorische und eine olfactorische Funktion. Ersterer dient die vordere Region mit den zwei Muscheln (*Maxillo-* und *Nasoturbinale*) und der Choanengang, letzterer die hintere bzw. obere Region mit den Siebbeinmuscheln (*Ethmoturbinalia*), welche allein von Riechepithel überzogen sind. Diese beiden Abschnitte sind aber nicht scharf voneinander geschieden. Zwischen dem äußeren Nasenloch und dem Maxilloturbinale breitet sich ein als Vorhof (*Atrium* oder *Vestibulum*) bezeichneter Raum

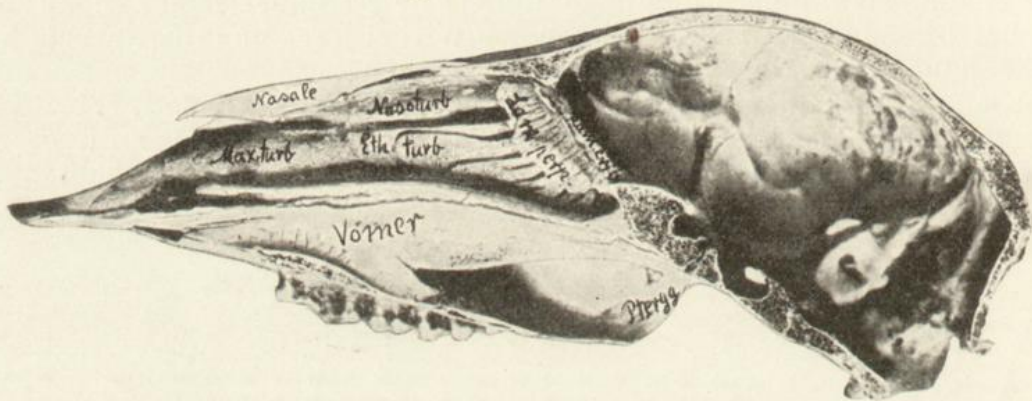


Fig. 316. Nasenmuscheln des Rehs. *Eth.turb* Ethmoturbinalia, *Front* Frontale, *Lam.crib* *Lamina cribrosa*, *Lam.perp* *Lamina perpendicularis*, *Nas* Nasale, *Nasoturb* Nasoturbinalia, *Maxiturb* Maxilloturbinalia. Orig.

aus, in dem das Epithel der äußeren Haut allmählich in das respiratorische Flimmerepithel übergeht. Die äußere Wand des Nasenloches wird durch zwei Knorpelplatten (*Cartilagine alares*, Flügelknorpel) gestützt, während im Dach des Vorhofes jederseits ein Seitenknorpel (*Cartilago lateralis*) liegt, welcher dorsal mit dem Septum zusammenhängt und hinten in das Nasenbein übergeht. Dieser nur von Knorpel gestützte vordere Abschnitt wird als „äußere Nase“ unterschieden. Bei den meisten Säugern bildet sie die gerade Fortsetzung der knöchernen Nase und hebt sich von ihr äußerlich nicht ab. Dies ist jedoch der Fall beim **Rüssel**, welcher an seinem vorderen Ende die beiden Nares trägt, und bei der Nase des Menschen und des Nasenaffen (330) mit ihren nach unten gekehrten Eingängen. Ein Rüssel tritt bei den verschiedensten Säugern in wechselnder Länge auf: bei *Hypsiprymnodon*, *Perameles*, *Choeropus* unter den Beuteltieren, *Sus*, *Saiga* unter den Artiodactylen, *Tapirus* unter den Perissodactylen, *Elephas* und Vorfahren unter den Proboscidea, *Cystophora*, *Macrorhinus* unter den Robben, *Nasua* unter den Carnivoren, *Sorex*, *Erinaceus*,

Talpa, *Myogale*, *Gymnura*, *Macroscelides* unter den Insektivoren, *Rhinopithecus*, *Nasalis* unter den Affen. Er dient meistens nur zum Fühlen und Riechen und ist nicht besonders beweglich. Durch Verkalkung des Septums entstehen die Rüsselknochen des Schweins und des Maulwurfs, durch die das Wühlen in der Erde erleichtert wird. Durch eine stark entwickelte Muskulatur dient der Rüssel beim Tapir und Elefanten sogar als Greiforgan. 316 A zeigt, daß das Charakteristische des Rüssels die vergrößerte, horizontal oder abwärts verlaufende Vorderfläche der Oberlippe ist. Daher kann man auch nicht die Nase des Menschen (319) oder des Nasenaffen (331) als eine beginnende Rüsselbildung ansehen, denn bei ihnen hat sich das Dach der Nasenröhre dorsalwärts ausgebuchtet und kippt im Laufe der Ontogenie die senkrechten Nasenlöcher nach vorn in die Horizontale über, während die Vorderwand der Oberlippe sich nicht verändert.

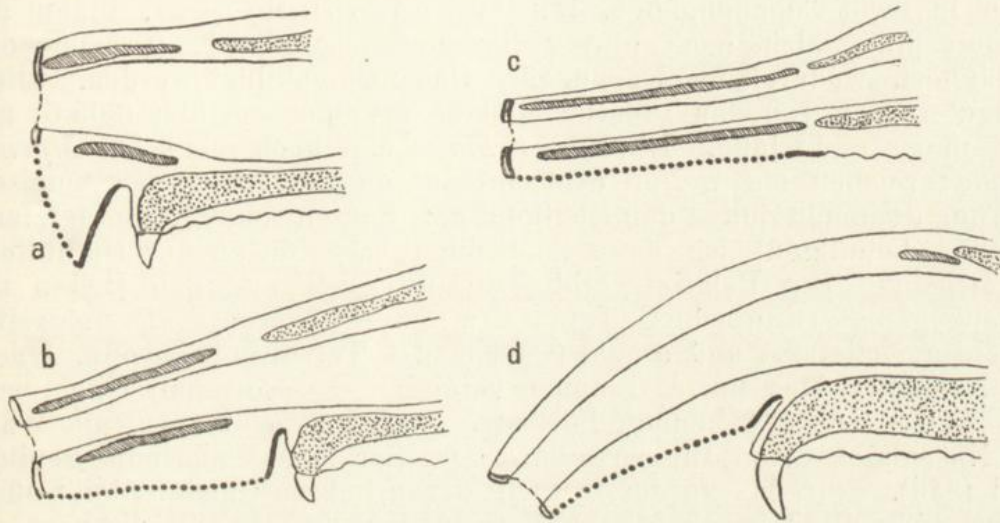


Fig. 316 A. Schnauzen- und Rüsselbildungen der Säuger nach BOAS. a Hundeschnauze. Rüssel: b vom Rüsselspringer (*Macroscelides*), c vom Nasenbär (*Nasua*), d vom Tapir. Einfache starke Linie = Schleimhautseite der Oberlippe. Doppelt starke Linie = Umgebung des Nasenlochs. Punktierte Linie = Vorderfläche der Oberlippe. Schraffiertes Feld = Knorpel. Punktiertes Feld = Knochen. Die Schnitte laufen sagittal durch eine Nasenröhre und lateral vom Knorpelseptum. Sie zeigen vorn den dorsalen und den ventralen Rüsselknorpel, welche mit Ausnahme von *Tapirus* und *Elephas* durch den ganzen Rüssel ziehen, und dahinter das Os nasale und das Os intermaxillare.

Die Säuger besitzen wie die Scinke, Krokodile und Vögel einen **sekundären Gaumen**, welcher vorn hart und hinten weich ist und die Nasenhöhle von der Mundhöhle trennt. Beim Embryo tritt zuerst eine Geruchsgrube auf, welche sich später nach hinten zu einem Blindsack verlängert, der schließlich mit seinem Hinterende in die Mundbucht durchbricht und so die primäre Choane erzeugt (307, 308). Durch diese Art der Entwicklung unterscheiden sich die Säuger etwas von den Sauropsiden, bei denen eine Nasenrinne gebildet wird, welche sich ventral schließt bis auf das äußere Nasenloch und die primäre Choane. Dieser Modus ist sicherlich der ursprüngliche, denn er findet sich auch bei *Echidna*. Das Verhalten der übrigen Säuger ist als eine Modifikation desselben anzusehen, welche dadurch entsteht, daß die Verwachsung des lateralen und medialen Nasenfortsatzes (307) das Hinterende der Nasenrinne in einen Blindsack verwandelt, der dann sekundär

durchbricht, nachdem der Oberkiefer und der Stirnfortsatz sich vereinigt haben. Die Aehnlichkeit mit den Amphibien (s. S. 306) ist also nur eine äußere, denn bei diesen wächst die Nasengrube von Anfang an als Blindsack nach hinten unabhängig von Oberkiefer und Stirn. Die primäre Choane der Säuger ist ein sehr langer Spalt, ungefähr von der Größe des respiratorischen Abschnittes (321 von *P—a*). Indem nach außen von ihr eine Falte (Gaumenfalte, *Gf*) auftritt, welche nach innen zu vorwächst und sich mit der der Gegenseite vereinigt (vgl. S. 312), entsteht der sekundäre Gaumen, welcher einen Teil der Mundhöhle, die Gaumenhöhle, der Nasenhöhle angliedert. In ihn wächst vorn ein Fortsatz des Maxillare, dahinter ein solcher des Palatinum ein, während noch weiter nach hinten der Gaumen weich bleibt und sich als ein Gaumensegel (*Velum palatinum*) zur Zungenwurzel herabsenkt (319). Die Gaumenhöhle ist zuerst unpaar, zerfällt aber dann in zwei Choanengänge, *Ductus nasopharyngei*, indem das Vomerseptum sich nach hinten bis zur Schädelbasis (Präspheoid) verlängert, wodurch zwei sekundäre Choanen gebildet werden. Diese Gänge werden von den Palatina und dem Vomer gestützt (305 6) und sind meist nicht lang. Nur bei *Echidna* und noch mehr bei *Myrmecophaga* reichen sie weiter nach hinten, da die lange zur Ameisennahrung dienende Zunge den Kehlkopf nach hinten schiebt. Bei letzterer Gattung beteiligen sich dann auch die Pterygoide an der Umhüllung des Ductus. Die Palatina bilden ursprünglich nur den Boden der Choanengänge (Kaninchen, Tapir u. a.), auf höherer Stufe umgreifen sie sie auch lateral und dorsal (Cerviden, Carnivoren, Schwein, *Hyrax* u. a., 305 6). Der harte Gaumen vereinigt sich vorn mit einem vom Zwischenkiefer ausgehenden Fortsatz, so daß also die ventrale Wand der Nasenhöhle vom Intermaxillare, Maxillare und Palatinum gebildet wird (315). Nur das vorderste Ende der primären Choane bleibt offen, indem hier die Verwachsungen unterbleiben. So finden wir vorn am harten Gaumen zwei sehr verschieden weite *Canales incisivi* s. *Ductus nasopalatini* (315, 321 c. i), welche von zwei Schleimhautkanälen [STENOSCHEN¹) Gängen] ausgefüllt werden. In diese Gänge münden die JACOBSONSchen Organe, welche demnach ihre altererbte Lage zur primären Choane beibehalten haben, obwohl sie vielfach stark rückgebildet sind. Die Foramina incisiva fehlen nur den Walen, Robben, einigen Fledermäusen und dem erwachsenen Menschen. Diese dritten Nasenlöcher sind also eine für die Säuger sehr charakteristische Bildung.

Das auffallendste Merkmal der Säugernase ist die riesige Entfaltung der **Muscheln**. Zu der einen Muschel, welche den Sauriern zukommt (302, 304 bei C) und die uns bei Säugern als Maxilloturbinale wieder begegnet, kommen Neuerwerbungen in Gestalt des Nasoturbinale und der Ethmoturbinalia. Die Muscheln zerfallen nach ihrer ontogenetischen Entstehung in laterale Bildungen (Maxillo- und Nasoturbinale) und in mediale (die Siebbeinmuscheln), welche aus den hinteren Partien der septalen Wand in wechselnder Zahl hervorgehen und später lateralwärts rücken. Das Maxilloturbinale (*Concha inferior*) ist die Nasenmuschel im engeren Sinne und ohne Zweifel homolog der *Concha* der Saurier. Die untere Muschel entspringt im fertigen Zustand vom

1) NIKOLAUS STENO, 1638—1687, Entdecker der Muskelkontraktion, Arzt, Anatom und Geologe. Die häufig gebrauchte Bezeichnung „STENSONSche Gänge“ ist unrichtig gebildet.

Oberkiefer, wird aber wie alle Muscheln als selbständiger Knorpel angelegt, welcher später verknöchert und mit dem benachbarten Knochen verwächst. Jede Muschel besteht aus einer Basallamelle, welche ursprünglich in eine doppelte Einrollung (320 A) ausläuft; durch allmähliche Rückbildung (B) sind daraus einfach gerollte oder hakenförmige (E, F) Formen geworden, während die gefalteten (C) und dendritischen (320 D und 326) Muscheln als progressive Veränderungen anzusehen sind. Die untere Muschel trägt Flimmerepithel, welches nicht zum Riechen dient und vom Trigeminus versorgt wird. Sie kommt konstant bei allen Säugern mit Ausnahme des afrikanischen Elefanten und der Zahnwale vor, aber so, daß verschiedene Formen in einer Ordnung beobachtet werden und durch Uebergänge verbunden sein können. So besitzen unter den Carnivoren die Ursiden, Caniden,

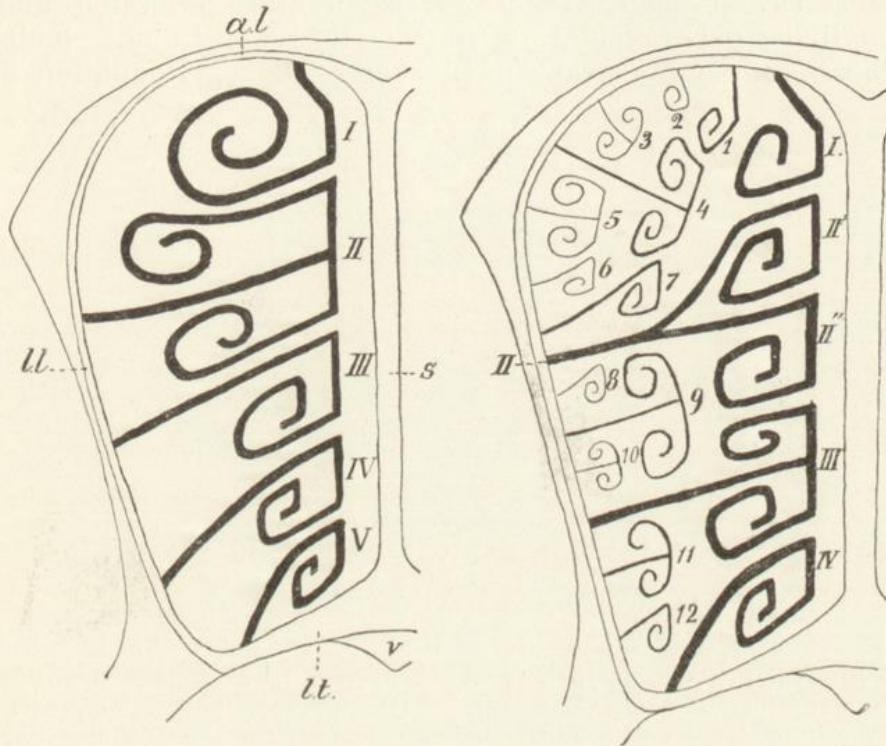


Fig. 317. Schematische Querschnitte durch die Nasenhöhle von Säugern dicht vor und parallel zu der Siebplatte, nach PAULLI. Links einfacher Typus ohne Ectoturbinalia, rechts komplizierter Typus, etwa wie bei Hirschen und Rindern, mit medialer und lateraler Reihe von Ectoturbinalia (1–12) und Endoturbinalia (I–V). *al* Ala oder Dorsalwand, *ll* Lamina lateralis, *lt* Lamina terminalis, *s* Septum, *v* Vomer.

Musteliden ästige, die Hyäniden und Feliden eingerollte Nasenmuscheln. Ganz enorm ausgebildet ist die Verästelung bei den unteren Muscheln der Robben, deren Ethmoturbinalia so kurz sind, daß das Riechvermögen wie bei vielen Wassersäugetieren rückgebildet sein wird. Da die Robben meist im hohen Norden leben, so bedürfen sie wahrscheinlich einer intensiven Erwärmung der Atemluft. Gefaltete Nasenmuscheln finden sich bei Igel, Tapir, manchen Nagern. Das Maxilloturbinale liegt so am Eingang der knöchernen Nasenhöhle, daß die ganze Atemluft durch ihre Spalten hindurchstreifen muß. Sie dient daher zum Anwärmen und zum Reinigen derselben. Dorsal von ihr liegt das meist viel kleinere Nasoturbinale (315, 316), welches so genannt wird, weil es mit dem Nasale verwachsen ist und dieses häufig in ganzer

Länge begleitet. Nach hinten zu verlängert es sich meist bis über die Ethmoturbinalia, zu denen es von manchen Forschern gerechnet wird, weil es in seinem hinteren Abschnitt Riechepithel trägt. Vorn aber geht dieses in gewöhnliches Flimmerepithel über und wird hier vom Trigemini innerviert. Die Ontogenie zeigt, daß es eine laterale Bildung ist, welche mit den Siebbeinmuscheln nichts zu tun hat und als eine Neuerwerbung der Säuger anzusehen ist. Sein Hinterende springt häufig kegel- oder hakenförmig nach unten vor (*Proc. uncinatus*). Den kompliziertesten Bau zeigen die Ethmoturbinalia, welche hinten mit der Siebbeinplatte und seitlich mit der Seitenwand (317 II) der Ethmoidhöhle zusammenhängen. Sie zerfallen in die Endoturbinalia (I—V) und in die kleineren Ectoturbinalia (1—12), welche bei Beuteltieren, Insektenfressern und Fledermäusen in einer Reihe, bei Huftieren, Fleischfressern, Robben, Nagern u. a. in einer lateralen und einer medialen Reihe (317, rechts) auftreten. Die Ectoturbinalia fehlen noch dem Schnabeltier und verschwinden zuerst bei der Reduktion des Ge-

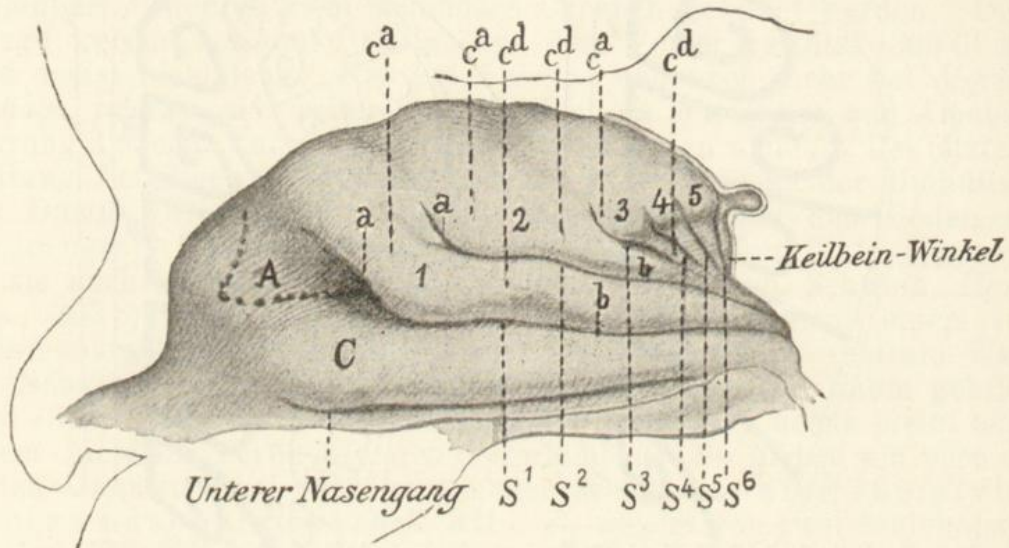


Fig. 318. Rechte Nasenseite eines menschlichen Embryos aus dem 9.—10. Monat, mit 6 Hauptfurchen (S^1 — S^6), wodurch 5 Hauptmuscheln (1—5) umgrenzt werden. Jede Furche besteht aus einem aufsteigenden (a) und einem horizontalen Teil (b), wodurch 2 Schenkel (c^a , c^d) gebildet werden. Letzterer ist die phyletisch jüngere Bildung. Nach KILLIAN.

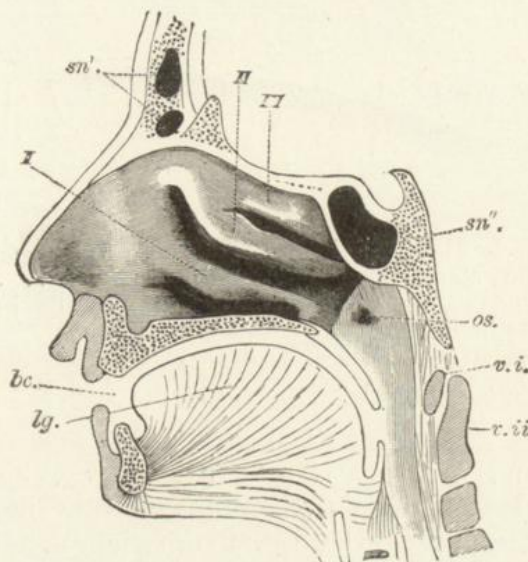
ruchsorgans (Primates, Prosimii). Sie sind daher als spätere phyletische Bildungen anzusehen. Die Zahl der Ethmoturbinalia wird bestimmt durch die Zahl der vom Siebbein abgehenden Basallamellen, welche mehrere Seitenlamellen tragen und am freien Ende in ein oder zwei Einrollungen übergehen können. Alle diese Vorsprünge werden vom Riechepithel überzogen. Von den Endoturbinalia scheinen ursprünglich fünf vorhanden gewesen zu sein, wie noch jetzt bei Marsupialen. Ihre Zahl kann sich vergrößern und ist bei *Orycteropus* sogar bis auf elf gestiegen. Sie liegen stets in einer Reihe über- oder hintereinander. Bei Rückbildung des Geruchsorgans sinkt ihre Zahl auf zwei (manche Prosimii) oder eins (manche Catarrhini), um bei den Zahnwalen ganz zu fehlen. Die Einrollungen der Endoturbinalia werden als Riechwülste bezeichnet. Ihre Zahl und Ausbildung schwankt, je nach der Riechfähigkeit oft bei nahen Verwandten. Nur bei den Carnivoren zeigen sie größere Konstanz. Die folgende Uebersicht zeigt, welche Ver-

schiedenheiten schon innerhalb der Huftiere vorkommen. Es besitzen, wenn das Nasoturbinale den Endoturbinale zugerechnet wird:

Ruminantia	5	Endoturbinale mit 6	Riechwülsten und 13–20	Ectoturbinale
Schwein	7	" "	8	" "
<i>Dicotyles labiatus</i>	8	" "	8	" "
<i>Tapirus americanus</i>	7	" "	8	" "
<i>Rhinoceros sondaicus</i>	6	" "	8	" "
Pferd	6	" "	6	" "

Die Vermehrung der Endoturbinale erfolgt durch Spaltung einer Basallamelle, wie ein Vergleich verwandter Arten (Tapir, Rhinoceros) erkennen läßt.

Fig. 319. Sagittalschnitt durch die Nase und Mundhöhle des erwachsenen Menschen. *I* Concha inferior (Maxilloturbinale), *II* Concha media (Ethmoturbinale I), *III* Concha superior (Ethmoturbinale II), *bc* Mund, *lg* Zunge, *os* Ohrtrumpete, *sn'* Stirn-, *sn''* Keilbeinhöhle, *vi*, *vii* erster und zweiter Halswirbel. Aus WIEDERSHEIM.



Für das Geruchsorgan der Säuger sind gewisse **Nebenhöhlen** sehr charakteristisch, welche den Schädel mehr oder weniger pneumatisch machen. Sie stehen mit der Nasenhöhle in offener Verbindung, werden von Schleimhaut ausgekleidet und können einen Teil der Ethmoturbinale beherbergen. Die größte und verbreitetste unter ihnen ist der Sinus maxillaris (Oberkieferhöhle, HIGHMORE's Höhle 329 Kf), welcher sich oberhalb des Maxilloturbinale in die Nasenhöhle öffnet und bei manchen Säugern einige Ectoturbinale aufnimmt. Bei Ungulaten und

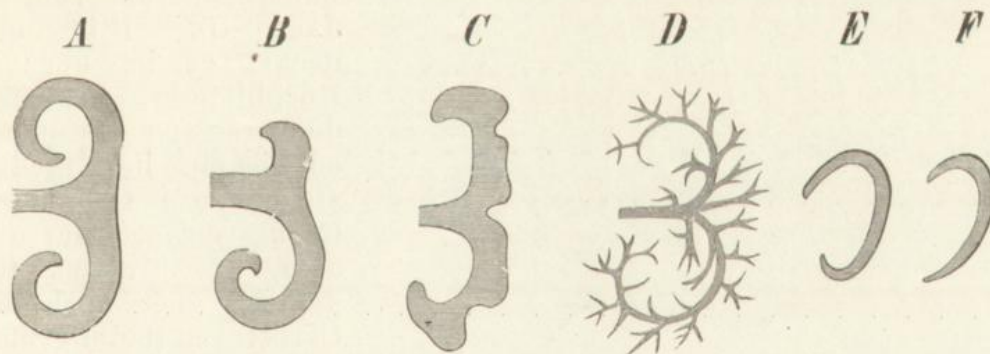


Fig. 320. Verschiedene Formen des Maxilloturbinale im Querschnitt, nach ZUCKERKANDL. **A** ursprünglich doppelt eingerollte Form. **B** Umwandlung zur einfachen Einrollung. **C** gefaltete Form. **D** dendritische Form. **E**, **F** einfache Einrollung.

Elefanten (327) dehnt er sich auf die benachbarten Knochen aus. Er fehlt bei Robben und Walen. Die Nasenhöhle setzt sich dorsal in den Sinus frontalis (Stirnhöhle, 319 *sn'*, 329 A, *sin.fr*), ventral als Sinus sphenoidalis in das Prä-, zuweilen auch noch in das Basisphenoid fort (*sn''*). Solche nasalen Nebenräume fehlen noch den

Monotremen. Sie sind stark entwickelt bei großen Tieren, namentlich bei Huftieren und Elefanten (327, 328), und ihre Hauptaufgabe besteht darin, die Schädeloberfläche und Masse im Anpassung an Muskeln, Zähne, Geweihe u. dgl. zu vergrößern, ohne sie doch beträchtlich

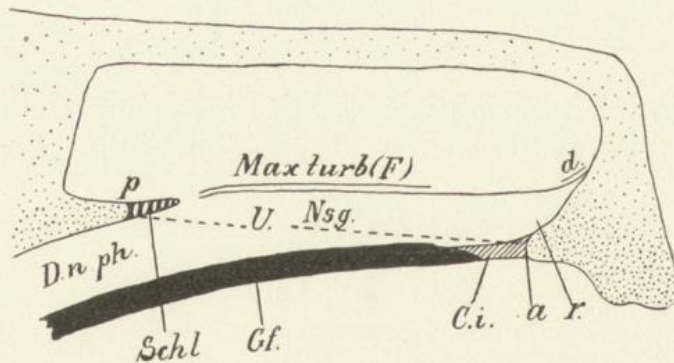


Fig. 321. Schematisierter Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle eines Säugers. *P*.....a primäre Choane, *Schl* Schlußplatte, *C.i* Canalis incisivus, *Gf* Gaumenfalte, *U.Nsg* unterer Nasengang, *Max turb(F)* Maxilloturbinalen, *d* dessen vordere Verlängerung, *D.n.ph.* Ductus nasopharyngeus. Aus WEBER.

schwerer zu machen. Die Beziehungen zur Nasenhöhle sind daher erst sekundärer Art. Bei vielen größeren Säugern (Ungulaten, Carnivoren, Menschen, Elefanten) kommen hierzu noch kleinere Höhlen, sog. Siebbeinzellen, Cellulae ethmoidales, welche zwischen den Ethmoturbinalia entspringen und sich lateral und dorsal verschieden weit in die umgebenden Knochen ausdehnen. Beim Menschen werden sie als Cellulae anteriores

und posteriores (329 A, *ca*, *cp*) unterschieden. Wie aus der Erklärung von 328 und aus 327 hervorgeht, sind sie namentlich beim Elefanten erstaunlich entwickelt.

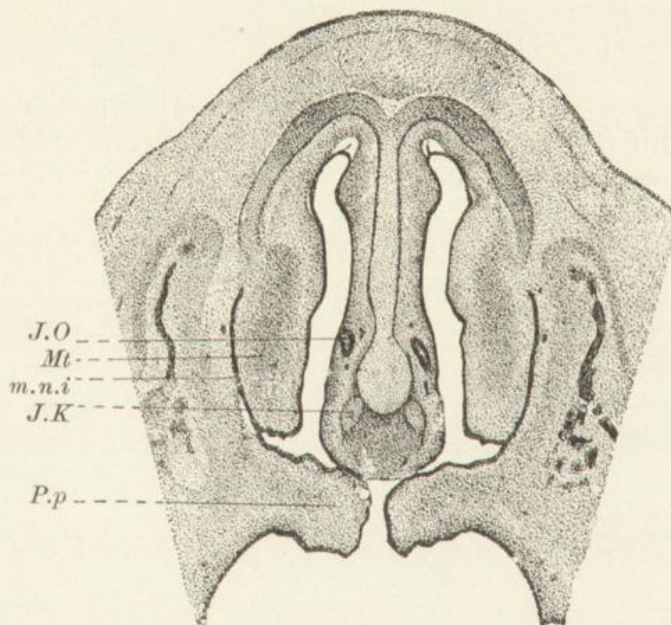


Fig. 322. Schnitt durch das Geruchsorgan eines menschlichen Embryos von 28 mm Länge, nach PETER. *J.O* JACOBSONSches Organ, *J.K* JACOBSONscher Knorpel, *m.n.i* Meatus narium inferior, *Mt* Maxilloturbinalen, *P.p* Processus palatinus.

Das JACOBSONSche Organ (Organon vomeronasale) oder Nasenbodenorgan

kommt den meisten Säugern zu und wurde bei ihnen zuerst von L. JACOBSON 1811 entdeckt; es ist aber in Rückbildung begriffen, denn es ist besonders entwickelt bei niedrig stehenden Ordnungen (Monotremen, Marsupialen, Insectivoren, Rodentia), aber auch bei Carnivoren (beim großen Hund 3 cm lang) und Huftieren (Schaf 7 cm, Rind 15 cm, Pferd ca. 18 cm lang) gut ausgebildet, während es bei spezialisierter Lebensweise (Robben, manche

Fledermäuse) verkümmert und bei Altweltsaffen und Walen vollständig verschwunden ist. Näheres über die Ursachen s. später. Der Mensch besitzt noch embryonale Reste (322) im Septum. Das JACOBSONSche

Organ der Säuger ist ein horizontal verlaufender und vorn ausmündender Schlauch unter dem Boden der Nasenhöhle neben dem Septum (323), dessen mediale Wand ein hohes Sinnesepithel trägt, während die laterale von einem kubischen Epithel in 1—2 Lagen bedeckt wird. Er wird umgeben von einem medialen, schüsselförmigen oder auch wohl röhrenförmigen (323) Knorpel, welcher wegen seiner Lage als paraseptaler oder JACOBSONScher Knorpel (*C.J*) bezeichnet wird. Dieser tritt selbständig auf, kann aber mit der lateralen Knorpelkapsel verwachsen. Er verknöchert bei *Sorex*. Bei *Ornithorhynchus* springt er muschelförmig (*m*) gebogen gegen das Lumen vor, so daß ein ventraler Wulst gebildet wird wie bei manchen Reptilien (301), deren Knorpel aber ein Teil der Nasenkapsel ist. *Echidna* (323 C) besitzt diese Muschel in etwas einfacherer Form, während sie bei allen übrigen Säugern fehlt. Der Wulst selbst hat gewöhnliches Flimmerepithel, während die mediodorsale Decke das von einem Seitenast des Olfactorius versorgte Sinnesepithel trägt. Bei Beutlern und *Tupaia* kommt auch ein Knorpel in der Papille zwischen den Mündungen der Canales nasopalatini vor. Letztere Gattung, die den Insectivoren und Prosimiern nahesteht, hat ferner einen lateralen Knorpel, der auch *Dasypus*, *Orycteropus* und einigen Nagern zukommt, aber höheren Säugern fehlt. Das Hinterende des JACOBSONSchen Organs nimmt bei niederen Säugern eine oder zwei Drüsen auf und erinnert dadurch an die Amphibien (295 *Gl. jac*), und außer ihnen finden sich zuweilen noch kleinere Drüsen am oberen oder unteren Rande, so daß das Lumen immer von Sekret erfüllt ist. Dazu kommen andere **Nasendrüsen**, welche in Zahl und Anordnung oft bei nahen Verwandten sehr wechseln und wie auch der Tränennasengang in den vordersten Teil der Nasenhöhle einmünden. Fast bei allen Ordnungen findet sich eine innerhalb der Knorpelkapsel liegende laterale sog. STENOSche Drüse, deren Ausführgang ziemlich parallel dem Ductus lacrimalis nach vorn zum Naseneingang läuft. Der Mensch besitzt sie nur auf frühen Embryonalstadien (20—70 mm Länge) als vorübergehende kleine Einstülpung etwas vor der Anlage des rudimentären Nasoturbinale. Auch beim Rind atrophiert sie embryonal. Wegen ihrer Lage und Ausmündung kann man sie mit der äußeren Nasendrüse der Reptilien (304 *Gl. ext*) homologisieren. Extrakapsuläre Drüsen sind namentlich bei niederen Säugern beobachtet worden, so eine laterale bei Beuteltieren, 16 kleinere laterale bei der Maus und ein Paket von 2 oder mehr medialen Drüsen (4 bei der Maus) im Septum dicht über dem primären Gaumen. Alle diese intra- und extrakapsulären Drüsen erzeugen ein seröses Sekret, welches die Wände der Nasenhöhle durch Verdunstung feucht erhält. Es sammelt sich am Boden der Höhle an und fließt durch die primäre Choane ursprünglich ab. Nach Bildung des sekundären Gaumens erhält sich jederseits ein Ductus nasopalatinus (*Canalis incisivus*, 315 *c.i*) mit dem STENOSchen Gang für diesen Abfluß. Wir verstehen jetzt, daß das septale JACOBSONSche Organ die phyletische Neigung hat, mit seiner Mündung in diesen Ductus hinabzusteigen, denn in ihm als der tiefsten Stelle sammelt sich Drüsensekret an und kann in dieses Organ eindringen.

Ursprünglich muß diese Mündung in oder neben dem Septum in die Nasenhöhle erfolgt sein, wie noch jetzt bei Nagern, *Dasypus*, unter den Edentaten bei *Tatusia* und *Tamandua*, und bei dem rudimentären Organ des Menschen (322). Der Beutler *Trichosurus vulpecula* zeigt

den Porus am Uebergange in den Ductus. Bei Monotremen, *Sorex*, *Orycteropus* und *Mustela* mündet das Organ in dessen oberes Ende, bei *Didelphys*, Schwein, Hund, *Myestes* in die Mitte, bei Lemur, Rind und Schaf in das untere Ende. Bei mikrosomatischen Säugern finden wir in der Regel eine geringere Ausbildung dieser Drüsen und daher eine Rückbildung oder einen Verschuß (Mensch) der STENOSchen Gänge, weil diese dem Sekretabfluß dienen. Damit kann eine Rückbildung des JACOBSONSchen Organs Hand in Hand gehen. Jedoch zeigen beide Organe sich bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander. Bei den Robben, Walen, einigen Fledermäusen und dem erwachsenen Menschen hat der Verlust mehr oder weniger zu einem Verschuß des Ductus geführt. Bei den Walen sind aber die oralen Oeffnungen der STENOSchen Gänge noch vorhanden. Bei Altweltaffen (*Cercopithecus*, *Inuus*) und gewissen Chiropteren (*Pteropus*) ist das JACOBSONSche Organ verschwunden, aber der Ductus hat sich unverändert erhalten. Pferd, Kamel und Giraffe zeigen ein trichterförmig erweitertes nasales Ende des Ductus, in den das gut entwickelte JACOBSONSche Organ einmündet, während das orale Ende verschlossen ist, so daß also eine Verbindung mit der Mundhöhle fehlt. Für das Verständnis der Funktion des JACOBSONSchen Organs der Säuger ist wichtig, daß es immer mit Schleim gefüllt ist und daß in der lateralen Wand sich fast immer eine starke Vene befindet, die häufig in ein Schwellgewebe von vielen Gefäßen aufgespalten ist, zwischen denen sich glatte Muskeln und elastische Fasern ausbreiten. Wenn dieses Gewebe, welches der lateralen Wand des umhüllenden Knorpels angeheftet ist, sich zusammenzieht, so muß sich das Lumen des Organs erweitern und Sekret von außen aufsaugen, welches sich im Munde oder in der Nase mit Riechstoffen beladen hat. Später wird es von dem Sekret der JACOBSONSchen Drüsen wieder verdrängt. Es scheint daher solche Riechstoffe wahrzunehmen, die sich mehr in einer Flüssigkeit als in einem gasförmigen Medium anreichern. Vgl. auch S. 356.

Der **Tränenkanal** mündet bei den Säugern unter dem Maxilloturbinale (Schwein, Mensch, 700) in die Nasenhöhle ein oder weiter nach vorn neben oder in dem Nasenloch (Pferd, Wiederkäuer, Carnivoren).

Aus vorstehender Schilderung ergibt sich, daß das Geruchsorgan der Säuger manche Besonderheiten besitzt: die nicht selten teilweise Verlagerung unter die Schädelhöhle, die Lamina cribrosa, die als Neuerwerbungen anzusehenden Ethmoturbinalia und das Nasoturbinale, die häufig sehr komplizierte Aufrollung der Muscheln, die Verbindung der Nasenhöhle mit verschiedenen lufthaltigen Räumen des Schädels, laterale und andere Nasendrüsen, die STENOSchen Gänge für den Schleimabfluß und die Ausmündung der vielfach in Rückbildung begriffenen JACOBSONSchen Organe. In der Gaumenbildung (305, 6) und in der Verlagerung der sekundären Choanen nach hinten stimmen die Säuger durch Konvergenz überein mit den Krokodilen. Ontogenetisch weicht das Geruchsorgan von den Sauropsiden dadurch etwas ab, daß die primäre Choane durch Durchbruch in die Mundhöhle entsteht.

2. Besondere Verhältnisse bei einigen Ordnungen der Säuger.

Das Riechvermögen ist bei den einzelnen Ordnungen der Säuger sehr verschieden ausgebildet; den makrosomatischen Familien mit guter Ausbildung des Organs, welche die Ueberzahl bilden, stehen die mikrosomatischen Primaten mit rückgebildetem Organ und die anosmatischen Zahnwale gegenüber. Wir erwähnen daher noch folgende Einzelheiten.

a) Monotremen. Die Nares von *Echidna* liegen an der Spitze der schnabelartig verlängerten Schnauze, etwas über deren Vorderrand. Das Maxilloturbinale ist verhältnismäßig einfach gebaut, indem die Basallamelle sich in 4 kurze breite Aeste spaltet, zwischen denen Furchen liegen. Zwei von diesen treten bei Seitenansicht hervor (324). Darüber liegt das kleine Nasoturbinale. Die 7 Endoturbinalia mit 8 Riechwülsten folgen fast vertikal hintereinander unter der Vorderbucht der Schädelhöhle mit dem großen Lobus olfactorius, und jedes

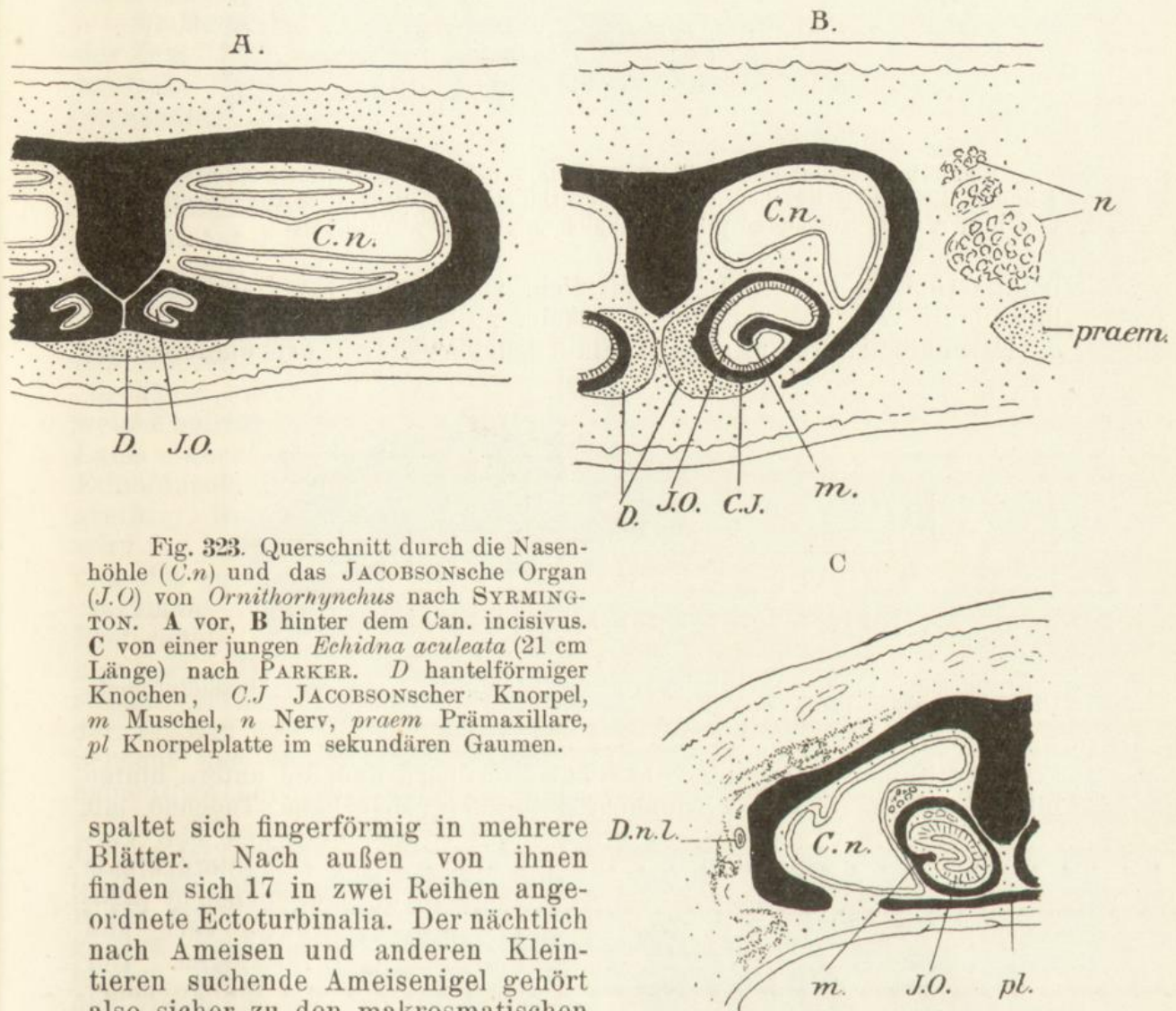


Fig. 323. Querschnitt durch die Nasenhöhle (*C.n.*) und das JACOBSONSche Organ (*J.O.*) von *Ornithorhynchus* nach SYRMINGTON. **A** vor, **B** hinter dem Can. incisivus. **C** von einer jungen *Echidna aculeata* (21 cm Länge) nach PARKER. *D* hantelförmiger Knochen, *C.J.* JACOBSONScher Knorpel, *m* Muschel, *n* Nerv, *praem* Prämaxillare, *pl* Knorpelplatte im sekundären Gaumen.

spaltet sich fingerförmig in mehrere Blätter. Nach außen von ihnen finden sich 17 in zwei Reihen angeordnete Ectoturbinalia. Der nächtlich nach Ameisen und anderen Kleintieren suchende Ameisenigel gehört also sicher zu den makrosmatischen Säugern, und sein Geruchsorgan zeigt keinen primitiven Charakter der Ethmoturbinalia. SEMON beobachtete, daß ein Ameisenigel, der ungefähr eine Meile in einer Kiste von seinem Nest verschleppt wurde, zu diesem in gerader Richtung zurückkehrte, was ein erstaunlich feines Riechvermögen beweist. Die horizontale, sehr lange und breite Lamina cribrosa zeigt das gewöhnliche Verhalten mit vielen Löchern. Gerade hinter dem JACOBSONSchen Organ stehen die beiden Nasenhöhlen unter dem Septum durch einen Querspalt miteinander in Verbindung, was auch für *Ornithorhynchus* gilt. Ueber dieses Organ selbst vgl. das oben Gesagte. Pneumatische Räume fehlen, wie auch beim Schnabeltier.

Ornithorhynchus. Die 2 runden Nares sitzen dicht nebeneinander um $\frac{1}{3}$ Schnabellänge hinter dem Vorderrand des Schnabels, damit sie

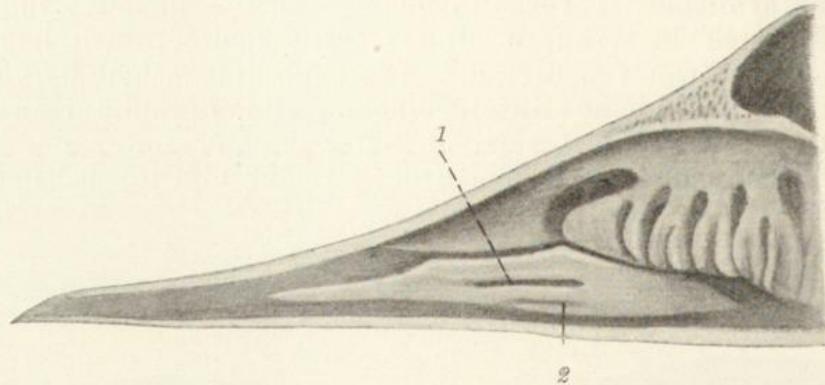


Fig. 324. Rechte Nasenhöhle von *Echidna aculeata typica* nach ZUCKERKANDL. 1 und 2 die beiden Furchen des Maxilloturbinale. Darüber vorn das Nasoturbinale und hinten die vordersten Ethmoturbinalia unter der Schädelhöhle.

beim Gründeln im Schlamm sich nicht verstopfen. Ein Sphincter, wie ihn andere Wassersäuger haben, scheint zu fehlen. Ganz vorn ist aber die Nasenhöhle durch zwei horizontale Scheidewände in drei übereinander

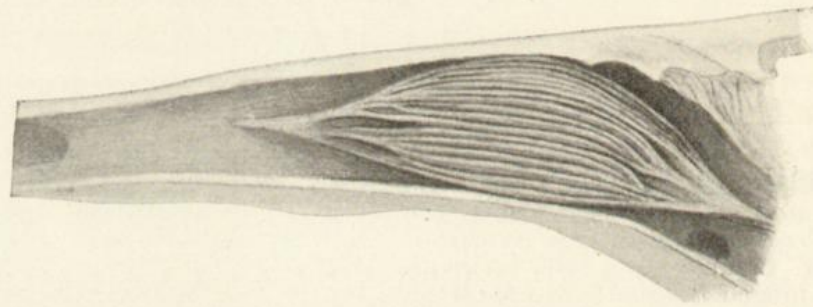


Fig. 325. Rechte Nasenhöhle von *Ornithorhynchus* mit dem Maxilloturbinale. Vergr. $\frac{2}{1}$. Nach ZUCKERKANDL.

liegende Kammern geteilt, von denen die obere und die untere hinten blind endigen (323 A). Vielleicht füllen sie sich beim Tauchen mit

Wasser und bewirken den Verschuß. Das Maxilloturbinale zeigt in der Seitenansicht (325) 17 Leisten, welche vorn und hinten sich vereinigen. Der Querschnitt bietet infolge vieler sekundärer und tertiärer Lamellen ein sehr kompliziertes Bild (326). In Anpassung an das Wasserleben scheint das Riechvermögen gering zu sein, denn es sind nur 3 Endoturbinalia mit 4 Riechwülsten vorhanden, während die Ecto-

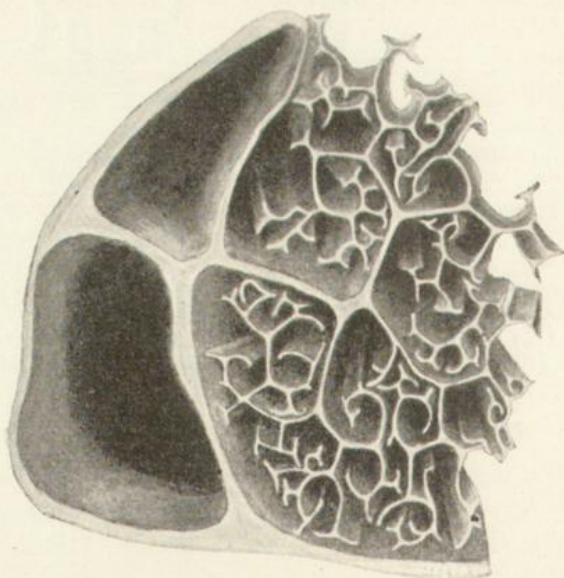


Fig. 326. Querschnitt durch das Maxilloturbinale von *Ornithorhynchus*. Vergr. $\frac{8}{1}$. Nach ZUCKERKANDL.

turbinalia fehlen. Eine eigentliche „Siebplatte“ ist nicht vorhanden, denn der Olfactorius tritt, wie bei niederen Wirbeltieren, durch ein Loch des Siebbeins hindurch. Das JACOBSONSche Organ mündet in den STENOSchen Gang, dehnt sich aber von hier noch etwas nach vorn aus. Ueber seine Muschel vgl. das oben Gesagte (323 B, m). Zwischen den beiden Organen liegt noch ein kleiner, hantelförmiger, aus paariger Anlage entstehender Knochen (Praevomer, Os paradoxum), welcher bei anderen Säugern als ein Processus praevomeris des Zwischenkiefers zwischen den beiden Canales incisivi auftritt (323 D).

b) Marsupialier. 4 Endoturbinalia, dazu Ectoturbinalia in wechselnder Zahl (1 bei *Phascolarctus*, 4 *Didelphys*, *Dasyurus macropus*). Pneumatische Räume fehlen den meisten Arten, bei *Phascolarctus* sind sie vorhanden. Bei *Perameles* und *Trichosurus* verlängert sich das JACOBSONSche Organ etwas über die Mündung nach vorn hin, wie beim Schnabeltier.

c) Ungulata. Ueber die Zahl der Turbinalia vgl. das oben Gesagte. Charakteristisch ist die starke Pneumatisation des Nasoturbinale (Wiederkäuer, Schwein), welche beim Kamel und Lama auch auf die Ethmoturbinalia übergreift. Beim Pferd wird das Nasoturbinale und das erste Ethmoturbinale von der Kieferhöhle aus pneumatisiert. Diese Tatsachen erklären sich daraus, daß der ganze Schädel der Huftiere, namentlich der großen Arten, sehr reich an Höhlen ist, welche sich beim Rhinoceros und Rind fast über den ganzen Schädel ausbreiten. Mit abnehmender Größe der Arten verringert sich die Zahl

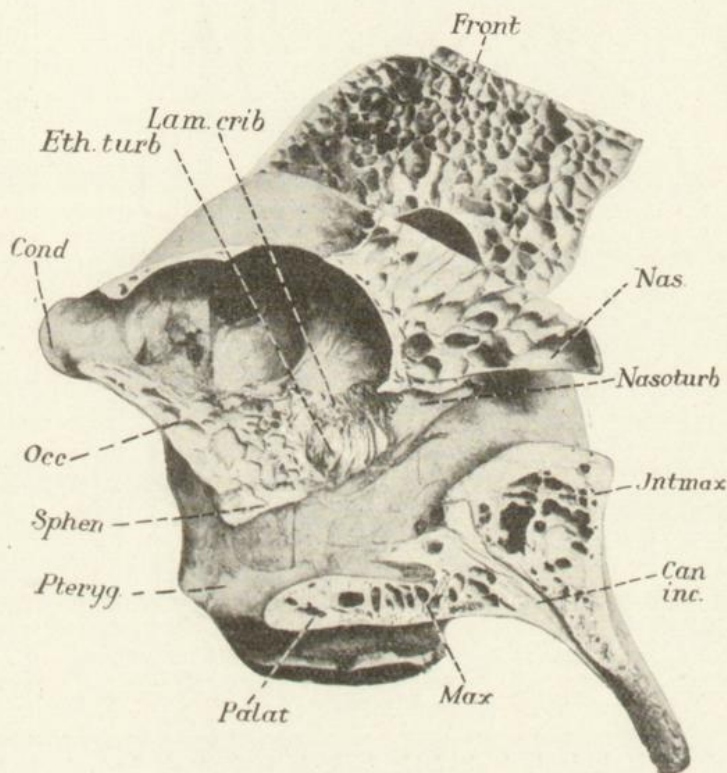


Fig. 327. Medianer Durchschnit durch den Schädel eines indischen Elefanten mit den Nasenmuscheln. *Eth* Ethmoturbinalia, *Lam. crib* Lamina cribrosa, *Maxturb* Maxilloturbinalia, *Nasoturb* Nasoturbinalia. Orig.

und der Umfang der Höhlen, und bei der kleinsten Form, *Tragulus*, treffen wir nur den Sinus maxillaris an. Eine Ausnahme macht das Nilpferd, dessen riesiger Schädel nur wenige Höhlen aufweist.

Als Beispiel einer besonders hoch spezialisierten Nase sei der des Elefanten gedacht. Der muskulöse Rüssel dient nicht nur als Greiforgan, sondern auch zum Trinken. Größere Gegenstände werden mit dem Rüssel umschlungen, während kleine mit der Rüsselspitze wie mit zwei Fingern erfaßt werden, indem über und unter den beiden äußeren Nasenlöchern sich die Haut kegelförmig verlängert. Beim afrikanischen Elefanten sind beide Nasenfinger ungefähr gleich groß, und er ist so

geschickt, daß er selbst kleine Münzen direkt erfassen kann. Beim Indier ist der obere Finger viel größer als der untere, und er muß kleine Gegenstände erst von der Seite zwischen sie schieben. Beide Nasenkanäle durchziehen den ganzen Rüssel und sind an der Basis sackartig erweitert, wahrscheinlich um hier beim Trinken das Wasser aufzuspeichern, welches darauf in den Mund gespritzt wird. Die Nasenhöhle durchsetzt den Schädel als ein stark nach oben aufgerichteter Kanal, welcher ungefähr einen Winkel von 45° mit der Horizontale bildet. Von hier aus setzen sich zahlreiche pneumatische Räume fast in alle Schädelknochen fort (327), um die nötige Knochenmasse für den Ansatz der Rüsselmuskulatur und für das Tragen der Stoßzähne und Backzähne zu erzeugen und dabei gleichzeitig das Gewicht möglichst herabzusetzen. Dieses

ganze Labyrinth von Höhlen und Kanälen ist von der Schleimhaut der Nasenhöhle ausgekleidet und liefert dadurch ein schönes Beispiel von Funktionserweiterung. Das Maxilloturbinale fehlt beim afrikanischen Elefanten, während es bei dem indischen als niedrige Falte angedeutet ist. Diese Rückbildung erklärt wohl, warum der Elefant mit Vorliebe Staub

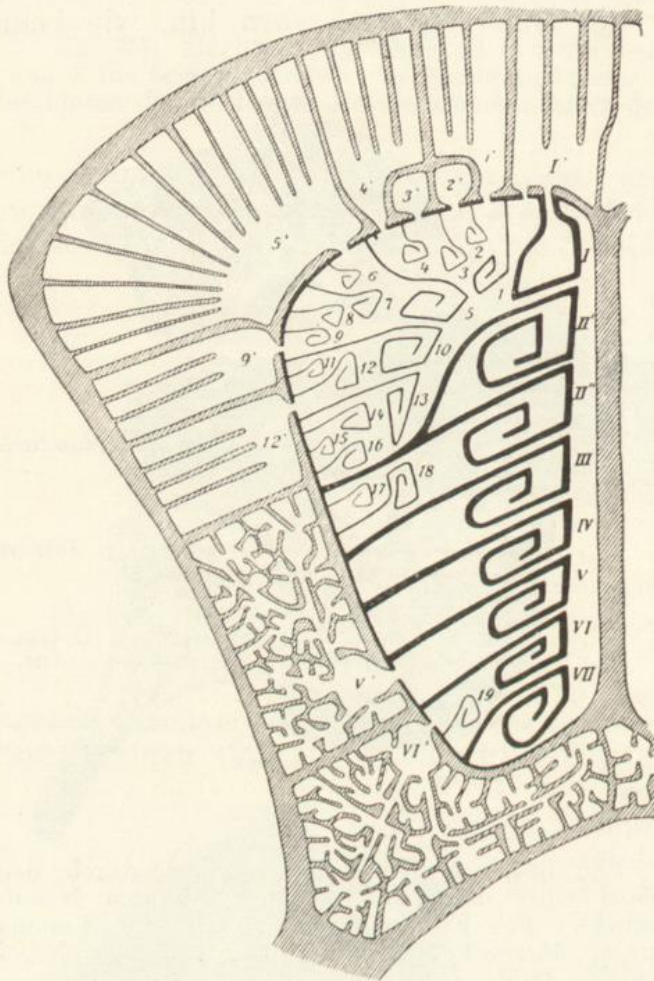


Fig. 328. Schematischer Querschnitt durch die Nasenhöhle von *Elephas africanus* dicht vor der Siebplatte und ihr parallel, nach PAULLI. I Nasoturbinale, II–VII Endo-, 1–19 Ectoturbinalia, I', I', 4' Höhlen im Stirnbein, 2', 3' kleine Höhlen unter der Oberfläche des Schädels, 5' setzt sich fort in Stirn-, Scheitel-, Hinterhaupt-, Schläfen- und Gaumenbein, ferner in Basisphenoid und Oberkiefer, 9', 12' kleine Höhlen im Stirnbein, V', VI' große Höhlen im Präsphäenoid, Basisphenoid, Hinterhauptbein.

und Sand einzieht und den Körper damit bespritzt. Wenn das Nasoturbinale als erstes mitgerechnet wird, so sind 7 Endoturbinalia und 19 Ectoturbinalia vorhanden, deren Anordnung aus 328 ersichtlich ist. Sie hängen fast senkrecht nebeneinander von der Siebplatte herab, nehmen aber im Verhältnis zur Nasenhöhle einen so geringen Raum ein, daß man dem Elefanten kein besonderes Riechvermögen zuschreiben kann.

d) **Chiropteren.** Den deutschen *Vesperugo*-Arten fehlt das JACOBSONSche Organ, der Ductus incisivus ist vorhanden. Die Nasenhöhle ist groß. Das Maxilloturbinale bildet einen langen Wulst, das

Nasoturbinale eine kleine Schleimhautfalte ohne Knorpel. Die 4 Ethmoturbinalia, von denen 3 doppelt gewunden sind, deuten auf ein gut entwickeltes Riechvermögen. Bei den Hufeisennasen (*Rhinolophus ferrum equinum*, *hipposideros*) liegen die äußeren Nasenlöcher nicht an der Spitze der Schnauze, sondern einige Millimeter weiter nach hinten unter einer Hautfalte und werden umgriffen von dem Hufeisen. Das JACOBSONSche Organ ist in Rückbildung begriffen, aber der STENOSche Gang ist noch offen. Die Nasenhöhle ist klein. Das Maxilloturbinale bildet einen zweiteiligen Wulst ohne Einrollung. Das Nasoturbinale ist rudimentär, eine Schleimhautfalte ohne Knorpel. Die 5 Ethmoturbinalia sind einfache, nur am freien Ende kolbig verdickte Platten. Der Geruchssinn scheint schwach entwickelt zu sein und wird vielleicht zum Teil durch die Hautanhänge der äußeren Nase ersetzt.

e) Prosimii. Die Nasenhöhle ist viel länger als hoch und zeigt noch den allgemeinen Charakter der Säuger. Das lange Maxilloturbinale ragt bis fast an die äußere Nasenöffnung. Das Nasoturbinale ist groß und hat einen deutlichen Processus uncinatus. 3 Endoturbinalia, das erste mit zwei Einrollungen, also 4 Riechwülste. Bei *Otolichnus galago* und *Stenops tardigradus* ragt die obere Einrollung des Endoturbinale I fast bis zum äußeren Nasenloch und verdeckt dadurch den größten Teil des Maxilloturbinale. Eine Rückbildung des Geruchsorgans kommt dadurch zum Ausdruck, daß nur 2 Ectoturbinalia vorhanden sind, welche bei *Stenops gracilis* sogar zu niedrigen Leisten geworden sind. Eine Stirnhöhle fehlt bei manchen Halbaffen, während sie anderen zukommt.

f) Platyrrhini. Die Nasenhöhle hat in der Länge abgenommen, aber in der Höhe sich vergrößert. Trotzdem ist eine weitere Reduktion unverkennbar: die Siebplatten sind klein, und es sind nur 2 Ethmoturbinalia vorhanden, welche aber noch in der gewöhnlichen Weise an der Siebplatte beginnen. Das Nasoturbinale ist gut entwickelt, aber ohne Sinus. Das Maxilloturbinale ist klein, doppelt eingerollt. Sinus im Oberkiefer, Stirn- und Keilbein vorhanden. Stirnhöhle vorhanden oder fehlend.

g) Bei den catarrhinen Affen macht die Rückbildung weitere Fortschritte. Die Siebplatte fehlt in der Regel und wird jederseits ersetzt durch ein rundliches Loch, also Rückkehr zum ursprünglichen Zustand entgegen dem DOLLOSchen Gesetz. Meist ist nur eine Siebbeinmuschel vorhanden (*Cercopithecus*, *Semnopithecus*). *Cercopithecus radiatus* besitzt noch die Andeutung einer zweiten, *Cynocephalus mormon* diejenige einer zweiten und dritten. Letztere Art besitzt auch noch ein Ectoturbinale, welches den übrigen fehlt. Der Vorderrand der ersten Muschel hängt mit dem Nasoturbinale durch eine Schleimhautfalte zusammen, was bei den Anthropoiden zu einer knöchernen Verwachsung führt. Das Maxilloturbinale hat meist die Gestalt einer dreieckigen Platte. Stirn- und Keilbeinhöhlen fehlen. Bei den niederen Catarrhinen ist das Riechvermögen unter allen Landsäugetieren wohl am meisten rückgebildet, was auch in der Kleinheit des Lobus olfactorius zum Ausdruck kommt.

h) Anthropoiden. Eine Lamina cribrosa ist vorhanden. Von den 2 oder 3 Siebbeinmuscheln ist die erste die größte und geht nach vorn über in das Nasoturbinale, so daß beide Teile sich schwer gegeneinander abgrenzen lassen. Maxilloturbinale bei *Hyllobates* mit doppelter, beim Orang wie beim Menschen mit einfacher Einrollung; beim Gorilla

ist es eine dreieckige Platte. Die Sinus maxillares und sphenoidales sind vorhanden. Eine Stirnhöhle fehlt bei Gibbon und Orang, während sie bei *Pithecanthropus*, Gorilla und Schimpanse vorhanden ist. Das Knorpelgerüst der Schimpansennase erinnert sehr an die menschlichen Verhältnisse. Ob *Hylobates nasutus* von Tonkin eine stärker als bei anderen Gibbon-Arten vorspringende Nase besitzt, ist strittig.

i) **Der Mensch** besitzt im ausgewachsenen Zustande drei deutliche Muscheln (319), von denen nur die mittlere zuweilen etwas eingerollt ist (329, 329 A). Die *Concha inferior* entspricht dem Maxilloturbinale, die *C. media* und *superior* hingegen, welche aus septalem Material hervorgehen, dem ersten und zweiten Ethmoturbinale. Vor der mittleren Muschel trifft man zuweilen eine flache dreieckige Er-

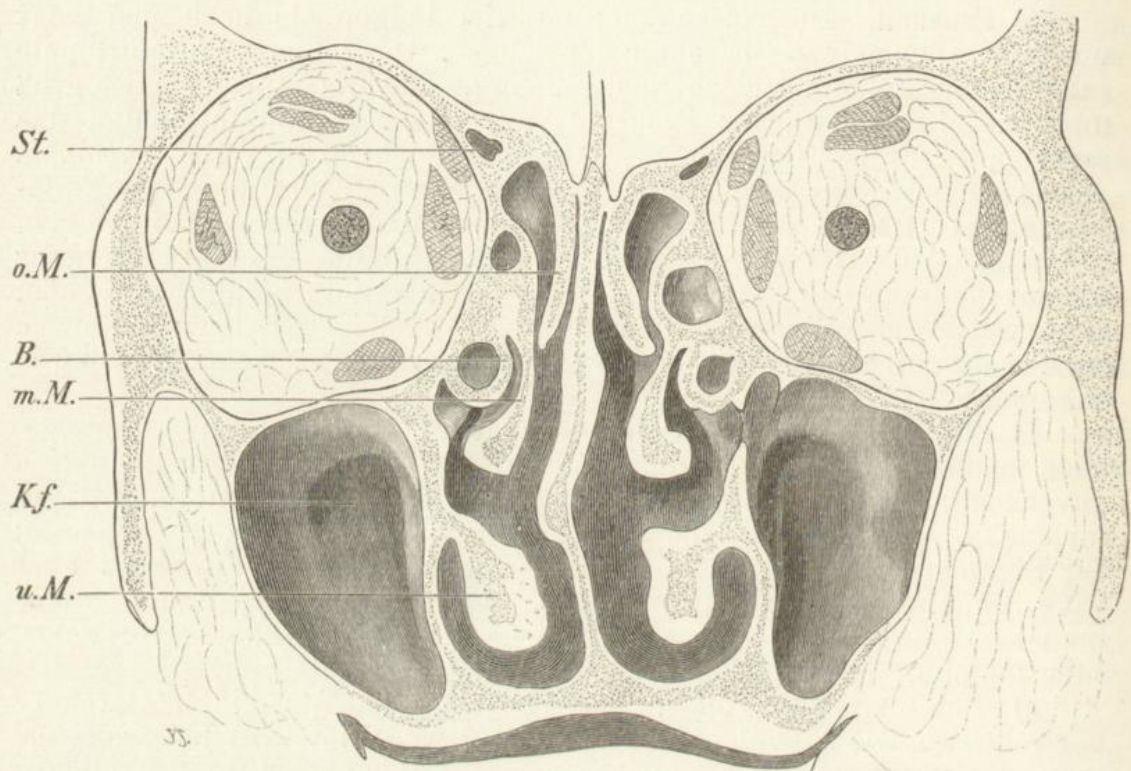


Fig. 329. Frontalschnitt durch die menschliche Nasenhöhle, links etwas weiter nach hinten als rechts, wo der Eingang in die Kieferhöhle (*Kf*) getroffen ist. Man sieht von vorn auf die Schnittfläche. In der Augenhöhle der Sehnerv, umgeben von den 6 Augenmuskeln. *o.M.*, *m.M.*, *u.M.* obere, mittlere, untere Nasenmuschel, *B* Bulla ethmoidalis, *St* Stirnhöhle. Nat. Gr. Aus v. BARDELEBEN, Handbuch.

hebung an (*Agger nasi*, 318 A), welche bei späteren Föten und Neugeborenen stärker ist und ziemlich regelmäßig vorkommt. Sie enthält etwas Knorpel, welcher nach allen Seiten in die Reste der knorpeligen Nasenkapsel übergeht und sich nach Entfernung der mittleren Muschel bis zur Siebplatte verfolgen läßt. Man kann sie wegen dieser Einlagerung als rudimentäres Nasoturbinale ansehen. Wie die meisten rudimentären Organe ist sie sehr variabel, bildet sich später entweder ganz zurück oder verknöchert, oder kann sogar durch Siebbeinzellen aufgetrieben werden. Nach anderer Auffassung (PETER) läßt sich als Rest eines Nasoturbinale nur ein kleiner, bald wieder verschwindender Wulst deuten, welcher bei Embryonen von 15 mm Länge über der Anlage des Maxilloturbinale auftritt. Ueber der oberen Muschelanlage

kann sich bei Embryonen von 2–4 cm Länge ein niedriger Wulst bilden, der sich aber nicht weiter entwickelt und als Anlage eines dritten Ethmoturbinale gedeutet wird (329 A, *eth III*). Daß auf früheren phyletischen Stadien eine größere Anzahl von Muscheln vorhanden gewesen ist, geht nach KILLIAN daraus hervor, daß bei Neugeborenen bis zu sechs Hauptfurchen (318 S¹–S⁶) vorhanden sind, welche in einen aufsteigenden (a) und einen absteigenden (b) Ast zerfallen. Die fünf Wülste zwischen ihnen werden als Maxilloturbinale und vier Endoturbinalia gedeutet, von welch' letzteren sich aber nur die ersten beiden, zuweilen auch noch die dritte, als *Concha suprema* (Santorini)

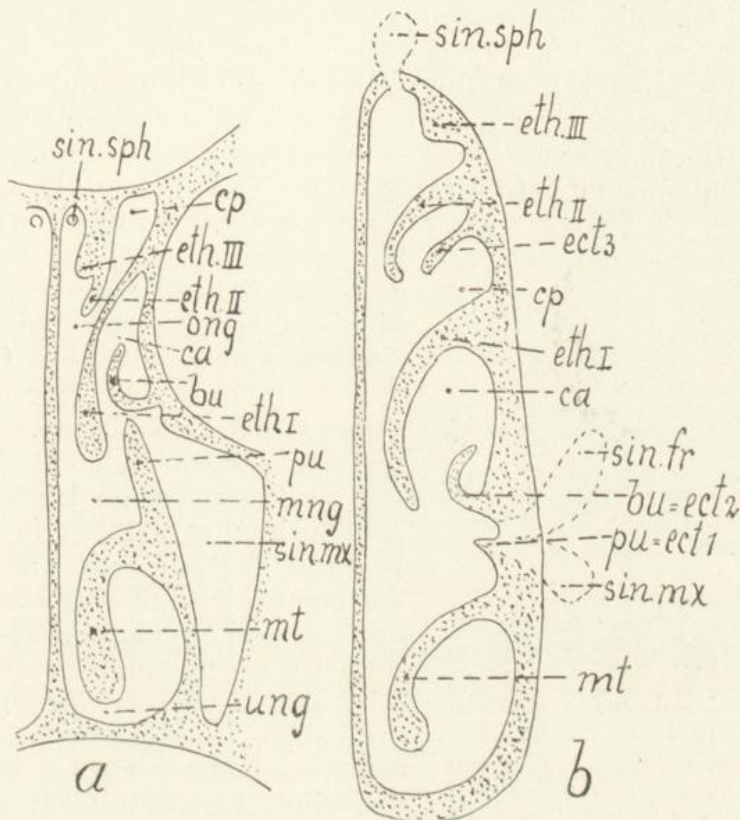


Fig. 329 A. a Frontalschnitt durch die Nasenhöhle eines erwachsenen Menschen, kombiniert aus zwei etwa 1 cm voneinander entfernten Schnitten. Der obere Teil liegt weiter nach hinten als der untere. b Schema der menschlichen Nasenhöhle, in das alle Hauptmuscheln und Nebemuskeln (*ect*), die angelegt werden, aufgenommen sind. *bu* Bulla ethmoidalis, *ca*, *cp* Cellula anterior, posterior, *eth I, II, III* die drei Hauptmuscheln des Siebbeins (Ethmoturbinalia) und die Endoturbinalia, *ect 1, 2, 3* die drei Nebemuskeln (Ectoturbinalia), *mng*, *ong*, *ung* mittlerer, oberer, unterer Nasengang, *mt* Maxilloturbinale, *pu* Processus uncinatus, *sin.fr.*, *sin.mx*, *sin.sph* Sinus frontalis, maxillaris, sphenoidalis.

dauernd erhalten, während die oberste und hinterste sich später verwischt. Nach PETER soll aber die oberste Linie nur eine nebensächliche Erhebung sein, die auf der obersten Muschel (*eth III*) liegt, aber nicht aus dem Septum hervorgeht und daher nicht den Wert einer Muschel besitzt. Da aber *eth III* septales Material enthält, so wird man eine auf ihr liegende Leiste ohne Bedenken ebenfalls als Muschelanlage ansehen können. *eth III* liegt ja normalerweise in der fertigen Nase auf *eth II*, wie 329 A, a zeigt, und diese Zusammendrängung könnte also auch für *eth IV* gelten. Die KILLIANSche Auffassung, daß zu den zwei bleibenden Siebbeinmuscheln (*eth I*, *eth II*) noch Reste

einer dritten oder gar vierten kommen, also eine phyletische Rückbildung vorliegt, erscheint mir durchaus berechtigt. Diese Muscheln entsprechen den Endoturbinalia der Säuger, denn unter ihnen kommen noch drei andere Ectoturbinalia vor, zwei unter *eth I* und eins unter *eth II*. Aus dem Ectoturbinale 1 (*ect 1*) entwickelt sich die mediale Begrenzung des Einganges der Kieferhöhle, der sog. Proc. uncinatus (*pu*). Aus dem zweiten Ectoturbinale (*ect 2*) geht eine blasige Auftreibung, die sog. Bulla ethmoidalis hervor, während das dritte fast immer später verschwindet. Entsprechend den drei Hauptmuscheln gliedert sich der Nasenraum in den unteren, mittleren und oberen Nasengang (*ung, mng, ong*). Sie erlangen dadurch eine große Bedeutung, daß sie schon vor dem Auftreten des Knorpels Ausstülpungen bilden, um die sich das Skelett später herumlegt, und so die Sinus und das Labyrinth der Siebbeinzellen hervorrufen, und zwar erweitert sich der aufsteigende Ast des mittleren Nasenganges zur Stirnhöhle (*sin. fr.*) und zu mehreren Siebbeinzellen (*ca, Cellulae anteriores*), während der

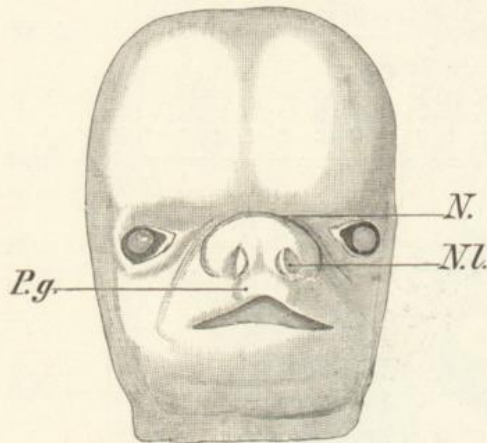


Fig. 330. Gesicht eines menschlichen Embryos in der 8. Woche. Die Nase ist durch einen oberen konvexen Rand (*N*) schon ziemlich scharf abgegrenzt. Die Nasenlöcher (*Nl*) sehen direkt nach vorn und sind mit Epithel verklebt. *P.g.* Processus globularis am mittleren Nasenfortsatz. Nach KALLIUS.

absteigende Ast zum Sinus maxillaris auswächst. Ebenso gehen aus dem oberen Nasengang die hinteren Siebbeinzellen (*cp*) hervor. Der Sinus sphenoidalis (**319** *sn*) ist eine Ausstülpung des dorsalen Hintergrundes der Nasenhöhle. Die im einzelnen sehr variablen Siebbeinzellen, die fast vollständige Rückbildung des Nasoturbinale und der beiden oberen Endoturbinalia, sowie das starke Vorspringen der äußeren Nase sind für den Menschen charakteristisch. Die letztere Erscheinung erkläre ich mir teils aus der Vergrößerung des Großhirns bzw. des Hirnschädels, wodurch die Nasalia aufgerichtet wurden, teils als eine Anpassung an das Bodenleben, dessen staubreiche Luft eine Vergrößerung der respiratorischen Nasenhöhle verlangte. Daher haben auch die am Boden laufenden Paviane die lange Hundenase erworben,

und der Gorilla, welcher wegen seiner Größe sich besonders viel am Boden aufhält, hat eine äußere Nase, welche mehr vorspringt als diejenige der übrigen Menschenaffen, die in den Bäumen leben. Die übrigen Verhältnisse der menschlichen Nase erinnern an die Anthropoiden, aber nicht in dem Grade, daß man den Menschen von einer der jetzt lebenden Arten ableiten könnte. Manche Negervölker zeigen eine fast völlige Rückbildung der Nasenbeine, was auch für den tibetanischen Nasenaffen charakteristisch ist. Die Nasenlöcher sind beim menschlichen Embryo (**330**, zweiter Monat) wie bei den Anthropoiden nach vorn gerichtet, so daß der Mensch deren Nasenform vorübergehend aufweist. Erst später senken sie sich nach unten hinab. Dasselbe gilt für die Rüsselnase des Borneo-Nasenaffen, *Nasalis larvatus* (**331**), während die ostasiatischen Arten von *Rhinopithecus* auf der Stufe der Stumpfnase stehen bleiben. Der *Nasalis*-Rüssel scheint ziem-

lich steif herabzuhängen, jedenfalls nicht aufgebläht oder bewegt zu werden. Das Riechepithel des Menschen beschränkt sich auf die schmale „Rieschpalte“, d. h. auf den Raum zwischen dem oberen Teil des Septums und der medialen Fläche der oberen Muschel und bedeckt in jeder Nasenhälfte nur ungefähr $2\frac{1}{2}$ qcm Oberfläche. Alle übrigen Regionen sind von gewöhnlichem Flimmerepithel bedeckt. Das rudimentäre JACOBSONSche Organ ist bei Embryonen und Neugeborenen als Einstülpung der medialen Wand etwas über deren ventraler Kante nachweisbar, welche horizontal verläuft und 0,5—2,5 mm lang wird (323). Der zugehörige Knorpel (JK) liegt an der gewöhnlichen Stelle, an der Basis des Septums, also getrennt von dem JACOBSONSchen Organ (Rudimentationsdisharmonie). Später verschwindet die Anlage oder erhält sich nur als kurzer Kanal von 2—8 mm Länge. Das Epithel bleibt medial höher als lateral, entbehrt aber der Sinneszellen. In dem von MANGAKIS beschriebenen Falle besaß derselbe eine Länge von

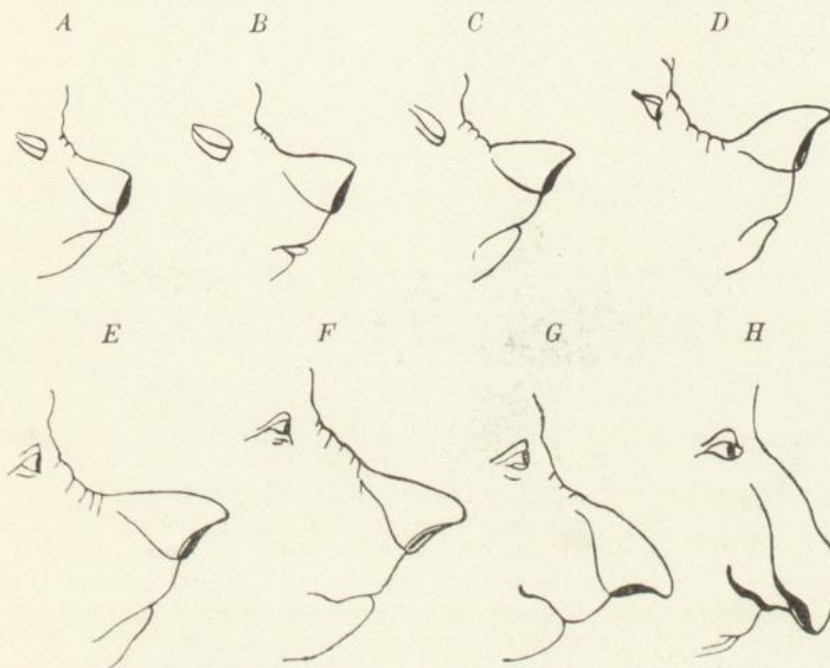


Fig. 331. Änderung der Stellung der Nasenlöcher auf verschiedenen Altersstadien des Borneo-Nasensaffen *Nasalis larvatus*. Nach WIEDERSHEIM.

26 mm und eine zweite Öffnung am Hinterende. Drüsen fehlen an dem Organ und Olfactoriusfasern lassen sich an ihm nur bei Föten von 2—4 Monaten erkennen.

k) Die Cetaceen zeigen in Anpassung an das Wasserleben ein sehr stark rückgebildetes Geruchsorgan und mancherlei besondere Verhältnisse, die sich daraus erklären, daß die Nase bei Zahnwalen ausschließlich, bei Bartenwalen fast ausschließlich zum Einziehen der Atemluft dient. Beide Unterordnungen weichen so sehr voneinander ab, daß man die Uebereinstimmungen als homoiologe Bildungen anzusehen hat: der äußere Naseneingang liegt auf der höchsten Stelle des Kopfes, welche beim Emportauchen zuerst die Wasseroberfläche erreicht; beide Choanen vereinigen sich zu einer unteren gemeinsamen Höhle (209 bei 4; 333), in welcher der lang ausgezogene Kehlkopf hineinragt und durch einen Ringmuskel fest umgriffen werden kann, so daß bei geöffnetem Maul das Wasser nicht in die Luftröhre eindringt und die Nahrung zu

beiden Seiten des Larynx nach hinten wandert. JACOBSONSche Organe fehlen, aber von den STENOSchen Gängen sind noch die ovalen Oeffnungen vorhanden und führen in zwei kurze Blindgänge.

Die Bartenwale besitzen noch eine deutlich ausgebildete Riechregion bei *Balaenoptera* mit drei sehr einfachen, knorpeligen Riechmuscheln, einem Nasoturbinale und zwei Endoturbinalia, wozu noch zwei Ectoturbinalia (332) kommen. Der Riechnerv ist zwar stark rückgebildet, aber noch nachweisbar. Auch das Maxilloturbinale (*m*) ist noch vorhanden. Das Siebbein wird embryonal gesondert angelegt und verwächst erst später mit der Umgebung. Der knöcherne Nasenkanal hat eine schräge, wenig aufgerichtete Lage, und die beiden Nasengänge besitzen keine Nebenhöhlen. Sie münden getrennt mit zwei von komplizierter Muskulatur umgebenen äußeren Nasenlöchern in der Form von Längsschlitzten aus. Besondere Klappen fehlen, und der Verschuß unter Wasser kommt dadurch zustande, daß sich die Wände eng aneinander legen.

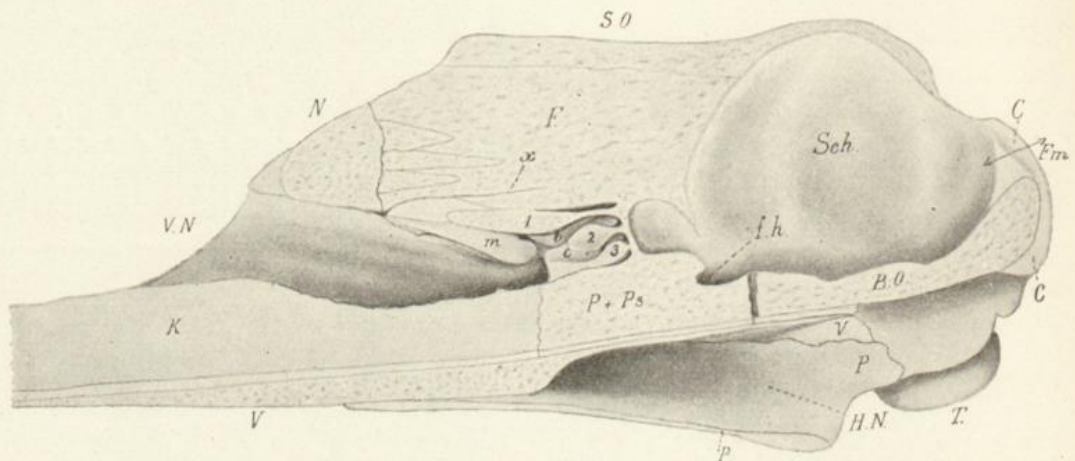


Fig. 332. Medianschnitt durch den Schädel einer jungen *Balaenoptera acutorostrata* nach WEBER. Das Rostrum ist vorn abgeschnitten. BO Basioccipitale, C Condylus occipitalis, F Frontale, fh Hypophysengrube, Fm Foramen magnum, K Knorpel, m Maxilloturbinale, N Nasale, P Palatinum, P + Ps Pterygoid und Prä-sphenoid, Sch Schädelhöhle, SO Supraoccipitale, T Tympanicum, V Vomer, V.N, H.N. vordere und hintere (Choane) Nasenöffnung, X obere Grenze des Ethmoid, 1 Nasoturbinale, 2, 3 Endoturbinalia, b, c Ectoturbinalia.

Sehr viel eigenartiger sind die meist sehr asymmetrischen Geruchsorgane der **Zahnwale**. Der Olfactorius ist ganz verschwunden, mit Ausnahme des Döglings, *Hyperoodon rostratus*, welcher noch schwache Reste besitzt. Bei den Embryonen läßt sich jedoch eine Anlage des Nerven und des Lobus olfactorius nachweisen. Wir schildern im folgenden zunächst die Verhältnisse von *Phocaena* (209, 333 A). Die Nasenkanäle steigen senkrecht nach oben empor und vereinigen sich vor der Ausmündung zu einem gemeinsamen Raum, welcher in einer querschlitzigen Oeffnung endet. In diesen Raum mündet jederseits ein sog. Spritzsack mit muskulöser Wandung und gefaltetem Boden (209 bei 1). Unterhalb der Einmündung desselben liegt in der Vorderwand jederseits ein kleines Knorpelstück, welches als das Rudiment des Maxilloturbinale gedeutet wird. Der gemeinsame Raum wird nach hinten begrenzt von einer derben Hautfalte, der Hinterklappe, dem Rest eines Ethmoturbinale. In der dahinter gelegenen „hinteren Höhle“ liegt ein zweiter solcher Rest. Beim Delfinembryo läßt sich der Riech-

nerv bis hierher verfolgen. Trotzdem erscheint die Deutung jener Falten als Ethmoturbinalia recht fraglich, weil knöcherne Einlagerungen fehlen und weil ihre Spitze nach hinten weist, wenn man das Nasenrohr in die normale Stellung nach vorn überklappt. Die hintere Höhle erweitert sich seitlich in eine vordere obere Höhle, unterhalb welcher ein dicker Wulst der Vorderwand, die Vorderklappe, den Nasenkanal stark einengt. Die unter ihr gelegene vordere untere Höhle ist als ein ventraler Rest der ursprünglichen Nasenhöhle anzusehen. Bei *Delphinus* und *Tursiops* (333 B) ist diese untere Höhle sehr viel größer, während die hintere Höhle stark verkleinert ist, da sich alle Riechmuscheln zu einer Hinterklappe vereinigt haben. Die Vorderklappe liegt unter dieser und erleichtert dadurch den Verschluß des Nasenganges unter Wasser. Die Ausbildung aller dieser Höhlen ist bei den verschiedenen Gattungen sehr wechselnd und variiert auch individuell stark. Bei *Beluga* kommt

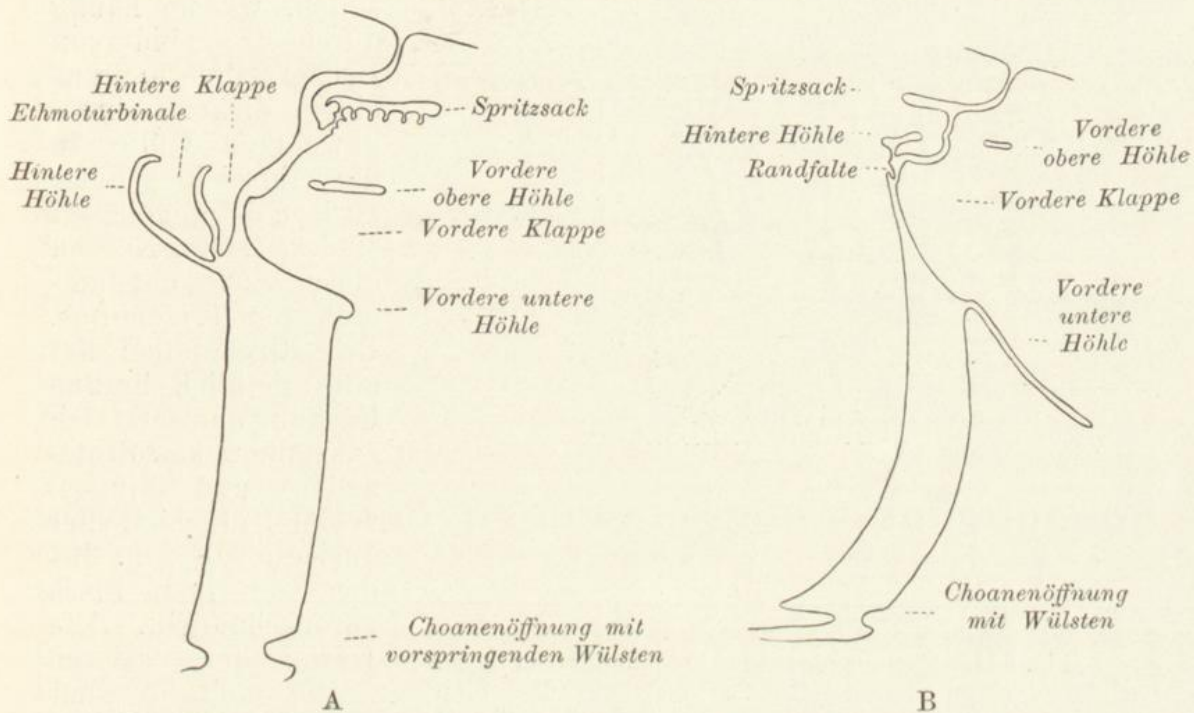


Fig. 333. Schemata der Nasen von Zahnwalen nach GRUHL. A *Phocaena*, B *Delphinus* und *Tursiops*.

nur ein Paar vor, bei *Epiodon* sollen sie ganz fehlen und bei *Hyperoodon* und *Physeter* ist der linke Nasenkanal reduziert. Alle diese Einrichtungen werden verständlich als Mittel, das Einströmen von Wasser in die Nase und damit in den Kehlkopf zu verhindern. Da die Zahnwale sehr lange (*Hyperoodon rostratus* bis zu 45 Minuten) und tief tauchen, so lastet ein sehr starker Wasserdruck auf dem Körper, wodurch die Lippen und die Wände aller Kanäle fest zusammengepreßt werden und die vordere Klappe jederseits in die obere Oeffnung der getrennten Nasengänge gedrückt wird. Weiter nach unten macht sich der Druck nicht fühlbar, da die getrennten Nasengänge von Knochen umschlossen werden. Kommt das Tier an die Oberfläche, so wird die Vorderklappe nach oben und vorn gezogen, und es bildet sich ein weiter Kanal, durch den in kurzer Zeit viel Luft ausgestoßen und eingeatmet werden kann. Welche Bedeutung die vorderen und oberen Nebenhöhlen haben, ist nicht recht klar, denn es ist nicht wahrscheinlich, daß sie bloß dazu

dienen, durch die zurückgezogene Vorderklappe zusammengedrückt zu werden. Ebenso ist die Bedeutung der „Spritzsäcke“ noch unsicher, da ein eigentliches Wasserspritzen nicht stattfindet. So dienen sie vielleicht zur Aufspeicherung des gelegentlich eindringenden Wassers. Ich habe bei über 25 ° C eine deutliche Fontäne eines Wals aus ca. 100 m Entfernung in der Höhe von Lissabon beobachtet. Sie kann nicht aus durch Kälte kondensiertem Wasserdampf bestanden haben. Also wird wohl ab und zu etwas Wasser in die Nase eindringen, so daß an der alten Theorie des Wasserspritzens ein Körnchen Wahrheit bliebe. Nach RAWITZ sollen alle die Höhlen sich bei der Inspiration mit Luft füllen und als Kissen dienen, welche den Wasserdruck kompensieren und die Klappen in ihrer Lage halten.

3. Histologische Tatsachen. Die respiratorische Schleimhaut in der Nase der Säuger sieht frisch rötlich aus. Sie besteht aus Flimmerzellen, welche häufig

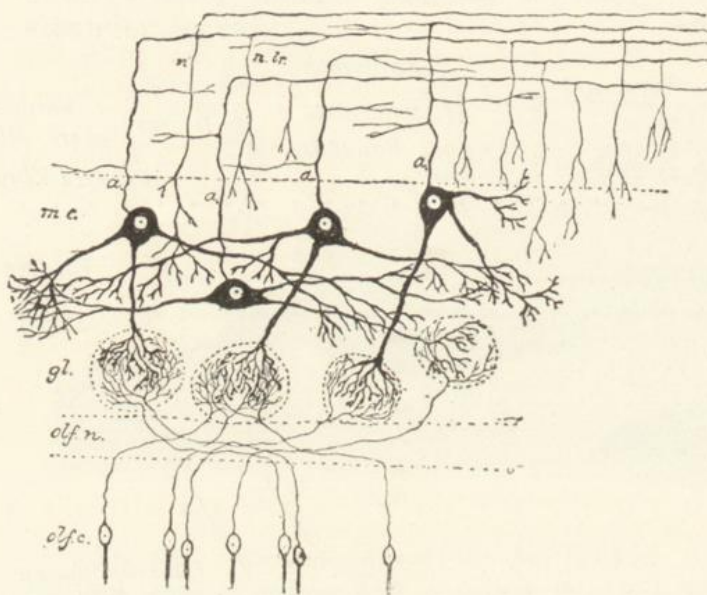


Fig. 334. Schema des Zusammenhangs der Riechzellen (*olf.c*) mit den Mitralzellen (*m.c*) des Bulbus olfactorius, deren Achsenzylinder (*a*) sich in den Tractus olfactorius (*n.tr*) fortsetzen. Die Endverästelungen der Riechzellen bilden mit den Dendriten der Mitralzellen kleine Knoten, die Glomeruli (*gl*). *olf.n* Faserschicht der Achsenzylinder am Außenrande des Bulbus. Aus LUCIANI.

zellen, welche häufig durchsetzt sind von Becherzellen, und aus einer dicken bindegewebigen Hülle, in die zahlreiche acinöse Drüsen eingelagert sind. Die Nerven dieser Zone entstammen dem Trigeminus. Das Riechepithel hat eine gelblich-braune Färbung und setzt sich zusammen aus Stützzellen und Sinneszellen in ähnlicher Weise, wie Fig. 294 dies von einem Fisch veranschaulicht. Die Kerne der ersteren liegen meist in einer oberen Zone, während diejenigen der Sinneszellen sich in mehreren Lagen darunter anordnen. Die Stützzellen bilden am

freien Ende kleine Schleimzapfen und verschmälern sich in der unteren Hälfte, wodurch Raum geschaffen wird für die um den Kern herum angeschwollenen, im übrigen fadenförmigen Riechzellen (334 *olf.c*). Diese sind primäre Sinneszellen mit einem Büschel steifer Härchen am freien Ende. Die Endgeflechte der Nervenfasern, in welche sie auslaufen, liegen in der Randzone des Bulbus olfactorius und bilden hier mit den Dendriten der sog. Mitralzellen (*m.c*) rundliche Haufen (Glomeruli), welche für alle Wirbeltiere charakteristisch sind (vgl. I, 510, 529, 513 A, B). Die Achsenfasern (*a*) der Mitralzellen knicken winkelig um, ehe sie sich in den Tractus olfactorius (*n.tr.*) fortsetzen. In der bindegewebigen Tunica des Riechepithels liegen zahlreiche schlauchförmige, sog. BOWMANSche Drüsen.

4. Physiologische Tatsachen. Im Leben der Säuger spielt das Geruchsorgan bei der Ernährung, bei dem rechtzeitigen Bemerken der Feinde und dem Aufsuchen der Geschlechter eine außerordentliche Rolle, welche häufig diejenige des Auges weit übertrifft. Trotzdem läßt sich die Einteilung in „Nasentiere“ und in „Augentiere“ kaum durchführen, da beide Sinnesorgane nebeneinander und in verschiedener Weise gebraucht werden und sich ergänzen. Sucht der Hund nach Nahrung, so schnüffelt er, erkennt aber seinen Herrn auf einige Entfernung mit dem Auge oder dem Gehör. Die Huftiere, welche gewöhnlich als Augentiere angesehen werden, bemerken vielfach auch nachts das Herannahen von Raubtieren, ein Zeichen, daß ihre wohlentwickelten Riechmuskeln durchaus nicht von untergeordneter Bedeutung sind. Nur die Säuger mit stark rückgebildeten (Altweltaffen, Menschenaffen, Mensch, Bartenwale) oder ganz verkümmerten (Zahnwale) Riechorganen kann man — mit Ausnahme der rein mechanisch das Meerwasser aussiebenden Bartenwale — als Augentiere bezeichnen, da sie sich bei der Nahrungssuche ausschließlich durch das Sehorgan leiten lassen. Das Erkennen der Feinde wird unterstützt durch die bei sehr vielen Säugern vorhandenen Schleimdrüsen zwischen den Nares, welche den Nasenspiegel (bei Rindern Flötzmaul, bei Schweinen Rüsselscheibe genannt) bilden, indem diese beständig feuchte Hautfläche die Richtung des Windes und damit der Witterung erkennen läßt. Ueber diese und die folgenden Drüsen vgl. I, S. 327 ff. Die Ballen der Füße sind reich an Schweißdrüsen und lassen eine Spur am Boden zurück, welche von dem anderen Geschlecht aufgenommen werden kann. Demselben Zwecke dienen die zwischen den Hufen befindlichen Klauendrüsen vieler Wiederkäuer. Die Suborbitaldrüsen mancher Antilopen und Hirsche gehören vielleicht auch hierher, indem die Tiere ihre Vorderhufe an ihnen reiben und sie auf diese Weise einölen. Viele von Ordnung zu Ordnung wechselnde Drüsen spielen wahrscheinlich eine große Rolle bei der geschlechtlichen Erregung, da sie sich häufig an Körperstellen befinden, die eine andere Bedeutung ausschließen: so die besonders zur Brunstzeit sezernierende Schläfendrüse der Elefanten, die Kreuzbeindrüse von *Dicotyles*, die Moschusdrüse des männlichen *Moschus moschiferus*, die Sporndrüsen des männlichen Schnabeltieres, die Perianaldrüsen der Raubtiere (daher das gegenseitige Beriechen der Hunde) u. a. Jedes Säugetier scheint infolge der vielen Hautdrüsen seinen Individualgeruch zu besitzen und daran von seinen Genossen erkannt zu werden. Hält man eine Anzahl gleichfarbiger männlicher Mäuse in demselben Käfig, so gewöhnen sie sich aneinander. Setzt man aber ein ebenso gefärbtes neues Individuum hinzu, so wird es zunächst von allen beschnuppert und dann in vielen Fällen wütend bekämpft. Genauere experimentelle Studien über das Riechvermögen der Säuger fehlen noch fast ganz. Es liegen nur viele Einzelbeobachtungen, besonders von Hunden vor, welche beweisen, mit welcher Schärfe Jagdhunde eine Wildspur verfolgen oder Polizeihunde nach einem vorgehaltenen Strumpf den Besitzer aus anderen Menschen herausfinden, usf. Wird saugenden Hunden der Riechnerv durchschnitten, so finden sie nicht mehr die Zitzen der Mutter, erkennen diese erst bei Berührung, verlaufen sich und finden das Lager nicht wieder und zeigen, wenn sie größer geworden sind, nicht die geringste Anhänglichkeit an den Menschen. Das Geruchsorgan spielt also im Seelenleben des Hundes eine ganz außerordentliche Rolle.

Bezüglich des Riechvermögens des Menschen hebe ich nur einige Haupttatsachen hervor und verweise im übrigen auf die physiologischen Handbücher. Die Nase hat eine olfactorische und eine respiratorische Funktion. Der gewöhnliche Luftstrom beim Ein- und Ausatmen erreicht nicht das Riechepithel, sondern dringt nur bis zum unteren Rand der oberen Muschel vor. Während die Atemluft an der mittleren und unteren Muschel vorbeistreicht, setzt sie viele Schmutzteilchen ab und wird angewärmt. Hier findet auch mit Hilfe des Trigeminus eine Tast- und Temperaturempfindung, ev. eine Schmerzempfindung durch stark reizende Gase statt. Die Schmutzteilchen werden durch das Flimmerepithel nach dem äußeren Nasenloch oder nach der Choane getrieben und so entfernt. Durch Diffusion dringen die in der Atemluft enthaltenen gasförmigen Riechstoffe bis zu den Riechzellen vor und erzeugen so die Geruchsempfindung. Bringt man einen riechenden Stoff vor die Nasenöffnung, ohne zu atmen, so dauert es sehr lange, bis man ihn wahrnimmt. Der Expirationsstrom reißt die beim Fressen in die Rachenhöhle gebrachten Riechstoffe mit sich und kann so zur Prüfung der Nahrung beitragen. Die Riechzellen dienen zur Beurteilung der Nahrung und der Atemluft. Nach beiden Richtungen sind ihre Angaben nicht immer verlässlich. Uebelriechende Stoffe sind zwar im allgemeinen unbedenklich oder giftig, aber es gibt auch manche Ausnahmen (Stinkkäse, die tropische Durianfrucht). Das Kohlenoxydgas ist trotz seiner großen Gefährlichkeit geruchlos. Es ist unentschieden, ob die Riechstoffe sich im Schleim des Sinnesepithels lösen und dieses chemisch reizen, oder ob, was unwahrscheinlicher ist, die schwingenden Gasteilchen physikalisch auf die Härchen der Sinneszellen einwirken. WEBER füllte die Nase mit Wasser, dem etwas kölnisches Wasser zugesetzt war, und hatte keine Riechempfindung. Nimmt man aber, wie ARONSOHN zeigte, physikalische Kochsalzlösung von 38 % C, so werden die gelösten Riechstoffe wahrgenommen. Der letztere Versuch spricht aber nicht sicher dafür, daß Lösungen gerochen werden können, weil in der Riechspalte Luftblasen zurückgeblieben sein können. Vgl. hierzu die einleitenden Bemerkungen S. 255. Da das Geruchsorgan des Menschen im Vergleich mit der Mehrzahl der Säuger rückgebildet ist, so sind die verschiedenen Gerüche bei weitem nicht so scharf voneinander abgegrenzt wie optische und akustische Eindrücke. Wir können nicht einfache und zusammengesetzte Gerüche unterscheiden, und es fehlt die Möglichkeit, sie einigermaßen scharf zu klassifizieren. Dazu tritt leicht Ermüdung und Abstumpfung der Riechzellen ein, so daß unangenehme Gerüche nach einiger Zeit nicht mehr wahrgenommen werden. Gerüche lassen, abgesehen von seltenen Ausnahmefällen (z. B. beim Dichter E. ZOLA) keine Erinnerungsbilder zurück, lösen aber leicht andere Assoziationen aus (z. B. die Vorstellung von Feuer beim Brandgeruch), was ihren Wert als Schutzmittel wesentlich erhöht. Gewisse Kranke leiden unter eingebildeten Gerüchen, die wohl immer unangenehmer Natur sind. Einige Menschen können gewisse Gerüche, etwa Veilchenduft oder Blausäure, nicht wahrnehmen, während sie andere sehr deutlich empfinden (Anosmie). Es scheinen ihnen also gewisse Riechzellen oder Nerven zu fehlen. Hieraus und aus der Tatsache, daß, wenn Ermüdung für einen Riechstoff eingetreten ist, andere noch empfunden werden, scheint hervorzugehen, daß es mehrere Sorten von Riechzellen oder Nerven gibt. Wenn auch zweifellos das Geruchsorgan des Menschen im Vergleich mit dem Auge und dem Gehör als ein

niederes Sinnesorgan anzusehen ist, so ist es doch für einige Riechstoffe äußerst empfindlich. Man bestimmt die „Riechschärfe“ eines Stoffes durch Angabe der Minimaldosis, welche in 1 l Luft noch eine deutliche Empfindung erzeugt. Sie ist zuweilen unglaublich gering und beträgt z. B. in Milligramm ausgedrückt bei Kampfer 5, Rosmarin 0,00005, künstlichem Moschus 0,00001, Schwefelwasserstoff 0,0000001, Mercaptan 0,000000043. Dabei handelt es sich um Stoffe, welche absolut keine biologische Bedeutung haben, und trotzdem diese enorme Empfindlichkeit, welche keine Anpassung, sondern eine rein zufällige Eigenschaft ist! HENNING meint: „eine scharfe Nase bemerkt die Anwesenheit eines ausgiebigen Riechstoffes 100 000mal früher als sie sich spektralanalytisch oder chemisch nachweisen läßt. Daß der Geruchssinn unser empfindlichster Sinn ist, steht danach ganz außer Frage.“ Ich würde lieber sagen, daß er unter Umständen sehr empfindlich sein kann.

K. Phyletischer Rückblick auf die Geruchsorgane der Tiere.

Die Fähigkeit zu riechen, d. h. durch Gase chemisch gereizt zu werden, ist für Protozoen und Cölenteren noch nicht nachgewiesen worden. Sie zeigt sich auf der niedrigsten Stufe als eine allgemeine Eigenschaft der primären Sinneszellen der Haut. Seesterne riechen mit den Fühlfüßchen und der ganzen Haut des Arms, und ebenso ist bei *Helix* die ganze Haut (250), besonders diejenige des Kopfes, und bei *Pecten* der ganze Mantelrand für Riechstoffe empfindlich. Oligochäten und Hirudineen sind über den ganzen Körper mit Sinnesknospen (5, 6) bedeckt, die chemisch reizbar sind. Dagegen scheinen die angeblichen „Riechporen“ (25 E, F) der Insekten und Spinnen, welche über den ganzen Körper verbreitet sind, Tastapparate zu sein. Ein solches diffuses Riechvermögen wird sich wahrscheinlich durch vertiefte Untersuchungen noch für viele weichhäutige Evertibraten nachweisen lassen, denn nach einem allgemeinen Gesetz treten die Organe zuerst in diffuser Anordnung auf und konzentrieren sich erst auf einer höheren Stufe auf bestimmte Körperstellen. Solche lokalisierte Geruchsorgane treffen wir zuerst bei Turbellarien, Nemertinen und Anneliden (229–232) als Wimpergruben oder Sinnesstreifen am Kopf an, und diese Lage in der Nähe des Mundes deutet die Beziehungen der Geruchsorgane zum Wittern und Prüfen der Nahrung an. Diese Erscheinung kehrt bei fast allen Tierabteilungen wieder: die Fühler der Pulmonaten und Prosobranchier (251), die Rhinophoren (256) der Hinterkiemer, die Augententakeln von *Nautilus*, die Riechgruben der übrigen Tintenfische (257) und die Riechhaare an der ersten Antenne (260, 261), zuweilen auch an der zweiten, an den Mundwerkzeugen und Gliedmaßen der Krebse, sowie alle Geruchsorgane der Wirbeltiere liegen in der Nähe der Mundöffnung und werden daher vom Gehirn innerviert. Man wird annehmen dürfen, daß diese lokalisierten Geruchsorgane bei den Wirbellosen aus einer Häufung der über große Strecken der Haut ursprünglich verteilten Sinneszellen entstanden sind. Für die Wirbeltiere sind keine Tatsachen bekannt, welche für ein allgemeines Riechvermögen der Haut sprechen, denn die ursprünglich in drei Längsreihen (61 C, 87) angeordneten Sinnesknospen sind Mechanoreceptoren, wenngleich sie vereinzelt auch zum Schmecken, aber nie zum Riechen dienen. Die Riechfühler der verschiedenen Molluskengruppen können als homolog